

NATÁLIA BENEVENUTO LOPES

**REDESCRIÇÃO CRANIANA DA TARTARUGA FÓSSIL MAIS ANTIGA DO
BRASIL, *Atolchelys lepida* (TESTUDINES, PLEURODIRA) E REVISÃO
FILOGENÉTICA DE PELOMEDUSOIDES**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

Orientador: Pedro Seyferth Ribeiro Romano

**VIÇOSA – MINAS GERAIS
2019**



UNIVERSIDADE FEDERAL DE VIÇOSA
BIBLIOTECA CENTRAL - CÂMPUS VIÇOSA
SEÇÃO DE CATALOGAÇÃO E CLASSIFICAÇÃO

FICHA CATALOGRÁFICA

Informações da Solicitação

Protocolo: 202001080255077518

Autor: Natália Benevenuto Lopes

Tipo de Doc.: Dissertação (mestrado)

Curso: Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal

Data: 08/01/2020



**Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca Central da Universidade
Federal de Viçosa - Campus Viçosa**

T

L864r
2019
Lopes, Natália Benevenuto, 1994-
Redescrição da tartaruga fóssil mais antiga do Brasil,
Atolchelys lepida (Testudines, Pleurodira) e revisão filogenética
de Pelomedusoides / Natália Benevenuto Lopes. – Viçosa, MG,
2019.

1 dissertação eletrônica (135 f.): il. (algumas color.).

Inclui apêndices.

Orientador: Pedro Seyferth Ribeiro Romano.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa,
Departamento de Biologia Animal, 2019.

Referências bibliográficas: f. 104-108.

Disponível em: <https://www.locus.ufv.br/>

1. Tartarugas fósseis. 2. Paleontologia - Cretáceo. 3. Crânio.
4. Análise cladística. I. Romano, Pedro Seyferth Ribeiro, 1979-
II. Universidade Federal de Viçosa. Departamento de Biologia
Animal. Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal.
III. Título.

CDD 22. ed. 567.92

Bibliotecário(a) responsável: Bruna Silva CRB6/2552


NATÁLIA BENEVENUTO LOPES

**REDESCRIBÇÃO CRANIANA DA TARTARUGA FÓSSIL MAIS ANTIGA DO
BRASIL, *Atolchelys lepida* (TESTUDINES, PLEURODIRA) E REVISÃO
FILOGENÉTICA DE PELOMEDUSOIDES**

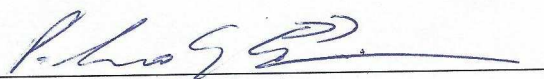
Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

APROVADA: 10 de outubro de 2019.

Assentimento:



Natália Benevenuto Lopes
Autora



Pedro Seyferth Ribeiro Romano

Orientador

“Na verdade, a barreira mais impenetrável no que se refere às conclusões sobre a sistemática de um grupo específico de organismos normalmente se concentra na codificação de caracteres ao invés dos métodos de análises...”

(FOREY & KITCHING, 2000, p.55. Tradução livre)

AGRADECIMENTOS

Sou grata à Universidade Federal de Viçosa (UFV), bem como ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal pela concessão da bolsa de mestrado: o presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001;

À Profa. Dra. Valéria Gallo, curadora da coleção paleontológica do Departamento de Zoologia da Universidade do Estado do Rio de Janeiro (UERJ), que confiou em nosso trabalho e gentilmente concedeu empréstimo do holótipo de *Atolchelys lepida*, autorizando a preparação complementar do material e permitindo com isso a realização deste projeto;

Ao Dr. Alberto Carvalho e Prof. Dr. Hussam Zaher, por concederem acesso a exemplares fósseis e viventes de Pelomedusoides das coleções de Paleontologia e Herpetologia do Museu de Zoologia da USP (MZUSP), respectivamente. Sou grata aos acadêmicos e técnicos do Laboratório de Herpetologia, que atenciosamente me acompanharam e ofereceram suporte durante todo meu período de visita ao MZUSP;

À Profa. Dra. Gisele Lessa (Depto. de Biologia Animal, UFV) e ao Prof. Dr. Gustavo Oliveira (Depto. de Biologia, UFRPE), por aceitarem o convite em compor a banca avaliadora e pelas valiosas sugestões e contribuições oferecidas à estrutura e ao conteúdo do texto.

Ao amigo e companheiro de trabalho, Ms. Thiago Fiorillo Mariani (*Aspira*), pelas ricas discussões durante o decorrer do projeto; pela disposição em fazer a reconstrução tridimensional de *Atolchelys lepida* e por tanto me ensinar sobre tartarugas ao longo dos anos;

Ao Laboratório de Paleontologia e Osteologia Comparada (LAPOC/DBA) – coordenado pelo meu querido amigo e orientador, Pedro Romano – onde não somente passei inúmeras e prazerosas horas ao longo dos últimos 5 anos, mas também desenvolvi grande afinidade por tartarugas fósseis e sistemática filogenética. Sou grata pela estrutura e suporte que ali sempre obtive e aos meus amigos e parceiros de laboratório pelo constante acolhimento, trocas de experiências, discussões construtivas e incontáveis cafés.

RESUMO

BENEVENUTO, Natália, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, outubro de 2019. **Redescrição craniana da tartaruga fóssil mais antiga do Brasil, *Atolchelys lepida* (Testudines, Pleurodira) e revisão filogenética de Pelomedusoides.** Orientador: Pedro Seyferth Ribeiro Romano.

Atolchelys lepida é um Pleurodira proveniente de depósitos do Barremiano do Brasil (Formação Morro do Chaves, Bacia Sergipe–Alagoas) e o mais antigo crown-Pelomedusoides nomeado até então (~ 125 Ma). A descrição original da espécie, no entanto, é sucinta e baseada em um holótipo parcialmente preparado, embora bastante preservado. Após a preparação mecânica e redescrição craniana do holótipo e único espécime conhecido, realizamos uma redescrição comparativa que permitiu a proposição de uma emenda à diagnose de *A. lepida*. A respeito da análise filogenética, nós propusemos a reanálise, exclusões, recombinações e redescrição semântica da matriz de caracteres. A preparação e redescrição permitiram codificar 25 novos caracteres informativos para *A. lepida*. Assim, nós testamos a hipótese filogenética corrente para Bothremydidae bem como para Pelomedusoides em geral. A análise filogenética, conduzida através de metodologia cladística, recuperou de maneira consistente o posicionamento de *A. lepida* no primeiro nó de divergência de Bothremydidae. Além disso, as relações internas para essa família tiveram melhor resolução no presente trabalho. O crânio de *A. lepida* se distingue de todos os demais membros representativos de Pan-Pelomedusoides pela presença de: *i. foramen palatinum posterior* alongado longitudinalmente, em formato de gota; *ii. opistótico* quadrangular em vista ventral; *iii. basioccipital* triangular, desigual, com a porção rostral alargada; *iv. supraoccipital* extenso e *v. extenso* contato entre parietal e esquamosal. As últimas duas características providenciam novas informações que enriquecem a diagnose para *A. lepida* e os 25 caracteres informativos que foram codificados – para a nova análise cladística – providenciaram fortes evidências sobre a história inicial de Pelomedusoides, além da definição de diagnoses para as linhagens de Podocnemidoidea.

Palavras-chave: Cretáceo Inferior. Paleontologia. Osteologia comparada. Sistemática filogenética.

ABSTRACT

BENEVENUTO, Natália, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, October, 2019. **Cranial redescription of the oldest fossil turtle from Brazil, *Atolchelys lepida* (Testudines, Pleurodira) and phylogenetic revision of Pelomedusoides.** Advisor: Pedro Seyferth Ribeiro Romano.

Atolchelys lepida is a side-necked-turtle turtle from the Upper Barremian of Brazil (Morro do Chaves Formation; Sergipe, Alagoas Basin) and the oldest named crown-Pelomedusoides to date (ca. 125 Ma). The original description of the species, however, is very succinct and based on a partially prepared holotype, although well preserved. After mechanical preparation of the holotype and only known specimen, we performed a cranial comparative redescription that enabled the proposition of an amendment to *A. lepida* diagnosis. Regarding phylogenetic hypothesis, we proposed the reanalysis, exclusions, recombination, and semantic redescription of the characters matrix. The preparation and redescription allowed to encode 25 new informative characters to *A. lepida* in our dataset. Thus, we tested the current phylogenetic hypothesis for internal relationships of Bothremydidae, as well as for Pelomedusoides in general. The phylogenetic analysis, conducted through the operational use of cladistic methodology, consistently recovered *A. lepida* in the first divergence node of Bothremydidae. Also, the internal relationships of this Family have been better resolved if compared to previous analyzes found on the literature. The cranium of *A. lepida* can be distinguished from those of all members of representatives Pan-Pelomedusoides by presence of *i. foramen palatinum posterior* longitudinally elongated, drop-shaped; *ii.* quadrangular opisthotic in ventral view; *iii.* triangular basioccipital, unequal, with enlarged rostral portion; *iv.* extensive supraoccipital and *v.* extensive contact between parietal and squamosal. The last two features allowed additional information that enrich the diagnosis of *A. lepida* and the 25 informative characters that could be scored for this species – along with the new cladistic analysis – provide stronger evidence to understand the early history of Pelomedusoides as well as the definition and diagnosis of Podocnemidoidea lineages.

Keywords: Lower Cretaceous. Paleontology. Cranial comparative osteology. Phylogeny. Systematics. Bothremydidae

LISTA DE ILUSTRAÇÕES E QUADROS

- Figura 1** Árvore filogenética simplificada de Pelomedusoides e sua cronoestratigrafia. Extraída e modificada de: Gaffney *et al.* (2006, 2011) e Romano *et al.* (2014).....12
- Figura 2** Mapa mostrando a localidade tipo (estrela) de *Atolchelys lepida*, com demarcação da bacia Sergipe-Alagoas. Extraído de: Romano *et al.* (2014).....13
- Figura 3** Crânio de *Atolchelys lepida* (UERJ.MC2) em vistas: A) dorsal; B) ventral; C) lateral direita; D) lateral esquerda; E) rostral e F) caudal. Escala: 2cm.....16
- Figura 4** Mandíbula de *Atolchelys lepida* (UERJ.MC2) em vistas: A) ventral e B) dorsal. Em A observa-se um par de ceratohioides. Escala: 2cm.....17
- Figura 5** Concreção contendo elementos do casco (molde externo do plastrão e elementos da carapaça) e esqueleto apendicular de *Atolchelys lepida* (UERJ.MC2). Escala: 10cm.....17
- Quadro 1** Lista de táxons terminais utilizados na reconstrução filogenética.....21
- Figura 6** Delineamento da vista dorsal de *Atolchelys lepida* (UERJ.MC2) com destaque (em vermelho) dos ossos que compõe os elementos da cobertura dérmica. Escala: 2cm.....25
- Quadro 2** Parâmetros de buscas heurísticas realizadas.....100

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

Institucionais:

MZUSP: Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo;

UERJ: Universidade do Estado do Rio de Janeiro;

UFV: Universidade Federal de Viçosa;

UFRPE: Universidade Federal Rural de Pernambuco.

Anatômicas:

ane: *apertura narium externa*;

ex: exoccipital;

fo: *fossa orbitalis*;

fp: *forame prepalatinum*;

fr: frontal;

ju: jugal;

mx: maxila;

op: opistótico;

pa: parietal;

pf: pré-frontal;

pm: pré-maxila;

po: pós-orbital;

pr: proótico;

qj: quadradojugal;

qu: quadrado;

so: supraoccipital;

sq: esquamosal.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO	10
OBJETIVOS	14
Objetivo geral.....	14
Objetivos específicos.....	15
MATERIAIS E MÉTODOS	15
Preparação e descrição osteológica do material.....	15
Análise filogenética.....	18
RESULTADOS	25
Descrição osteológica.....	25
Elementos da cobertura dérmica.....	25
Elementos palatais.....	29
Elementos do palatoquadrado.....	30
Análise filogenética.....	32
Lista de caracteres.....	32
Lista de caracteres não-informativos removidos de Gaffney <i>et al.</i> (2006).....	98
Filogenia.....	100
DISCUSSÃO	101
CONCLUSÃO	103
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	104
APÊNDICE I.....	109
APÊNDICE II.....	110
APÊNDICE III.....	111
APÊNDICE IV.....	112
APÊNDICE V.....	135

1. INTRODUÇÃO

Pelomedusoides é um grupo de Pleurodira (Testudines) que inclui cinco famílias: Araripemydidae, Euraxemydidae, Bothremydidae, Podocnemididae e Pelomedusidae, sendo as três primeiras representadas exclusivamente por fósseis distribuídos no intervalo Cretáceo–Paleógeno (De Lapparent 2000; Gaffney *et al.*, 2006; Oliveira & Romano, 2007; Gaffney *et al.*, 2011; Gaffney & Krause, 2011; Sereno & ElShafie, 2013; Romano *et al.*, 2014). Podocnemididae e Pelomedusidae abrigam espécies viventes restritas à América do Sul/Madagascar e à África/Madagascar, respectivamente. Entretanto, o extenso registro fóssil de Pelomedusoides (inclusive com maior distribuição nas duas famílias viventes), com espécies encontradas na América do Norte e do Sul, África, Madagascar e Eurásia, evidencia uma grande diversidade do grupo no passado (Gaffney *et al.*, 2006). Apesar de Pleurodira ter sido considerado menos diversificado que seu grupo-irmão, Cryptodira, radiações outrora desconhecidas revelam táxons com ampla variação morfológica (Gaffney *et al.*, 2006, 2011). Dessa forma, o estudo de espécies fósseis do grupo como um todo, principalmente de Pelomedusoides, seu maior clado, revela uma história evolutiva mais complexa do que se imaginava, incluindo, além de uma ampla distribuição geográfica, grande diversidade morfológica e diferentes estratégias ecológicas (Gaffney *et al.*, 2006; Romano & Azevedo, 2006; Gaffney *et al.*, 2011; Cadena, 2015; Ferreira *et al.*, 2018).

Araripemydidae é representada por *Araripemys barreto* Price, 1973, do Aptiano–Albiano ($\pm 112.6 - 109$ Ma), proveniente da Bacia do Araripe, Cretáceo Inferior do Brasil e por *Tachetochelys decorata* De Lapparent, 1980, do Aptiano ($\pm 122.46 - 112.6$ Ma) do Níger, proveniente da Formação Elrhaz. Euraxemydidae compreende *Euraxemys essweini* Gaffney, Tong & Meylan, 2006, do Albiano ($\pm 112.6 - 99.7$ Ma) da Formação Santana do Brasil e *Dirqadim schaefferi* Gaffney, Tong & Meylan, 2006, do Cenomaniano ($\pm 99.7 - 94.3$ Ma) do Marrocos. Bothremydidae e Podocnemididae são os clados de Pelomedusoides com maiores abundância e diversidade no registro fóssil, porém, ao contrário de Podocnemididae, Bothremydidae trata-se de uma linhagem extinta e é representada exclusivamente por fósseis coletados no intervalo Cretáceo–Paleógeno em regiões da África, Madagascar, Eurásia, América do Norte e do Sul (Gaffney *et al.*, 2001, 2002, 2006; Rabi *et al.*, 2012; Romano *et al.*, 2014; Cadena, 2015; Oliveira *et al.*, 2015; Joyce *et al.*, 2016; Pérez-García, 2016, 2017, 2018). Gaffney *et al.* (2006) expandiu grandemente a diversidade da família com a descrição

de novas espécies concomitante à definição de caracteres morfológicos utilizados para reconstrução filogenética do grupo. Estes mesmos autores propuseram o monofileticismo de quatro clados principais em Bothremydidae: Kurmademydinae (Índia e Madagascar), Cearachelyini (América do Sul e África), Bothremydini e Taphrosphyini (círculo Atlântico). Hipóteses biogeográficas apontam que eventos de vicariância (especificamente a fragmentação do supercontinente Gondwana) e de dispersão são extremamente significativos para a compreensão da distribuição geográfica e diversificação do grupo, principalmente durante o Cretáceo e o Paleoceno (Laurent, 1979; De Lapparent, 1988; Maisey, 1993; De Lapparent, 2000; Romano & Azevedo, 2006; Romano *et al.*, 2014; Joyce *et al.*, 2016; Ferreira *et al.*, 2018).

As relações filogenéticas de Pelomedusoides (figura 1, nó 1) foram exploradas em diversos trabalhos (*e.g.* Meylan, 1996; De Lapparent, 2000; de la Fuente, 2003; Gaffney *et al.*, 2006; Romano & Azevedo, 2006; Cadena *et al.*, 2010; Gaffney *et al.*, 2011; Gaffney & Krause, 2011; Cadena *et al.*, 2012; Sereno & ElShafie, 2013; Romano *et al.*, 2014; Cadena, 2015; Joyce *et al.*, 2016; Pérez-García, 2016, 2018; Ferreira *et al.*, 2018). O trabalho de Gaffney *et al.* (2006) representa um importante marco de cunho taxonômico e sistemático para o grupo, principalmente para as famílias extintas. Através da descrição de uma matriz de caracteres morfológicos e a proposição de uma nova hipótese filogenética para Pelomedusoides, os autores apontam Araripemydidae e Pelomedusidae como grupos-irmãos. Além disso, Bothremydidae é restaurado como grupo-irmão de Podocnemidinura (figura 1, nó 3) (clado composto por Podocnemididae, *Hamadachelys*, *Brasilemys* e *Portezueloemys*), formando a Superfamília Podocnemidoidea (figura 1, nó 2) (recuperada na topologia como grupo-irmão de Euraxemydidae). Trabalhos subsequentes confirmam o posicionamento filogenético de Bothremydidae como grupo-irmão de Pan-Podocnemididae (*sensu* Joyce *et al.*, 2004; que equivale a Podocnemidinura, *sensu* Gaffney *et al.*, 2006) (Gaffney *et al.*, 2011; Romano *et al.*, 2014; Cadena, 2015; Pérez-García, 2016).

Contribuições posteriores ao trabalho de Gaffney *et al.* (2006) (*e.g.* Cadena *et al.*, 2012; Romano *et al.*, 2014; Cadena, 2015; Joyce *et al.*, 2016), entretanto, demonstraram que a topologia originalmente proposta por estes autores, e bem resolvida com base na matriz original de táxons e caracteres, é perturbada devido à inclusão de novos táxons. Além disso, o sistema nomenclatural inicialmente proposto demonstrou ser de difícil aplicabilidade devido ao número excessivo de táxons supra genéricos, justificando a adoção do protocolo proposto

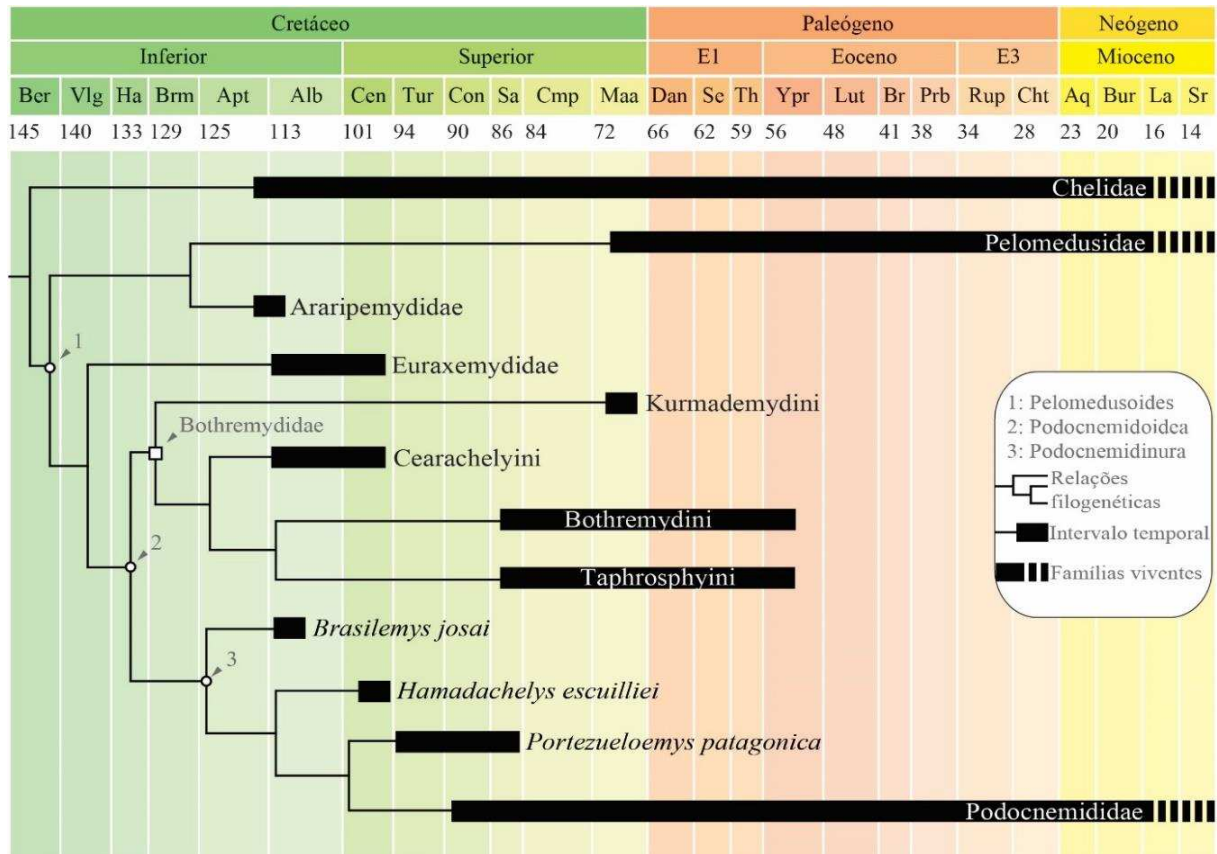


Figura 1 – Árvore filogenética simplificada de Pelomedusoides e sua cronoestratigrafia. Extraída e modificada de: Gaffney *et al.* (2006, 2011) e Romano *et al.* (2014).

por Joyce *et al.* (2004) através do PhyloCode (PhyloCode, 2003) como alternativa nomenclatural para Testudines (Joyce *et al.*, 2016). As mesmas contribuições mostraram que o monofileticismo das 4 tribos de Bothremydidae propostas por Gaffney *et al.* (2006) não se mantém estáveis, tornando necessária a reanálise da base de dados utilizadas nas reconstruções filogenéticas de Pelomedusoides. Ressalta-se ainda que todos os trabalhos sobre a sistemática de Pelomedusoides subsequentes à Gaffney *et al.*, 2006 utilizam a matriz de táxons-caracteres destes autores como base para as novas análises cladísticas.

O registro fóssil proveniente do Cretáceo brasileiro representa grande importância para o entendimento da história evolutiva de Pelomedusoides, uma vez que abriga quase todas as famílias do grupo, com exceção de Pelomedusidae (Romano *et al.*, 2013). Alguns dos registros mais antigos de espécies das famílias Araripemydidae, Euraxemydidae e Bothremydidae provém da Bacia do Araripe, Cretáceo Inferior, intervalo Aptiano–Albiano (Oliveira & Kellner, 2005; Oliveira & Romano, 2007; Oliveira *et al.*, 2009; Romano *et al.*,

2013). Entretanto, esse panorama foi recentemente alterado com a descrição de um novo Pleurodira proveniente de uma unidade litoestratigráfica mais antiga, o Barremiano (Romano *et al.*, 2014).

Atolchelys lepida Romano, Gallo, Ramos & Antonioli, 2014 é proveniente da Formação Morro do Chaves, localizada na Bacia Sergipe-Alagoas (figura 2), com intervalo de deposição entre o Barremiano Superior–Aptiano Inferior. O holótipo – e único espécime conhecido – foi encontrado em uma concreção carbonática preservando o crânio, mandíbula, um par de ceratohioides, plastrão, elementos da carapaça e do esqueleto apendicular. Coletada em uma unidade litoestratigráfica identificada como pertencente ao final do Barremiano (± 125 Ma), a espécie é a mais antiga conhecida da família Bothremydidae e o fóssil de tartaruga mais antigo do Brasil. Esse achado tem grande significância biogeográfica e na calibração e datação molecular do grupo coroa de Pelomedusoides, uma vez que diminuiu por mais 12 milhões de anos a idade mínima do clado, além de fornecer uma nova hipótese filogenética sobre o início da evolução de Bothremydidae, uma vez que *A. lepida* foi recuperada no primeiro nó de divergência deste clado (Romano *et al.*, 2014). A diagnose da espécie inclui: *i. foramen palatinum posterior* alongado longitudinalmente, em formato de gota; *ii. opistótico* quadrangular em vista ventral e *iii. basioccipital* triangular, desigual, com a porção rostral alargada.

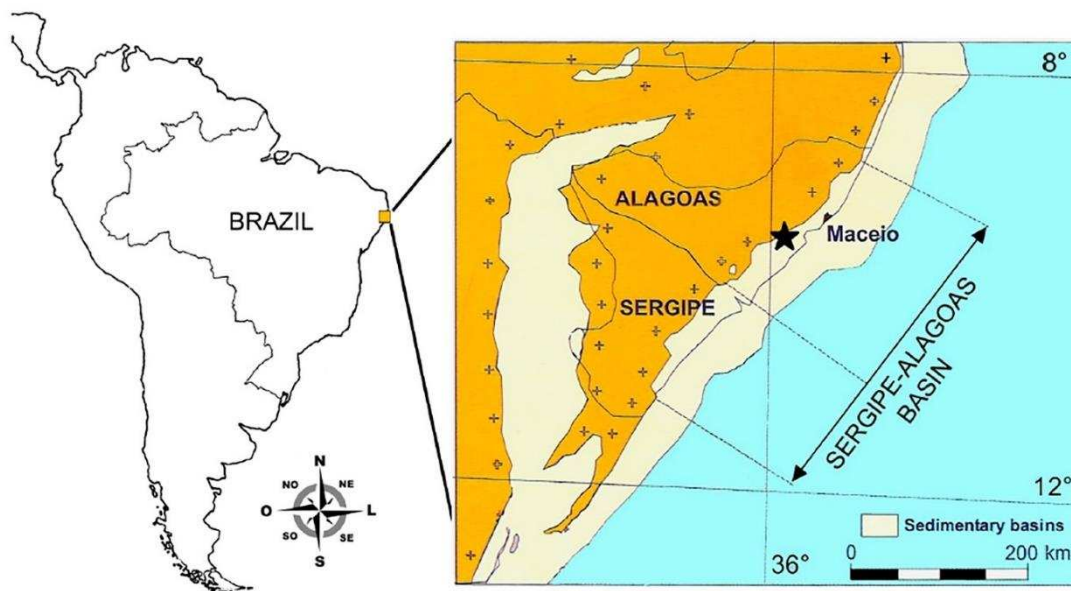


Figura 2 – Mapa mostrando a localidade tipo (estrela) de *Atolchelys lepida*, com demarcação da bacia Sergipe-Alagoas. Extraído de: Romano *et al.* (2014).

A descrição original da espécie, no entanto, foi deveras sucinta e baseada em um exemplar que, embora muito bem preservado, encontrava-se parcialmente preparado. Justifica-se assim a preparação completa do material para que nova descrição pudesse ser feita. Uma descrição complementar, com ênfase nas estruturas de interesse taxonômico e sistemático, permitiu a codificação de novos caracteres informativos a serem acrescentados à matriz utilizada na descrição original, bem como uma descrição comparativa com demais Pelomedusoides. Ressalta-se ainda que alguns trabalhos base para o entendimento da sistemática do grupo como um todo (*e.g.* Gaffney *et al.*, 2006; Cadena, 2015; Ferreira *et al.*, 2018) possuem defasagens no que tange à escolha e descrição dos caracteres (*e.g.* dependência de caracteres; uso de caracteres contínuos; problemas semânticos que envolvem abstração e impossibilitam a compreensão real da variação morfológica etc.) (Fitzhugh, 2006; Sereno, 2007). Tais defasagens implicam diretamente as hipóteses filogenéticas propostas por esses autores, uma vez que estão em desacordo com as bases lógicas para reconstrução filogenética de forma geral.

Juntamente à codificação de caracteres para a espécie em questão, uma reanálise (*i.e.*, redescricao semântica dos caracteres; eliminação de caracteres dependentes e não-informativos; ajustes de morfoclinas etc.) deveriam preceder a proposição de uma nova hipótese de homologia para o grupo, possibilitando verificar não somente o posicionamento de *Atolchelys lepida*, mas também revisar a sistemática/taxonomia corrente para Pelomedusoides de forma geral. Até o momento, apenas Joyce *et al.* (2016) realizaram adequações mais pronunciadas à matriz de táxons-caracteres de Gaffney *et al.* (2006), pontualmente, ajustando a codificação de caracteres multiestado a fim de acertar morfoclinas. Ademais, as modificações propostas por outros autores foram pequenas ou envolveram somente a inclusão de novos caracteres, em sua maioria, dependentes de caracteres já existentes na matriz de dados, justificando assim os objetivos propostos no presente trabalho.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo geral:

Realizar a primeira descrição osteológica craniana completa do holótipo de *Atolchelys lepida*, bem como revisar o posicionamento filogenético da espécie.

2.2. Objetivos específicos:

2.2.1. Revisar a diagnose de *Atolchelys lepida* e propor uma emenda à diagnose que caracterize mais precisa e completamente a espécie;

2.2.2. Revisar as matrizes de caracteres propostas para filogenia de Pelomedusoides por Gaffney *et al.* (2006) e reanalisada por Romano *et al.* (2014), Cadena (2015), Joyce *et al.* (2016) e Ferreira *et al.* (2018);

2.2.3. Realizar um estudo detalhado dos caracteres morfológicos utilizados na reconstrução filogenética de Pelomedusoides;

2.2.4. Confeccionar uma nova matriz geral para Pelomedusoides após a reanálise, exclusão, recombinação e redescrição de caracteres descritos anteriores;

2.2.5. Propor uma nova hipótese filogenética para Pelomedusoides.

3. MATERIAIS E MÉTODOS

3.1. Preparação e descrição osteológica do material:

O holótipo de *Atolchelys lepida* (UERJ.MC2) provém da coleção paleontológica do Departamento de Zoologia da Universidade do Estado do Rio de Janeiro (UERJ). O espécime foi emprestado pela curadora desta coleção, Profa. Dra. Valéria Gallo, para a realização do presente estudo. A curadora autorizou a efetuação de preparação complementar do espécime, realizada no Laboratório de Paleontologia e Osteologia Comparada – LAPOC/DBA, através das técnicas de preparação: i) mecânica, com auxílio de um marteleto pneumático que proporciona abrasão ao material rochoso e ii) química, que permite a dissolução do sedimento através de reações químicas (Nobre & Carvalho, 2010). A preparação do crânio (figura 3) foi quase totalmente realizada, optando-se por manter parte da matriz sedimentar com intuito de preservar a integridade do material fóssil acessado. A mandíbula (figura 4) e a concreção contendo os elementos pós-craniais (figura 5) foram parcialmente preparados.

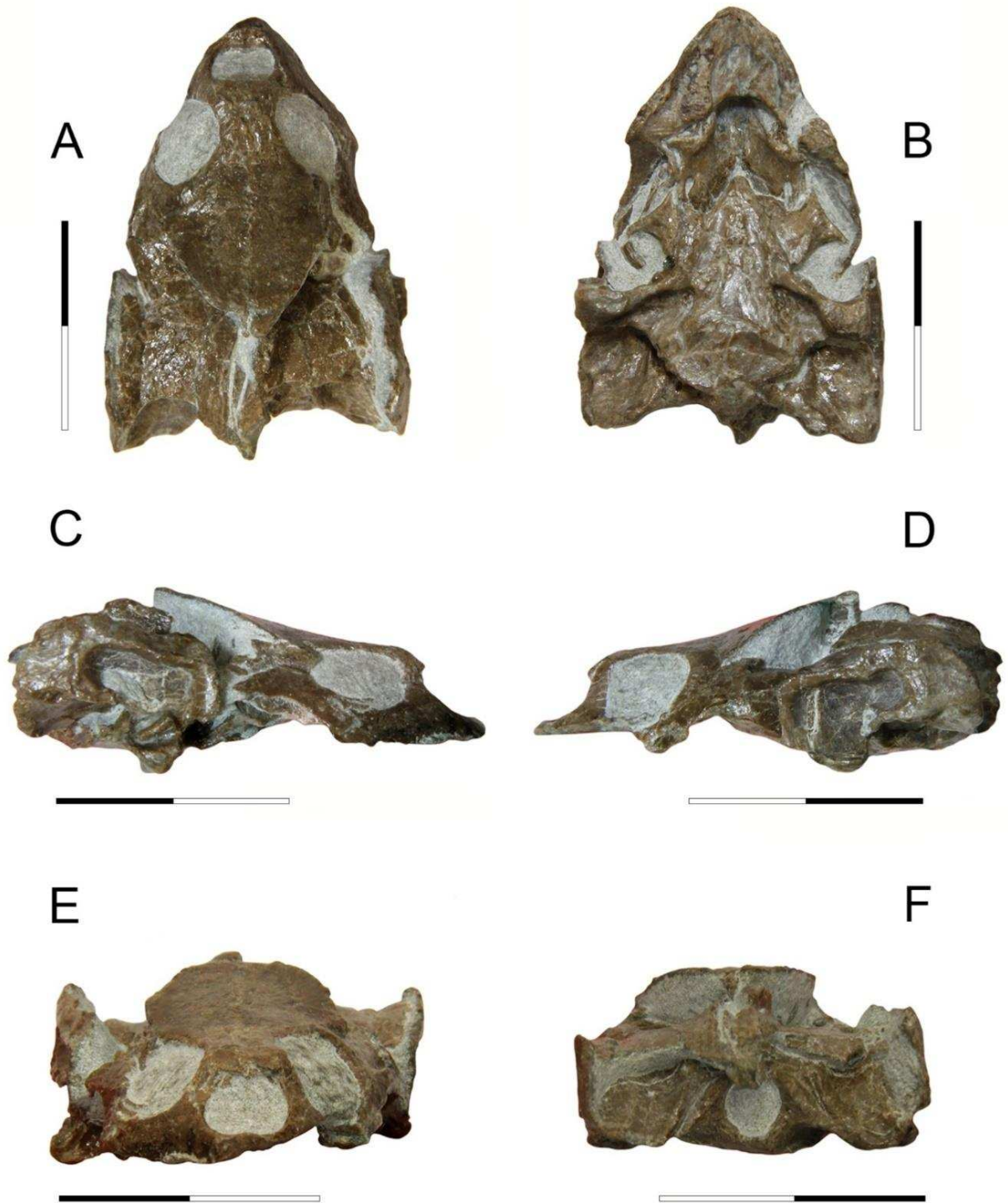


Figura 3 – Crânio de *Atolchelys lepida* (UERJ.MC2) em vistas: A) dorsal; B) ventral; C) lateral direita; D) lateral esquerda; E) rostral e F) caudal. Escala: 2cm.



Figura 4 – Mandíbula de *Atolchelys lepida* (UERJ.MC2) em vistas: A) ventral e B) dorsal. Em A observa-se um par de ceratohioides. Escala: 2cm.



Figura 5 – Concreção contendo elementos do casco (molde externo do plastrão e elementos da carapaça) e esqueleto apendicular de *Atolchelys lepida* (UERJ.MC2). Escala: 10cm.

Posteriormente, foi feita descrição osteológica detalhada dos ossos que compõe o esqueleto craniano de *A. lepida*, com ênfase nas estruturas de relevância taxonômica e sistemática. A descrição foi realizada com base em outros trabalhos de cunho osteológico de tartarugas fósseis e viventes (*e.g.* Gaffney, 1972 e 1979, Gaffney *et al.*, 2006; Cadena, 2015; Joyce *et al.*, 2016; Pérez-García, 2016; Sterli & de la Fuente, 2016). Seguindo a estruturação topológica proposta por Gaffney *et al.* (1979), a descrição compreendeu a seguinte organização: i) elementos da cobertura dérmica (*i.e.*, pré-frontal; frontal; parietal; jugal; quadradojugal; esquamosal; pós-orbital); ii) elementos palatais (*i.e.*, pré-maxila; maxila; vômer e palatino) e iii) elementos do palatoquadrado (*i.e.*, quadrado e pterigoide) e iv) elementos da caixa craniana (*i.e.*, supraoccipital; exoccipital; basioccipital; proótico; opistótico e basisfenoide). As terminologias “anterior”, “posterior”, “superior” e “inferior” foram substituídas por “rostral”, “caudal”, “dorsal” e “ventral”, respectivamente, em referência às orientações anatômicas descritas para animais quadrúpedes, diferindo a nomenclatura comumente empregada na literatura médica daquela padronizada pela *Nomina Anatomica Veterinaria*, aqui adotada seguindo a recomendação de Smith & Dodson (2003).

A descrição abordou o estado de preservação de cada elemento ósseo após o processo de preparação, destacando estruturas e contatos observados com outros ossos. Além disso, uma abordagem osteológica comparativa com outros Pelomedusoides foi realizada posteriormente à descrição de *Atolchelys lepida*. Com isso, foi possível realizar a primeira descrição craniana comparativa entre esta espécie e demais Pelomedusoides. Finalmente, a diagnose original de Romano *et al.* (2014) foi revisada e proposta uma emenda à diagnose com intuito de elencar novas autapomorfias que caracterizassem mais precisamente a espécie redescrita.

3.2. Análise filogenética:

As matrizes de Gaffney *et al.* (2006), Romano *et al.* (2014), Cadena (2015), Joyce *et al.* (2016) e Ferreira *et al.* (2018) foram revisadas com objetivo de avaliar os diversos caracteres propostos e, a partir de uma seleção qualitativa, incorporar caracteres bem estruturados em uma nova matriz morfológica para Pelomedusoides. A seleção de táxons terminais para a análise compreendeu todos as espécies descritas e codificadas de Bothremydidae, Euraxemydidae e Araripemydidae, além de um representante para

Podocnemididae e outro para Pelomedusidae. Chelidae foi definido como grupo-externo para polarização de caracteres. Após a seleção de táxons terminais (detalhados no quadro 1), os caracteres não-informativos foram excluídos da matriz, uma vez que não providenciam informação sobre a relação de parentesco entre táxons. Além disso, caracteres dependentes foram combinados com intuito de atender à premissa estrutural lógica de construção de caracteres como variáveis independentes (Serenó, 2007). Quando necessário, os estados de caracteres foram redefinidos e/ou reordenados quando estes formavam morfoclinas (a exemplo do realizado por Joyce *et al.*, 2016), com intuito de permitir o tratamento destes como aditivos na análise filogenética de maneira lógica. Assim, uma nova matriz geral para Pelomedusoides foi construída a partir da reinterpretação, exclusão, combinação e redefinição de caracteres anteriormente utilizados. Uma vez que o trabalho de Gaffney *et al.* (2006) foi a base para trabalhos subsequentes, o foco da revisão de caracteres se deu em cima da lista de caracteres proposta por esses autores. Entretanto, considerou-se também as modificações propostas por trabalhos subsequentes (Cadena, 2015; Joyce *et al.*, 2016 e Ferreira *et al.*, 2018).

Táxon	Clado	Descrição
1. Outgroup	Chelidae	–
2. <i>Sokratra antitra</i>	Stem-Podocnemidoidea	Gaffney & Krause, 2011
3. <i>Hamadachelys escuilliei</i>	Stem-Podocnemididae	Tong & Buffetaut, 1996
4. <i>Brasilemys josai</i>	Stem-Podocnemididae	Broin, 2000
5. <i>Pelomedusa subrufa</i>	Pelomedusidae	Lacépède, 1788
6. <i>Podocnemis expansa</i>	Podocnemididae	Schweigger, 1812
7. <i>Araripemys barretoii</i>	Araripemydidae	Price, 1973
8. <i>Tachetochelys decorata</i>	Araripemydidae	Broin, 1980
9. <i>Euraxemys essweini</i>	Euraxemydidae	Gaffney, Tong & Meylan, 2006
10. <i>Dirqadim schaefferi</i>	Euraxemydidae	Gaffney, Tong & Meylan, 2006
11. <i>Atolchelys lepida</i>	Bothremydidae	Romano, Gallo, Ramos & Antonioli, 2014
12. <i>Sankuchemys sethnai</i>	Bothremydidae	Gaffney, Sahni, Schleich, Slngh

		& Srivastava, 2003
13. <i>Kurmademys kallamedensis</i>	Bothremydidae	Gaffney, Chatterjee & Rudra, 2001
14. <i>Kinkonychelys rogersi</i>	Bothremydidae	Gaffney, Krause & Zalmout, 2009
15. <i>Cearachelys placidoi</i>	Bothremydidae	Gaffney, Campos & Hirayama, 2001
16. <i>Galianemys whitei</i>	Bothremydidae	Gaffney, Tong & Meylan, 2002
17. <i>Galianemys emringeri</i>	Bothremydidae	Gaffney, Tong & Meylan, 2002
18. <i>Algorachelus tibert</i>	Bothremydidae	Joyce, Lyson & Kirkland, 2016
19. <i>Palemys bowerbankii</i>	Bothremydidae	Pérez-García, 2018
20. <i>Tartaruscula teodorii</i>	Bothremydidae	Pérez-García, 2016
21. <i>Polysternon provinciale</i>	Bothremydidae	Matheron, 1869
22. <i>Foxemys mechinorum</i>	Bothremydidae	Tong, Gaffney & Buffetaut, 1998
23. <i>Foxemys trabanti</i>	Bothremydidae	Rabi, Tong & Botfalvai, 2012
24. <i>Rosasia sautoi</i>	Bothremydidae	Carrington da Costa, 1940
25. <i>Zolhafah bella</i>	Bothremydidae	Broin & Werner, 1998
26. <i>Araiochelys hirayamai</i>	Bothremydidae	Gaffney, Tong & Meylan, 2006
27. <i>Chedighaii barberii</i>	Bothremydidae	Schmidt, 1940
28. <i>Chedighaii hutchisoni</i>	Bothremydidae	Gaffney, Tong & Meylan, 2006
29. <i>Bothremys kellyi</i>	Bothremydidae	Gaffney, Tong & Meylan, 2006
30. <i>Bothremys arabicus</i>	Bothremydidae	Zalmout, Mustafa & Wilson, 2005
31. <i>Bothremys cooki</i>	Bothremydidae	Leidy, 1865
32. <i>Bothremys maghrebiana</i>	Bothremydidae	Gaffney, Tong & Meylan, 2006
33. <i>Nigeremys gigantea</i>	Bothremydidae	Bergounoux & Crouzel, 1968
34. <i>Arenila krebsi</i>	Bothremydidae	Broin & Werner, 1998
35. <i>Acleistochelys maliensis</i>	Bothremydidae	Gaffney, Roberts, Sissoko, Bouaré, Tapanila & O'Leary, 2007
36. <i>Azzabaremys moragjonesi</i>	Bothremydidae	Gaffney, Moody & Walker, 2001

37. <i>Chupacabrachelys complexus</i>	Bothremydidae	Lehman & Wick, 2010
38. <i>Elochelys convenarum</i>	Bothremydidae	Laurent, Tong & Claude, 2002
39. <i>Elochelys perfecta</i>	Bothremydidae	Nopcsa, 1931
40. <i>Labrostocheleya galkini</i>	Bothremydidae	Gaffney, Tong & Meylan, 2006
41. <i>Rhothonemys brinkmani</i>	Bothremydidae	Gaffney, Tong & Meylan, 2006
42. <i>Phosphatochelys tadfordi</i>	Bothremydidae	Gaffney & Tong, 2003
43. <i>Ummulisani rutgersensis</i>	Bothremydidae	Gaffney, Tong & Meylan, 2006
44. <i>Taphrosphys congolensis</i>	Bothremydidae	Dollo, 1913
45. <i>Taphrosphys ippolitoi</i>	Bothremydidae	Gaffney, Tong & Meylan, 2006
46. <i>Taphrosphys sulcatus</i>	Bothremydidae	Leidy, 1856
47. <i>Puentemys mushaisaensis</i>	Bothremydidae	Cadena, Bloch & Jaramillo, 2012
48. <i>Algorachelus peregrinus</i>	Bothremydidae	Pérez-García, 2017

Quadro 1 – Lista de táxons terminais utilizados na reconstrução filogenética.

O conceito de homologia (*i.e.*, similaridade devido à ancestralidade comum) adotado foi o proposto em termos operacionais por Nixon & Carpenter (2011), considerando que os estados de caracteres definidos e codificados na matriz representam as hipóteses de homologia a serem testadas através de inferência filogenética. Ou seja, através dos caracteres declarados, assume-se que há homologia topológica (em nível genético) e embrionária (em nível ontogenético) entre as estruturas observadas, descritas (através dos caracteres) e codificadas (por meio de estados de caracteres) para os táxons terminais. A codificação por meio de estados de caracteres permitiu testar, através de inferência filogenética (*i.e.*, teste de congruência) se há homologia em nível evolutivo. Entende-se aqui a problemática envolvendo a discussão do conceito de homologia através dos séculos (*e.g.* Lankester, 1870; Hennig, 1965; Platnick, 1979; Farris, 1983; Roth, 1984; Sober, 1988; de Pinna, 1991; Brigandt, 2003; Felsenstein, 2004; Sereno, 2005; Fitzhugh, 2006b; Sereno, 2007; Nixon & Carpenter, 2011; Brower & de Pinna, 2012; Nixon & Carpenter, 2012,2013; Assis, 2013; Platnick, 2013; Farris, 2014; Fitzhugh, 2014; Brower & de Pinna, 2014; Richter, 2016; Rieppel, 2016; Fitzhugh, 2016a). Apesar da problemática epistemológica envolvendo a discussão sobre homólogos, a proposição de Nixon & Carpenter (2011) se adequa melhor à metodologia aqui

utilizada devido ao escopo empírico do presente trabalho. Assim, através do uso operacional de metodologia cladística, foi possível propor e testar novas hipóteses de homologia para Pelomedusoides, revisando, dessa forma, a hipótese filogenética corrente para o grupo.

Seguindo o mesmo viés operacional, a redescrição dos caracteres seguiu a proposição semântica de Sereno (2007), com intuito de padronizar a matriz e eliminar redundâncias e dependências entre caracteres. Assim, denomina-se “caracteres” as características expressas como variáveis independentes e “estados de caracteres” como condições mutuamente exclusivas do caráter (Farris, 1983; Felsenstein, 1983; Sereno, 2007). A combinação de ambos (caracteres e estados de caracteres) é requerida para a declaração do caráter e envolve quatro componentes funcionais fundamentais: i) localizador; ii) variável; iii) qualificador da variável e iv) estados de caracteres. Estes componentes existem em dois padrões mutuamente exclusivos: neomórfico ou transformacional. O primeiro diz respeito a caracteres binários que tratam apenas presença/ausência, nos quais apenas o componente “localizador” é aplicável. Já o segundo se refere aos caracteres binários ou multiestado que descrevem variações observadas em uma estrutura presente em todos os estados de caracteres declarados que, portanto, além do “localizador”, apresentam o componente “variável” e, em alguns casos, “qualificador da variável”.

A escolha e adoção da proposição semântica de Sereno (2007) no presente trabalho foi feita com intuito de corrigir problemas de abstração e dúvidas relacionados ao entendimento da morfologia descrita em caracteres utilizados em trabalhos supracitados sobre a sistemática de Pelomedusoides. A padronização semântica permite evitar problemas lógicos e estruturais envolvendo a declaração de caracteres, uma vez que o uso concomitante das semânticas neomórfica e transformacional (que descrevem caracteres de naturezas distintas) se mostrou problemático em análises filogenéticas, potencialmente comprometendo as resoluções das árvores encontradas. Através dessa padronização, todos os elementos funcionais que compõe a declaração do caráter são mencionados (quando presentes), facilitando a compreensão morfológica e permitindo que a estruturação das hipóteses de homologia através da confecção da matriz de caracteres que obedeça às premissas lógicas em acordo com a metodologia cladística. Além desta questão teórica, a prática aqui adotada providencia uma descrição dos dados (caracteres) que permite melhor repetibilidade dos mesmos com o futuro incremento do número de espécies de Pelomedusoides (*i.e.*, futuros achados de novas espécies que venham a ser incorporados à matriz de táxons-caracteres).

A reconstrução filogenética foi feita através de metodologia cladística por meio de buscas de árvores utilizando critério de parcimônia e algoritmos de busca heurística tradicionais (*i.e.*, algoritmos não-exatos) (Farris, 1970, 1982; Nixon & Carpenter, 1996) e das Novas Tecnologias (Nixon, 1999; Goloboff, 1999). A matriz foi editada no programa WinClada (Nixon, 2002) e a análise filogenética foi conduzida no *software* TNT 1.5 (Goloboff & Catalano, 2016). A matriz foi composta por 48 táxons terminais (quadro 1) e 134 caracteres (lista de caracteres), sendo 87 cranianos e 47 pós-cranianos. Alguns caracteres multiestado que formam morfoclinas foram tratados como aditivos ou maximamente conectados (Fitch, 1971; Slowinski, 1993). Estes foram: **2, 8, 26, 31, 32, 49** e **66**. As configurações iniciais padrão do programa foram ajustadas para: memória ampliada para até 30.000 árvores (*Settings / Memory / Max. trees = 30.000*) e as sub-árvores construídas durante a busca de Wagner por RAS (*Random Addition Sequence*) foram feitas com inserção de táxons em diferentes posições utilizando toda a memória disponível (*Settings/ Random Seed = 0*).

Para a busca de árvores mais parcimoniosas, inicialmente foi feita uma busca tradicional (*Traditional Search*) seguida do mecanismo de permuta de ramos por TBR (*Tree Bisection and Reconnection*). Ou seja, o ponto de partida foi uma busca de Wagner, que consiste, de maneira crescente, em adicionar um táxon por vez à sub-árvore e posicioná-lo com base no máximo número de estados de caracteres partilhados e, portanto, menor distância entre ramos (árvores sub-ótimas). Em seguida, as árvores são seccionadas em duas e reconectadas em outros pontos possíveis. Dessa forma, novos rearranjos são feitos com intuito de alcançar novas topologias e maximizar a chance de encontrar os arranjos mais parcimoniosos. As demais (*i.e.*, menos parcimoniosas) são descartadas. Para este passo inicial, seguiu-se os comandos: *Analyze / Traditional search / 1.000 repls. / 200 trees to save per replication / opções “TBR” e “collapse trees after the search”* selecionadas. Após este primeiro passo, os comandos *“Trees>Comparisons>Pruned Trees / IterPCR / Agreement Subtrees”* foram explorados a fim de verificar a existência de possíveis táxons *wildcards*, isto é, táxons que possuem posicionamento conflitante e prejudicam a resolução (*i.e.*, são os táxons responsáveis por colapsar ramos no cálculo do consenso estrito). O primeiro recurso identifica os ramos que devem ser cortados para melhorar a resolução da árvore e apresenta o número de nós ganhos após a retirada dos táxons *wildcards*. O segundo indica quais são os

táxons *wildcards* e o terceiro elimina automaticamente os táxons problemáticos identificados, gerando uma topologia (com menos terminais) sem a perturbação causada pelos *wildcards*.

Partindo de uma base de dados grande, as randomizações feitas na Parcimônia de Wagner são insuficientes para gerar pontos de partida para uma solução estável por meio de novas buscas. O problema gerado por esse artefato fora descrito inicialmente por Maddison (1991), que identificou que através desta estratégia de busca (*i.e.*, parcimônia de Wagner), as soluções podem ficar retidas em “falsas ilhas mais parcimoniosas”. A limitação inerente ao método para uma base de dados grande justificou o desenvolvimento das Novas Tecnologias (Nixon, 1999; Goloboff, 1999) com intuito de explorar outras ilhas mais parcimoniosas e, com isso, topologias mais parcimoniosas (*i.e.*, árvores com menor número de passos). A base de dados aqui apresentada (matriz 134x48) não se enquadra no caso descrito por Maddison (1991), no entanto, por se tratar de uma busca heurística, optamos por explorar as Novas Tecnologias com intuito de assegurar que o resultado encontrado é o mais parcimonioso para a matriz em questão (a exemplo do realizado por Romano *et al.*, 2014).

Primeiramente foi feita uma rodada de *Ratchet* (Nixon, 1999), que consiste em perturbar os dados original através de múltiplos ciclos aleatórios de repesagem e desativação de alguns caracteres e mecanismos de permuta de ramos. Essa perturbação permite explorar novas topologias que não seriam alcançadas através de uma Busca de Wagner convencional, e, com isso, alcançar topologias mais discrepantes daquelas alcançadas por buscas tradicionais. Após a realização de permutas de ramos a partir destas topologias, é possível alcançar novas ilhas de possibilidades (topologias) igualmente ou mais parcimoniosas do que aquelas alcançadas através de uma busca tradicional. Em seguida foi empregado o algoritmo de *Sectorial Search* (Goloboff, 1999a; Goloboff *et al.*, 2003) partindo das árvores salvas na memória. O método subdivide a base de dados original (*i.e.*, conjunto total de táxons terminais) em subsetores e estes são analisados separadamente através de novas buscas dentro de cada setor. Após as buscas, as soluções mais parcimoniosas encontradas são conectadas por TBR e comparadas com as anteriores. Por fim, foi conduzido TBR entre árvores diferentes, dentro da mesma topologia (*Tree-Fusing*) (Goloboff, 1999).

Foi aplicado o consenso estrito (Nelson, 1979) nas soluções mais parcimoniosas e calculados os índices numéricos: índices de consistência (IC) e de retenção (IR) das árvores mais parcimoniosas. O suporte de ramos foi calculado através do índice de Bremer (Bremer, 1994), *Bootstrap* (Felsenstein, 1985) e *Jackknife* (Lanyon, 1985) com intuito de avaliar a

confiança que se pode ter nos ramos da topologia gerada. Uma lista de sinapomorfias comuns foi obtida para os nós e cada táxon, para avaliar os estados de caracteres que representam as sinapomorfias dos nós. Os caracteres foram então mapeados no próprio TNT com intuito de observar as mudanças de estado dentro do grupo, ou seja, mapear as homologias e homoplasias (reversões e convergências).

4. RESULTADOS

4.1. Descrição osteológica:

i) Elementos da cobertura dérmica

Elementos preservados: pré-frontal, frontal, parietal, jugal, quadradojugal, esquamosal e pós-orbital.

Descrição: Os pré-frontais foram completamente preservados. Estes dois elementos, com formato retangular, formam a cobertura da *fossa nasalis*, delineando a margem caudal da *apertura narium externa*. Além disso, formam a margem rostromedial da órbita. Contatam a maxila rostralmente e os frontais caudalmente. Os pré-frontais de *Atolchelys lepida* formam duas placas retilíneas em quase toda sua extensão que forma parte do teto do crânio, sendo a borda rostral (*i.e.*, que delimita a margem caudal da *apertura narium externa*) levemente curvada.

Os frontais, completamente preservados, são dois ossos achatados e de formato quadrangular que formam a porção mias caudal da cobertura craniana interorbital. Delimitam a margem caudomedial da órbita. Contatam os pré-frontais rostralmente, parietal caudalmente e pós-orbitais lateralmente.

Os parietais foram bastante preservados, sendo possível identificar duas extensas quebras que se estendem caudomedialmente devido ao achatamento dorsoventral do crânio. Essas duas placas dorsais (sendo a esquerda melhor preservada no exemplar) são extensas, uma vez que a margem caudal delimita um entalhe temporal pouco desenvolvido na espécie. Possuem uma sutura retilínea com frontais rostralmente. Lateralmente, contata os pós-orbitais

e quadradojugais, chegando até os esquamosais na porção caudal, uma vez que o pequeno desenvolvimento do entalhe temporal permite uma pequena sutura entre esses ossos.

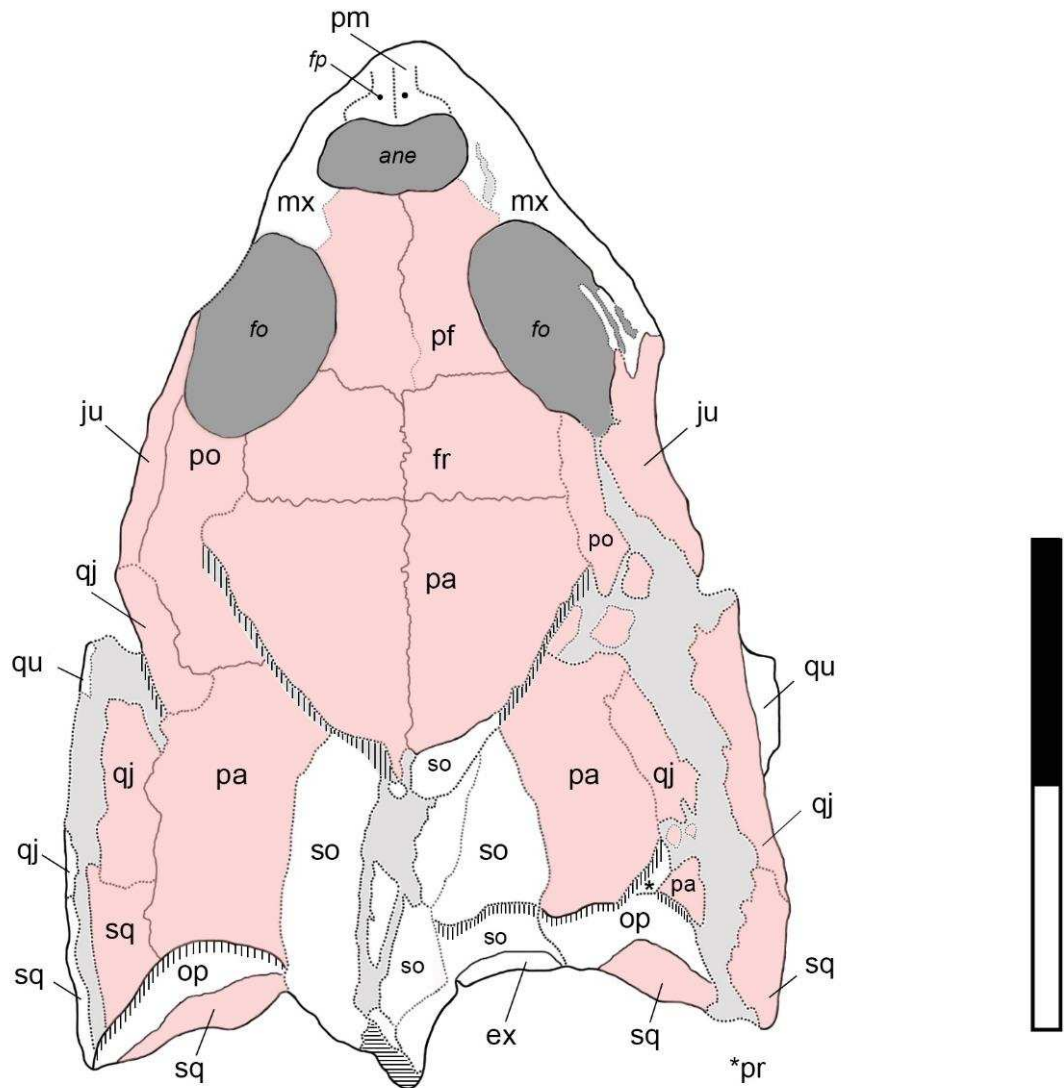


Figura 6 – Delineamento da vista dorsal de *Atolchelys lepida* (UERJ.MC2) com destaque (em vermelho) dos ossos que compõe os elementos da cobertura dérmica. Escala: 2cm.

Os frontais, completamente preservados, são dois ossos achatados e de formato quadrangular que formam a porção mais caudal da cobertura craniana interorbital. Delimitam a margem caudomedial da órbita. Contatam os pré-frontais rostralmente, parietal caudalmente e pós-orbitais lateralmente.

Os parietais foram bastante preservados, sendo possível identificar duas extensas quebras que se estendem caudomedialmente devido ao achatamento dorsoventral do crânio. Essas duas placas dorsais (sendo a esquerda melhor preservada no exemplar) são extensas, uma vez que a margem caudal delimita um entalhe temporal pouco desenvolvido na espécie. Possuem uma sutura retilínea com frontais rostralmente. Lateralmente, contata os pós-orbitais e quadradojugais, chegando até os esquamosais na porção caudal, uma vez que o pequeno desenvolvimento do entalhe temporal permite uma pequena sutura entre esses ossos.

Os jugais formam duas placas planas, laterais e afiladas que formam grande parte do entalhe lateral em *A. lepida*. Este entalhe, com curvaturas visíveis em ambos os lados, indicam uma grande exposição dos jugais no entalhe lateral. Apesar do achatamento dorsoventral do crânio, é possível identificar, no lado direito, uma exposição de parte do *processus trochlearis pterygoidei*, indicando desenvolvimento do entalhe. Formam a margem caudoventral da órbita, contatando os pós-orbitais lateromedialmente. No lado esquerdo é possível observar, na porção caudal do jugal, contato com o quadradojugal. Já no lado direito, este contato não é observado, entretanto o contato rostral com o maxilar é preservado, o que não é observado no lado esquerdo devido à extremidade caudal do maxilar não se preservar neste lado do crânio.

Os quadradojugais foram parcialmente preservados, sendo dois ossos planos que formam a porção caudal do entalhe lateral (visto apenas no lado esquerdo). Em *Atolchelys lepida*, o quadradojugal contata o jugal rostralmente, sendo essa porção anterior ao quadrado. Estendendo-se caudodorsalmente ao quadrado, uma sutura lateromedial é observada com o parietal, além da extremidade caudal do quadrado jugal exibir contato com o esquamosal.

Os esquamosais são dois ossos cônicos que cobrem o *antrum postotico*, espaço que se estende caudodorsalmente ao quadrado. Bem preservados nas vistas laterais, contatam o quadradojugal e quadrado rostralmente, parietal laterocaudalmente e formam parte do entalhe temporal, o que não é observado no lado direito uma vez que o parietal se encontra mais fragmentado em sua extremidade caudal neste lado do crânio. Na vista ventral observa-se um contato lateromedial com os opistóticos e um pequeno contato rostral com a porção do quadrado observada em vista ventral.

Os pós-orbitais de *Atolchelys lepida* são duas placas planas e extensas que formam a margem caudal da órbita. Estendem-se caudalmente contatando os jugais e frontais lateralmente, quadradojugal e parietal caudalmente.

Osteologia comparada: Um importante aspecto da configuração geral dos elementos da cobertura dérmica de *Atolchelys lepida* que diferencia essa espécie dos demais Pelomedusoides está relacionado ao pequeno desenvolvimento do entalhe temporal. Apesar deste ser um aspecto com grande variação morfológica observada entre Pelomedusoides, entre as espécies que também possuem entalhe temporal menos desenvolvido (*e.g. Dirqadim schaefferi* e alguns representantes de Bothremydini e Taphrosphyini), *A. lepida* assemelha-se mais à *Dirqadim schaefferi* (Euraxemydidae) nesse quesito. Caracterizadas por um extenso parietal que participa de grande parte da cobertura dérmica, apenas o supraoccipital, exoccipital, esquamosal opistótico e um pequeno fragmento do proótico são visíveis na porção caudal do crânio (não cobertos pelo parietal). A ausência de contato entre parietal e esquamosal é considerada uma sinapomorfia de Pelomedusoides, sendo *D. schaefferi* o único caso de reversão até então discutido por Gaffney et al. (2006), caracterizando uma autoplesiomorfia para a espécie. Entretanto, a preparação de *A. lepida* revelou a presença deste contato, indicando uma simplesiomorfia das duas espécies.

Outro importante destaque refere-se à extensão do pós-orbital, jugal e quadradojugal, todos bastante pronunciados em *A. lepida*. O pós-orbital é mais extenso que em Araripemydidae e Euraxemydidae. Em representantes de Bothremydidae que possuem entalhe temporal muito pronunciado (*e.g. Kurmademys, Galianemys, Foxemys, Araiochelys*), o pós-orbital chega à margem caudal do entalhe, variando em extensão de acordo com o desenvolvimento do entalhe. Nestes, o pós-orbital exibe um extenso contato que se estende caudomedialmente assim como observado em *A. lepida*. Esse aspecto também é encontrado em espécies de Bothremydidae com entalhe menos pronunciado (*e.g., Bothremys maghrebiana, Bothremys kellyi*).

No que se refere à formação do entalhe lateral, *A. lepida* possui relativo desenvolvimento, sendo formado em sua maior parte pelo jugal e em menor contribuição pelo quadradojugal. Essa característica também é observada em Araripemydidae, Euraxemydidae, Pelomedusidae. Em Kurmademys o entalhe também é desenvolvido, entretanto é formado pelo quadradojugal em quase toda sua totalidade, uma vez que o jugal é retraído em direção à margem caudal da órbita, não participando da formação desse entalhe. Já em Bothremydidae que apresentam entalhe lateral muito pouco desenvolvido (*e.g., Cearachelys, Galianemys, Foxemys, Polysternon, Zolhafah, Bothremys*), a margem inferior do quadradojugal é retilínea, não exibindo curvatura do entalhe.

ii) *Elementos palatais*

Elementos preservados: pré-maxilar, maxilar, vômer e palatino.

Descrição: Os pré-maxilares de *Atolchelys lepida* são ossos em formato de cunha que formam a superfície dorsal da *fossa nasalis* e, ventralmente, as margens rostrais das *aperturae narium externa*. Na vista dorsal, a sutura com o maxilar não se encontra muito bem delimitada, principalmente em sua porção mais rostral. É possível observar os *foramina praepalatinum* nessa vista. Já na vista ventral, os pré-maxilares contatam os maxilares lateralmente e o vômer caudalmente.

O maxilar apresenta superfícies de trituração em formato triangular bastante desenvolvidas, composta por uma crista labial e outra lingual. Ao longo da crista lingual observam-se várias fossas dispostas de maneira retilínea ao longo da crista. O maxilar contata os pré-maxilares rostralmente, as *aperturae narium externa* lateromedialmente, os palatinos caudalmente. Em vista dorsal, contatam os pré-frontais, apresentando um pequeno processo dorsal em direção a esses ossos. Além disso, formam uma grande porção da margem lateral da órbita. O contato com o jugal é observado na extremidade caudal do maxilar (lado direito).

O vômer, nesta espécie, é um elemento único localizado entre as *aperturae narium interni*, impedindo o contato entre ambas. Contata os pré-maxilares rostralmente e os palatinos caudalmente. Em *A. lepida*, a estrutura é suturada apenas na porção rostral.

Os palatinos foram bem preservados apesar de aparentemente deslocados devido aos efeitos tafonômicos sofridos pelo exemplar. As duas placas horizontais e relativamente chatas formam a porção medial do assoalho da fossa orbital, parte do *foramen orbitonasale* e as porções caudais das *aperturae narium interni*. Estendem-se lateralmente formando a margem medial das superfícies de trituração. Forma a porção rostral do *sulcus palatinum pterygoideus* e, apesar das margens caudais dos palatinos estarem bem demarcadas e indicar que havia contato entre esses ossos e os pterigoides, a sutura não foi preservada. Os *foramina palatinum posterior* se localizam na extremidade caudal dos palatinos, possuem formato de gota e a abertura destes dois *foramina* estão em contato com o sedimento que, neste exemplar, permeia os palatinos e pterigoides. Por fim, exibem um pequeno contato lateral com os jugais.

Osteologia comparada: *Atolchelys lepida* destaca-se em relação à Pelomedusidae, alguns Podocnemididae e Araripemydidae por apresentar, principalmente, grande desenvolvimento do maxilar. Essa estrutura é caracterizada por possuir superfícies de trituração desenvolvidas, com presença de cristas acessórias, assim como observado em Euraxemydidae (*Euraxemys* e *Dirqadim*) e na maioria dos Bothremydidae. Assim como em Bothremydidae, apresentam conformação triangular das superfícies de trituração, sendo as extremidades caudais mais alargadas, formadas em maior parte pelos maxilares. No caso de *A. lepida*, não há contribuição dos palatinos na formação das superfícies de trituração (como visto em Kurmademydinae, Cearachelyini e Bothremydini. Também compartilha um aspecto morfológico na região dos maxilares que é discutido e considerado por Gaffney et al. (2006) como uma sinapomorfia de Bothremydidae, que é a presença de inúmeras fossas distribuídas linearmente ao longo da crista lingual das superfícies de trituração. Essas fossas estão visivelmente presentes em *Rosasia*, *Zolhafah*, *Araiochelys* e *Bothremys* spp.

Destaca-se a presença do um vômer único, suturado nas extremidades rostral e caudal, como na maioria dos Pelomedusoides que possuem essa estrutura (Pelomedusidae não possui essa estrutura e Podocnemididae apresenta polimorfismo). Além disso, os *foramina palatinum posterior*, ao que indica a compreensão do contato entre palatinos e pterigoides, são formados por esses dois ossos, diferentemente de outros Pelomedusoides em que os foramina estão presentes apenas nos palatinos (e.g., Araripemydidae, *Euraxemys*, *Taphrosphys ippolitoensis*, *Nigeremys*).

iii) Elementos do palatoquadrado

Elementos preservados: quadrado e pterigoide.

Descrição: Os quadrados de *Atolchelys lepida* encontram-se bem preservados nos dois lados do crânio. A porção lateral do quadrado forma a *cavum tympani*, formando as porções média e externa do ouvido. A *cavum tympani* compreende o *antrum postotico* rostralmente e a *fossa precolumnellaris* caudalmente, separadas pela *incisura collumelae auris*. A *fossa precolumnellaris* em *A. lepida* é delimitada pelo quadrado e pelo esquamosal. A *incisura collumelae auris* não possui restrição óssea em sua porção mais lateralizada, sendo o canal aberto nessa região do quadrado. Localizado caudalmente à incisura está o *sulcus eustachii*,

uma pequena reentrância que abriga a tuba de Eustáquio. Na vista lateral esquerda, rodeada por matriz sedimentar, preservou-se a extremidade da *collumelae auris*. Abaixo da *cavum tympani*, na porção mais medial do quadrado, observa-se uma projeção lateral deste osso, formando uma prateleira óssea, sendo a estrutura mais inclinada na vista lateral direita. Em vista dorsal, o quadrado contata o quadradojugal e o esquamosal (contatos que também são visíveis em vista lateral). Em vista ventral, contata o esquamosal, opistótico, proótico e pterigoide, sendo que na região caudomedial de contato com o pterigoide formam-se os côndilos mandibulares. Em *A. lepida* essas estruturas são retangulares, com comprimento levemente maior que a largura.

Os pterigoides estão presentes e são caracterizados por serem duas placas horizontalizadas, curvadas nas extremidades laterais, formando o *processus trochlearis pterygoidei*, onde se insere a musculatura adutora da mandíbula. Rostralmente a esse processo está o *sulcus palatinoptyergoideus*, uma depressão formada pela porção rostral do pterigoide juntamente com a caudal do palatino. Na região mediocaudal, em ambos os lados, preservam-se os *foramina posterior canalis carotici interni*, formado apenas pelo pterigoide em *A. lepida*. Além do contato rostral com os palatinos, possui contato caudal com basisfenoide, proótico e quadrado.

Osteologia comparada: Atolchelys lepida compartilha com demais Bothremydidae a presença de uma prateleira óssea formada abaixo da *cavum tympani*, estrutura ausente em todas as demais famílias. A *collumelae auris* não possui restrição óssea em sua porção mais lateral, assim como em *Euraxemys* e *Dirquadim*. O *antrum postotico* é desenvolvido, assim como nessas espécies e diferentemente de outros Bothremydidae, que possuem abertura do *antrum postotico* menor (e.g. *Foxemys*, *Bothremys*, *Galianemys*) e *collumelae auris* retida em um canal ósseo. O côndilo mandibular, associado ao quadrado em vista ventral, está localizado perto da linha da sutura entre o basisfenoide e basioccipital em *A. lepida*, assim como é observado em Euraxemydidae, Pelomedusidae, Podocnemididae e Kurmademydinae. Diferindo-se de outros Bothremydidae, que apresentam o côndilo localizado rostralmente à sutura entre esses ossos (com exceção de *Nigeremys* e *Arenila*).

Os pterigoides diferem-se outros Bothremydidae que apresentam uma região do basicrânio reduzida, como *Foxemys*, *Polysternon*, *Bothremys*, *Rosasia*, por exemplo. Nessas espécies, os pterigoides apresentam *processus trochlearis pterygoidei* menos pronunciados

que em Cearachelyini, Kurmademidini, Euraxemydidae e Araripemydidae. Outro aspecto morfológico com grande variação morfológica relacionado a esse osso diz respeito ao posicionamento do *foramen posterior canalis carotici interni*, que em *A. lepida* é formado na sutura entre pterigoide e basisfenoide, assim com em Euraxemydidae, Podocnemididae, Pelomedusidae. Essa localização difere-se da observada em diversos Bothremydidae, que possuem, além dessa morfologia (e.g., Cearachelyini, *Foxemys*, *Polysternon*), *foramina* restritos à porção medial do basisfenoide (*Kurmademys* e *Kinkonychelys*), formado na sutura entre basisfenoide e quadrado (*Taphrosphys*, *Acleistochelys*, *Bothremys kellyi*, *Zolhafah*).

4.2. Análise filogenética:

4.2.1. Lista de caracteres:

Crânio

1. Maxilar, ângulo em relação à linha medial dos pré-frontais na altura da borda rostral da órbita.

Tipo: transformacional;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): maxilar;

Localizador (L₂): borda rostral da órbita;

Variável (V): ângulo;

Qualificador da variável (q): relativo ao pré-frontal.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Igual ou menor que 45° (*Podocnemis unifilis*);

(1): Maior que 45° (*Foxemys mechinorum*).

Anatomia:

Atolchelys lepida possui a região pré-orbital bem preservada, caracterizada por ser mais afilada em comparação aos demais Bothremydidae. Devido às deformações tafonômicas na região lateral esquerda da maxila, a medida do ângulo foi aferida no lado direito (bem preservado), chegando ao valor $\Theta = 35,3^\circ$ para esta espécie (estado 0).

Comentários:

O caráter foi originalmente proposto por Gaffney et al. (2006) (**ch. 5**) para retratar a angulação da região rostral do crânio (focinho ou região pré-orbital). Descrito como “*Prefrontal, preorbital skull broad*”, os autores justificam a escolha arbitrária do pré-frontal como localizador do caráter, apesar da região ser formada por diversos ossos. Entretanto, essa construção torna questionável a definição de hipótese de homologia para o caráter em questão, que foi utilizado por trabalhos subsequentes (e.g. Rabi et al., 2012; Romano et al., 2014; Joyce et al., 2016) como proposto originalmente. Valores referenciais de ângulos foram adicionados à descrição dos estados de caracteres por Cadena (2015) e utilizados por Ferreira et al. (2018). Concordamos com as modificações propostas, entretanto, definimos um localizador primário (osso maxilar) e secundário (borda anterior da órbita) como forma de tornar adequada a proposição de homologia, bem como padronizar a aferição da variável independente para os táxons terminais. A linha medial dos ossos pré-frontais foi delimitada como qualificador da variável, utilizado como referencial para aferição do ângulo em apenas um lado do crânio. Os valores propostos por Cadena (2015) na descrição dos estados de caracteres foram alterados de forma a se enquadrarem à nova semântica descritiva de apenas metade do crânio ($\Theta \leq 45^\circ$; $\Theta > 45^\circ$).

Táxons que sofreram modificações na codificação do estado de caráter:

Kinkonychelys rogersi: de (0) para (1); ângulo: $57,1^\circ$ (contra Gaffney et al., 2009);

Atolchelys lepida: de (?) para (0); ângulo: $35,3^\circ$ (contra Joyce et al., 2016; concordando com Romano et al., 2014);

Tartarusculea teodorii: de (1) para (0); ângulo: $32,4^\circ$ (contra Pérez-García, 2016).

2. Abertura da narina externa, margem caudal em vista dorsal.

Tipo: transformacional;

Otimização: **aditivo**;

Semântica:

Localizador (L₁): abertura da narina externa;

Variável (V): margem caudal;

Qualificador da variável (q): vista dorsal.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Formada pelos nasais, cobrindo parcial ou completamente a abertura da narina externa (*Emydura macquarii*);

(1): Formada pelos pré-frontais, reta (*Atolchelys lepida*) ou levemente convexa (*Pelomedusa subrufa*);

(2): Formada pelos pré-frontais, amplamente convexa, cobrindo ou dividindo parcialmente a abertura da narina externa (*Azzabaremys moragjonesi*);

(3): Formada por um processo medial dos pré-frontais, dividindo completamente as narinas (*Araiochelys hirayamai*).

Anatomia:

Em vista dorsal, é possível observar o amplo contorno da abertura. Os pré-frontais se estendem rostralmente formando a margem caudal do localizador em questão, porém não cobrem a abertura, que possui morfologia retilínea (estado 0).

Comentários:

Proposto por Gaffney et al. (2006) (**ch. 6**) e descrito como “*Prefrontal, anterior margin*”, o caráter se refere especificamente à morfologia da margem caudal da abertura da narina externa. Foi utilizado por trabalhos posteriores (e.g. Rabi et al., 2012; Romano et al., 2014; Joyce et al., 2016, Ferreira et al., 2018) com a semântica originalmente proposta. Cadena (2015) o reescreveu e acrescentou 1 estado de caráter à proposição original, entretanto, assim como Gaffney et al. (2006), manteve a descrição do caráter utilizando o osso pré-frontal como localizador. Uma vez que a estrutura em questão (abertura da narina externa) pode ser formada por ossos diferentes (nasais ou pré-frontais), a proposição de hipótese de homologia foi comprometida com a construção original e se manteve equivocada com as alterações de Cadena (2015). Sendo assim, alteramos a semântica de forma a explicitar o

localizador como sendo a abertura da narina externa, que pode ser formada por ossos distintos, além de variar em sua morfologia. Elencamos 4 estados de caracteres que descrevem a variação morfológica observada nos táxons terminais (com exceção de *Chedighaii barberii*, não aplicável), revisados de forma a codificar os estados de caracteres dentro na nova semântica proposta. O estado 0 consiste em uma autoplesiomorfia para o grupo-externo, Chelidae.

Táxons que sofreram modificações na codificação do estado de caráter:

Araripemys barretoii; *Tachetochelys decorata*; *Euraxemys essweini*; *Dirqadin schaefferi*; *Kurmademys kallamedensis*; *Foxemys mechinorum*; *Nigeremys gigantea*; *Azabbaremys moragjonesi*; *Rhothonemys brinkmani*; *Phosphatochelys tedfordi*; *Taphrosphys congolensis*; *Taphrosphys ippolitoi*; *Taphrosphys sulcatus*; Pelomedusidae (*Pelomedusa subrufa*); Podocnemididae (*Podocnemis expansa*): de (0) para (1); (contra Gaffney et al., 2006);

Cearachelys placidoi; *Galianemys whitei*; *Galianemys emringeri*: de (0) para (2); (contra Gaffney et al., 2006);

Bothremys kellyi; *Labrostoichelys galkini*; *Araiochelys hirayamai*: de (1) para (3); (contra Gaffney et al., 2006);

Bothremys cooki; *Bothremys maghrebiana*: de (1) para (2); (contra Gaffney et al., 2006);

Sankuchemys sethnai: de (?) para (1); (contra Gaffney et al., 2006);

Zolhafah bella: de (?) para (2); (contra Gaffney et al., 2006);

Chedighaii barberii: de (?) para (-); (contra Gaffney et al., 2006);

Kinkonychelys rogersi: de (0) para (2); (contra Gaffney et al., 2009);

Sokatra antitra: de (0) para (1); (contra Gaffney & Krause, 2011);

Foxemys trabanti: de (0) para (1); (contra Rabi et al., 2012);

Atolchelys lepida: de (?) para (1); (contra Joyce et al., 2016; concordando com Romano et al., 2014).

3. Pré-frontal, contato entre pré-frontal e palatino.

Tipo: neomórfico;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): pré-frontal;

Localizador (L₂): contato entre pré-frontal e palatino;

Variável (V): não aplicável;

Qualificador da variável (q): não aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Ausente (*Galianemys emringeri*);

(1): Presente (*Bothremys maghrebiana*).

Anatomia:

Em *Atolchelys lepida* não há desenvolvimento de uma extensão ventral dos pré-frontais, assim como na maioria dos Bothremyidae. Logo, não há contato entre pré-frontal e palatino, i.e., estado plesiomórfico do caráter (estado 0).

Comentários:

Originalmente proposto por Gaffney et al. (2006) (**ch. 7**), o caráter de padrão neomórfico foi redigido de acordo com a semântica de caracteres de padrão transformacional, de modo a mesclar, de maneira incorreta, dois padrões distintos de caracteres em uma mesma descrição semântica (Serenó, 2007). Cadena (2015) e Ferreira et al. (2018) incorporam nos estados de caracteres a descrição neomórfica (i.e.: (0): ausente; (1): presente), também adotada neste trabalho. Como descrito por Gaffney et al. (2006), os ossos pré-frontais podem apresentar uma extensão ventral em direção aos palatinos, contatando ou não estes ossos. Desta forma, pré-frontais e palatinos podem estar separados, próximos ou em contato, sendo esta última descrita como estado plesiomórfico do caráter. Entretanto, Gaffney et al. (2006) inclui, dentro de uma lógica neomórfica, dois estados para três morfologias distintas: i) pré-frontais e palatinos em extenso distanciamento; ii) próximos, porém sem contato e iii) em contato. Na redescrição aqui proposta, por entender que se trata de um padrão neomórfico, apenas a presença ou ausência do contato entre os ossos em questão foi considerada, uma vez que desmembrar o caráter em outros dois geraria um problema de dependência de caracteres.

Táxon que sofreu modificação na codificação do estado de carácter:

Bothremys cooki: de (1) para (0); (contra Gaffney et al., 2006).

4. Pré-frontal, contato entre pré-frontal e parietal.

Tipo: neomórfico;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): pré-frontal;

Localizador (L₂): contato entre pré-frontal e parietal;

Variável (V): não-aplicável;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Ausente (*Galianemys emringeri*);

(1): Presente (*Phosphatochelys tedfordi*).

Anatomia:

Atolchelys lepida não apresenta contato entre pré-frontal e parietal, uma vez que esses ossos estão separados pelos frontais (estado 0).

Comentários:

O carácter foi proposto por Gaffney et al. (2006) (**ch. 10**) e utilizado por trabalhos subsequentes (e.g. Rabi et al., 2012; Romano et al., 2014; Joyce et al., 2016, Ferreira et al., 2018) com a semântica originalmente proposta. Como discutido em sua proposição, o contato entre pré-frontal e parietal ocorre quando os frontais são reduzidos (*Phosphatochelys tedfordi*) ou ausentes (*Ummulisani rutgersensis*). Assim sendo, a presença deste contato está associada às modificações no frontal (reduzido ou ausente) e o estado apomórfico consiste em uma sinapomorfia partilhada pelas espécies *Phosphatochelys tedfordi* e *Ummulisani rutgersensis*.

5. Frontal, posição das órbitas em vista dorsal.

Tipo: transformacional;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L_1): frontal;

Variável (V): posição das órbitas;

Qualificador da variável (q): vista dorsal.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Lateralmente (*Galianemys emringeri*);

(1): Dorsolateralmente (*Sokratra antitra*);

(2): Dorsalmente (*Bothremys cooki*).

Anatomia:

Atolchelys lepida foi originalmente codificada como táxon que apresenta posicionamento mais dorsal das órbitas, juntamente com *Araripemys barretoii*, *Bothremys* spp. e *Chedighaii* spp. Entretanto, a preparação da vista dorsal do crânio permitiu acessar a morfologia e posicionamento dessas estruturas, sendo considerada dorsolateral (estado 1).

Literatura:

Gaffney et al. (2006) (**ch. 11**) propõe o caráter como forma de definir a posição da fossa orbital em relação ao teto do crânio (vista dorsal). Descrito como “*Frontal, orbits facing upward*”, foram propostos dois estados de caracteres (lateralmente e dorsalmente) e, como revisado por estes autores, a posição mais lateralizada das órbitas é considerada como estado plesiomórfico do caráter. Foi utilizado por trabalhos subsequentes (e.g. Rabi et al., 2012; Romano et al., 2014; Joyce et al., 2016) com a semântica e estados de caracteres originalmente descritos. Cadena (2015) considera o posicionamento dorsolateral como estado apomórfico do caráter, além de recodificar inúmeros táxons que, segundo descrito por este autor, melhor se enquadram na nova semântica utilizada. Ferreira et al. (2018) propõe o uso de três estados de caracteres: (0): lateralmente; (1): dorsolateralmente e (2) dorsalmente. Entendemos que esta é a proposição que melhor representa a variação observada na

amostragem, bem como melhor se enquadra na sugestão de hipótese de homologia para o caráter em questão. Consideramos estes três estados, bem como acatamos as recodificações sugeridas por Cadena (2015).

Táxons que sofreram modificações na codificação do estado de caráter:

Araripemys barretoii; *Chedighaii barberii*; *Chedighaii hutchisoni*; *Bothremys kellyi*; *Bothremys arabicus*; *Bothremys cooki*; *Bothremys maghrebiana*: de (1) para (2); (contra Gaffney et al., 2006 e Cadena, 2015);

Tachetochelys decorata: de (0) para (1); (contra Sereno & ElShafie, 2013).

6. Foramen interorbitale, formato da abertura em vista lateral.

Tipo: transformacional;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L_1): *foramen interorbitale*;

Variável (V): formato da abertura;

Qualificador da variável (q): vista lateral.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Grande abertura, circular ou oval no formato (*Galianemys emringeri*);

(1): Pequena abertura, maior comprimento em relação à altura (*Bothremys maghrebiana*).

Anatomia:

Não é possível observar a morfologia do foramen interorbitale em *Atolchelys lepida*, uma vez que o interior das órbitas, encontram-se cobertos por matriz sedimentar.

Comentários:

Gaffney et al. (2006) (**ch. 12**) propõe o caráter originalmente descrito como “*Frontal, foramen interorbitale*” como forma de retratar a morfologia da abertura medial das órbitas. Utilizado com a semântica original por trabalhos subsequentes (e.g. Rabi et al., 2012;

Romano et al., 2014; Joyce et al., 2016; Ferreira et al., 2018), Cadena (2015) acrescenta à descrição dos estados de caracteres a morfologia dos estados, aqui considerados.

7. Parietal, contato entre parietal e quadradojugal.

Tipo: neomórfico;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): parietal;

Localizador (L₂): contato entre parietal e quadradojugal;

Variável (V): não-aplicável;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Ausente (*Araripemys barreto*);

(1): Presente (*Euraxemys essweini*).

Anatomia:

Atolchelys lepida possui um extenso contato entre parietal e quadradojugal, observado na região caudal do crânio, no lado esquerdo (estado 1). Apesar das deformações tafonômicas na região do parietal, é possível interpretar a morfologia destes dois ossos, que se estendem caudalmente e participam da margem do entalhe temporal, pouco desenvolvido nesta espécie.

Comentários:

O caráter foi originalmente proposto por Gaffney & Meylan (1988) e utilizado subsequentemente por Lapparent de Broin (2000a) e Gaffney et al. (2006) (**ch. 13**). Da maneira que foi descrita por estes, a semântica do caráter mescla os dois padrões de descrição de caracteres, neomórfico e transformacional, uma vez que trata da presença e ausência do contato entre os ossos, além da morfologia do mesmo quando presente. Esse tipo de construção é errôneo no que tange à semântica aqui seguida (Serenó, 2007). Além disso, os autores justificam o uso dos estados de caracteres como variáveis independentes do caráter. Sabendo que o caráter por si só é uma variável independente e os estados de caracteres são condições mutuamente exclusivas do caráter, a semântica originalmente proposta por Gaffney

& Meylan (1988) está em desacordo com os pressupostos cladísticos de construção de caracteres. Foi utilizado com a essa mesma semântica por trabalhos posteriores (e.g. Rabi et al., 2012; Romano et al., 2014; Cadena, 2015; Joyce et al., 2016). Ferreira et al. (2018) desmembra o caráter em 2 outros: um neomórfico (tratando da presença e ausência do contato entre parietal e quadradojugal) e outro transformacional (tratando da extensão do contato, i.e., curta ou longa). Entretanto, esse tipo de construção gera dependência de caracteres, uma vez que tratam da mesma estrutura. Além disso, o caráter transformacional (extensão do contato) é não aplicável para diversos táxons aqui considerados, além de não codificável para outros. Dessa forma, consideramos que a abordagem transformacional é pouco informativa no que se refere à construção de hipótese de homologia e, além de acarretar na dependência entre dois caracteres distintos. Sendo assim, consideramos pouco prudente a abordagem de Ferreira et al. (2018) para este caráter e optamos por desconsiderar o caráter que trata da extensão do contato entre os ossos.

Táxon que sofreu modificação na codificação do estado de caráter:

Atolchelys lepida: de (?) para (1); (contra Romano et al., 2014; Cadena, 2015; Joyce et al., 2016).

8. Parietal, desenvolvimento do entalhe temporal em vista dorsal.

Tipo: transformacional;

Otimização: **aditivo**;

Semântica:

Localizador (L₁): parietal;

Variável (V): desenvolvimento do entalhe temporal;

Qualificador da variável (q): vista dorsal.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Pequeno desenvolvimento (*Podocnemis expansa*);

(1): Desenvolvimento intermediário (*Cearachelys placidoi*);

(2): Desenvolvimento extremo (*Kurmademys kallamedensis*).

Anatomia:

Atolchelys lepida foi originalmente codificada como possuindo desenvolvimento do entalhe temporal intermediário ou extremo (Romano et al., 2014). Cadena (2015) propõe uma mudança de codificação para (?) por não considerar a morfologia visível nas ilustrações apresentadas na descrição original. Joyce et al. (2016) considera a codificação original de Romano et al. (2014), apesar da mesma ter sido feita sem uma melhor preparação para visualização da morfologia descrita. Entretanto, a preparação do crânio em vista dorsal permitiu verificar que *Atolchelys lepida* possui desenvolvimento pequeno do entalhe (estado 0).

Comentários:

Originalmente descrito por Gaffney & Meylan (1988) e utilizado por Lapparent de Broin & Werner (1998); Lapparent de Broin & Murelaga (1999); Lapparent de Broin (2000a) e Gaffney et al. (2006) (**ch. 14**), o caráter visa descrever a morfologia do entalhe temporal no que se refere ao grau de desenvolvimento. Gaffney et al. (2006) ressalta a grande diversidade morfológica existente nos ossos que contém a musculatura adutora da mandíbula, afetando em menor ou maior grau o desenvolvimento do entalhe temporal. Estes autores identificam três estados: (0): ausente ou pouco desenvolvido; (1): desenvolvimento extremo e (2): intermediário. Essa mesma semântica foi utilizada por Rabi et al., 2012 e Romano et al. (2014). Cadena (2015) reordena os estados de caracteres propostos por Gaffney et al. (2006) de forma a serem apresentados como uma morfocлина: (0): ausente ou pouco desenvolvido; (1) intermediário e (2): extremo. Apesar disso, trata todos os caracteres utilizados na análise filogenética como não-aditivos. Joyce et al. (2016) adota a ordem de estados propostas por Cadena (2015) e propõe o caráter em questão como aditivo, o que foi considerado por Ferreira et al. (2018) e no presente trabalho.

Táxon que sofreu modificação na codificação do estado de caráter:

Atolchelys lepida: de (1,?,2) para (0); (contra Romano et al., 2014; Cadena, 2015; Joyce et al., 2016).

9. Parietal, contato entre parietal e esquamosal.

Tipo: neomórfico;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): parietal;

Localizador (L₂): contato entre parietal esquamosal;

Variável (V): não-aplicável;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Presente (*Dirqadim schaefferi*);

(1): Ausente (*Araripemys barreto*).

Anatomia:

Atolchelys lepida foi originalmente codificada como não possuindo contato parietal-esquamosal (estado 1) (Romano et al., 2014). Entretanto, após a preparação da vista dorsal do crânio foi possível identificar o contato na porção mais caudal do parietal (estado 0).

Comentários:

Originalmente proposto por Gaffney et al. (1991) e utilizado por Gaffney et al. (2011) (**ch. 15**), o caráter visa descrever a presença de contato entre parietal e esquamosal. A ausência do contato é discutida por esses autores como uma sinapomorfia de Pelomedusoides, exceto *Dirqadim schaefferi*.

Táxon que sofreu modificação na codificação do estado de caráter:

Atolchelys lepida: de (1,?) para (0); (contra Romano et al., 2014; Joyce et al., 2016).

10. Parietal, exposição do contato entre parietal e pterigoide.

Tipo: transformacional;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): parietal;

Variável (V): exposição do contato entre parietal e pterigoide;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Contato restrito ao *processus inferior parietalis* (*Cearachelys placidoi*);

(1): Contato entre parietal e pterigoide na base do *processus trochlearis pterygoidei* (*Bothremys arabicus*).

Anatomia:

Como destacado por Gaffney et al. (2006) e reafirmado em Cadena (2015), para acessar a morfologia em questão é necessário que o crânio esteja bem preservado e bem preparado. Apesar de *Atolchelys lepida* ser um exemplar com indícios tafonômicos de achatamento dorsoventral do crânio, não há contato entre parietal e pterigoide na base do *processus trochlearis pterygoidei*. Estes podem observados em vista ventral, rodeados de matriz sedimentar, evidenciando que o contato entre estes ossos é restrito ao *processus inferior parietalis*.

Comentários:

Originalmente proposto e descrito por Gaffney et al. (2006) (**ch. 16**), o caráter visa descrever o contato entre o *processus inferior parietalis* com o pterigoide. Como descrito pelos autores, este contato é observado lateralmente ao *sulcus palatinoptyerygoideus*, próximo à base do *processus trochlearis pterygoidei*. O contato pode estar restrito ao *processus inferior parietalis* (estado plesiomórfico do caráter). O mesmo caráter foi utilizado posteriormente por Cadena (2015) e Ferreira et al. (2018), porém, com semântica neomórfica. Assim, considerou-se que quando o contato é restrito ao *processus inferior parietalis*, não há contato entre parietal e pterigoide em relação à base do *processus trochlearis pterygoidei* (estado 0: ausente). Este contato, quando presente (estado apomórfico do caráter), foi observado apenas em membros de Bothremyidae (Gaffney et al., 2006). Consideramos a descrição do caráter segundo semântica transformacional.

Táxon que sofreu modificação na codificação do estado de caráter:

Atolchelys lepida: de (?) para (0); (contra Romano et al., 2014 e Joyce et al., 2016).

11. Parietal, formato do *sulcus palatinopterygoideus* em vista lateral.

Tipo: transformacional;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L_1): parietal;

Variável (V): formato do *sulcus palatinopterygoideus*;

Qualificador da variável (q): vista lateral.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Alto (*Galianemys emringeri*);

(1): Baixo (*Bothremys arabicus*).

Anatomia:

Não é possível observar a morfologia do *sulcus palatinopterygoideus* em *Atolchelys lepida* devido extremo achatamento dorsoventral sofrido pelo crânio, além da estrutura estar preenchida por matriz sedimentar.

Comentários:

Proposto pode Gaffney et al. (2006) (**ch. 17**), o caráter visa descrever a morfologia do espaço presente entre a *fossa orbitalis* e a *fossa temporalis*. Como destacado por Gaffney et al. (2006), esse espaço é definido lateralmente pelo *processus trochlearis pterygoidei* e, por isso, encontrado apenas em Pleurodira. A descrição original mescla os padrões neomórfico e transformacional, tratando da presença/ausência do *sulcus palatinopterygoideus* e de sua morfologia quando presente (alta ou baixa). O caráter foi utilizado com a mesma semântica por trabalhos posteriores (e.g. Romano et al., 2014; Cadena, 2015; Joyce et al., 2016). Ferreira et al. (2018) adota, em sua descrição, apenas o padrão transformacional, considerado na presente descrição como alternativa de correção semântica para este caráter.

12. Parietal, contato do parietal com a margem caudal da órbita.

Tipo: neomórfico;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): parietal;

Localizador (L₂): contato do parietal com a margem caudal da órbita;

Variável (V): não-aplicável;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Ausente (*Galianemys emringeri*);

(1): Presente (*Phosphatochelys tedfordi*).

Anatomia:

Não há contato entre a margem caudal da órbita de *Atolchelys lepida* com os parietais. Esse contato é impedido pelos frontais e pós-orbitais (estado 0).

Comentários:

Proposto por Gaffney et al. (2006) (**ch. 18**), a presença desse contato é observada apenas em táxons que possuem frontais pequenos ou ausentes, como *Rhotonemys*, *Phosphatochelys* e *Ummulisani*.

13. Jugal, contato entre jugal e a margem caudal da órbita.

Tipo: neomórfico;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): jugal;

Localizador (L₂): presença de contato entre jugal e a margem caudal da órbita;

Variável (V): não-aplicável;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Presente (*Araripemys barretoii*);

(1): Ausente (*Galianemys emringeri*).

Anatomia:

Atolchelys lepida possui grande exposição do jugal na margem da órbita (estado 0).

Comentários:

Originalmente proposto por Gaffney et al. (2006) (**ch. 20**), o caráter visava descrever a posição do jugal em relação à margem caudal da órbita. Os autores utilizam semântica de uma estruturação de caráter segundo o padrão transformacional, identificando três estados de caracteres para descrever a variação observada: (0): jugal em contato com a margem da órbita; (1): jugal levemente retraído em relação à margem da órbita e (2): jugal extremamente retraído em relação à margem da órbita (i.e. não há exposição do jugal na margem da órbita). Trabalhos posteriores (e.g. Romano et al., 2014; Cadena, 2015; Joyce et al., 2016) utilizam a mesma semântica proposta originalmente. Ferreira et al. (2018) propõe dois estados: (0): jugal encontra a margem da órbita e (1): jugal retraído em relação à margem da órbita. Como destacado por Gaffney et al. (2006), a presença de um longo processo ventral que se estende ao longo da margem da órbita e contata o jugal (retraído em relação à margem, mas em contato) é uma autapomorfia de *Cearachelys placidoi*. Considerou-se a semântica neomórfica do caráter, uma vez que o estado 1 proposto por Gaffney et al. (2006) não é informativo no que se refere às relações filogenéticas de Pelomedusoides (apesar de ser importante na identificação de *Cearachelys*). Assim, considerou-se a presença/ausência de contato entre as estruturas em questão, seguindo a codificação proposta por Ferreira et al. (2018), mas com semântica revisada.

Táxons que sofreram modificações na codificação do estado de caráter:

Atolchelys lepida: de (?) para (0); (contra Romano et al., 2014; Joyce et al., 2016);

Cearachelys placidoi: de (1) para (0); (contra Gaffney et al., 2006);

Galianemys whitei; *Galianemys emringeri*: de (2) para (1); (contra Gaffney et al., 2006).

14. Jugal, exposição do jugal no entalhe lateral.

Tipo: transformacional;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L_1): jugal;

Variável (V): exposição do jugal no entalhe temporal;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Jugal amplo dorsoventralmente, com grande exposição no entalhe lateral (*Bothremys cooki*);

(1): Jugal estreito dorsoventralmente, com pouca exposição no entalhe lateral (*Labrostocheilus galkini*).

Anatomia:

Atolchelys lepida, apesar do grande achatamento do crânio como resultado de efeito tafonômico, possui jugal amplo que se estende dorsoventralmente, com grande exposição no entalhe lateral. A morfologia que caracteriza essa exposição pode ser mais bem observada na vista lateral direita do crânio (estado 0), que não estava acessível no momento da descrição e figuração original da espécie.

Comentários:

Descrito por Gaffney et al. (2006) (**ch. 21**), o caráter visa descrever a morfologia do jugal no eixo dorsoventral. Entretanto, uma correção semântica devido ao uso de semântica neomórfica em um caráter de padrão transformacional foi feita. Cadena (2015) utiliza o caráter com o mesmo erro semântico cometido em Gaffney et al. (2006), porém acrescentando ao estado de caráter uma breve descrição da morfologia do jugal quando pouco ou muito exposto no entalhe lateral do crânio. Ferreira et al. (2018) utiliza a semântica transformacional, tratando da morfologia (ampla e afilada) no eixo dorsoventral. Descrevemos a variação da morfologia encontrada nos dois estados considerando a contribuição do osso no entalhe lateral.

Táxon que sofreu modificação na codificação do estado de caráter:

Atolchelys lepida: de (1) para (0); (contra Romano et al., 2014; Joyce et al., 2016).

15. Jugal, contato entre jugal e quadrado.

Tipo: neomórfico;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): jugal;

Localizador (L₂): presença de contato entre jugal e quadrado;

Variável (V): não-aplicável;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Ausente (*Bothremys maghrebiana*);

(1): Presente (*Azzabaremys moragjonesi*).

Anatomia:

Em *Atolchelys lepida*, o jugal não contata o quadrado, uma vez que esses ossos estão separados pelo quadradojugal (estado 0).

Comentários:

Proposto por Gaffney et al. (2006) (**ch. 22**), a presença do contato (estado apomórfico) constitui uma sinapomorfia para Taphrosphyini.

Táxon que sofreu modificação na codificação do estado de caráter:

Atolchelys lepida: de (1) para (0); (contra Romano et al., 2014; Joyce et al., 2016).

16. Jugal, exposição do jugal na superfície de trituração em vista ventral.

Tipo: transformacional;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): jugal;

Variável (V): exposição do jugal na superfície de trituração;

Qualificador da variável (q): vista ventral.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Jugal não se expõe na superfície de trituração (*Cearachelys placidoi*);

(1): Grande exposição do jugal na superfície de trituração (*Bothremys cooki*).

Anatomia:

Em *Atolchelys lepida*, o jugal não está presente em vista ventral e, portanto, não há exposição do osso na superfície de trituração (estado 0).

Comentários:

Proposto por Meylan (1996) e utilizado posteriormente por Broin (1998), Tong et al. (1998) e Gaffney et al. (2006) (**ch. 23**), o caráter originalmente redigido em semântica transformacional foi aqui tratado com a mesma semântica proposta originalmente.

17. Esquamosal, morfologia da extremidade caudal do esquamosal.

Tipo: transformacional;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): esquamosal;

Variável (V): morfologia do esquamosal;

Qualificador da variável (q): extremidade caudal.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Extremidade retilínea (*Galianemys whitei*);

(1): Extremidade exibe um processo que se estende caudalmente ao opistótico (*Bothremys cooki*).

Anatomia:

Atolchelys lepida não exibe projeção caudal do esquamosal (estado 0).

Comentários:

Proposto por Gaffney et al. (2006) (**ch. 24**), o caráter foi originalmente descrito segundo um padrão neomórfico e aqui redescrito utilizando semântica transformacional. A presença de projeção caudal do esquamosal é tratada por esses autores como sendo uma sinapomorfia de Bothremidini, entretanto a morfologia não pode ser acessada em diversos táxons do grupo, uma vez que não possuem essa porção do crânio preservada.

18. Esquamosal, morfologia da extremidade ventral do esquamosal em vista lateral.

Tipo: transformacional;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): esquamosal;

Variável (V): morfologia da extremidade ventral do esquamosal;

Qualificador da variável (q): vista lateral.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Borda com morfologia retilínea, sem projeção (*Galianemys whitei*);

(1): Borda com projeção verticalizada no sentido ventrocaudal (*Labrostocheilus galkini*).

Anatomia:

Atolchelys lepida não apresenta projeção verticalizada da borda do esquamosal, caracterizada por uma borda retilínea (estado 0).

Comentários:

Proposto por Gaffney et al. (2006) (**ch. 25**), o caráter foi originalmente proposto segundo um padrão neomórfico, entretanto, consideramos a redescrição do mesmo segundo

padrão transformacional, caracterizando a variação morfológica presente (i.e., borda retilínea ou borda apresentando projeção verticalizada). A presença da projeção é discutida pelos autores como sendo uma sinapomorfia de Taphrosphyina (sensu Gaffney et al., 2006).

19. Esquamosal, tubérculo lateral do esquamosal.

Tipo: neomórfico;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): esquamosal;

Localizador (L₂): presença de tubérculo lateral do esquamosal;

Variável (V): não-aplicável;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Ausente (*Galianemys whitei*);

(1): Presente (*Labrostocheilus galkini*).

Anatomia:

Atolchelys lepida não possui tubérculo lateral do esquamosal (estado 0).

Comentários:

Proposto por Gaffney et al. (2006) (**ch. 26**), o caráter foi aqui utilizado com a mesma semântica originalmente proposta (padrão neomórfico).

20. Pós-orbital, relação comprimento/largura da extremidade caudal da fossa orbitalis.

Tipo: transformacional;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): pós-orbital;

Variável (V): relação comprimento/largura;

Qualificador da variável (q): extremidade caudal da *fossa orbitalis*.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Comprimento e largura semelhantes, com nenhuma ou pouca distinção entre as margens rostral e caudal. (*Galianemys whitei*);

(1): Largura maior que comprimento, caracterizando uma borda mais alargada na margem caudal (*Bothremys cooki*).

Anatomia:

Atolchelys lepida não possui *fossa orbitalis* alargada caudalmente (estado 0).

Comentários:

Proposto por Gaffney et al. (2006) (**ch. 27**), o caráter foi originalmente redigido segundo um padrão neomórfico e aqui redescrito conforme semântica transformacional, uma vez que a *fossa orbitalis* está presente em todos os táxons terminais, variando apenas em sua morfologia.

21. Pós-orbital, morfologia do pós-orbital na formação do *septum orbitotemporale*.

Tipo: transformacional;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L_1): pós-orbital;

Variável (V): morfologia do pós-orbital na formação do *septum orbitotemporale*;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Parede do pós-orbital fechada (*Galianemys emringeri*);

(1): Parede do pós-orbital parcialmente aberta (*Phosphatochelys tedfordi*).

Anatomia:

Não é possível acessar a morfologia da parede do pós-orbital formando o *septum orbitotemporale* em *Atolchelys lepida*.

Comentários:

Descrito em Gaffney et al. (2006) (**ch. 28**), a descrição original do caráter mescla semânticas de padrões neomórfico e transformacional em um caráter multiestado. Cadena (2015) e Joyce et al. (2016) também utilizam o caráter como proposto originalmente, porém este último reordena os estados de caracteres com intuito de formar uma morfoclina. Ferreira et al. (2018) utiliza semântica transformacional, tratando apenas da morfologia do pós-orbital quando este participa da formação do *septum orbitotemporale*. Dessa forma, desconsiderando o estado 0 (i.e. “ausente”) utilizado pelos demais autores, consideramos aqui apenas a variação da morfologia em um caráter binário. Logo, é indiferente tratá-lo como uma morfoclina, desconsiderando-se assim a construção semântica de Joyce et al. (2016).

22. Pós-orbital, tamanho do pós-orbital em relação à órbita.

Tipo: transformacional;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L_1): pós-orbital;

Variável (V): tamanho do pós-orbital;

Qualificador da variável (q): em relação à órbita.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Comprimento maior ou igual ao da órbita (*Podocnemis expansa*);

(1): Comprimento menor que o da órbita (*Cearachelys placidoi*).

Anatomia:

Atolchelys lepida possui comprimento do pós-orbital maior que o da *fossa orbitalis* (estado 0).

Comentários:

Proposto por Meylan (1996) e utilizado posteriormente por Tong et al. (1998), Broin (2000b) e Gaffney et al. (2006) (**ch. 29**), o caráter originalmente proposto trata do tamanho do pós-orbital. Cadena (2015) acrescenta variáveis qualificadoras à descrição do caráter, através das proporções comprimento versus largura. Ferreira et al. (2018) reescreve os estados de caráter qualificando a variável em relação ao comprimento da órbita. Tomamos como base essa descrição, uma vez que a de Gaffney et al. (2006) é muito generalizada e não fornece variáveis comparativas, causando abstração do que se refere ao entendimento da variação observada.

Táxon que sofreu modificação na codificação do estado de caráter:

Algorachelus peregrinus: de (1) para (0); (contra Pérez-García, 2016).

23. Pré-maxilar, protusão rostral do pré-maxilar além da crista labial.

Tipo: transformacional;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): pré-maxilar;

Variável (V): protusão rostral do pré-maxilar;

Qualificador da variável (q):além da crista labial.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Pré-maxilar apresentando nenhuma ou pouca protusão rostral (*Galianemys emringeri*);

(1): Pré-maxilar apresentando grande protusão rostral (*Bothremys maghrebiana*).

Anatomia:

Atolchelys lepida possui pouca protusão rostral dos pré-maxilares (estado 0). Na descrição original os pré-maxilares eram acessíveis em vista ventral. Porém, após a preparação da porção dorsal do crânio, foi possível constatar que a extremidade rostral forma uma extremidade pontiaguda, entretanto não é suficientemente desenvolvida para ser

considerada uma grande protusão, como observado em *Bothremys* spp. que possuem essa região preservada.

Comentários:

Proposto por Gaffney et al. (2006) (**ch. 30**), a descrição original mescla semânticas dos padrões neomórfico e transformacional, tratando presença/ausência juntamente com morfologia da protusão, pouco ou muito acentuada, isto é, estendendo-se pouco ou muito além da crista labial dos pré-maxilares. Cadena (2015) utiliza a mesma semântica, já Ferreira et al. (2018) trata apenas da variação morfológica observada, o que concordamos.

Táxon que sofreu modificação na codificação do estado de caráter:

Atolchelys lepida: de (1) para (0); (contra Romano et al., 2014; Joyce et al., 2016).

24. Pré-maxilar, depressão na linha medial dos pré-maxilares em vista ventral.

Tipo: transformacional;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): pré-maxilar;

Variável (V): depressão na linha medial;

Qualificador da variável (q): vista ventral.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Depressão indistinta ou pequena (*Euraxemys essweini*);

(1): Depressão pronunciada (*Bothremys cooki*).

Anatomia:

Os pré-maxilares de *Atolchelys lepida* formam duas placas retangulares e retilíneas, não apresentando depressão na linha medial (estado 0).

Comentários:

Proposto por Broin (1998) e utilizado por Gaffney et al. (2006) (**ch. 31**), o caráter descreve o pronunciamento da depressão na linha média dos pré-maxilares quando a crista

lingual das superfícies de trituração se estende em direção lateral. Entretanto, a descrição mescla a semântica neomórfica e transformacional dentro de um caráter multiestado com estado plesiomórfico tratado como ausente. Desconsiderou-se a presença/ausência descrita na construção original, tratando apenas o aspecto do desenvolvimento da depressão, quando presente. Como o desenvolvimento da depressão na porção média da superfície de trituração parece ser determinada pela morfologia da crista lingual, ambos, ausência ou pouco desenvolvimento desta depressão estariam associadas a uma mesma morfologia e causa (i.e., crista lingual pouco pronunciada). Entretanto, uma depressão pronunciada está associada a uma crista lingual com superfície de trituração alargada.

Táxons que sofreram modificações na codificação do estado de caráter:

Tartar Scalia teodorii; Rosasia sautoi; Araiochelys hirayamai; Chedighaii barberii Bothremys cooki e Bothremys maghrebiana: de (2) para (1); (contra Gaffney et al., 2006 e Cadena, 2015).

25. Pré-maxilar, dorsal sulcus do pré-maxilar.

Tipo: neomórfico;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): pré-maxilar;

Localizador (L₂): presença de *dorsal sulcus* do pré-maxilar;

Variável (V): não-aplicável;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Ausente (*Galianemys emringeri*);

(1): Presente (*Bothremys maghrebiana*).

Anatomia:

Não é possível identificar se há *dorsal sulcus* no pré-maxilar de *Atolchelys lepida*, uma vez que a região da *apertura narium externa* encontra-se coberta por sedimento, impossibilitando acessar a região na vista rostral do crânio.

Comentários:

Proposto por Gaffney et al. (2006) (**ch. 33**) e aqui utilizado conforme descrição original, seguindo semântica transformacional.

26. Maxilar, morfologia da superfície de trituração.

Tipo: transformacional;

Otimização: **aditivo**;

Semântica:

Localizador (L₁): maxilar;

Variável (V): morfologia da superfície de trituração;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Superfícies de trituração pouco desenvolvidas, afiladas (*Euraxemys essweini*);

(1): Superfícies de trituração desenvolvidas, em formato triangular, com margem caudal mais desenvolvida que a rostral (*Galianemys emringeri*);

(2): Superfícies de trituração muito desenvolvidas, em formato triangular, com margem caudal muito mais desenvolvida que a rostral (*Bothremys cooki*).

Anatomia:

Atolchelys lepida possui superfícies de trituração desenvolvidas, em formato triangular com margem caudal mais desenvolvida que a rostral (estado 1).

Comentários:

Proposto por Broin (1998) e utilizado por trabalhos subsequentes, incluindo, Gaffney et al. (2006) (**ch. 34**), o caráter visa descrever a morfologia das superfícies de trituração do

maxilar. A descrição do caráter foi aqui utilizada seguindo a proposta original, seguindo padrão transformacional.

27. Maxilar, escavações na superfície de trituração do maxilar.

Tipo: neomórfico;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): maxilar;

Localizador (L₂): presença de pequenas fossas nas superfícies de trituração do maxilar;

Variável (V): não-aplicável;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Ausente (*Kurmademys kallamedensis*);

(1): Presente (*Bothremys cooki*).

Anatomia:

Atolchelys lepida possui fossas ao longo do maxilar (estado 1).

Comentários:

Proposto por Gaffney et al. (2006) (**ch. 35**), o caráter é aqui utilizado com a mesma semântica originalmente proposta (neomórfica). Os autores discutem a dependência de caracteres entre este e o caráter 16 (exposição do jugal nas superfícies de trituração), assim considerada devido ao fato da presença de fossas na superfície de trituração favorecer a exposição do jugal. Entretanto, há casos de exposição do jugal sem a presença de fossas (e.g. *Cearachelys*) e presença de fossas, mas sem exposição do jugal (e.g. *Atolchelys lepida*). Além disso, não nos parece lógico correlacionar em termos causais o desenvolvimento destas covas (que podem estar associadas à dieta, Gaffney et al., 2006, p.46) à exposição do osso jugal na superfície de articulação. Assim, mantivemos o caráter por considerá-lo independente do caráter 16.

28. Maxilar, cristas acessórias nas superfícies de trituração.

Tipo: neomórfico;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): maxilar;

Localizador (L₂): presença de cristas acessórias nas superfícies de trituração do maxilar;

Variável (V): não-aplicável;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Ausente (*Galianemys whitei*);

(1): Presente (*Euraxemys essweini*).

Anatomia:

Atolchelys lepida possui cristas acessórias nas superfícies de trituração (estado 1).

Comentários:

Proposto por Gaffney et al. (2006) (**ch. 36**), o caráter é aqui utilizado com a mesma semântica originalmente proposta (neomórfica).

29. Maxilar, profundidade da crista labial em relação ao diâmetro da órbita.

Tipo: transformacional;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): maxilar;

Variável (V): profundidade da crista labial;

Qualificador da variável (q): em relação ao diâmetro da órbita.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Crista labial superficial (diâmetro menor ou igual ao da órbita) (*Galianemys emringeri*);

(1): Crista labial profunda (diâmetro maior que o da órbita) (*Bothremys cooki*).

Anatomia:

Não é possível observar a morfologia da crista labial em relação à órbita em *Atolchelys lepida*, uma vez que a *fossa orbitalis* encontra-se preenchida por matriz sedimentar.

Comentários:

Proposto por Gaffney et al. (2006) (**ch. 37**), o caráter é aqui utilizado com a mesma semântica originalmente proposta (transformacional).

30. Maxilar, contato entre maxilar e quadrado.

Tipo: neomórfico;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): maxilar;

Localizador (L₂): contato entre maxilar e quadrado;

Variável (V): não-aplicável;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Ausente (*Cearachelys placidoi*);

(1): Presente (*Taphrosphys sulcatus*).

Anatomia:

Atolchelys lepida não possui contato entre maxilar e quadrado (estado 0).

Comentários:

Proposto por Gaffney et al. (2006) (**ch. 38**) como “contato entre maxilar e quadradojugal”, o caráter é aqui redescrito com intuito de utilizar a semântica neomórfica, uma vez que na descrição original há junção desta com a semântica transformacional. Joyce et

al. (2016) desconsidera a descrição original e trata do contato entre maxilar e quadrado – **ch. 39** de Gaffney et al. (2006). Por haver dependência entre esses caracteres, o caráter 39 foi redescrito de forma a tratar somente do desenvolvimento do entalhe lateral. Além disso, Joyce et al. (2016) reordena os estados de caracteres propostos por Gaffney et al. (2006), formando uma morfoclina e tratando o caráter como aditivo na análise. Entretanto, devido à construção dos autores mesclar equivocadamente os dois padrões na descrição, desconsideramos aqui o estado plesiomórfico proposto por Joyce et al. (2016), bem como o ajuste de morfoclina. Ver caráter 31 deste trabalho.

Táxons que sofreram modificações na codificação do estado de caráter:

Atolchelys lepida: de (?) para (0); (contra Romano et al., 2014; Joyce et al., 2016);

Rhotonemys brinkmani e *Ummulisani rutgersensis*: de (1) para (0); (contra Joyce et al., 2016);

Rosasia sautoi; *Araiochelys hirayamai*; *Bothremys kellyi*; *Bothremys maghrebiana*; *Acleistochelys maliensis*; *Azzabaremys moragjonesi*; *Labrostochelys galkini*; *Taphrosphys congolensis*; *Taphrosphys sulcatus*: de (2) para (1); (contra Joyce et al., 2016).

31. Maxila, desenvolvimento do entalhe lateral.

Tipo: transformacional;

Otimização: **aditivo**;

Semântica:

Localizador (L₁): maxilar;

Variável (V): desenvolvimento do entalhe lateral;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Entalhe lateral pouco desenvolvido (*Galianemys emringeri*);

(1): Entalhe lateral desenvolvido (quadradojugal presente) (*Euraxemys essweini*);

(2): Entalhe lateral muito desenvolvido (quadradojugal ausente) (*Emydura macquarii*).

Anatomia:

Atolchelys lepida possui entalhe lateral desenvolvido (estado 1).

Comentários:

Proposto por Gaffney et al. (2006) (**ch. 39**), o caráter mescla semânticas contrastantes: presença/ausência de contato entre maxilar e quadrado (i.e., semântica neomórfica) e desenvolvimento do entalhe lateral (i.e., semântica transformacional). Uma vez que o aspecto do contato entre maxilar e quadradojugal é dependente do desenvolvimento do entalhe lateral, este caráter foi eliminado e substituído por “contato entre maxilar e quadrado”. Joyce et al. (2016) trata apenas o aspecto do desenvolvimento do entalhe lateral neste caráter, além de organizar os estados de caracteres de maneira a formar uma morfoclina tratando o caráter como aditivo em sua análise (e seguido aqui). Concordamos com as modificações propostas por Joyce et al. (2016), porém, redescrevemos o estado plesiomórfico de forma a respeitar completamente uma semântica transformacional. Ver caráter 30 deste trabalho.

Táxons que sofreram modificações na codificação do estado de caráter:

Atolchelys lepida: de (0) para (1); (contra Romano et al., 2014; Joyce et al., 2016);

Sokratra antitra, *Kinkonychelys rogersi*: de (3) para (?); (contra Joyce et al., 2016);

Tachetochelys decorata: de (3) para (1); (contra Joyce et al., 2016);

32. Maxilar, largura da barra orbito-nasal em relação ao diâmetro da órbita.

Tipo: transformacional;

Otimização: **aditivo**;

Semântica:

Localizador (L_1): maxilar;

Variável (V): largura da barra orbito-nasal;

Qualificador da variável (q): em relação ao diâmetro da órbita;

Estados de caracteres (v_n):

(0): Barra orbitonasale extremamente estreita (*Phosphatochelys tedfordi*);

(1): Barra orbitonasale intermediária, igual ou ligeiramente menor que o diâmetro da órbita (*Euraxemys essweini*);

(2): Barra orbitonasale ampla, menos do dobro da largura da órbita (*Bothremys cooki*);

(3): Barra orbitonasale extremamente ampla, mais do que o dobro da largura da órbita (*Labrostocheilus galkini*).

Anatomia:

Atolchelys lepida possui barra orbito-nasal intermediária, menor que o diâmetro da órbita (estado 1).

Comentários:

Proposto por Gaffney et al. (2006) (ch. 40), o caráter teve os estados de caracteres reordenados por Joyce et al. (2016) de maneira a formar uma morfoclina. Acatamos as considerações propostas por estes autores e também consideramos como aditivo.

Táxons que sofreram modificações na codificação do estado de caráter:

Atolchelys lepida: de (0) para (1); (contra Romano et al., 2014; Joyce et al., 2016);

Tachetochelys decorata: de (3) para (1); (contra Joyce et al., 2016).

33. Maxilar, desenvolvimento do processo dorsal em direção ao teto do crânio.

Tipo: transformacional;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): maxilar;

Variável (V): desenvolvimento do processo dorsal;

Qualificador da variável (q): em direção ao teto do crânio.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Processo dorsal pouco desenvolvido, não adentrando à margem rostromedial dos pré-frontais (*Cearachelys placidoi*);

(1): Processo dorsal desenvolvido adentrando à margem rostromedial dos pré-frontais e se tornando visível em vista dorsal. (*Bothremys cooki*).

Anatomia:

Atolchelys lepida não possui desenvolvimento de processo dorsal dos maxilares, apresentando os pré-frontais totalmente expostos em vista dorsal (estado 0).

Comentários:

Proposto por Gaffney et al. (2006) (**ch. 41**), o caráter foi originalmente descrito em semântica transformacional e aqui redescrito seguindo a mesma proposição. O estado apomórfico é discutido pelos autores como sendo observado apenas em *Bothremys cooki* e *B. maghrebiana*, que apresentam constrição dos pré-frontais na vista dorsal do crânio.

Táxon que sofreu modificação na codificação do estado de caráter:

Atolchelys lepida: de (1) para (0); (contra Romano et al., 2014; Joyce et al., 2016).

34. Maxilar, morfologia da borda ventral da órbita.

Tipo: transformacional;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): maxilar;

Variável (V): morfologia da borda ventral da órbita;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Borda com margem ventral bem demarcada (*Galianemys emringeri*);

(1): Borda com margem ventral indistinta, contínua ao maxilar (*Bothremys cooki*).

Anatomia:

Atolchelys lepida possui borda da órbita com margem ventral distinta (estado 0).

Comentários:

Proposto por Gaffney et al. (2006) (**ch. 42**), o caráter foi aqui utilizado com a mesma semântica originalmente proposta, tratando da variação morfológica observada na borda

ventral da órbita: a mesma pode apresentar morfologia demarcada, sendo possível distinguir a margem orbital do maxilar e pode se apresentar de forma indistinta, contínua ao maxilar.

Táxon que sofreu modificação na codificação do estado de caráter:

Atolchelys lepida: de (1) para (0); (contra Romano et al., 2014; Joyce et al., 2016).

35. Maxilar, exposição do maxilar no assoalho da *fossa orbitalis*.

Tipo: transformacional;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): maxilar;

Variável (V): exposição do maxilar no assoalho da *fossa orbitalis*;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Maxilar amplamente exposto no assoalho da *fossa orbitalis* (*Galianemys emringeri*);

(1): Maxilar contendo pouco ou nenhuma exposição no assoalho da *fossa orbitalis* (*Azabbaremys moragjonesi*).

Anatomia:

Não é possível observar a composição do assoalho da *fossa orbitalis* de *Atolchelys lepida*, uma vez que a região está coberta por matriz sedimentar.

Comentários:

Proposto por Gaffney et al. (2006) (**ch. 43**), o caráter foi originalmente descrito em semântica transformacional e aqui considerado segundo a mesma semântica, uma vez que a variação observada nos táxons terminais diz respeito à morfologia da exposição do maxilar no assoalho da *fossa orbitalis*, podendo variar de uma exposição pouco a muito ampla.

36. Vômer, contato entre maxilar e vômer.

Tipo: neomórfico;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): vômer;

Localizador (L₂): presença de contato entre maxilar e vômer;

Variável (V): não-aplicável;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Presente (*Rosasia sautoi*);

(1): Ausente (*Azabbaremys moragjonesi*).

Anatomia:

Atolchelys lepida não possui contato entre vômer e maxilar, uma vez que toda a extensão lateral do vômer delimita a *apertura narium interna* em ambos os lados, impedindo o contato lateral entre esses ossos (estado 1).

Comentários:

Proposto por Gaffney et al. (2006) (**ch. 45**), o caráter foi aqui redescrito considerando apenas a semântica neomórfica, tratando apenas a presença ou ausência do contato em questão.

37. Vômer, presença de vômer.

Tipo: neomórfico;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): vômer;

Variável (V): não-aplicável;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Presente (*Euraxemys essweini*);

(1): Ausente (*Pelusios sinuatus*).

Anatomia:

Atolchelys lepida possui um único vômer (estado 0).

Comentários:

Proposto por Gaffney et al. (2006) (**ch. 44**), o caráter, em sua descrição original, tratava presença/ausência de vômer, bem como o número de vômeres identificados, quando a estrutura está presente. Ressalta-se que os autores utilizaram grupos externos que apresentam vômeres pareados (o caso de *Proganochelys*, por exemplo), tratando esse estado como plesiomórfico. A presença de um vômer único foi tratada como estado 1 e a ausência de vômer como estado 2. Ou seja, da forma que foi declarado, o caráter apresenta mistura de semânticas neomórfica e transformacional (i.e., um primeiro ponto a ser corrigido). Um segundo ponto diz respeito a não considerarmos nenhum táxon que apresenta vômeres pareados. Assim, o estado plesiomórfico de Gaffney et al. (2006) não faz sentido em uma construção para o presente trabalho. Optamos por redescrever o caráter utilizando semântica neomórfica, uma vez que a ausência de vômer é identificada apenas em Pelomedusidae e em alguns Podocnemididae. Os caracteres descritos por Gaffney et al. (2006) foram descritos principalmente com objetivo de descrever aspectos informativos da variação morfológica observada em Bothremydidae. Assim, por considerarmos todas as famílias de Pelomedusoides (mesmo que subamostradas), optamos por manter este caráter visto que ele contém uma importante codificação informativa para Pelomedusidae e Podocnemididae.

Táxons que sofreram modificações na codificação do estado de caráter:

Chelidae, *Hamadachelys*, *Euraxemys*, *Atolchelys*, *Sankuchemys*, *Cearachelys*, *Galianemys whitei*, *Tartaruscula*, *Foxemys mechinorum*, *Rosasia*, *Zolhafah*, *Araiochelys*, *Chedighaii hutchisoni*, *Bothremys arabicus*, *B. cooki*, *B. maghrebiana*, *Nigeremys*, *Arenila*, *Acleistochelys*, *Azabbaremys*, *Labrostocheles*: de (1) para (0); (contra Joyce et al., 2016);

Pelomedusidae: de (2) para (1); (contra Joyce et al., 2016);

Podocnemididae: de (1,2) para (0,1); (contra Joyce et al., 2016).

38. Vômer, suturas nas extremidades da barra central.

Tipo: transformacional;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): vômer;

Variável (V): suturas nas extremidades da barra central;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Suturada nas extremidades rostral e caudal (*Podocnemis expansa*);

(1): Suturada apenas na extremidade rostral (*Azzabaremys moragjonesi*).

Anatomia:

Atolchelys lepida possui vômer suturado apenas na extremidade rostral (estado 1).

Literatura:

Proposto por Gaffney et al. (2006) (**ch. 47**), o caráter foi aqui utilizado apenas com semântica transformacional, desconsiderando o estado 2 (“ausente”) proposto pelos autores, já que este estado é contemplado no caráter 37 e, portanto, seria dependente. Pelomedusidae não possui vômer e é codificado como não aplicável para este caráter.

Táxons que sofreram modificações na codificação do estado de caráter:

Pelomedusidae: de (2) para (-); (contra Gaffney et al., 2006);

Podocnemididae: de (0,2) para (0); (contra Gaffney et al., 2006).

39. Palatino, elevação do palato em relação à superfície de trituração.

Tipo: transformacional;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): palatino;

Variável (V): elevação do palato;

Qualificador da variável (q): em relação à superfície de trituração.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Palato sem inclinação pronunciada, localizado no mesmo nível das superfícies de trituração (*Galianemys emringeri*);

(1): Palato inclinado rostrrodorsalmente, elevando-se acima das superfícies de trituração (*Azabbaremys moragjonesi*).

Anatomia:

Atolchelys lepida não possui a região do palato arqueada dorsalmente (estado 0).

Comentários:

Proposto por Gaffney et al. (2006) (**ch. 49**), o caráter foi originalmente descrito segundo semântica neomórfica. Entretanto, consideramos redescrevê-lo através de construção transformacional. Assim, a variação observada na região do palato também pode ser descrita para táxons que não apresentam inclinação rostrrodorsal.

40. Palatino, contribuição do palatino na superfície de trituração.

Tipo: transformacional;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): palatino;

Variável (V): contribuição na superfície de trituração;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Não contribui ou contribui pouco (*Euraxemys essweini*);

(1): Contribui moderadamente ou muito (*Bothremys cooki*).

Anatomia:

Os palatinos de *Atolchelys lepida* não contribuem de maneira expressiva para a formação das superfícies de trituração, apesar de contatarem grande parte da margem medial (estado 0).

Comentários:

Proposto por Gaffney et al. (2006) (**ch. 49**), o caráter foi aqui utilizado com a mesma semântica (i.e., transformacional) proposta originalmente.

41. Quadrado, *antrum postoticum*.

Tipo: transformacional;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): quadrado;

Variável (V): *antrum postoticum*;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Ausente (*Azabbaremys moragjonesi*);

(1): Presente (*Euraxemys essweini*);

Anatomia:

Atolchelys lepida possui *antrum postotico* (estado 1).

Comentários:

Proposto por Gaffney & Meylan (1988) e utilizado por Gaffney et al. (2006) (**ch. 51**), o caráter visa descrever a morfologia do *antrum postotico*, entretanto, utiliza a construção neomórfica e transformacional na descrição do caráter. Joyce et al. (2016) reordena os estados de caracteres e trata o caráter como aditivo. Entretanto, por repetir o mesmo equívoco semântico do proposto originalmente, desconsiderou-se o estado plesiomórfico de Gaffney et

al. (2006) (descrito para táxons do grupo externo, como *Proganochelys*) e o caráter foi redescrito utilizando semântica neomórfica.

Táxons que sofreram modificações na codificação do estado de caráter:

Chelidae, Brasilemys, Hamadachelys, Pelomedusidae, Podocnemididae; Araripemys, Euraxemys, Dirqadim, Atolchelys, Kurmademys, Cearachelys, Galianemys emringeri, G. whitei, Polysternon, Foxemys mechinorum, F. trabanti, Zolhafah, Acleistochochelys, Rhotonemys, Phosphatochelys, Taphrosphys ippolitoensis, T. sulcatus: de (2) para (1); (contra Joyce et al., 2016);

Sokatra, Tachetochelys, Kinkonychelys: de (3) para (1); (contra Joyce et al., 2016).

Tartaruscula: de (3) para (1); (contra Pérez-García, 2016).

42. Quadrado, *incisura collumelae auris*.

Tipo: transformacional;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): quadrado;

Variável (V): *incisura collumelae auris*;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Sem restrição óssea caudal (*Euraxemys essweini*);

(1): *Sulcus eustachii* separada do estribo por elemento ósseo ou fissura estreita (*Foxemys mechinorum*);

(2): *Sulcus eustachii* e estribo envolvidos por elemento ósseo na mesma abertura (*Podocnemis expansa*).

Anatomia:

Atolchelys lepida possui *incisura collumelae auris* sem restrição óssea caudal (estado 0).

Comentários:

Proposto por Gaffney et al. (2006) (**ch. 51**), o caráter foi aqui utilizado com a mesma semântica (i.e., transformacional) proposta originalmente.

43. Quadrado, posição da *collumelae auris* em relação ao canal ósseo.

Tipo: transformacional;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): quadrado;

Variável (V): posição da *collumelae auris*;

Qualificador da variável (q): em relação ao canal ósseo.

Estados de caracteres (v_n):

(0): *Collumelae auris* sem restrição óssea na porção lateral do canal (*Euraxemys essweini*);

(1): *Collumelae auris* contida no canal ósseo (*Bothremys cooki*).

Anatomia:

Atolchelys lepida possui o estribo (*collumelae auris*) totalmente contido na *incisura collumelae auris*, uma vez que essa estrutura não possui restrição óssea na porção mais lateral (estado 0).

Comentários:

Proposto e descrito através de semântica neomórfica por Gaffney et al. (2006) (**ch. 53**), o caráter foi aqui redescrito utilizando semântica transformacional, uma vez que a variação descrita por esse caráter diz respeito ao posicionamento da *collumelae auris* em relação ao canal ósseo.

Táxon que sofreu modificação na codificação do estado de caráter:

Atolchelys lepida: de (?) para (0); (contra Romano et al., 2014).

44. Quadrado, processo ventral do *sulcus eustachii*.

Tipo: neomórfico;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): quadrado;

Localizador (L₂): presença de processo ventral do *sulcus eustachii*;

Variável (V): não-aplicável;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Ausente (*Bothremys cooki*);

(1): Presente (*Labrostocheles galkini*).

Anatomia:

Atolchelys lepida não possui processo ventral do *sulcus eustachii* (estado 0).

Comentários:

Proposto por Gaffney et al. (2006) (**ch. 54**), o caráter foi aqui redescrito utilizando semântica neomórfica.

Táxon que sofreu modificação na codificação do estado de caráter:

Atolchelys lepida: de (?) para (0); (contra Romano et al., 2014).

45. Quadrado, calha na crista fechada de *incisura columellae auris*.

Tipo: neomórfico;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): quadrado;

Localizador (L₂): presença de uma calha na crista fechada de *incisura columellae auris*;

Variável (V): não-aplicável;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Ausente (*Galianemys emringeri*);

(1): Presente (*Bothremys maghrebiana*).

Anatomia:

Atolchelys lepida não possui calha na crista fechada de *incisura columellae auris*.

Comentários:

Proposto por Gaffney et al. (2006) (**ch. 55**), o caráter foi aqui redescrito utilizando semântica neomórfica.

Táxon que sofreu modificação na codificação do estado de caráter:

Atolchelys lepida: de (?) para (0); (contra Romano et al., 2014).

46. Quadrado, *fossa precolumellaris*.

Tipo: neomórfico;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): quadrado;

Localizador (L₂): presença de *fossa precolumellaris*;

Variável (V): não-aplicável;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Ausente (*Galianemys emringeri*);

(1): Presente (*Euraxemys essweini*).

Anatomia:

Atolchelys lepida não possui *fossa precolumellaris* (estado 0).

Comentários:

Proposto por Meylan (1996) e utilizado por Gaffney et al. (2006) (**ch. 56**), o caráter trata presença/ausência de fossa precolumellaris e variação da profundidade da fossa, quando presente, ambos no mesmo caráter. Desconsiderou-se a variação morfológica e o caráter foi redescrito seguindo semântica neomórfica.

Táxons que sofreram modificações na codificação do estado de caráter:

Atolchelys lepida: de (1) para (0); (contra Romano et al., 2014);

Chelidae, *Hamadachelys*, *Sokatra*, *Pelomedusidae*, *Araripemys*, *Tachetochelys*, *Kurmademys*, *Kinkonychelys*: de (2) para (1); (contra Gaffney et al., 2006);

Podocnemididae: de (0,1,2) para (0,1); (contra Gaffney et al., 2006).

47. Quadrado, morfologia da margem ventral da *cavum tympani*.

Tipo: transformacional;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): quadrado;

Variável (V): morfologia da margem ventral da *cavum tympani*.

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Retilínea (*Galianemys emringeri*);

(1): Apresenta desenvolvimento de uma prateleira inclinada (*Bothremys cooki*).

Anatomia:

Atolchelys lepida possui uma *cavum tympani* profunda, retida dentro do quadrado. A margem ventral da *cavum tympani* é caracterizada por formar uma prateleira abaixo da cavidade. (estado 1).

Comentários:

Proposto por Gaffney et al. (2006) (**ch. 57**), o caráter foi aqui redescrito utilizando semântica transformacional, tratando a variação morfológica observada na região lateroventral do quadrado, abaixo da *cavum tympani*.

Táxon que sofreu modificação na codificação do estado de caráter:

Atolchelys lepida: de (?) para (1); (contra Romano et al., 2014).

48. Quadrado, contato entre quadrado e basioccipital.

Tipo: neomórfico;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): quadrado;

Localizador (L₂): contato entre quadrado e basioccipital;

Variável (V): não-aplicável;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Ausente (*Euraxemys essweini*);

(1): Presente (*Galianemys emringeri*).

Anatomia:

Atolchelys lepida não possui contato entre quadrado e basioccipital (estado 0).

Comentários:

Proposto por Gaffney et al. (2006) (**ch. 59**), o caráter foi aqui redescrito utilizando semântica neomórfica.

49. Quadrado, posição do *condylus mandibularis*.

Tipo: transformacional;

Otimização: **aditivo**;

Semântica:

Localizador (L₁): quadrado;

Variável (V): posição do *condylus mandibularis*;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Posicionamento rostral à sutura entre basioccipital e basisfenoide (*Euraxemys essweini*);

(1): Posicionamento caudal à sutura entre basioccipital e basisfenoide (*Cearachelys placidoi*);

(2): Posicionamento caudal ao *condylus occipitalis* (*Nigeremys gigantea*).

Anatomia:

Atolchelys lepida possui *condylus mandibularis* localizado anterior à sutura entre basioccipital e basisfenoide (estado 0).

Comentários:

Descrito por Gaffney et al. (2006) (**ch. 60**) após a releitura de um caráter similar proposto por Broin & Werner (1998), Joyce et al. (2016) reorganiza os estados de caracteres propondo uma morfocлина e tratando o caráter como aditivo na análise, aqui utilizado seguindo a mesma semântica.

50. Pterigoide, fossa pterigoidea.

Tipo: neomórfico;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): Pterigoide;

Localizador (L₂): presença de *fossa pterigoidea*;

Variável (V): não-aplicável;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Ausente (*Euraxemys essweini*);

(1): Presente (*Galianemys emringeri*).

Anatomia:

Atolchelys lepida possui fossa pterigoidea de desenvolvimento moderado (estado 1).

Comentários:

Originalmente proposto por Antunes & Broin (1988) e utilizado por Gaffney et al. (2006) (**ch. 68**), o caráter foi descrito originalmente considerando a presença/ausência da *fossa pterigoidea* e a morfologia da fossa (i.e., grau de desenvolvimento) quando presente. Por se tratar de uma construção mesclando semânticas neomórfica e transformacional, o caráter foi reescrito de a forma a considerar apenas a semântica neomórfica.

Táxons que sofreram modificações na codificação do estado de caráter:

Tartar Scalia, Polysternon, Foxemys mechinorum, F. trabanti, Nigeremys, Arenila, Acleistocheilus: de (2) para (1); (contra Gaffney et al., 2006).

51. Pterigoide, *cavum pterygoidei*.

Tipo: neomórfico;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): Pterigoide;

Localizador (L₂): presença *cavum pterygoidei*;

Variável (V): não-aplicável;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Ausente (*Pelusios sinuatus*);

(1): Presente (*Podocnemis expansa*).

Anatomia:

Atolchelys lepida possui *cavum pterygoidei* (estado 1).

Comentários:

Proposto por Gaffney & Meylan (1988) e utilizado por Gaffney et al. (2006) (**ch. 69**), o caráter foi aqui redescrito utilizando semântica neomórfica.

52. Pterigoide, crista trigêmea.

Tipo: neomórfico;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): Pterigoide;

Localizador (L₂): presença de crista trigêmea;

Variável (V): não-aplicável;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Ausente (*Galianemys whitei*);

(1): Presente (*Phosphatochelys tedfordi*).

Anatomia:

Não é possível observar se *Atolchelys lepida* possui crista trigêmea.

Comentários:

Proposto por Gaffney et al. (2006) (**ch. 73**), o caráter foi aqui redescrito utilizando semântica neomórfica.

53. Pterigoide, posição do *foramen posterius canalis carotici interni*.

Tipo: transformacional;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): pterigoide;

Variável (V): posição do *foramen posterius canalis carotici interni*;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Porção medial do basisfenoide (*Kurmademys moragjonesi*);

(1): Formado apenas pelo proótico (*Pelusios sinuatus*);

(2): Formado na sutura entre pterigoide e basisfenoide (ou proótico) (*Euraxemys essweini*);

(3): Formado na sutura entre pterigoide e quadrado (*Araiochelys hirayamai*);

(4): Formado na sutura entre basisfenoide e quadrado (*Taphrosphys sulcatus*);

(5): Formado apenas pelo quadrado (*Labrostoichelys galkini*).

Anatomia:

Atolchelys lepida possui *foramen posterius canalis carotici interni* formado na sutura entre pterigoide e basisfenoide (estado 2).

Comentários:

Proposto por Meylan (1988) e utilizado por Gaffney et al. (2006) (**ch. 75**), os autores elencam seis estados de caracteres que descrevem a variação observada. Entretanto, o estado plesiomórfico de Gaffney et al. (2006) refere-se a uma codificação para *Proganochelys* e outros táxons aqui desconsiderados. Através da definição do estado plesiomórfico para Chelidae (i.e., *foramen posterius canalis carotici interni* formado apenas pelo proótico) e da discussão de Gaffney et al. (2006) sobre a evolução desse caráter, os estados foram reordenados a fim de contemplar a variação observada considerando a polarização de caracteres proporcionada por Chelidae. A variação de estados de caráter não possibilita descrever uma morfocлина.

Táxons que sofreram modificações na codificação do estado de caráter:

Kurmademys, *Kinkonychelys*: de (2) para (0);

Chelidae, Pelomedusidae, *Araripemys*, *Tachetochelys*: de (3) para (1);

Brasilemys, *Hamadachelys*, Podocnemididae, *Euraxemys*, *Dirqadim*, *Atolchelys*, *Sankuchemys*, *Cearachelys*, *Galianemys emringeri*, *G. whitei*, *Tartaruscula*, *Polysternon*, *Foxemys mechinorum*, *F. trabanti*, *Rosasia*, *Arenila*, *Algorachelus*: de (4) para (2);

Sokratra, *Zolhafah*, *Bothremys kellyi*, *Acleistochelys*, *Taphrosphys congolensis*, *T. sulcatus*, *T. ippolitoensis*: de (5) para (4);

Labrostocheles, *Ummulisani*: de (1,6) para (3,5);

Adequações frente à codificação original de Broin 1980; Gaffney et al., 2006; Gaffney & Meylan, 2011; Romano et al., 2014; Joyce et al., 2016; Pérez-García, 2016 aos estados de caracteres reorganizados.

54. Pterigoide, exposição da margem posterior do pterigoide no *foramen posterius canalis carotici interni*.

Tipo: transformacional;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): pterigoide;

Variável (V): exposição da margem posterior do pterigoide no *foramen posterius canalis carotici interni*;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Margem posterior do pterigoide não está exposta no *foramen posterius canalis carotici* (*Pelusios sinuatus*);

(1): Margem posterior do pterigoide formando parte do *foramen posterius canalis carotici interni* (*Galianemys whitei*).

Anatomia:

Atolchelys lepida possui margem posterior do pterigoide formando parte do *foramen posterius canalis carotici interni* (estado 1).

Comentários:

Proposto por Gaffney et al. (2006) (**ch. 75**), o caráter foi aqui redescrito utilizando semântica transformacional.

55. Pterigoide, *foramen caroticum laterale*.

Tipo: neomórfico;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): Pterigoide;

Localizador (L₂): *foramen caroticum laterale*;

Variável (V): não-aplicável;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Presente (*Podocnemis expansa*);

(1): Ausente (*Pelusios sinuatus*).

Anatomia:

Atolchelys lepida não possui *foramen caroticum laterale* (estado 1).

Comentários:

Proposto por Gaffney et al. (2006) (**ch. 76**), o caráter foi aqui redescrito utilizando semântica neomórfica.

56. Pterigoide, extensão do contato na linha medial.

Tipo: transformacional;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): Pterigoide;

Variável (V): extensão do contato na linha medial;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Longo (*Galianemys emringeri*);

(1): Curto (*Dirqadim*).

Anatomia:

Atolchelys lepida possui contato longo (estado 0).

Comentários:

Proposto por Gaffney et al. (2006) (**ch. 76**), o caráter foi aqui redescrito utilizando semântica transformacional.

57. Supraoccipital, contato entre supraoccipital e quadrado.

Tipo: neomórfico;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): supraoccipital;

Localizador (L₂): contato entre supraoccipital e quadrado;

Variável (V): não-aplicável;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Ausente (*Pelusios sinuatus*);

(1): Presente (*Bothremys cooki*).

Anatomia:

Atolchelys lepida possui contato entre supraoccipital e quadrado (estado 1).

Comentários:

Proposto por Gaffney et al. (2006) (**ch. 76**), o caráter foi aqui redescrito utilizando semântica neomórfica.

Táxon que sofreu modificação na codificação do estado de caráter:

Atolchelys lepida: de (?) para (1); (contra Romano et al., 2014).

58. Exoccipital, *foramen jugulare posterius*.

Tipo: transformacional;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): exoccipital;

Variável (V): *foramen jugulare posterius*;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Completamente fechado (*Azabbaremys*);

(1): Parcialmente fechado ou aberto (*Galianemys*).

Anatomia:

Atolchelys lepida possui *foramen jugulare posterius* parcialmente aberto (estado 1)

Comentários:

O caráter foi originalmente descrito por Broin & Werner e (1998) e utilizado por Gaffney et al. (2006) (**ch. 82**) seguindo semântica transformacional. Eliminamos o estado plesiomórfico proposto por esses autores uma vez que o mesmo foi descrito para contemplar a morfologia nos grupos-externos (e.g., *Proganochelys*).

Táxons que sofreram modificações na codificação do estado de caráter:

Chelidae, *Hamadachelys*, Pelomedusidae, Podocnemididae, *Kurmademys*, *Kinkonychelys*, *Zolhafah*, *Araiochelys*, *Chedighaii barberii*, *C. hutchisoni*, *Bothremys arabicus*, *B. kellyi*, *B. maghrebiana*, *Nigeremys*, *Arenila*, *Acleistochelys*, *Azabbaremys*, *Labrotochelys*, *Rhotonemys*, *Phosphatochelys*, *Ummulisani*, *Taphrosphys congolensis*, *T. ippolitoensis*, *T. sulcatus*, *Algorachelus*: de (2) para (0); (contra Joyce et al., 2006);

Araripemys barretoii: de (0,2) para (0,1); (adequação aos estados de caracteres);

Atolchelys lepida: de (?) para (1); (contra Romano et al., 2014).

59. Exoccipital, formação do *condylus occipitalis*.

Tipo: transformacional;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): exoccipital;

Variável (V): formação do *condylus occipitalis*;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Formado pelo basioccipital e os dois exoccipitais (*Euraxemys*);

(1): Formado apenas pelos exoccipitais (*Pelusios*).

Anatomia:

Atolchelys lepida possui *condylus occipitalis* formado pelo basioccipital e os dois exoccipitais (estado 0).

Comentários:

Proposto por Gaffney & Meylan (1998) e utilizado por Gaffney et al. (2006) (**ch. 84**), o carácter foi aqui utilizado com a mesma semântica proposta originalmente.

60. Exoccipital, contato entre exoccipital e quadrado.

Tipo: neomórfico;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): exoccipital;

Localizador (L₂): contato entre exoccipital e quadrado;

Variável (V): não-aplicável;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Ausente (*Pelusios*);

(1): Presente (*Euraxemys*).

Anatomia:

Atolchelys lepida possui contato entre exoccipital e quadrado (estado 1).

Comentários:

Proposto por Gaffney et al. (2006) (**ch. 85**), a descrição original do caráter faz uso concomitante das semânticas neomórfica e transformacional, tratando presença e ausência do contato juntamente com a variação da extensão do mesmo, quando presente. Joyce et al. (2016) propõe uma reordenação dos estados de caracteres, porém considerando os estados descritos originalmente. O caráter foi aqui redescrito considerando apenas a semântica neomórfica.

61. Exoccipital, processo ventral do exoccipital.

Tipo: neomórfico;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): exoccipital;

Localizador (L₂): processo ventral do exoccipital;

Variável (V): não-aplicável;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Ausente (*Pelusios*);

(1): Presente (*Euraxemys*).

Anatomia:

Atolchelys lepida não possui processo ventral do exoccipital (estado 0).

Comentários:

Proposto por Gaffney et al. (2006) (**ch. 86**), o caráter foi aqui utilizado com a mesma semântica proposta originalmente (i.e., neomórfica).

62. Basioccipital, relação comprimento/largura do basioccipital.

Tipo: transformacional;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): basioccipital;

Variável (V): relação comprimento/largura do basioccipital;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Longo, comprimento/largura > ou igual 0.60 (*Pelusios*);

(1): Curto, comprimento/largura < ou igual a 0.59 (*Bothremys*).

Anatomia:

Atolchelys lepida possui basioccipital curto (estado 1).

Comentários:

Proposto por Gaffney et al. (2006) (**ch. 87**), o caráter foi aqui utilizado com a mesma semântica proposta originalmente (i.e., transformacional).

63. Basioccipital, contato entre basioccipital e opistótico

Tipo: neomórfico;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): basioccipital;

Localizador (L₂): presença de contato entre basioccipital e opistótico;

Variável (V): não-aplicável;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Ausente (*Galianemys emringeri*);

(1): Presente (*Pelomedusa sinuatus*).

Anatomia:

Atolchelys lepida não possui o contato (estado 0).

Comentários:

Proposto por Gaffney et al. (2006) (**ch. 89**), o caráter foi aqui utilizado com a mesma semântica proposta originalmente (i.e., neomórfica).

64. Proótico, *foramen stapedio-temporale* aberto rostralmente.

Tipo: neomórfico;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L_1): proótico;

Localizador (L_2): presença de *foramen stapedio-temporale* aberto rostralmente;

Variável (V): não-aplicável;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Ausente (*Pelusios*);

(1): Presente (*Galianemys*).

Anatomia:

Não é possível acessar o *foramen stapedio-temporale* de *Atolchelys lepida* no proótico, uma vez que, com o entalhe temporal pouco desenvolvido, o parietal cobre grande parte do proótico em vista dorsal.

Comentários:

Proposto por Gaffney et al. (2006) (**ch. 92**), o caráter foi aqui utilizado com a mesma semântica proposta originalmente (i.e., neomórfica).

65. Proótico, posição relativa do foramen *stapedio-temporale* e foramen *nervi trigemini*.

Tipo: transformacional;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): proótico;

Variável (V): posição relativa do foramen *stapedio-temporale* e foramen *nervi trigemini*;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Separados em maior parte pelo proótico (*Pelusios*);

(1): Separados por uma barra afilada do proótico (*Bothremys*).

Anatomia:

Não é possível acessar essa morfologia em *Atolchelys lepida*.

Comentários:

Proposto por Gaffney et al. (2006) (**ch. 89**), o caráter foi aqui utilizado com a mesma semântica proposta originalmente (i.e., transformacional).

66. Proótico, exposição ventral do proótico.

Tipo: transformacional;

Otimização: **aditivo**;

Semântica:

Localizador (L₁): proótico;

Variável (V): exposição ventral do proótico;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Maior porção do proótico exposta ventralmente (*Emydura*);

(1): Cerca de metade do osso coberto pelo quadrado e basisfenoide (*Euraxemys*);

(2): Quase todo o proótico coberto pelo quadrado, basisfenoide e pterigoide (*Taphrosphys*).

Anatomia:

Ver Romano et al. (2014).

Comentários:

Sem alterações. Ver Gaffney et al. (2006), Romano et al. (2014), Cadena (2015) e Joyce et al. (2016).

67. Proótico, exposição com quadrado, pterigoide e basisfenoide.

Tipo: transformacional;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L_1): proótico;

Variável (V):exposição com quadrado, pterigoide e basisfenoide;

Qualificador da variável (q):não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Completa exposição do proótico ou totalmente exposto (*Pelusios*);

(1): Pequena exposição do proótico, margeado pelo pterigoide, basisfenoide e quadrado, com o *foramen nervi facialis* exposto (*Euraxemys*).

Anatomia:

Ver Romano et al. (2014).

Comentários:

Sem alterações. Ver Gaffney et al. (2006), Romano et al. (2014), Cadena (2015) e Joyce et al. (2016).

68. Opistótico, *processus intra fenestralis* coberto ventralmente.

Tipo: transformacional;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): opistótico;

Variável (V): *processus intrafenestralis* coberto ventralmente;

Qualificador da variável (q) : não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Exposto ventralmente (*Emydura*);

(1): Coberto por osso (*Bothremys*).

Anatomia:

Ver Romano et al. (2014).

Comentários:

Sem alterações. Ver Gaffney et al. (2006), Romano et al. (2014), Cadena (2015) e Joyce et al. (2016).

69. Opistótico, *fenestra postotica* fechada medialmente.

Tipo: transformacional;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): opistótico;

Variável (V): *fenestra postotica* fechada medialmente;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Aberta medialmente (*Euraxemys*);

(1): Fechada medialmente pelo contato entre opistótico e quadrado (*Taphrosphys*).

Anatomia:

Ver Romano et al. (2014).

Comentários:

Sem alterações. Ver Gaffney et al. (2006), Romano et al. (2014), Cadena (2015) e Joyce et al. (2016).

70. Opistótico, *fenestra postotica* no eixo horizontal.

Tipo: transformacional;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L_1): opistótico;

Variável (V): *fenestra postotica* no eixo horizontal;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Mais aberta dorsoventralmente (*Euraxemys*);

(1): Fenda curta (*Galianemys*).

Anatomia:

Ver Romano et al. (2014).

Comentários:

Sem alterações. Ver Gaffney et al. (2006), Romano et al. (2014), Cadena (2015) e Joyce et al. (2016).

71. Opistótico, *processus paraoccipitalis*.

Tipo: transformacional;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): opistótico;

Variável (V): *processus paraoccipitalis*;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Projeta-se posteriormente atrás do esquamosal (*Euraxemys*);

(1): Pequeno, sem projeção atrás do esquamosal (*Galianemys*).

Anatomia:

Ver Romano et al. (2014).

Comentários:

Sem alterações. Ver Gaffney et al. (2006), Romano et al. (2014), Cadena (2015) e Joyce et al. (2016).

72. Opistótico, flange horizontal afilada.

Tipo: neomórfico;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): opistótico;

Localizador (L₂): flange horizontal afilada;

Variável (V): não-aplicável;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Ausente (*Galianemys*);

(1): Presente (*Chedighaii*).

Anatomia:

Ver Romano et al. (2014).

Comentários:

Sem alterações. Ver Gaffney et al. (2006), Romano et al. (2014), Cadena (2015) e Joyce et al. (2016).

73. Basisfenoide, contato entre basisfenoide e quadrado.

Tipo: neomórfico;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): basisfenoide;

Localizador (L₂): contato entre basisfenoide e quadrado;

Variável (V): não-aplicável;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Ausente (?);

(1): Presente (*Galianemys*).

Anatomia:

Ver Romano et al. (2014).

Comentários:

Sem alterações. Ver Gaffney et al. (2006), Romano et al. (2014), Cadena (2015) e Joyce et al. (2016).

74. Basisfenoide, delineamento ventral.

Tipo: transformacional;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): basisfenoide;

Variável (V): delineamento ventral do basisfenoide;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

Anatomia:

Ver Romano et al. (2014).

Comentários:

Sem alterações. Ver Gaffney et al. (2006), Romano et al. (2014), Cadena (2015) e Joyce et al. (2016).

75. Basisfenoide, *processus clinoideus*.

Tipo: neomórfico;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): basisfenoide;

Localizador (L₂): *processus clinoideus*;

Variável (V): não-aplicável;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Presente (*Pelusios*);

(1): Ausente (*Bothremys*).

Anatomia:

Ver Romano et al. (2014).

Comentários:

Sem alterações. Ver Gaffney et al. (2006), Romano et al. (2014), Cadena (2015) e Joyce et al. (2016).

76. Basisfenoide, *sella turcida* / *dorsomsellae*.

Tipo: transformacional;

Otimização: não-aditivo;

Semântica:

Localizador (L₁): basisfenoide;

Variável (V): delineamento ventral do basisfenoide;

Qualificador da variável (q): não-aplicável.

Estados de caracteres (v_n):

(0): Profunda, com margens bem definidas (*Bothremys*);

(1): Rasa, margens não definidas (*Taphrosphys*).

Anatomia:

Ver Romano et al. (2014).

Comentários:

Sem alterações. Ver Gaffney et al. (2006), Romano et al. (2014), Cadena (2015) e Joyce et al. (2016).

Mandíbula

Ver caracteres **113 a 123** de Gaffney et al. (2006) e codificação de estados de caracteres em *Atolchelys lepida* em Romano et al. (2014).

Pós-crânio

Ver caracteres **124 a 175** de Gaffney et al. (2006) e codificação de estados de caracteres em *Atolchelys lepida* em Romano et al. (2014).

4.2.2. Lista de caracteres não-informativos removidos de Gaffney et al. (2006):

Alguns caracteres tornaram-se não informativos para a nova matriz de táxons/caracteres em função da remoção de 41 terminais presentes na matriz original de Gaffney et al. (2006). Estes táxons foram removidos por não adicionarem informações relevantes sobre as relações internas de Pelomedusoides, pois representam grupos não proximamente relacionados ao clado. Chelidae está bem estabelecido na literatura como grupo-irmão de Pelomedusoides e, por este motivo, foi tratado como o grupo-externo na presente análise, que não tem por objetivo testar o monofileticismo de Pelomedusoides, mas sim revisar as relações internas do grupo e testar o posicionamento filogenético proposto para *Atolchelys lepida*.

Crânio

- Caráter 1:** Nasal, ossos nasais;
- Caráter 2.** Lacrimal, osso lacrimal;
- Caráter 3.** Lacrimal, *lacrimal foramen*;
- Caráter 4.** Pré-frontal, contato dos pré-frontais na linha medial em vista dorsal;
- Caráter 8.** Pré-frontal, contato pré-frontal–vômer;
- Caráter 9.** Pré-frontal, *fissura ethmoidalis*;
- Caráter 19.** Supratemporal, osso supratemporal;
- Caráter 32.** Pré-maxilar, processo dorsal na linha medial (recombinado com o **caráter 3**);
- Caráter 38.** Maxilar, contato entre maxilar e quadradojugal;
- Caráter 46.** Vômer, dente vomeriano;
- Caráter 48.** Palatino, *foramen palatinum posterius*;
- Caráter 58.** Quadrado, processo medial do quadrado contatando elementos do basicrânio;
- Caráter 61.** Quadrado, *cavum tympani* totalmente formada;
- Caráter 62.** Quadrado, *cavum tympani* com borda posterior aguda;
- Caráter 63.** Quadrado, ouvido médio com parede lateral completa;
- Caráter 64.** Quadrado, *cavum tympani* curvada dorsalmente;
- Caráter 65.** Quadrado, cobre o opistótico lateralmente;
- Caráter 66.** Quadrado, bolso para articulação do estribo;

- Caráter 67.** Quadrado, espaço crânio-quadrado;
- Caráter 70.** Pterigoide, *processus trochlearis pterygoidei*;
- Caráter 71.** Pterigoide, posteroventral flange ao longo da parede lateral, medial ao *processus trochlearis pterygoidei*;
- Caráter 72.** Pterigoide, *processus pterygoideus externus*;
- Caráter 78.** Epipterygoide, ausente;
- Caráter 80.** Supraoccipital, *crista supraoccipitalis*;
- Caráter 81.** Supraoccipital, placa occipital larga;
- Caráter 83.** Exoccipital, *recessos scalaetympani*;
- Caráter 88.** Basioccipital, basioccipital grosso;
- Caráter 90.** Proótico, arco hiomandibular do nervo facial no próprio canal;
- Caráter 91.** Proótico, *foramen stapedio-temporale*;
- Caráter 96.** Proótico, *processus trochlearis oticum*;
- Caráter 97.** Proótico, plano da fenestra ovalis;
- Caráter 98.** Opistótico, *processus intrafenestralis* expandido ventralmente;
- Caráter 105.** Basisfenoide, vacuidade interpterygoide;
- Caráter 108.** Basisfenoide, crânio acinético;
- Caráter 109.** Basisfenoide, processo cultriforme;
- Caráter 111.** Basisfenoide, tubérculo ventral;
- Caráter 112.** Collumelae auris.

Pós-crânio

- Caráter 130.** Cintura escapular, *foramen coracoide*;
- Caráter 131.** Cintura escapular, morfologia do coracoide;
- Caráter 136.** Cintura pélvica, *fenestra thyroid*;
- Caráter 140.** Carapaça, chanfradura do pigal;
- Caráter 161.** Plastrão, processo dorsal do epiplastrão;
- Caráter 169.** Plastrão, lobo posterior maior que o pélvico;
- Caráter 175.** Casco, textura da superfície.

4.2.3. Filogenia

A primeira busca por árvores mais parcimoniosas foi feita utilizando todos os táxons codificados na matriz (134x48), tratando seis caracteres como aditivos (2, 8, 26, 31, 32, 49 e 66). A busca tradicional, seguida de TBR, chegou a um resultado de 3.460 árvores mais parcimoniosas contendo 335 passos. A topologia consenso (Apêndice I) dessa busca resultou em uma politomia generalizada para Bothremyidae, com apenas *Atolchelys lepida* sendo recuperada no primeiro nó de divergência do clado. Em seguida, foram identificados seis táxons *wildcards* que estavam perturbando a análise, comprometendo a resolução da topologia. Estes foram: *Algorachelus tibert*, *Bothremys kellyi*, *Elochelys convenarum*, *Elochelys perfecta*, *Palemys bowerbankii* e *Puentemys mushaisaensis*. Após a retirada desses táxons, uma nova busca foi feita seguindo os mesmos parâmetros utilizados na primeira busca, chegando a 30 árvores mais parcimoniosas contendo 335 passos (CI = 0.440; RI = 0.728) (Apêndice II). Os índices de Bremer foram calculados para os nós dessa topologia (Apêndice III). As buscas heurísticas através das Novas Tecnologias levaram ao mesmo resultado alcançado na análise anterior (quadro 2), indicando que o resultado alcançado através da Busca Tradicional é o mais parcimonioso para a base de dados em questão.

Busca	Algoritmo	Nº de Árvores mais Parcimoniosas (MPT)	Nº de Passos
Heurística	Busca Tradicional – Wagner trees (TBR)	30	335
Heurística	Novas Tecnologias – Ratchet	5	335
Heurística	Novas Tecnologias – Sectorial Search (RSS)	4	335
Heurística	Novas Tecnologias – Tree Fusing	5	335

Quadro 2 – Parâmetros de buscas heurísticas realizadas.

Bothremydidae foi recuperado como um grupo monofilético, com *Atolchelys lepida* recuperada no primeiro nó de divergência dessa família. *Sankuchemys* foi resgatada fora de Kurmademydini e Cearachelyini também se confirmou como um grupo monofilético, contendo os gêneros *Cearachelys* e *Galianemys*. *Polysternon* e *Foxemys* formaram um novo clado fora de Bothremydini. O gênero *Bothremys* não foi resgatado como monofilético, entretanto, está incluso no mesmo clado que *Chedighaii*. As relações internas de Taphrosphyini são bastante similares às propostas por Gaffney et al. (2006), entretanto, apresentam melhor resolução entre *Taphrosphys* spp. (Apêndice II). Diversas transformações de caracteres sustentam os clados supracitados (Apêndice IV – lista de transformações; Apêndice V – mapeamento de sinapomorfias comuns).

5. DISCUSSÃO

Através da preparação do holótipo de *Atolchelys lepida*, processo realizado em um período de 1 ano e meio, foi possível descrever e comparar elementos relacionados à morfologia craniana da espécie, permitindo revisar as diagnoses propostas por Romano *et al.* (2014) e propor uma emenda à diagnose que caracterizasse mais precisamente a espécie: *i.* foramen palatinum posterior alongado longitudinalmente, em formato de gota; *ii.* opistótico quadrangular em vista ventral e *iii.* basioccipital triangular, desigual, com a porção rostral alargada; *iv.* supraoccipital extenso, com comprimento da extensão dorsal igual ao comprimento da sutura medial dos parietais; *v.* extenso contato entre parietal e esquamosal.

A topologia inicialmente gerada (Apêndice I) apresenta o mesmo artefato metodológico apresentado em Gaffney *et al.* (2006), p. 636 – fig. 293-A. A resolução mostrou-se perturbada devido à inclusão de táxons problemáticos, resultando em muitos táxons colapsados em uma politomia generalizada para Bothremydidae. A busca por *wildcards* levou à eliminação de terminais com número excessivo de dados ausentes, geralmente representados por espécies que contêm apenas o casco, uma estrutura com grande plasticidade fenotípica e que não providencia aspectos informativos sobre as hipóteses de homologia elencadas.

Atolchelys lepida foi recuperada no primeiro nó de divergência de Bothremydidae, com índice de Bremer 3, resultado que confirma a hipótese levantada por Romano *et al.* (2014) e foi posteriormente encontrada por Joyce *et al.* (2016). O resultado é contrário ao

levantado por Cadena (2015) e Ferreira *et al.* (2018), em cujas topologias *Atolchelys lepida* é recuperada em Panpleurodira (Cadena, 2015) e no segundo nó de divergência de Pelomedusoides (Ferreira *et al.*, 2018).

As relações internas de Bothremyidae apresentaram melhor resolução no presente trabalho. *Kinkonychelys* e *Kurmademys* foram recuperadas como grupos-irmãos, sendo que *Sankuchemys* saiu do clado Kurmademidini. As relações entre esses três táxons foram encontradas por Romano *et al.* (2014) como uma politomia na base de Bothremyidae. Joyce *et al.* (2016) encontra Kurmademidini (sem considerar *Kinkonychelys*) como grupo-irmão dos demais Bothremyidae. O monofileticismo de Cearachelyini também foi encontrado, assim como em Joyce *et al.* (2016) e Ferreira *et al.* (2018). Romano *et al.* (2014) e Cadena (2015) não recuperam esse clado como um grupo monofilético.

Polysternon e *Foxemys* foram recuperadas fora de Bothremyini no presente trabalho, assim como demonstrado por Romano *et al.* (2014) e Joyce *et al.* (2016). *Bothremys* não se apresentou monofilético, sendo recuperado em uma politomia com *Chedighaii*. Cadena (2015), Joyce (2016) e Ferreira *et al.* (2018) apresentaram *Bothremys* como monofiléticos, entretanto.

Os posicionamentos de *Sokatra*, Euraxemydidae, *Brasilemys*, Podocnemididae + *Hamadachelys* são coerentes com os apresentados por outros autores (e.g., Broin, 2000; Gaffney & Krause, 2011; Romano *et al.*, 2014; Cadena, 2015). Pelomedusidae e Araripemydidae, por outro lado, foram reconfiguradas em uma politomia na base de Pelomedusoides. Romano *et al.* (2014) encontra Pelomedusidae como grupo-irmão de todos os demais Pelomedusoides, contra o proposto por Meylan (1996) e Gaffney *et al.* (2006), que propuseram essa família como grupo-irmão de Araripemydidae. Entretanto, a não-resolução de Pelomedusidae e Araripemydidae no presente trabalho pode estar relacionada ao fato da base de dados (i.e, matriz de caracteres) ser, em sua essência, descrita com intuito de elucidar as relações filogenéticas de Bothremyidae.

A redefinição de caracteres, preferenciando a delimitação precisa quanto a sua semântica, como proposto por Sereno (2007), vai de encontro à abordagem dos últimos estudos empíricos sobre a relações filogenética de Pelomedusoides. Romano *et al.* (2014), Pérez-García (2016), Gaffney *et al.* (2007,2011,2014) se limitaram a incluir novos táxons à matriz de táxon-caracteres de Gaffney *et al.* (2006), propondo pequenas correções à matriz previamente proposta. Cadena (2015) e Ferreira *et al.* (2018) se propuseram a uma análise

mais global sobre as relações do grupo, concatenando os dados de Gaffney et al. (2006) (especialmente relacionados ao estudo de caracteres informativos para Bothremydidae) e Gaffney et al. (2011) (focado nas relações filogenéticas de Podocnemididae). Além disso, propuseram novos caracteres (em especial Ferreira et al., 2018), sob a justificativa de apresentarem a maior base de dados até então proposta para o estudo das relações filogenéticas Pelomedusoides. Joyce et al. (2016) constitui o melhor esforço em aprimorar a base semântica dos caracteres, em especial ao ajuste das morfoclinas para os caracteres multiestado.

Apesar das grandes e positivas contribuições de trabalhos precedentes em aprimorar o entendimento das relações filogenéticas de Pelomedusoides, o presente trabalho representa o maior estudo sistemático, revisional e redescritivo de caracteres informativos propostos para Bothremydidae. Conforme reiterado por Gaffney et al. (1991), “é melhor escolher poucos e bem analisados caracteres do que um grande número de caracteres pobremente analisados.” (Gaffney et al., 1991, p.1), o presente estudo demonstra empiricamente que uma seleção qualitativa criteriosa permite uma boa reconstrução filogenética. Portanto, apesar de não se ater a um viés quantitativo (e.g. Cadena, 2015; Ferreira et al., 2018), a base de dados aqui confeccionada permite testar de maneira mais adequada hipóteses de homologia para Bothremydidae, alcançando resoluções melhores resolvidas, uma melhor definição e sustentação de clados e, dessa forma, providenciando uma sistemática mais robusta para fins nomenclaturais.

6. CONCLUSÃO

A partir da preparação mecânica de *Atolchelys lepida*, propomos uma emenda à diagnose para a espécie: i. *foramen palatinum posterior* alongado longitudinalmente, em formato de gota; ii. opistótico quadrangular em vista ventral e iii. basioccipital triangular, desigual, com a porção rostral alargada; iv. supraoccipital extenso, com comprimento da extensão dorsal igual ao comprimento da sutura medial dos parietais; v. extenso contato entre parietal e esquamosal. Além disso, a descrição osteológica craniana da espécie permitiu a codificação de 25 novos caracteres cranianos informativos, acrescentados à matriz aqui proposta.

A revisão semântica das matrizes de caracteres propostas para filogenia de Pelomedusoides por Gaffney et al. (2006) e reanalisada por Romano et al. (2014), Cadena (2015), Joyce et al. (2016) e Ferreira et al. (2018), permitiram uma nova matriz geral para Pelomedusoides após a reanálise, exclusão, recombinação e redescrição de caracteres descritos anteriores. Através desta, confirmamos o posicionamento de *Atolchelys lepida* no primeiro nó de divergência de Bothremydidae, além de propormos uma nova hipótese filogenética para Pelomedusoides, cuja resolução foi melhor estabelecida que em trabalhos anteriores.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BROIN, F., 1988. Les tortues et le Gondwana. Examen des rapports entre le fractionnement du Gondwana au Crétacé et al dispersion géographique des tortues pleurodires à partir du Crétacé. **Studia Salmanticensia, Studia Palaeocheloniologica**, v. 2, p. 103-142.

BROIN, F., 2000. The oldest pre-podocnemidid turtle (Chelonii, Pleurodira), from the Early Cretaceous, Ceará State, Brasil, and its environment. **Treballs del Museu de Geologia de Barcelona**, v. 9, p. 43-95.

CADENA, E. A.; BLOCH, J. I. & JARAMILLO, C. A. 2012. New bothremydid turtle (Testudines, Pleurodira) from the Paleocene of North-Eastern Colombia. **Journal of Paleontology**, v. 86, p. 689-699.

CADENA, E. A.; KSEPKA, D. T.; JARAMILLO, C. A. & BLOCH, J. I. 2012. New pelomedusoid turtles (Testudines, Panpleurodira) from the late Palaeocene Cerrejón Formation of Colombia and implications for phylogeny and body size evolution. **Journal of Systematics Palaeontology**, v. 10, p. 313-331.

CADENA, E. A.; JARAMILLO, C. A. & BLOCH, J. I. 2013. New material of the Platycheilyd Turtle *Notoemys zapatocaensis* from the Early Cretaceous of Colombia:

implications for understanding Pleurodira evolution. **Morphology and evolution of turtles** (eds D Brinkman, P Holroyd, J Gardner), v. 8, p. 105-120.

CADENA, E. A. 2015. A global phylogeny of Pelomedusoides turtles with new material of *Neochelys franzeni* Schleich, 1993 (Testudines, Podocnemididae) from the middle Eocene, Messel Pit, of Germany. **PeerJ**, n. 3:e1221.

DE LA FUENTE, M. L. S. 2003. Two new pleurodiran turtles from the Portezuelo Formation (Upper Cretaceous) of northern Patagonia, Argentina. **Journal of Paleontology**, v. 77, p. 559-575.

FARRIS, J. S. 1970. Methods for computing Wagner trees. **Systematic Zoology**, v. 19, p. 83-92.

FARRIS, J. S. 1982. Outgroups and parsimony. **Systematic Zoology**, v. 31, p. 328-334.

FERREIRA, G. S., BRONZATI, M., LANGER, M. C. & STERLI, J. 2018. Phylogeny, biogeography and diversification patterns of side-necked turtles (Testudines: Pleurodira). **Royal Society Open Science**, n. 5: 171773.

FITZHUGH, K. 2006. The philosophical basis of character coding for the inference phylogenetic hypotheses. **Zoologica Scripta**, v. 35, p. 261-286.

GAFFNEY, E. S. 1972. An Illustrated Glossary of Turtle Skull Nomenclature. **American Museum Novitates**, n. 2486, 33 pp.

GAFFNEY, E. S. 1979. Comparative cranial morphology of recent and fossil turtles. **Bulletin of the American Museum of Natural History**. The American Museum of Natural History, v. 164, p. 65-376.

GAFFNEY, E. S., CAMPOS, D. A., HIRAYAMA, R. 2001. *Cearachelys*, a New Side-Necked Turtle (Pelomedusoides: Bothremydidae) from the Early Cretaceous of Brazil. **American Museum Novitates**, n. 3319, 20 pp.

GAFFNEY, E. S., TONG, H., MEYLAN, P. A. 2002. *Galianemys*, a New Side-Necked Turtle (Pelomedusoides: Bothremydidae) from the Late Cretaceous of Morocco. **American Museum Novitates**, n. 3379, 20 pp.

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**, v. 300, 698 pp.

GAFFNEY, E. S., RICH, T. H., VICKERS-RICH, P., CONSTANTINE, A., VACCA, R., KOOL, L. 2007. *Chubutemys*, a new Eucryptodiran turtle from the Early Cretaceous of Argentina, and the relationships of the Meiolaniidae. **American Museum Novitates**, n. 3599, 35 pp.

GAFFNEY, E. S., MEYLAN, P. A., WOOD, R. C., SIMONS, E. & CAMPOS, D. A. 2011. Evolution of the side-necked turtles: the family Podcnemididae. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 350: 237 pp.

GAFFNEY, E. S. & KRAUSE, D. W. 2011. *Sokatra*, a new side-necked turtle (Late Cretaceous, Madagascar) and the diversification of the main groups of Pelomedusoides. **American Museum Novitates**, v. 3728, 28 pp.

GOLOBOFF, P. 1999. Analyzing large data sets in reasonable times: solutions for composite optima. **Cladistics**, v. 15, p. 415-428.

GOLOBOFF, P., FARRIS, J., & NIXON, K. 2008. TNT: a free program for phylogenetic analysis. **Cladistics**, v. 24, p. 774-786.

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**, v. 78, p. 989-1013.

JOYCE, W. G., LYSON, T. R. & KIRKLAND, J. I. 2016. An early bothremydid (Testudines, Pleurodira) from the Late Cretaceous (Cenomanian) of Utah, North America. *PeerJ*, n. 4:e2502.

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

NIXON, K. C. & CARPENTER, J. M. 1996. On simultaneous analysis. **Cladistics**, v. 12, p. 221-241.

NIXON, K. C. 1999. The Parsimony Ratchet, a new method for rapid Parsimony Analysis. **Cladistics**, v. 15, p. 407–414.

NOBRE, P. H; CARVALHO, I. S. 2010. Fósseis: Coleta e métodos de estudo. In: CARVALHO, I. S. (Org.). **Paleontologia básica: Princípios e Métodos**, Rio de Janeiro: Interciência, p. 397-411.

OLIVEIRA, G. R. & KELLNER, A. W. A. 2005. Note on a plastron (Testudines, Pleurodira) from de Lower Cretaceous Crato Member, Santana Formation, Brazil. **Arquivos do Museu Nacional**, Rio de Janeiro, v. 63, n. 3, p. 523-528.

OLIVEIRA, G. R. & ROMANO, P. S. R. 2007. Histórico dos achados de tartarugas fósseis do Brasil. **Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro**, v. 65, p. 113-133.

OLIVEIRA, G. R., REZENDE, J. S., FIGUEIREDO, C. M., AZEVEDO, S. A. K. & CAMPOS, D. A. 2015. An almost complete side-necked turtle shell (Pelomedusoides,

Bothremydidae) from the Maria Farinha Formation (Paleogene, Paleocene), Paraíba Basin, NE Brazil. **PeerJ PrePrints**, n. 3:e918v1.

PÉREZ-GARCÍA, A. 2016. A new turtle confirms the presence of Bothremydidae (Pleurodira) in the Cenozoic of Europe and expands the biostratigraphic range of Foxemydina. **Science of Nature**, v. 103:50.

RABI, M., TONG, H. & BOTFALVAI, G. 2012. A new species of the side-necked turtle *Foxemys* (Pelomedusoides: Bothremydidae) from the Late Cretaceous of Hungary and the historical biogeography of the Bothremydini. **Geological Magazine**, v. 149(4), p. 662-674.

ROMANO, P. S. R. & AZEVEDO, S. A. K. 2006. Are extant podocnemidid turtles relict of a widespread Cretaceous ancestor? **South American Journal of Herpetology**, v. 1 (3), p. 175-184.

ROMANO, P. S. R., OLIVEIRA, G. R., AZEVEDO, S. A. K., KELLNER, A. W. A., CAMPOS, D. A. 2013. New information about Pelomedusoides (Testudines: Pleurodira) from the Cretaceous of Brazil. Morphology and evolution of turtles, **Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology Series**, p. 261-275.

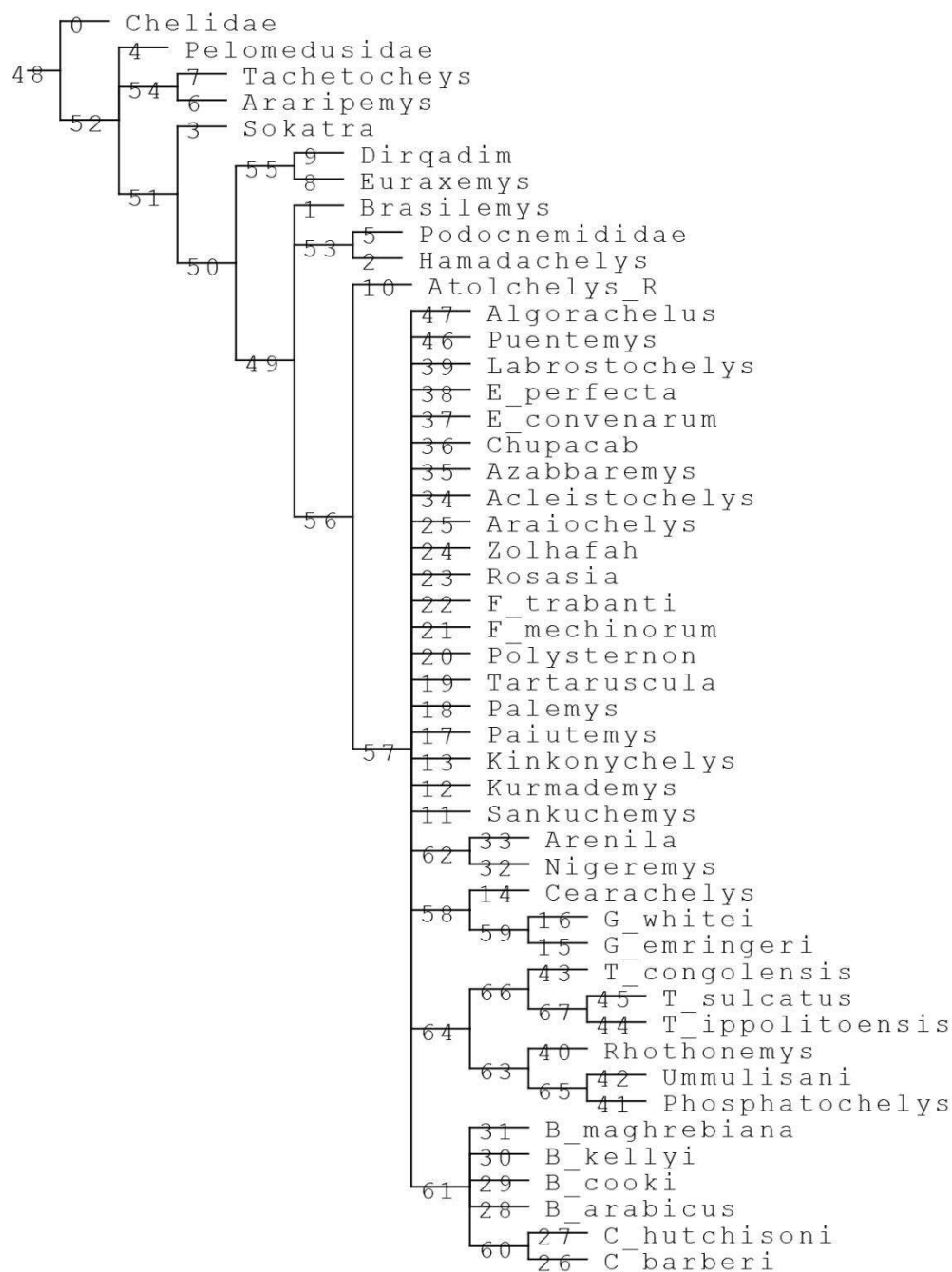
ROMANO, P. S. R.; GALLO, V.; RAMOS, R. R. C. & ANTONIOLI, L. 2014. *Atolchelys lepida*, a new side-necked turtle from the Early Cretaceous of Brazil and the age of crown Pleurodira. **Biology Letters**, v. 10: 20140290.

SERENO, P. C. & ELSHAFIE, S. J. 2013. A new long-necked turtle, *Laganemys tenerensis* (Pleurodira: Araripemydidae), from the Elrhaz Formation (Aptian-Albian) of Niger. **Morphology and Evolution of Turtles, Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology**, p. 215-250.

SERENO, P. C. 2007. Logical basis for morphological characters in phylogenetics. **Cladistics**, v. 23, p. 565-587.

APÊNDICE I

Strict consensus of 3460 trees (0 taxa excluded)



Apêndice I – Árvore consenso das 3.460 árvores mais parcimoniosas (335 passos), considerando todos os caracteres como não-aditivos.

APÊNDICE II

Strict consensus of 30 trees (6 taxa excluded)



Apêndice II – Árvore consenso das 30 árvores mais parcimoniosas (335 passos), após retirada de *wildcards*, considerando 6 caracteres como aditivos e o restante como não-aditivos.

APÊNDICE III

Tree 1



Apêndice III – Índices de Bremer calculados para os nós da topologia final.

APÊNDICE IV

Tree 0 :	Char. 8: 1 --> 0	Char. 114: 1 --> 0
Chelidae :	Char. 22: 0 --> 1	
No autapomorphies	Char. 55: 0 --> 1	F_trabanti :Char. 27: 0 --> 1
	Atolchelys_R :	
Brasilemys :	Char. 8: 1 --> 0	
Char. 20: 1 --> 0	Char. 26: 0 --> 1	Rosasia :
Char. 90: 2 --> 1	Char. 46: 0 --> 1	Char. 1: 1 --> 0
Hamadachelys :	Char. 73: 2 --> 4	Char. 124: 1 --> 0
	Char. 123: 0 --> 1	
No autapomorphies		Zolhafah :
Sokatra :	Sankuchemys :	Char. 56: 1 --> 0
	Char. 7: 1 --> 2	
Char. 20: 1 --> 0		Araiochelys :
Char. 31: 1 --> 0	Kurmademys :	Char. 0: 1 --> 0
Char. 48: 0 --> 1	Char. 7: 1 --> 2	Char. 1: 2 --> 3
Pelomedusidae :		Char. 25: 2 --> 1
	Kinkonychelys :	Char. 55: 0 --> 1
Char. 62: 0 --> 1	Char. 0: 0 --> 1	Char. 105: 2 --> 4
Char. 88: 1 --> 0	Char. 1: 1 --> 2	Char. 106: 2 --> 3
Podocnemididae :	Char. 20: 1 --> 0	Char. 126: 0 --> 1
	Char. 31: 1 --> 0	
Char. 21: 0 --> 1	Char. 66: 1 --> 2	C_barberi :
Char. 82: 0 --> 1		Char. 25: 2 --> 1
Char. 85: 0 --> 1	Cearachelys :	
Araripemys :	Char. 19: 1 --> 0	C_hutchisoni :
	Char. 41: 1 --> 02	No autapomorphies
Char. 4: 1 --> 2		
Char. 84: 0 --> 1	G_emringeri :	B_arabicus :
Char. 108: 1 --> 0	No autapomorphies	No autapomorphies
Char. 118: 2 --> 3		
Tachetocheys :	G_whitei :	B_cooki :
	Char. 49: 1 --> 0	Char. 33: 0 --> 1
Char. 6: 0 --> 1		
Char. 20: 1 --> 0	Tartaruscula :	B_maghrebiana :
Char. 22: 0 --> 1	Char. 27: 0 --> 1	Char. 55: 0 --> 1
Char. 48: 0 --> 1	Char. 41: 1 --> 0	
Char. 83: 1 --> 0		Nigeremys :
Char. 103: 0 --> 2	Polysternon :	No autapomorphies
Euraxemys :	Char. 1: 1 --> 0	
	Char. 48: 1 --> 0	Arenila :
No autapomorphies	Char. 133: 1 --> 3	No autapomorphies
Dirqadim :		
	F_mechinorum :	Acleistocheys :

Char. 27: 0 --> 1	Char. 80: 1 --> 0	Char. 44: 0 --> 1
Char. 35: 0 --> 1	Char. 124: 0 --> 1	Char. 52: 2 --> 0
Char. 37: 0 --> 1	Node 45 :	Char. 53: 1 --> 0
Char. 52: 2 --> 4	Char. 41: 2 --> 0	Char. 57: 1 --> 0
Azabbaremys :	Char. 53: 0 --> 1	Node 55 :
Char. 16: 1 --> 0	Node 46 :	Char. 27: 1 --> 0
Char. 23: 1 --> 0	Char. 59: 0 --> 1	Node 56 :
Char. 35: 0 --> 1	Char. 65: 0 --> 1	Char. 1: 1 --> 2
Char. 37: 0 --> 1	Char. 67: 0 --> 1	Char. 69: 0 --> 1
Chupacab :	Node 47 :	Char. 73: 2 --> 1
Char. 80: 0 --> 1	No synapomorphies	Node 57 :
Char. 106: 2 --> 3	Node 48 :	Char. 30: 1 --> 0
Labrotochelys :	Char. 41: 0 --> 2	Char. 35: 1 --> 0
Char. 1: 1 --> 3	Char. 57: 1 --> 0	Char. 48: 0 --> 1
Char. 2: 0 --> 1	Char. 59: 1 --> 0	Char. 63: 0 --> 1
Char. 31: 1 --> 3	Node 49 :	Node 58 :
Char. 38: 1 --> 0	Char. 7: 01 --> 2	Char. 12: 0 --> 1
Char. 53: 1 --> 0	Node 50 :	Char. 42: 0 --> 1
Rhothonemys :	Char. 39: 0 --> 1	Char. 44: 0 --> 1
No autapomorphies	Char. 41: 2 --> 0	Node 59 :
Phosphatochelys :	Char. 55: 0 --> 1	Char. 20: 1 --> 0
Char. 9: 0 --> 1	Char. 73: 2 --> 3	Node 60 :
Ummulisani :	Char. 92: 2 --> 0	Char. 4: 1 --> 0
Char. 40: 1 --> 0	Char. 113: 0 --> 1	Char. 5: 0 --> 1
T_congolensis :	Char. 114: 0 --> 1	Char. 7: 1 --> 0
No autapomorphies	Char. 114: 0 --> 1	Char. 16: 0 --> 1
T_ippolitoensis :	Char. 119: 1 --> 0	Char. 46: 0 --> 1
No autapomorphies	Char. 119: 1 --> 0	Char. 64: 0 --> 1
T_sulcatus :	Char. 131: 0 --> 2	Char. 82: 0 --> 1
Char. 61: 1 --> 0	Char. 133: 1 --> 5	Char. 84: 0 --> 1
Algorachelus :	Node 51 :	Char. 85: 0 --> 1
Char. 30: 0 --> 1	Char. 60: 0 --> 1	Char. 114: 0 --> 1
Char. 48: 1 --> 0	Char. 73: 2 --> 1	Node 61 :
Node 43 :	Node 52 :	Char. 0: 0 --> 1
Char. 27: 1 --> 0	Char. 25: 0 --> 1	Char. 99: 1 --> 2
Node 44 :	Char. 56: 0 --> 1	Char. 126: 0 --> 1
Char. 61: 0 --> 1	Char. 66: 0 --> 1	Char. 132: 0 --> 1
Char. 65: 1 --> 2	Char. 70: 0 --> 1	Node 62 :
	Node 53 :	Char. 25: 1 --> 2
	Char. 7: 0 --> 1	Char. 33: 0 --> 1
	Char. 23: 0 --> 1	
	Node 54 :	
	Char. 42: 0 --> 1	

Node 63 :	Node 73 :	Char. 62: 0 --> 1
Char. 0: 0 --> 1	Char. 49: 1 --> 0	Char. 88: 1 --> 0
Char. 20: 0 --> 1	Char. 52: 2 --> 1	
Char. 25: 1 --> 2		Podocnemididae :
	Node 74 :	Char. 21: 0 --> 1
Node 64 :	Char. 6: 0 --> 1	Char. 82: 0 --> 1
Char. 29: 0 --> 1	Char. 17: 0 --> 1	Char. 85: 0 --> 1
Char. 42: 0 --> 1	Char. 18: 0 --> 1	
	Char. 43: 0 --> 1	Araripemys :
		Char. 4: 1 --> 2
Node 65 :	Node 75 :	Char. 84: 0 --> 1
Char. 15: 0 --> 1	Char. 11: 0 --> 1	Char. 108: 1 --> 0
Char. 26: 0 --> 1	Char. 28: 0 --> 1	Char. 118: 2 --> 3
Char. 57: 1 --> 0	Char. 31: 1 --> 0	
Char. 73: 2 --> 1		Tachetocheys :
	Node 76 :	Char. 6: 0 --> 1
Node 66 :	Char. 4: 0 --> 1	Char. 20: 1 --> 0
Char. 1: 1 --> 2	Char. 16: 1 --> 0	Char. 22: 0 --> 1
Char. 49: 1 --> 0	Char. 24: 0 --> 1	Char. 48: 0 --> 1
Node 67 :	Char. 51: 0 --> 1	Char. 83: 1 --> 0
	Char. 73: 1 --> 2	103: 0 --> 2
Char. 2: 0 --> 1		
Char. 22: 0 --> 1	Node 77 :	Euraxemys :
	Char. 3: 0 --> 1	No autapomorphies
Node 68 :		
Char. 15: 1 --> 0	Node 78 :	Dirqadim :
Char. 26: 1 --> 0	Char. 52: 1 --> 4	Char. 8: 1 --> 0
		Char. 22: 0 --> 1
Node 69 :	Node 79 :	Char. 55: 0 --> 1
Char. 4: 0 --> 1	Char. 75: 0 --> 1	
Char. 28: 0 --> 1	Tree 1 :	Atolchelys_R :
		Char. 8: 1 --> 0
Node 70 :	Chelidae :	Char. 26: 0 --> 1
Char. 20: 0 --> 1	No autapomorphies	Char. 46: 0 --> 1
Char. 48: 1 --> 2		Char. 73: 2 --> 4
Char. 73: 1 --> 4	Brasilemys :	Char. 123: 0 --> 1
	Char. 20: 1 --> 0	
Node 71 :	Char. 90: 2 --> 1	Sankuchemys :
Char. 15: 1 --> 0		Char. 7: 1 --> 2
Char. 26: 1 --> 0	Hamadachelys :	
	No autapomorphies	Kurmademys :
Node 72 :		Char. 7: 1 --> 2
Char. 5: 1 --> 0	Sokatra :	
Char. 14: 0 --> 1	Char. 20: 1 --> 0	Kinkonychelys :
Char. 25: 1 --> 0	Char. 31: 1 --> 0	Char. 0: 0 --> 1
Char. 38: 0 --> 1	Char. 48: 0 --> 1	Char. 1: 1 --> 2
Char. 39: 1 --> 0		Char. 20: 1 --> 0
	Pelomedusidae :	Char. 31: 1 --> 0

Char. 66: 1 --> 2		No autapomorphies
Cearachelys :	B_arabicus :	T_ippolitoensis :
Char. 19: 1 --> 0	No autapomorphies	No autapomorphies
Char. 41: 1 --> 02	B_cooki :	T_sulcatus :
G_emringeri :	No autapomorphies	Char. 61: 1 --> 0
No autapomorphies	B_maghrebiana :	Algorachelus :
G_whitei :	Char. 55: 0 --> 1	Char. 30: 0 --> 1
Char. 49: 1 --> 0	Nigeremys :	Char. 48: 1 --> 0
Tartaruscula :	No autapomorphies	Node 43 :
Char. 27: 0 --> 1	Arenila :	Char. 27: 1 --> 0
Char. 41: 1 --> 0	No autapomorphies	Node 44 :
Polysternon :	Acleistocheles :	Char. 61: 0 --> 1
Char. 1: 1 --> 0	Char. 27: 0 --> 1	Char. 65: 1 --> 2
Char. 48: 1 --> 0	Char. 35: 0 --> 1	Char. 80: 1 --> 0
Char. 133: 1 --> 3	Char. 37: 0 --> 1	Char. 124: 0 --> 1
F_mechinorum :	Char. 52: 2 --> 4	Node 45 :
Char. 114: 1 --> 0	Azabbaremys :	Char. 41: 2 --> 0
F_trabanti :	Char. 16: 1 --> 0	Char. 53: 0 --> 1
Char. 27: 0 --> 1	Char. 23: 1 --> 0	Node 46 :
Rosasia :	Char. 35: 0 --> 1	Char. 59: 0 --> 1
Char. 1: 1 --> 0	Char. 37: 0 --> 1	Char. 65: 0 --> 1
Char. 124: 1 --> 0	Chupacab :	Char. 67: 0 --> 1
Zolhafah :	Char. 80: 0 --> 1	Node 47 :
Char. 56: 1 --> 0	Char. 106: 2 --> 3	No synapomorphies
Araiochelys :	Labrostocheles :	Node 48 :
Char. 0: 1 --> 0	Char. 1: 1 --> 3	Char. 41: 0 --> 2
Char. 1: 2 --> 3	Char. 2: 0 --> 1	Char. 57: 1 --> 0
Char. 25: 2 --> 1	Char. 31: 1 --> 3	Char. 59: 1 --> 0
Char. 55: 0 --> 1	Char. 38: 1 --> 0	Node 49 :
Char. 105: 2 --> 4	Char. 53: 1 --> 0	Char. 7: 01 --> 2
Char. 106: 2 --> 3	Rhothonemys :	Node 50 :
Char. 126: 0 --> 1	No autapomorphies	Char. 39: 0 --> 1
C_barberi :	Phosphatocheles :	Char. 41: 2 --> 0
Char. 25: 2 --> 1	Char. 9: 0 --> 1	Char. 55: 0 --> 1
C_hutchisoni :	Ummulisani :	Char. 73: 2 --> 3
No autapomorphies	Char. 40: 1 --> 0	Char. 92: 2 --> 0
	T_congolensis :	Char. 113: 0 --> 1

Char. 114: 0 --> 1
 Char. 119: 1 --> 0
 Char. 131: 0 --> 2
 Char. 133: 1 --> 5

Node 51 :
 Char. 60: 0 --> 1
 Char. 73: 2 --> 1

Node 52 :
 Char. 25: 0 --> 1
 Char. 56: 0 --> 1
 Char. 66: 0 --> 1
 Char. 70: 0 --> 1

Node 53 :
 Char. 7: 0 --> 1
 Char. 23: 0 --> 1

Node 54 :
 Char. 42: 0 --> 1
 Char. 44: 0 --> 1
 Char. 52: 2 --> 0
 Char. 53: 1 --> 0
 Char. 57: 1 --> 0

Node 55 :
 Char. 27: 1 --> 0

Node 56 :
 Char. 1: 1 --> 2
 Char. 69: 0 --> 1
 Char. 73: 2 --> 1

Node 57 :
 Char. 30: 1 --> 0
 Char. 35: 1 --> 0
 Char. 48: 0 --> 1
 Char. 63: 0 --> 1

Node 58 :
 Char. 12: 0 --> 1
 Char. 42: 0 --> 1
 Char. 44: 0 --> 1

Node 59 :
 Char. 20: 1 --> 0

Node 60 :
 Char. 4: 1 --> 0
 Char. 5: 0 --> 1
 Char. 7: 1 --> 0
 Char. 16: 0 --> 1
 Char. 46: 0 --> 1
 Char. 64: 0 --> 1
 Char. 82: 0 --> 1
 Char. 84: 0 --> 1
 Char. 85: 0 --> 1
 Char. 114: 0 --> 1

Node 61 :
 Char. 0: 0 --> 1
 Char. 99: 1 --> 2
 Char. 126: 0 --> 1
 Char. 132: 0 --> 1

Node 62 :
 Char. 25: 1 --> 2
 Char. 33: 0 --> 1

Node 63 :
 Char. 0: 0 --> 1
 Char. 20: 0 --> 1
 Char. 25: 1 --> 2

Node 64 :
 Char. 29: 0 --> 1
 Char. 42: 0 --> 1

Node 65 :
 Char. 15: 0 --> 1
 Char. 26: 0 --> 1
 Char. 57: 1 --> 0
 Char. 73: 2 --> 1

Node 66 :
 Char. 1: 1 --> 2
 Char. 49: 1 --> 0

Node 67 :
 Char. 2: 0 --> 1
 Char. 22: 0 --> 1

Node 68 :
 Char. 15: 1 --> 0
 Char. 26: 1 --> 0

Node 69 :
 Char. 4: 0 --> 1
 Char. 28: 0 --> 1

Node 70 :
 Char. 31: 1 --> 2
 Char. 32: 0 --> 1

Node 71 :
 Char. 20: 0 --> 1
 Char. 48: 1 --> 2
 Char. 73: 1 --> 4

Node 72 :
 Char. 15: 1 --> 0
 Char. 26: 1 --> 0

Node 73 :
 Char. 5: 1 --> 0
 Char. 14: 0 --> 1
 Char. 25: 1 --> 0
 Char. 38: 0 --> 1
 Char. 39: 1 --> 0

Node 74 :
 Char. 49: 1 --> 0
 Char. 52: 2 --> 1

Node 75 :
 Char. 6: 0 --> 1
 Char. 17: 0 --> 1
 Char. 18: 0 --> 1
 Char. 43: 0 --> 1

Node 76 :
 Char. 11: 0 --> 1
 Char. 28: 0 --> 1
 Char. 31: 1 --> 0

Node 77 :
 Char. 4: 0 --> 1
 Char. 16: 1 --> 0
 Char. 24: 0 --> 1
 Char. 51: 0 --> 1
 Char. 73: 1 --> 2

Node 78 :

Char. 3: 0 --> 1		F_mechinorum :
Node 79 :	Euraxemys :	Char. 114: 1 --> 0
Char. 52: 1 --> 4	No autapomorphies	
	Dirqadim :	F_trabanti :
Node 80 :	Char. 8: 1 --> 0	Char. 27: 0 --> 1
Char. 75: 0 --> 1	Char. 22: 0 --> 1	
	Char. 55: 0 --> 1	Rosasia :
Tree 2 :		Char. 1: 1 --> 0
Chelidae :	Atolchelys_R :	Char. 124: 1 --> 0
No autapomorphies	Char. 8: 1 --> 0	
	Char. 26: 0 --> 1	Zolhafah :
Brasilemys :	Char. 46: 0 --> 1	Char. 56: 1 --> 0
Char. 20: 1 --> 0	Char. 73: 2 --> 4	
Char. 90: 2 --> 1	Char. 123: 0 --> 1	Araiochelys :
		Char. 0: 1 --> 0
Hamadachelys :	Sankuchemys :	Char. 1: 2 --> 3
No autapomorphies	Char. 7: 1 --> 2	Char. 25: 2 --> 1
		Char. 55: 0 --> 1
Sokatra :	Kurmademys :	Char. 105: 2 --> 4
Char. 20: 1 --> 0	Char. 7: 1 --> 2	Char. 106: 2 --> 3
Char. 31: 1 --> 0		Char. 126: 0 --> 1
Char. 48: 0 --> 1	Kinkonychelys :	
	Char. 0: 0 --> 1	C_barberi :
Pelomedusidae :	Char. 1: 1 --> 2	Char. 25: 2 --> 1
Char. 21: 0 --> 1	Char. 20: 1 --> 0	
Char. 36: 0 --> 1	Char. 31: 1 --> 0	C_hutchisoni :
Char. 58: 0 --> 1	Char. 66: 1 --> 2	No autapomorphies
Podocnemididae :	Cearachelys :	B_arabicus :
Char. 21: 0 --> 1	Char. 19: 1 --> 0	No autapomorphies
Char. 82: 0 --> 1	Char. 41: 1 --> 02	
Char. 85: 0 --> 1		B_cooki :
	G_emringeri :	Char. 33: 0 --> 1
Araripemys :	No autapomorphies	
Char. 4: 1 --> 2		B_maghrebiana :
Char. 84: 0 --> 1	G_whitei :	Char. 55: 0 --> 1
Char. 108: 1 --> 0	Char. 49: 1 --> 0	
Char. 118: 2 --> 3		Nigeremys :
	Tartaruscula :	No autapomorphies
Tachetocheys :	Char. 27: 0 --> 1	
Char. 20: 1 --> 0	Char. 41: 1 --> 0	Arenila :
Char. 21: 0 --> 1		No autapomorphies
Char. 22: 0 --> 1	Polysternon :	
Char. 48: 0 --> 1	Char. 1: 1 --> 0	Acleistochelys :
Char. 58: 0 --> 1	Char. 48: 1 --> 0	Char. 27: 0 --> 1
Char. 83: 1 --> 0	Char. 133: 1 --> 3	Char. 35: 0 --> 1
Char. 103: 0 --> 2		Char. 37: 0 --> 1
		Char. 52: 2 --> 4

Azabbaremys :	Node 45 :	Char. 44: 0 --> 1
Char. 16: 1 --> 0	Char. 7: 1 --> 0	Char. 52: 2 --> 0
Char. 23: 1 --> 0	Char. 53: 0 --> 1	Char. 53: 1 --> 0
Char. 35: 0 --> 1		Char. 57: 1 --> 0
Char. 37: 0 --> 1	Node 46 :	Node 55 :
	Char. 59: 0 --> 1	Char. 27: 1 --> 0
Chupacab :	Char. 65: 0 --> 1	
Char. 80: 0 --> 1	Char. 67: 0 --> 1	Node 56 :
Char. 106: 2 --> 3		Char. 1: 1 --> 2
	Node 47 :	Char. 69: 0 --> 1
Labrostochelys :	Char. 57: 0 --> 1	Char. 73: 2 --> 1
Char. 1: 1 --> 3		
Char. 2: 0 --> 1	Node 48 :	Node 57 :
Char. 31: 1 --> 3	No synapomorphies	Char. 30: 1 --> 0
Char. 38: 1 --> 0		Char. 35: 1 --> 0
Char. 53: 1 --> 0	Node 49 :	Char. 48: 0 --> 1
	Char. 41: 0 --> 2	Char. 63: 0 --> 1
Rhothonemys :	Char. 57: 1 --> 0	
No autapomorphies	Char. 59: 1 --> 0	Node 58 :
		Char. 12: 0 --> 1
Phosphatochelys :	Node 50 :	Char. 42: 0 --> 1
Char. 9: 0 --> 1	Char. 39: 0 --> 1	Char. 44: 0 --> 1
	Char. 55: 0 --> 1	
Ummulisani :	Char. 73: 2 --> 3	Node 59 :
Char. 40: 1 --> 0	Char. 92: 2 --> 0	Char. 20: 1 --> 0
	Char. 113: 0 --> 1	
T_congolensis :	Char. 114: 0 --> 1	Node 60 :
No autapomorphies	Char. 119: 1 --> 0	Char. 4: 1 --> 0
	Char. 131: 0 --> 2	Char. 5: 0 --> 1
T_ippolitoensis :	Char. 133: 1 --> 5	Char. 7: 1 --> 0
No autapomorphies		Char. 16: 0 --> 1
	Node 51 :	Char. 46: 0 --> 1
T_sulcatus :	Char. 60: 0 --> 1	Char. 64: 0 --> 1
Char. 61: 1 --> 0	Char. 73: 2 --> 1	Char. 82: 0 --> 1
		Char. 84: 0 --> 1
Algorachelus :	Node 52 :	Char. 85: 0 --> 1
Char. 30: 0 --> 1	Char. 25: 0 --> 1	Char. 114: 0 --> 1
Char. 48: 1 --> 0	Char. 56: 0 --> 1	
	Char. 66: 0 --> 1	Node 61 :
Node 43 :	Char. 70: 0 --> 1	Char. 0: 0 --> 1
Char. 27: 1 --> 0		Char. 99: 1 --> 2
	Node 53 :	Char. 126: 0 --> 1
Node 44 :	Char. 7: 0 --> 1	Char. 132: 0 --> 1
Char. 61: 0 --> 1	Char. 23: 0 --> 1	
Char. 65: 1 --> 2		Node 62 :
Char. 80: 1 --> 0	Node 54 :	Char. 25: 1 --> 2
Char. 124: 0 --> 1	Char. 42: 0 --> 1	Char. 33: 0 --> 1

Node 63 :	Node 73 :	
Char. 0: 0 --> 1	Char. 49: 1 --> 0	Pelomedusidae :
Char. 20: 0 --> 1	Char. 52: 2 --> 1	Char. 21: 0 --> 1
Char. 25: 1 --> 2		Char. 36: 0 --> 1
	Node 74 :	Char. 58: 0 --> 1
Node 64 :	Char. 6: 0 --> 1	Char. 62: 0 --> 1
Char. 29: 0 --> 1	Char. 17: 0 --> 1	Char. 88: 1 --> 0
Char. 42: 0 --> 1	Char. 18: 0 --> 1	
	Char. 43: 0 --> 1	Podocnemididae :
		Char. 21: 0 --> 1
Node 65 :	Node 75 :	Char. 82: 0 --> 1
Char. 15: 0 --> 1	Char. 11: 0 --> 1	Char. 85: 0 --> 1
Char. 26: 0 --> 1	Char. 28: 0 --> 1	
Char. 57: 1 --> 0	Char. 31: 1 --> 0	Araripemys :
Char. 73: 2 --> 1		Char. 4: 1 --> 2
	Node 76 :	Char. 84: 0 --> 1
Node 66 :	Char. 4: 0 --> 1	Char. 108: 1 --> 0
Char. 1: 1 --> 2	Char. 16: 1 --> 0	
Char. 49: 1 --> 0	Char. 24: 0 --> 1	Tachetocheys :
	Char. 51: 0 --> 1	Char. 6: 0 --> 1
Node 67 :	Char. 73: 1 --> 2	Char. 20: 1 --> 0
Char. 2: 0 --> 1		Char. 21: 0 --> 1
Char. 22: 0 --> 1	Node 77 :	Char. 22: 0 --> 1
	Char. 3: 0 --> 1	Char. 48: 0 --> 1
Node 68 :		Char. 58: 0 --> 1
Char. 15: 1 --> 0	Node 78 :	Char. 83: 1 --> 0
Char. 26: 1 --> 0	Char. 52: 1 --> 4	Char. 103: 0 --> 2
Node 69 :	Node 79 :	Euraxemys :
Char. 4: 0 --> 1	Char. 75: 0 --> 1	No autapomorphies
Char. 28: 0 --> 1		
	Tree 3 :	Dirqadim :
Node 70 :		Char. 8: 1 --> 0
Char. 20: 0 --> 1	Chelidae :	Char. 22: 0 --> 1
Char. 48: 1 --> 2	No autapomorphies	Char. 55: 0 --> 1
Char. 73: 1 --> 4		
	Brasilemys :	Atolchelys_R :
Node 71 :	Char. 20: 1 --> 0	Char. 8: 1 --> 0
Char. 15: 1 --> 0	Char. 90: 2 --> 1	Char. 26: 0 --> 1
Char. 26: 1 --> 0		Char. 46: 0 --> 1
	Hamadachelys :	Char. 73: 2 --> 4
Node 72 :	No autapomorphies	Char. 123: 0 --> 1
Char. 5: 1 --> 0		
Char. 14: 0 --> 1	Sokratra :	Sankuchemys :
Char. 25: 1 --> 0	Char. 20: 1 --> 0	Char. 7: 1 --> 2
Char. 38: 0 --> 1	Char. 31: 1 --> 0	
Char. 39: 1 --> 0	Char. 48: 0 --> 1	Kurmademys :
	Char. 52: 2 --> 4	Char. 7: 1 --> 2

Kinkonychelys :
 Char. 0: 0 --> 1
 Char. 1: 1 --> 2
 Char. 20: 1 --> 0
 Char. 31: 1 --> 0
 Char. 66: 1 --> 2

Cearachelys :
 Char. 19: 1 --> 0
 Char. 41: 1 --> 02

G_emringeri :
 No autapomorphies

G_whitei :
 Char. 49: 1 --> 0

Tartaruscula :
 Char. 27: 0 --> 1
 Char. 41: 1 --> 0

Polysternon :
 Char. 1: 1 --> 0
 Char. 48: 1 --> 0
 Char. 133: 1 --> 3

F_mechinorum :
 Char. 114: 1 --> 0

F_trabanti :
 Char. 27: 0 --> 1

Rosasia :
 Char. 1: 1 --> 0
 Char. 124: 1 --> 0

Zolhafah :
 Char. 56: 1 --> 0

Araiochelys :
 Char. 0: 1 --> 0
 Char. 1: 2 --> 3
 Char. 25: 2 --> 1
 Char. 55: 0 --> 1
 Char. 105: 2 --> 4
 Char. 106: 2 --> 3
 Char. 126: 0 --> 1

C_barberi :
 Char. 25: 2 --> 1

C_hutchisoni :
 No autapomorphies

B_arabicus :
 No autapomorphies

B_cooki :
 Char. 33: 0 --> 1

B_maghrebiana :
 Char. 55: 0 --> 1

Nigeremys :
 No autapomorphies

Arenila :
 No autapomorphies

Acleistochelys :
 Char. 27: 0 --> 1
 Char. 35: 0 --> 1
 Char. 37: 0 --> 1
 Char. 52: 2 --> 4

Azabbaremys :
 Char. 16: 1 --> 0
 Char. 23: 1 --> 0
 Char. 35: 0 --> 1
 Char. 37: 0 --> 1

Chupacab :
 Char. 80: 0 --> 1
 Char. 106: 2 --> 3

Labrostochelys :
 Char. 1: 1 --> 3
 Char. 2: 0 --> 1
 Char. 31: 1 --> 3
 Char. 38: 1 --> 0
 Char. 53: 1 --> 0

Rhothonemys :
 No autapomorphies

Phosphatochelys :
 Char. 9: 0 --> 1

Ummulisani :
 Char. 40: 1 --> 0

T_congolensis :
 No autapomorphies

T_ippolitoensis :
 No autapomorphies

T_sulcatus :
 Char. 61: 1 --> 0

Algorachelus :
 Char. 30: 0 --> 1
 Char. 48: 1 --> 0

Node 43 :
 Char. 27: 1 --> 0

Node 44 :
 Char. 61: 0 --> 1
 Char. 65: 1 --> 2
 Char. 80: 1 --> 0
 Char. 124: 0 --> 1

Node 45 :
 Char. 7: 1 --> 0
 Char. 41: 2 --> 0
 Char. 53: 0 --> 1

Node 46 :
 Char. 59: 0 --> 1
 Char. 65: 0 --> 1
 Char. 67: 0 --> 1

Node 47 :
 Char. 52: 1 --> 2

Node 48 :
 No synapomorphies

Node 49 :
 Char. 41: 0 --> 2
 Char. 57: 1 --> 0
 Char. 59: 1 --> 0

Node 50 :
 Char. 39: 0 --> 1
 Char. 41: 2 --> 0
 Char. 55: 0 --> 1
 Char. 73: 2 --> 3
 Char. 92: 2 --> 0
 Char. 113: 0 --> 1
 Char. 119: 1 --> 0
 Char. 131: 0 --> 2
 Char. 133: 1 --> 5

Node 51 :
 Char. 60: 0 --> 1
 Char. 73: 2 --> 1

Node 52 :
 Char. 25: 0 --> 1
 Char. 56: 0 --> 1
 Char. 66: 0 --> 1
 Char. 70: 0 --> 1

Node 53 :
 Char. 7: 0 --> 1
 Char. 23: 0 --> 1

Node 54 :
 Char. 42: 0 --> 1
 Char. 44: 0 --> 1
 Char. 52: 2 --> 0
 Char. 53: 1 --> 0
 Char. 57: 1 --> 0

Node 55 :
 Char. 27: 1 --> 0

Node 56 :
 Char. 1: 1 --> 2
 Char. 69: 0 --> 1
 Char. 73: 2 --> 1

Node 57 :
 Char. 30: 1 --> 0
 Char. 35: 1 --> 0
 Char. 48: 0 --> 1
 Char. 63: 0 --> 1

Node 58 :

Char. 12: 0 --> 1
 Char. 42: 0 --> 1
 Char. 44: 0 --> 1

Node 59 :
 Char. 20: 1 --> 0

Node 60 :
 Char. 4: 1 --> 0
 Char. 5: 0 --> 1
 Char. 7: 1 --> 0
 Char. 16: 0 --> 1
 Char. 46: 0 --> 1
 Char. 64: 0 --> 1
 Char. 82: 0 --> 1
 Char. 84: 0 --> 1
 Char. 85: 0 --> 1
 Char. 114: 0 --> 1

Node 61 :
 Char. 0: 0 --> 1
 Char. 99: 1 --> 2
 Char. 126: 0 --> 1
 Char. 132: 0 --> 1

Node 62 :
 Char. 25: 1 --> 2
 Char. 33: 0 --> 1

Node 63 :
 Char. 0: 0 --> 1
 Char. 20: 0 --> 1
 Char. 25: 1 --> 2

Node 64 :
 Char. 29: 0 --> 1
 Char. 42: 0 --> 1

Node 65 :
 Char. 15: 0 --> 1
 Char. 26: 0 --> 1
 Char. 57: 1 --> 0
 Char. 73: 2 --> 1

Node 66 :
 Char. 1: 1 --> 2
 Char. 49: 1 --> 0

Node 67 :
 Char. 2: 0 --> 1
 Char. 22: 0 --> 1

Node 68 :
 Char. 15: 1 --> 0
 Char. 26: 1 --> 0

Node 69 :
 Char. 4: 0 --> 1
 Char. 28: 0 --> 1

Node 70 :
 Char. 20: 0 --> 1
 Char. 48: 1 --> 2
 Char. 73: 1 --> 4

Node 71 :
 Char. 15: 1 --> 0
 Char. 26: 1 --> 0

Node 72 :
 Char. 5: 1 --> 0
 Char. 14: 0 --> 1
 Char. 25: 1 --> 0
 Char. 38: 0 --> 1
 Char. 39: 1 --> 0

Node 73 :
 Char. 49: 1 --> 0
 Char. 52: 2 --> 1

Node 74 :
 Char. 6: 0 --> 1
 Char. 17: 0 --> 1
 Char. 18: 0 --> 1
 Char. 43: 0 --> 1

Node 75 :
 Char. 11: 0 --> 1
 Char. 28: 0 --> 1
 Char. 31: 1 --> 0

Node 76 :
 Char. 4: 0 --> 1
 Char. 16: 1 --> 0
 Char. 24: 0 --> 1
 Char. 51: 0 --> 1

Char. 73: 1 --> 2	Char. 48: 0 --> 1	Char. 1: 1 --> 0
Node 77 :	Char. 58: 0 --> 1	Char. 48: 1 --> 0
Char. 3: 0 --> 1	Char. 83: 1 --> 0	Char. 133: 1 --> 3
	Char. 103: 0 --> 2	
Node 78 :	Euraxemys :	F_mechinorum :
Char. 52: 1 --> 4	No autapomorphies	Char. 114: 1 --> 0
Node 79 :	Dirqadim :	F_trabanti :
Char. 75: 0 --> 1	Char. 8: 1 --> 0	Char. 27: 0 --> 1
Tree 4 :	Char. 22: 0 --> 1	Rosasia :
	Char. 55: 0 --> 1	Char. 1: 1 --> 0
Chelidae :	Atolchelys_R :	Char. 124: 1 --> 0
No autapomorphies	Char. 8: 1 --> 0	Zolhafah :
Brasilemys :	Char. 26: 0 --> 1	Char. 56: 1 --> 0
Char. 20: 1 --> 0	Char. 46: 0 --> 1	Araiochelys :
Char. 90: 2 --> 1	Char. 73: 2 --> 4	Char. 0: 1 --> 0
	Char. 123: 0 --> 1	Char. 1: 2 --> 3
Hamadachelys :	Sankuchemys :	Char. 25: 2 --> 1
No autapomorphies	Char. 7: 1 --> 2	Char. 55: 0 --> 1
Sokatra :	Kurmademys :	Char. 105: 2 --> 4
Char. 20: 1 --> 0	Char. 7: 1 --> 2	Char. 106: 2 --> 3
Char. 31: 1 --> 0	Kinkonychelys :	Char. 126: 0 --> 1
Char. 48: 0 --> 1	Char. 0: 0 --> 1	C_barberi :
Pelomedusidae :	Char. 1: 1 --> 2	Char. 25: 2 --> 1
Char. 21: 0 --> 1	Char. 20: 1 --> 0	C_hutchisoni :
Char. 36: 0 --> 1	Char. 31: 1 --> 0	No autapomorphies
Char. 58: 0 --> 1	Char. 66: 1 --> 2	B_arabicus :
Podocnemididae :	Cearachelys :	No autapomorphies
Char. 21: 0 --> 1	Char. 19: 1 --> 0	B_cooki :
Char. 82: 0 --> 1	Char. 41: 1 --> 02	No autapomorphies
Char. 85: 0 --> 1	G_emringeri :	B_maghrebiana :
Araripemys :	No autapomorphies	Char. 55: 0 --> 1
Char. 4: 1 --> 2	G_whitei :	Nigeremys :
Char. 84: 0 --> 1	Char. 49: 1 --> 0	No autapomorphies
Char. 108: 1 --> 0	Tartaruscula :	Arenila :
Char. 118: 2 --> 3	Char. 27: 0 --> 1	No autapomorphies
Tachetocheys :	Char. 41: 1 --> 0	Acleistocheys :
Char. 20: 1 --> 0	Polysternon :	Char. 27: 0 --> 1
Char. 21: 0 --> 1		
Char. 22: 0 --> 1		

Char. 35: 0 --> 1
 Char. 37: 0 --> 1
 Char. 52: 2 --> 4

 Azabbaremys :
 Char. 16: 1 --> 0
 Char. 23: 1 --> 0
 Char. 35: 0 --> 1
 Char. 37: 0 --> 1

 Chupacab :
 Char. 80: 0 --> 1
 Char. 106: 2 --> 3

 Labrotochelys :
 Char. 1: 1 --> 3
 Char. 2: 0 --> 1
 Char. 31: 1 --> 3
 Char. 38: 1 --> 0
 Char. 53: 1 --> 0

 Rhothonemys :
 No autapomorphies

 Phosphatochelys :
 Char. 9: 0 --> 1

 Ummulisani :
 Char. 40: 1 --> 0
 T_congolensis :
 No autapomorphies

 T_ippolitoensis :
 No autapomorphies

 T_sulcatus :
 Char. 61: 1 --> 0

 Algorachelus :
 Char. 30: 0 --> 1
 Char. 48: 1 --> 0

 Node 43 :
 Char. 27: 1 --> 0

 Node 44 :
 Char. 61: 0 --> 1
 Char. 65: 1 --> 2

 Char. 80: 1 --> 0
 Char. 124: 0 --> 1

 Node 45 :
 Char. 7: 1 --> 0
 Char. 53: 0 --> 1

 Node 46 :
 Char. 59: 0 --> 1
 Char. 65: 0 --> 1
 Char. 67: 0 --> 1

 Node 47 :
 Char. 57: 0 --> 1

 Node 48 :
 No synapomorphies

 Node 49 :
 Char. 41: 0 --> 2
 Char. 57: 1 --> 0
 Char. 59: 1 --> 0

 Node 50 :
 Char. 39: 0 --> 1
 Char. 55: 0 --> 1
 Char. 73: 2 --> 3
 Char. 92: 2 --> 0
 Char. 113: 0 --> 1
 Char. 114: 0 --> 1
 Char. 119: 1 --> 0
 Char. 131: 0 --> 2
 Char. 133: 1 --> 5
 Node 51 :
 Char. 60: 0 --> 1
 Char. 73: 2 --> 1

 Node 52 :
 Char. 25: 0 --> 1
 Char. 56: 0 --> 1
 Char. 66: 0 --> 1
 Char. 70: 0 --> 1

 Node 53 :
 Char. 7: 0 --> 1
 Char. 23: 0 --> 1

 Node 54 :

 Char. 42: 0 --> 1
 Char. 44: 0 --> 1
 Char. 52: 2 --> 0
 Char. 53: 1 --> 0
 Char. 57: 1 --> 0

 Node 55 :
 Char. 27: 1 --> 0

 Node 56 :
 Char. 1: 1 --> 2
 Char. 69: 0 --> 1
 Char. 73: 2 --> 1

 Node 57 :
 Char. 30: 1 --> 0
 Char. 35: 1 --> 0
 Char. 48: 0 --> 1
 Char. 63: 0 --> 1

 Node 58 :
 Char. 12: 0 --> 1
 Char. 42: 0 --> 1
 Char. 44: 0 --> 1

 Node 59 :
 Char. 20: 1 --> 0

 Node 60 :
 Char. 4: 1 --> 0
 Char. 5: 0 --> 1
 Char. 7: 1 --> 0
 Char. 16: 0 --> 1
 Char. 46: 0 --> 1
 Char. 64: 0 --> 1
 Char. 82: 0 --> 1
 Char. 84: 0 --> 1
 Char. 85: 0 --> 1
 Char. 114: 0 --> 1

 Node 61 :
 Char. 0: 0 --> 1
 Char. 99: 1 --> 2
 Char. 126: 0 --> 1
 Char. 132: 0 --> 1

 Node 62 :
 Char. 25: 1 --> 2

Char. 33: 0 --> 1	Char. 25: 1 --> 0	Char. 20: 1 --> 0
Node 63 :	Char. 38: 0 --> 1	Char. 31: 1 --> 0
Char. 0: 0 --> 1	Char. 39: 1 --> 0	Char. 48: 0 --> 1
Char. 20: 0 --> 1	Node 74 :	Pelomedusidae :
Char. 25: 1 --> 2	Char. 49: 1 --> 0	Char. 62: 0 --> 1
Node 64 :	Char. 52: 2 --> 1	Char. 88: 1 --> 0
Char. 29: 0 --> 1	Node 75 :	Podocnemididae :
Char. 42: 0 --> 1	Char. 6: 0 --> 1	Char. 21: 0 --> 1
Node 65 :	Char. 17: 0 --> 1	Char. 82: 0 --> 1
Char. 15: 0 --> 1	Char. 18: 0 --> 1	Char. 85: 0 --> 1
Char. 26: 0 --> 1	Char. 43: 0 --> 1	Araripemys :
Char. 57: 1 --> 0	Node 76 :	Char. 4: 1 --> 2
Char. 73: 2 --> 1	Char. 11: 0 --> 1	Char. 84: 0 --> 1
Node 66 :	Char. 28: 0 --> 1	Char. 108: 1 --> 0
Char. 1: 1 --> 2	Char. 31: 1 --> 0	Char. 118: 2 --> 3
Char. 49: 1 --> 0	Node 77 :	Tachetocheys :
Node 67 :	Char. 4: 0 --> 1	Char. 6: 0 --> 1
Char. 2: 0 --> 1	Char. 16: 1 --> 0	Char. 20: 1 --> 0
Char. 22: 0 --> 1	Char. 24: 0 --> 1	Char. 22: 0 --> 1
Node 68 :	Char. 51: 0 --> 1	Char. 48: 0 --> 1
Char. 15: 1 --> 0	Char. 73: 1 --> 2	Char. 83: 1 --> 0
Char. 26: 1 --> 0	Node 78 :	Char. 103: 0 --> 2
Node 69 :	Char. 3: 0 --> 1	Euraxemys :
Char. 4: 0 --> 1	Node 79 :	No autapomorphies
Char. 28: 0 --> 1	Char. 52: 1 --> 4	Dirqadim :
Node 70 :	Node 80 :	Char. 8: 1 --> 0
Char. 31: 1 --> 2	Char. 75: 0 --> 1	Char. 22: 0 --> 1
Char. 32: 0 --> 1	Tree 5 :	Char. 55: 0 --> 1
Node 71 :	Chelidae :	Atolchelys_R :
Char. 20: 0 --> 1	No autapomorphies	Char. 8: 1 --> 0
Char. 48: 1 --> 2	Brasilemys :	Char. 26: 0 --> 1
Char. 73: 1 --> 4	Char. 20: 1 --> 0	Char. 46: 0 --> 1
Node 72 :	Char. 90: 2 --> 1	Char. 73: 2 --> 4
Char. 15: 1 --> 0	Hamadachelys :	Char. 123: 0 --> 1
Char. 26: 1 --> 0	No autapomorphies	Sankuchemys :
Node 73 :	Sokratra :	Char. 7: 1 --> 2
Char. 5: 1 --> 0		Kurmademys :
Char. 14: 0 --> 1		Char. 7: 1 --> 2

Kinkonychelys :	C_barberi :	Ummulisani :
Char. 0: 0 --> 1	Char. 25: 2 --> 1	Char. 40: 1 --> 0
Char. 1: 1 --> 2		
Char. 20: 1 --> 0	C_hutchisoni :	T_congolensis :
Char. 31: 1 --> 0	No autapomorphies	No autapomorphies
Char. 66: 1 --> 2	B_arabicus :	
	No autapomorphies	
Cearachelys :	B_cooki :	T_ippolitoensis :
Char. 19: 1 --> 0	Char. 33: 0 --> 1	No autapomorphies
Char. 41: 1 --> 02		T_sulcatus :
		Char. 61: 1 --> 0
G_emringeri :	B_maghrebiana :	Algorachelus :
No autapomorphies	Char. 55: 0 --> 1	Char. 30: 0 --> 1
		Char. 48: 1 --> 0
G_whitei :	Nigeremys :	Node 43 :
Char. 49: 1 --> 0	No autapomorphies	Char. 27: 1 --> 0
Tartaruscula :	Arenila :	Node 44 :
Char. 27: 0 --> 1	No autapomorphies	Char. 61: 0 --> 1
Char. 41: 1 --> 0		Char. 65: 1 --> 2
		Char. 80: 1 --> 0
Polysternon :	Acleistochochelys :	Char. 124: 0 --> 1
Char. 1: 1 --> 0	Char. 27: 0 --> 1	
Char. 48: 1 --> 0	Char. 35: 0 --> 1	Node 45 :
Char. 133: 1 --> 3	Char. 37: 0 --> 1	Char. 41: 2 --> 0
	Char. 52: 2 --> 4	Char. 53: 0 --> 1
F_mechinorum :	Azabbaremys :	Node 46 :
Char. 114: 1 --> 0	Char. 16: 1 --> 0	Char. 59: 0 --> 1
	Char. 23: 1 --> 0	Char. 65: 0 --> 1
F_trabanti :	Char. 35: 0 --> 1	Char. 67: 0 --> 1
Char. 27: 0 --> 1	Char. 37: 0 --> 1	
		Node 47 :
Rosasia :	Chupacab :	No synapomorphies
Char. 1: 1 --> 0	Char. 80: 0 --> 1	
Char. 124: 1 --> 0	Char. 106: 2 --> 3	Node 48 :
		Char. 41: 0 --> 2
Zolhafah :	Labrostochochelys :	Char. 57: 1 --> 0
Char. 56: 1 --> 0	Char. 1: 1 --> 3	Char. 59: 1 --> 0
	Char. 2: 0 --> 1	
Araiochelys :	Char. 31: 1 --> 3	Node 49 :
Char. 0: 1 --> 0	Char. 38: 1 --> 0	Char. 7: 01 --> 2
Char. 1: 2 --> 3	Char. 53: 1 --> 0	
Char. 25: 2 --> 1		Node 50 :
Char. 55: 0 --> 1	Rhothonemys :	Char. 39: 0 --> 1
Char. 105: 2 --> 4	No autapomorphies	Char. 41: 2 --> 0
Char. 106: 2 --> 3		
Char. 126: 0 --> 1	Phosphatochelys :	
	Char. 9: 0 --> 1	

Char. 55: 0 --> 1
 Char. 73: 2 --> 3
 Char. 92: 2 --> 0
 Char. 113: 0 --> 1
 Char. 114: 0 --> 1
 Char. 119: 1 --> 0
 Char. 131: 0 --> 2
 Char. 133: 1 --> 5

 Node 51 :
 Char. 60: 0 --> 1
 Char. 73: 2 --> 1

 Node 52 :
 Char. 25: 0 --> 1
 Char. 56: 0 --> 1
 Char. 66: 0 --> 1
 Char. 70: 0 --> 1

 Node 53 :
 Char. 7: 0 --> 1
 Char. 23: 0 --> 1

 Node 54 :
 Char. 42: 0 --> 1
 Char. 44: 0 --> 1
 Char. 52: 2 --> 0
 Char. 53: 1 --> 0
 Char. 57: 1 --> 0

 Node 55 :
 Char. 27: 1 --> 0

 Node 56 :
 Char. 1: 1 --> 2
 Char. 69: 0 --> 1
 Char. 73: 2 --> 1

 Node 57 :
 Char. 30: 1 --> 0
 Char. 35: 1 --> 0
 Char. 48: 0 --> 1
 Char. 63: 0 --> 1

 Node 58 :
 Char. 12: 0 --> 1
 Char. 42: 0 --> 1
 Char. 44: 0 --> 1

 Node 59 :
 Char. 20: 1 --> 0

 Node 60 :
 Char. 4: 1 --> 0
 Char. 5: 0 --> 1
 Char. 7: 1 --> 0
 Char. 16: 0 --> 1
 Char. 46: 0 --> 1
 Char. 64: 0 --> 1
 Char. 82: 0 --> 1
 Char. 84: 0 --> 1
 Char. 85: 0 --> 1
 Char. 114: 0 --> 1

 Node 61 :
 Char. 0: 0 --> 1
 Char. 99: 1 --> 2
 Char. 126: 0 --> 1
 Char. 132: 0 --> 1

 Node 62 :
 Char. 25: 1 --> 2
 Char. 33: 0 --> 1

 Node 63 :
 Char. 0: 0 --> 1
 Char. 20: 0 --> 1
 Char. 25: 1 --> 2

 Node 64 :
 Char. 29: 0 --> 1
 Char. 42: 0 --> 1

 Node 65 :
 Char. 15: 0 --> 1
 Char. 26: 0 --> 1
 Char. 57: 1 --> 0
 Char. 73: 2 --> 1

 Node 66 :
 Char. 1: 1 --> 2
 Char. 49: 1 --> 0

 Node 67 :
 Char. 2: 0 --> 1
 Char. 22: 0 --> 1

 Node 68 :
 Char. 15: 1 --> 0
 Char. 26: 1 --> 0

 Node 69 :
 Char. 4: 0 --> 1
 Char. 28: 0 --> 1

 Node 70 :
 Char. 31: 1 --> 2
 Char. 32: 0 --> 1

 Node 71 :
 Char. 20: 0 --> 1
 Char. 48: 1 --> 2
 Char. 73: 1 --> 4

 Node 72 :
 Char. 15: 1 --> 0
 Char. 26: 1 --> 0

 Node 73 :
 Char. 5: 1 --> 0
 Char. 14: 0 --> 1
 Char. 25: 1 --> 0
 Char. 38: 0 --> 1
 Char. 39: 1 --> 0

 Node 74 :
 Char. 49: 1 --> 0
 Char. 52: 2 --> 1

 Node 75 :
 Char. 6: 0 --> 1
 Char. 17: 0 --> 1
 Char. 18: 0 --> 1
 Char. 43: 0 --> 1

 Node 76 :
 Char. 11: 0 --> 1
 Char. 28: 0 --> 1
 Char. 31: 1 --> 0

 Node 77 :
 Char. 4: 0 --> 1
 Char. 16: 1 --> 0
 Char. 24: 0 --> 1
 Char. 51: 0 --> 1

Char. 73: 1 --> 2	Char. 20: 1 --> 0	Char. 41: 1 --> 0
Node 78 :	Char. 21: 0 --> 1	Polysternon :
Char. 3: 0 --> 1	Char. 22: 0 --> 1	Char. 1: 1 --> 0
Node 79 :	Char. 48: 0 --> 1	Char. 48: 1 --> 0
Char. 52: 1 --> 4	Char. 58: 0 --> 1	Char. 133: 1 --> 3
Node 80 :	Char. 83: 1 --> 0	F_mechinorum :
Char. 75: 0 --> 1	Char. 103: 0 --> 2	Char. 114: 1 --> 0
Tree 6 :	Euraxemys :	F_trabanti :
Chelidae :	No autapomorphies	Char. 27: 0 --> 1
No autapomorphies	Dirqadim :	Rosasia :
Brasilemys :	Char. 8: 1 --> 0	Char. 1: 1 --> 0
Char. 20: 1 --> 0	Char. 22: 0 --> 1	Char. 124: 1 --> 0
Char. 90: 2 --> 1	Char. 55: 0 --> 1	Zolhafah :
Hamadachelys :	Atolchelys_R :	Char. 56: 1 --> 0
No autapomorphies	Char. 8: 1 --> 0	Araiochelys :
Sokatra :	Char. 26: 0 --> 1	Char. 0: 1 --> 0
Char. 20: 1 --> 0	Char. 46: 0 --> 1	Char. 1: 2 --> 3
Char. 31: 1 --> 0	Char. 73: 2 --> 4	Char. 25: 2 --> 1
Char. 48: 0 --> 1	Char. 123: 0 --> 1	Char. 55: 0 --> 1
Char. 52: 2 --> 4	Sankuchemys :	Char. 105: 2 --> 4
Pelomedusidae :	Char. 7: 1 --> 2	Char. 106: 2 --> 3
Char. 21: 0 --> 1	Kurmademys :	Char. 126: 0 --> 1
Char. 36: 0 --> 1	Char. 7: 1 --> 2	C_barberi :
Char. 58: 0 --> 1	Kinkonychelys :	Char. 25: 2 --> 1
Char. 62: 0 --> 1	Char. 0: 0 --> 1	C_hutchisoni :
Char. 88: 1 --> 0	Char. 1: 1 --> 2	No autapomorphies
Podocnemididae :	Char. 20: 1 --> 0	B_arabicus :
Char. 21: 0 --> 1	Char. 31: 1 --> 0	No autapomorphies
Char. 82: 0 --> 1	Char. 66: 1 --> 2	B_cooki :
Char. 85: 0 --> 1	Cearachelys :	No autapomorphies
Araripemys :	Char. 19: 1 --> 0	B_maghrebiana :
Char. 4: 1 --> 2	Char. 41: 1 --> 02	Char. 55: 0 --> 1
Char. 84: 0 --> 1	G_emringeri :	Nigeremys :
Char. 108: 1 --> 0	No autapomorphies	No autapomorphies
Tachetocheys :	G_whitei :	Arenila :
Char. 6: 0 --> 1	Char. 49: 1 --> 0	
	Tartaruscula :	
	Char. 27: 0 --> 1	

No autapomorphies	Char. 27: 1 --> 0	Char. 70: 0 --> 1
Acleistochelys :	Node 44 :	Node 53 :
Char. 27: 0 --> 1	Char. 61: 0 --> 1	Char. 7: 0 --> 1
Char. 35: 0 --> 1	Char. 65: 1 --> 2	Char. 23: 0 --> 1
Char. 37: 0 --> 1	Char. 80: 1 --> 0	
Char. 52: 2 --> 4	Char. 124: 0 --> 1	Node 54 :
Azabbaremys :	Node 45 :	Char. 42: 0 --> 1
Char. 16: 1 --> 0	Char. 7: 1 --> 0	Char. 44: 0 --> 1
Char. 23: 1 --> 0	Char. 41: 2 --> 0	Char. 52: 2 --> 0
Char. 35: 0 --> 1	Char. 53: 0 --> 1	Char. 53: 1 --> 0
Char. 37: 0 --> 1		Char. 57: 1 --> 0
Chupacab :	Node 46 :	Node 55 :
Char. 80: 0 --> 1	Char. 59: 0 --> 1	Char. 27: 1 --> 0
Char. 106: 2 --> 3	Char. 65: 0 --> 1	
	Char. 67: 0 --> 1	Node 56 :
Labrostochelys :	Node 47 :	Char. 1: 1 --> 2
Char. 1: 1 --> 3	Char. 52: 1 --> 2	Char. 69: 0 --> 1
Char. 2: 0 --> 1		Char. 73: 2 --> 1
Char. 31: 1 --> 3	Node 48 :	
Char. 38: 1 --> 0	No synapomorphies	Node 57 :
Char. 53: 1 --> 0		Char. 30: 1 --> 0
	Node 49 :	Char. 35: 1 --> 0
Rhothonemys :	Char. 41: 0 --> 2	Char. 48: 0 --> 1
No autapomorphies	Char. 57: 1 --> 0	Char. 63: 0 --> 1
	Char. 59: 1 --> 0	
Phosphatochelys :	Node 50 :	Node 58 :
Char. 9: 0 --> 1	Char. 39: 0 --> 1	Char. 12: 0 --> 1
	Char. 41: 2 --> 0	Char. 42: 0 --> 1
Ummulisani :	Char. 55: 0 --> 1	Char. 44: 0 --> 1
Char. 40: 1 --> 0	Char. 73: 2 --> 3	
	Char. 92: 2 --> 0	Node 59 :
T_congolensis :	Char. 113: 0 --> 1	Char. 20: 1 --> 0
No autapomorphies	Char. 119: 1 --> 0	
	Char. 131: 0 --> 2	Node 60 :
T_ippolitoensis :	Char. 133: 1 --> 5	Char. 4: 1 --> 0
No autapomorphies		Char. 5: 0 --> 1
	Node 51 :	Char. 7: 1 --> 0
T_sulcatus :	Char. 60: 0 --> 1	Char. 16: 0 --> 1
Char. 61: 1 --> 0	Char. 73: 2 --> 1	Char. 46: 0 --> 1
		Char. 64: 0 --> 1
Algorachelus :	Node 52 :	Char. 82: 0 --> 1
Char. 30: 0 --> 1	Char. 25: 0 --> 1	Char. 84: 0 --> 1
Char. 48: 1 --> 0	Char. 56: 0 --> 1	Char. 85: 0 --> 1
	Char. 66: 0 --> 1	Char. 114: 0 --> 1
Node 43 :		Node 61 :

Char. 0: 0 --> 1
 Char. 99: 1 --> 2
 Char. 126: 0 --> 1
 Char. 132: 0 --> 1

Node 62 :
 Char. 25: 1 --> 2
 Char. 33: 0 --> 1

Node 63 :
 Char. 0: 0 --> 1
 Char. 20: 0 --> 1
 Char. 25: 1 --> 2

Node 64 :
 Char. 29: 0 --> 1
 Char. 42: 0 --> 1

Node 65 :
 Char. 15: 0 --> 1
 Char. 26: 0 --> 1
 Char. 57: 1 --> 0
 Char. 73: 2 --> 1

Node 66 :
 Char. 1: 1 --> 2
 Char. 49: 1 --> 0

Node 67 :
 Char. 2: 0 --> 1
 Char. 22: 0 --> 1

Node 68 :
 Char. 15: 1 --> 0
 Char. 26: 1 --> 0

Node 69 :
 Char. 4: 0 --> 1
 Char. 28: 0 --> 1

Node 70 :
 Char. 31: 1 --> 2
 Char. 32: 0 --> 1

Node 71 :
 Char. 20: 0 --> 1
 Char. 48: 1 --> 2
 Char. 73: 1 --> 4

Node 72 :
 Char. 15: 1 --> 0
 Char. 26: 1 --> 0

Node 73 :
 Char. 5: 1 --> 0
 Char. 14: 0 --> 1
 Char. 25: 1 --> 0
 Char. 38: 0 --> 1
 Char. 39: 1 --> 0

Node 74 :
 Char. 49: 1 --> 0
 Char. 52: 2 --> 1

Node 75 :
 Char. 6: 0 --> 1
 Char. 17: 0 --> 1
 Char. 18: 0 --> 1
 Char. 43: 0 --> 1

Node 76 :
 Char. 11: 0 --> 1
 Char. 28: 0 --> 1
 Char. 31: 1 --> 0

Node 77 :
 Char. 4: 0 --> 1
 Char. 16: 1 --> 0
 Char. 24: 0 --> 1
 Char. 51: 0 --> 1
 Char. 73: 1 --> 2

Node 78 :
 Char. 3: 0 --> 1

Node 79 :
 Char. 52: 1 --> 4

Node 80 :
 Char. 75: 0 --> 1

Tree 7 :

Chelidae :
 No autapomorphies

Brasilemys :
 Char. 20: 1 --> 0
 Char. 90: 2 --> 1

Hamadachelys :
 No autapomorphies

Sokratra :
 Char. 20: 1 --> 0
 Char. 31: 1 --> 0
 Char. 48: 0 --> 1

Pelomedusidae :
 Char. 21: 0 --> 1
 Char. 36: 0 --> 1
 Char. 58: 0 --> 1

Podocnemididae :
 Char. 21: 0 --> 1
 Char. 82: 0 --> 1
 Char. 85: 0 --> 1

Araripemys :
 Char. 4: 1 --> 2
 Char. 84: 0 --> 1
 Char. 108: 1 --> 0
 Char. 118: 2 --> 3

Tachetocheys :
 Char. 20: 1 --> 0
 Char. 21: 0 --> 1
 Char. 22: 0 --> 1
 Char. 48: 0 --> 1
 Char. 58: 0 --> 1
 Char. 83: 1 --> 0
 Char. 103: 0 --> 2

Euraxemys :
 No autapomorphies

Dirqadim :
 Char. 8: 1 --> 0
 Char. 22: 0 --> 1
 Char. 55: 0 --> 1

Atolchelys_R :
 Char. 8: 1 --> 0
 Char. 26: 0 --> 1

Char. 46: 0 --> 1	Araiochelys :	Char. 2: 0 --> 1
Char. 73: 2 --> 4	Char. 0: 1 --> 0	Char. 31: 1 --> 3
Char. 123: 0 --> 1	Char. 1: 2 --> 3	Char. 38: 1 --> 0
Sankuchemys :	Char. 25: 2 --> 1	Char. 53: 1 --> 0
Char. 7: 1 --> 2	Char. 55: 0 --> 1	Rhothonemys :
Kurmademys :	Char. 105: 2 --> 4	No autapomorphies
Char. 7: 1 --> 2	Char. 106: 2 --> 3	Phosphatochelys :
Kinkonychelys :	Char. 126: 0 --> 1	Char. 9: 0 --> 1
Char. 0: 0 --> 1	C_barberi :	Ummulisani :
Char. 1: 1 --> 2	Char. 25: 2 --> 1	Char. 40: 1 --> 0
Char. 20: 1 --> 0	C_hutchisoni :	T_congolensis :
Char. 31: 1 --> 0	No autapomorphies	No autapomorphies
Char. 66: 1 --> 2	B_arabicus :	T_ippolitoensis :
Cearachelys :	No autapomorphies	No autapomorphies
Char. 19: 1 --> 0	B_cooki :	T_sulcatus :
Char. 41: 1 --> 02	Char. 33: 0 --> 1	Char. 61: 1 --> 0
G_emringeri :	B_maghrebiana :	Algorachelus :
No autapomorphies	Char. 55: 0 --> 1	Char. 30: 0 --> 1
G_whitei :	Nigeremys :	Char. 48: 1 --> 0
Char. 49: 1 --> 0	No autapomorphies	Node 43 :
Tartaruscula :	Arenila :	Char. 27: 1 --> 0
Char. 27: 0 --> 1	No autapomorphies	Node 44 :
Char. 41: 1 --> 0	Acleistochochelys :	Char. 61: 0 --> 1
Polysternon :	Char. 27: 0 --> 1	Char. 65: 1 --> 2
Char. 1: 1 --> 0	Char. 35: 0 --> 1	Char. 80: 1 --> 0
Char. 48: 1 --> 0	Char. 37: 0 --> 1	Char. 124: 0 --> 1
Char. 133: 1 --> 3	Char. 52: 2 --> 4	Node 45 :
F_mechinorum :	Azabbaremys :	Char. 7: 1 --> 0
Char. 114: 1 --> 0	Char. 16: 1 --> 0	Char. 53: 0 --> 1
F_trabanti :	Char. 23: 1 --> 0	Node 46 :
Char. 27: 0 --> 1	Char. 35: 0 --> 1	Char. 59: 0 --> 1
Rosasia :	Char. 37: 0 --> 1	Char. 65: 0 --> 1
Char. 1: 1 --> 0	Chupacab :	Char. 67: 0 --> 1
Char. 124: 1 --> 0	Char. 80: 0 --> 1	Node 47 :
Zolhafah :	Char. 106: 2 --> 3	Char. 57: 0 --> 1
Char. 56: 1 --> 0	Labrostochochelys :	
	Char. 1: 1 --> 3	

Node 48 :	Node 57 :	Char. 73: 2 --> 1
No synapomorphies	Char. 30: 1 --> 0	
	Char. 35: 1 --> 0	Node 66 :
Node 49 :	Char. 48: 0 --> 1	Char. 1: 1 --> 2
Char. 41: 0 --> 2	Char. 63: 0 --> 1	Char. 49: 1 --> 0
Char. 57: 1 --> 0		
Char. 59: 1 --> 0	Node 58 :	Node 67 :
	Char. 12: 0 --> 1	Char. 2: 0 --> 1
Node 50 :	Char. 42: 0 --> 1	Char. 22: 0 --> 1
Char. 39: 0 --> 1	Char. 44: 0 --> 1	
Char. 55: 0 --> 1		Node 68 :
Char. 73: 2 --> 3	Node 59 :	Char. 15: 1 --> 0
Char. 92: 2 --> 0	Char. 20: 1 --> 0	Char. 26: 1 --> 0
Char. 113: 0 --> 1		
Char. 114: 0 --> 1	Node 60 :	Node 69 :
Char. 119: 1 --> 0	Char. 4: 1 --> 0	Char. 4: 0 --> 1
Char. 131: 0 --> 2	Char. 5: 0 --> 1	Char. 28: 0 --> 1
Char. 133: 1 --> 5	Char. 7: 1 --> 0	
	Char. 16: 0 --> 1	Node 70 :
Node 51 :	Char. 46: 0 --> 1	Char. 31: 1 --> 2
Char. 60: 0 --> 1	Char. 64: 0 --> 1	Char. 32: 0 --> 1
Char. 73: 2 --> 1	Char. 82: 0 --> 1	Node 71 :
	Char. 84: 0 --> 1	Char. 20: 0 --> 1
Node 52 :	Char. 85: 0 --> 1	Char. 48: 1 --> 2
Char. 25: 0 --> 1	Char. 114: 0 --> 1	Char. 73: 1 --> 4
Char. 56: 0 --> 1	Node 61 :	
Char. 66: 0 --> 1	Char. 0: 0 --> 1	Node 72 :
Char. 70: 0 --> 1	Char. 99: 1 --> 2	Char. 15: 1 --> 0
	Char. 126: 0 --> 1	Char. 26: 1 --> 0
Node 53 :	Char. 132: 0 --> 1	Node 73 :
Char. 7: 0 --> 1		Char. 5: 1 --> 0
Char. 23: 0 --> 1	Node 62 :	Char. 14: 0 --> 1
	Char. 25: 1 --> 2	Char. 25: 1 --> 0
Node 54 :	Char. 33: 0 --> 1	Char. 38: 0 --> 1
Char. 42: 0 --> 1		Char. 39: 1 --> 0
Char. 44: 0 --> 1	Node 63 :	
Char. 52: 2 --> 0	Char. 0: 0 --> 1	Node 74 :
Char. 53: 1 --> 0	Char. 20: 0 --> 1	Char. 49: 1 --> 0
Char. 57: 1 --> 0	Char. 25: 1 --> 2	Char. 52: 2 --> 1
Node 55 :	Node 64 :	Node 75 :
Char. 27: 1 --> 0	Char. 29: 0 --> 1	Char. 6: 0 --> 1
	Char. 42: 0 --> 1	Char. 17: 0 --> 1
Node 56 :		Char. 18: 0 --> 1
Char. 1: 1 --> 2	Node 65 :	Char. 43: 0 --> 1
Char. 69: 0 --> 1	Char. 15: 0 --> 1	
Char. 73: 2 --> 1	Char. 26: 0 --> 1	Node 76 :
	Char. 57: 1 --> 0	Char. 11: 0 --> 1

Char. 28: 0 --> 1		G_emringeri :
Char. 31: 1 --> 0	Araripemys :	No autapomorphies
Node 77 :	Char. 4: 1 --> 2	G_whitei :
Char. 4: 0 --> 1	Char. 84: 0 --> 1	Char. 49: 1 --> 0
Char. 16: 1 --> 0	Char. 108: 1 --> 0	
Char. 24: 0 --> 1	Tachetocheys :	Tartaruscula :
Char. 51: 0 --> 1	Char. 6: 0 --> 1	Char. 27: 0 --> 1
Char. 73: 1 --> 2	Char. 20: 1 --> 0	Char. 41: 1 --> 0
Node 78 :	Char. 21: 0 --> 1	
Char. 3: 0 --> 1	Char. 22: 0 --> 1	Polysternon :
Node 79 :	Char. 48: 0 --> 1	Char. 1: 1 --> 0
Char. 52: 1 --> 4	Char. 58: 0 --> 1	Char. 48: 1 --> 0
Node 80 :	Char. 83: 1 --> 0	Char. 133: 1 --> 3
Char. 75: 0 --> 1	Char. 103: 0 --> 2	
Tree 8 :	Euraxemys :	F_mechinorum :
Chelidae :	No autapomorphies	Char. 114: 1 --> 0
No autapomorphies	Dirqadim :	F_trabanti :
Brasilemys :	Char. 8: 1 --> 0	Char. 27: 0 --> 1
Char. 20: 1 --> 0	Char. 22: 0 --> 1	Rosasia :
Char. 90: 2 --> 1	Char. 55: 0 --> 1	Char. 1: 1 --> 0
Hamadachelys :	Atolchelys_R :	Char. 124: 1 --> 0
No autapomorphies	Char. 8: 1 --> 0	Zolhafah :
Sokatra :	Char. 26: 0 --> 1	Char. 56: 1 --> 0
Char. 20: 1 --> 0	Char. 46: 0 --> 1	Araiochelys :
Char. 31: 1 --> 0	Char. 73: 2 --> 4	Char. 0: 1 --> 0
Char. 48: 0 --> 1	Char. 123: 0 --> 1	Char. 1: 2 --> 3
Char. 52: 2 --> 4	Sankuchemys :	Char. 25: 2 --> 1
Pelomedusidae :	Char. 7: 1 --> 2	Char. 55: 0 --> 1
Char. 21: 0 --> 1	Kurmademys :	Char. 105: 2 --> 4
Char. 36: 0 --> 1	Char. 7: 1 --> 2	Char. 106: 2 --> 3
Char. 58: 0 --> 1	Kinkonychelys :	Char. 126: 0 --> 1
Char. 62: 0 --> 1	Char. 0: 0 --> 1	C_barberi :
Char. 88: 1 --> 0	Char. 1: 1 --> 2	Char. 25: 2 --> 1
Podocnemididae :	Char. 20: 1 --> 0	C_hutchisoni :
Char. 21: 0 --> 1	Char. 31: 1 --> 0	No autapomorphies
Char. 82: 0 --> 1	Char. 66: 1 --> 2	B_arabicus :
Char. 85: 0 --> 1	Cearachelys :	No autapomorphies
	Char. 19: 1 --> 0	B_cooki :
	Char. 41: 1 --> 02	Char. 33: 0 --> 1

B_maghrebiana :	T_sulcatus :	Node 51 :
Char. 55: 0 --> 1	Char. 61: 1 --> 0	Char. 60: 0 --> 1
		Char. 73: 2 --> 1
Nigeremys :	Algorachelus :	Node 52 :
No autapomorphies	Char. 30: 0 --> 1	Char. 25: 0 --> 1
	Char. 48: 1 --> 0	Char. 56: 0 --> 1
Arenila :	Node 43 :	Char. 66: 0 --> 1
No autapomorphies	Char. 27: 1 --> 0	Char. 70: 0 --> 1
Acleistochelys :	Node 44 :	Node 53 :
Char. 27: 0 --> 1	Char. 61: 0 --> 1	Char. 7: 0 --> 1
Char. 35: 0 --> 1	Char. 65: 1 --> 2	Char. 23: 0 --> 1
Char. 37: 0 --> 1	Char. 80: 1 --> 0	
Char. 52: 2 --> 4	Char. 124: 0 --> 1	Node 54 :
		Char. 42: 0 --> 1
Azabbaremys :	Node 45 :	Char. 44: 0 --> 1
Char. 16: 1 --> 0	Char. 7: 1 --> 0	Char. 52: 2 --> 0
Char. 23: 1 --> 0	Char. 41: 2 --> 0	Char. 53: 1 --> 0
Char. 35: 0 --> 1	Char. 53: 0 --> 1	Char. 57: 1 --> 0
Char. 37: 0 --> 1		
Chupacab :	Node 46 :	Node 55 :
Char. 80: 0 --> 1	Char. 59: 0 --> 1	Char. 27: 1 --> 0
Char. 106: 2 --> 3	Char. 65: 0 --> 1	
	Char. 67: 0 --> 1	Node 56 :
Labrotochelys :	Node 47 :	Char. 1: 1 --> 2
Char. 1: 1 --> 3	Char. 52: 1 --> 2	Char. 69: 0 --> 1
Char. 2: 0 --> 1		Char. 73: 2 --> 1
Char. 31: 1 --> 3	Node 48 :	
Char. 38: 1 --> 0	No synapomorphies	Node 57 :
Char. 53: 1 --> 0		Char. 30: 1 --> 0
		Char. 35: 1 --> 0
Rhothonemys :	Node 49 :	Char. 48: 0 --> 1
No autapomorphies	Char. 41: 0 --> 2	Char. 63: 0 --> 1
	Char. 57: 1 --> 0	
	Char. 59: 1 --> 0	Node 58 :
Phosphatochelys :	Node 50 :	Char. 12: 0 --> 1
Char. 9: 0 --> 1	Char. 39: 0 --> 1	Char. 42: 0 --> 1
	Char. 41: 2 --> 0	Char. 44: 0 --> 1
Ummulisani :	Char. 55: 0 --> 1	
Char. 40: 1 --> 0	Char. 73: 2 --> 3	Node 59 :
	Char. 92: 2 --> 0	Char. 20: 1 --> 0
T_congolensis :	Char. 113: 0 --> 1	
No autapomorphies	Char. 119: 1 --> 0	Node 60 :
	Char. 131: 0 --> 2	Char. 4: 1 --> 0
T_ippolitoensis :	Char. 133: 1 --> 5	Char. 5: 0 --> 1
No autapomorphies		Char. 7: 1 --> 0
		Char. 16: 0 --> 1

Char. 46: 0 --> 1
 Char. 64: 0 --> 1
 Char. 82: 0 --> 1
 Char. 84: 0 --> 1
 Char. 85: 0 --> 1
 Char. 114: 0 --> 1

Node 61 :
 Char. 0: 0 --> 1
 Char. 99: 1 --> 2
 Char. 126: 0 --> 1
 Char. 132: 0 --> 1

Node 62 :
 Char. 25: 1 --> 2
 Char. 33: 0 --> 1

Node 63 :
 Char. 0: 0 --> 1
 Char. 20: 0 --> 1
 Char. 25: 1 --> 2

Node 64 :
 Char. 29: 0 --> 1
 Char. 42: 0 --> 1

Node 65 :
 Char. 15: 0 --> 1
 Char. 26: 0 --> 1
 Char. 57: 1 --> 0
 Char. 73: 2 --> 1

Node 66 :

Char. 1: 1 --> 2
 Char. 49: 1 --> 0

Node 67 :
 Char. 2: 0 --> 1
 Char. 22: 0 --> 1

Node 68 :
 Char. 15: 1 --> 0
 Char. 26: 1 --> 0
 Node 69 :
 Char. 4: 0 --> 1
 Char. 28: 0 --> 1

Node 70 :
 Char. 31: 1 --> 2
 Char. 32: 0 --> 1

Node 71 :
 Char. 20: 0 --> 1
 Char. 48: 1 --> 2
 Char. 73: 1 --> 4

Node 72 :
 Char. 15: 1 --> 0
 Char. 26: 1 --> 0

Node 73 :
 Char. 5: 1 --> 0
 Char. 14: 0 --> 1
 Char. 25: 1 --> 0
 Char. 38: 0 --> 1
 Char. 39: 1 --> 0

Node 74 :
 Char. 49: 1 --> 0
 Char. 52: 2 --> 1

Node 75 :
 Char. 6: 0 --> 1
 Char. 17: 0 --> 1
 Char. 18: 0 --> 1
 Char. 43: 0 --> 1

Node 76 :
 Char. 11: 0 --> 1
 Char. 28: 0 --> 1
 Char. 31: 1 --> 0

Node 77 :
 Char. 4: 0 --> 1
 Char. 16: 1 --> 0
 Char. 24: 0 --> 1
 Char. 51: 0 --> 1
 Char. 73: 1 --> 2

Node 78 :
 Char. 3: 0 --> 1

Node 79 :
 Char. 52: 1 --> 4

Node 80 :
 Char. 75: 0 --> 1

