

THIAGO FIORILLO MARIANI

**EVOLUÇÃO DAS VÉRTEBRAS CERVICAIS EM
PELOMEDUSÓIDES: AS FAMÍLIAS ARARIPEMYDIDAE E
PODOCNEMIDIDAE**

UNIVERSIDADE FEDERAL DE VIÇOSA

VIÇOSA
MINAS GERAIS - BRASIL
2016

THIAGO FIORILLO MARIANI

**EVOLUÇÃO DAS VÉRTEBRAS CERVICAIS EM
PELOMEDUSOIDEOS: AS FAMÍLIAS ARARIPEMYDIDAE E
PODOCNEMIDIDAE**

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*.

VIÇOSA
MINAS GERAIS - BRASIL

2016

**Ficha catalográfica preparada pela Biblioteca Central da Universidade
Federal de Viçosa - Câmpus Viçosa**

T

M333e
2016
Mariani, Thiago Fiorillo, 1991-
Evolução das vértebras cervicais em Pelomedusoides: as
famílias Araripemydidae e Podocnemididae / Thiago Fiorillo
Mariani. – Viçosa, MG, 2016.
xii, 100f. : il. (algumas color.) ; 29 cm.

Inclui apêndices.

Orientador: Pedro Seyferth Ribeiro Romano.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.

Inclui bibliografia.

1. Tartaruga - Filogenia. 2. Tartaruga - Morfometria.
3. Pleurodira. 4. *Araripemys barretoii*. 5. *Bauruemys elegans*.
I. Universidade Federal de Viçosa. Departamento de Biologia
Animal. Programa de Pós-graduação em Biologia Animal.
II. Título.

CDD 22. ed. 597.92

THIAGO FIORILLO MARIANI

**EVOLUÇÃO DAS VÉRTEBRAS CERVICAIS EM
PELOMEDUSOIDES: AS FAMÍLIAS ARARIPEMYDIDAE E
PODOCNEMIDIDAE**

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:

Orlando Nelson Grillo

Jorge Abdala Dergam

Pedro Seyferth Ribeiro Romano
(Orientador)

AGRADECIMENTOS

Agradeço em primeiro lugar à minha família, minha mãe Dora e minhas irmãs Sarah e Carol por todo amor, apoio, hospedagem e conselhos nesses dois anos. Ao meu pai, Edson, pelos ensinamentos de valores éticos, morais e retidão de caráter. Também agradeço aos meus tios Dilson e Marli por me receberem em sua casa durante as viagens ao Rio de Janeiro.

Em segundo lugar, à Universidade Federal de Viçosa e ao programa de Pós-Graduação em Biologia Animal pela oportunidade de desenvolver o meu trabalho; e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal do Nível Superior (CAPES) pelo financiamento da bolsa de pós-graduação.

Aos meus queridos companheiros do LAPOC: Natália (cretina), Verônica, Isa, Toshibinha, Monique, Bella, Elisa e Marquito, pelas risadas, brigas e discussões. Ao Leo Fóssil, pelas conversas, dicas, e companheirismo. Ao Dr. Markus Lambertz, por ser o alemão mais brasileiro que já conheci, pelos conhecimentos do curso ministrado e pelo mês maluco em Viçosa.

Aos amigos de longa data da BIO2009, que eventualmente se reúne na casa de alguém para tomar aquelas caixas de cerveja. Aos amigos da Biologia dos anos seguintes. Aos antigos e novos amigos do Museu de Zoologia João Moojen.

À Jujasa, pela hospedagem e rolês em Manaus quando da visita ao Instituto Nacional de Pesquisas Amazônicas (INPA).

Ao Dr. Gustavo Oliveira pela permissão do uso das fotos de *Erymnochelys madagascariensis*. Sem elas não seria possível realizar as comparações anatômicas propostas.

À Dra. Deise Dias Rêgo Henriques, ao Dr. Alexander Kellner e ao Dr. Paulo Passos do Museu Nacional pelo empréstimo dos materiais vertebrais e permissões de visitas à coleção.

Ao Dr. Hussam Zaher do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) por permitir visitar e fotografar os materiais de quelônios da coleção.

A Rodrigo da Rocha Machado, da Divisão de Museu de Ciências da Terra do Departamento Nacional de Produção Mineral (DNPM), por permitir analisar e fotografar os materiais de quelônios depositados na coleção.

À Dra. Ana Lúcia da Costa Prudente, pela autorização de visita à coleção do Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG), e ao João Fabrício de

Melo Sarmiento pelo auxílio durante a visita; e a todos os estudantes do Laboratório de Herpetologia do MPEG.

Ao Richard Vogt pela autorização de visita à coleção de herpetologia do Instituto Nacional de Pesquisas Amazônicas (INPA), e à Ariane Silva pelo auxílio durante a visita.

Aos doutores Eugene Gaffney (*American Museum of Natural History*, Nova Iorque) e Ren Hirayama (*Teikyo Heisei University*, Japão) pela disponibilidade em ajudar a identificar as vértebras de *Araripemys*.

Aos doutores Jorge Dergam (Universidade Federal de Viçosa) e Orlano Nelson Grillo (Museu Nacional/Universidade Federal do Rio de Janeiro) pela participação na banca e contribuições para o trabalho.

À Gabriela Zorzal Neves, pelo amor, carinho, companheirismo; pela sensatez, calma, paz de espírito e paciência; pelos conselhos; por me acalmar nos momentos desesperadores; por me trazer de volta ao caminho certo.

Ao meu orientador, Pedro Romano, pela orientação, paciência e amizade; e por confiar em mim na realização desse trabalho.

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS	vi
LISTA DE TABELAS	vii
LISTA DE ABREVIACÕES	viii
RESUMO	ix
ABSTRACT	xi
INTRODUÇÃO GERAL	1
REFRÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	2
CAPÍTULO 1 – A INFLUÊNCIA DOS CARACTERES VERTEBRAIS NA FILOGENIA DE PELOMEDUSOIDES	4
INTRODUÇÃO	4
MATERIAIS E MÉTODOS	7
<i>Materiais analisados</i>	7
<i>Descrição anatômica</i>	7
<i>Revisão dos caracteres</i>	8
<i>Análise filogenética</i>	8
RESULTADOS	9
<i>Descrição anatômica das vértebras cervicais de Araripemys barretoii</i>	9
<i>Descrição Anatômica das vértebras cervicais de Bauruemys elegans</i>	14
<i>Descrição e redescrição dos caracteres vertebrais</i>	23
<i>Análise filogenética</i>	23
<i>Evolução dos caracteres vertebrais e re-diagnose dos grupos</i>	27
DISCUSSÃO	28
<i>Comparações anatômicas: Araripemys barretoii</i>	28
<i>Comparações anatômicas: Bauruemys elegans</i>	31
<i>Posicionamento filogenético de Araripemydidae e Bauruemys, o impacto dos caracteres vertebrais e a evolução do centrum em Podocnemidinura</i>	33
CONCLUSÕES	36
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	37
CAPÍTULO 2 – VARIAÇÃO MORFOLÓGICA DAS VÉRTEBRAS CERVICAIS EM PELOMEDUSOIDES	42
INTRODUÇÃO	42
MATERIAIS E MÉTODOS	43
<i>Espécimes e espécies analisadas</i>	43

<i>Protocolo para aquisição das fotos</i>	43
<i>Marcos anatômicos e análises estatísticas</i>	44
RESULTADOS	44
<i>PCA – Variação morfológica expressa pelos MAs</i>	44
<i>PCA – Estruturação dos dados</i>	48
<i>Distância de Procrustes</i>	51
DISCUSSÃO	60
CONCLUSÕES	63
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	63
CONCLUSÕES GERAIS	68
APÊNDICE I – IMAGENS DAS VÉRTEBRAS CERVICAIS DAS ESPÉCIES UTILIZADAS NO TRABALHO	69
APÊNDICE II – PROTOCOLO PARA AQUISIÇÃO DE IMAGENS	90
APÊNDICE III – TABELA DE ACRÔNIMOS	96
APÊNDICE IV – LISTA DE SINAPOMORFIAS	97

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 1

FIGURA 1. Filogenia simplificada de Pelomedusoides.....	5
FIGURA 2. Anatomia das vértebras cervicais.....	7
FIGURA 3. Topologia consenso da análise filogenética.....	27
Figura 4. Mapeamento do caráter 72 em Pelomedusoides.....	36

CAPÍTULO 2

FIGURA 1. Marcos anatômicos.....	44
FIGURA 2. PCA da C4 em vista caudal e C8 em vista lateral.....	49
FIGURA 3. PCA da C4 em vista lateral.....	50
FIGURA 4. PCA da C6 em vista caudal.....	52
FIGURA 5. PCA da C6 em vista lateral.....	53
FIGURA 6. PCA da C8 em vista caudal.....	54

APÊNDICE I

FIGURA 1. Atlas (C1): vistas dorsal, ventral e lateral direita.....	69
FIGURA 2. Atlas (C1): vistas lateral esquerda, cranial e caudal.....	70
FIGURA 3. Axis (C2): vistas dorsal, ventral e lateral direita.....	71
FIGURA 4. Axis (C2): vistas lateral esquerda, cranial e caudal.....	72
FIGURA 5. C3: vistas dorsal, ventral e lateral direita.....	73
FIGURA 6. C3: vistas lateral esquerda, cranial e caudal.....	74
FIGURA 7. C4: vistas dorsal, ventral e lateral direita.....	75
FIGURA 8. C4: vistas lateral esquerda, cranial e caudal.....	76
FIGURA 9. C5: vistas dorsal, ventral e lateral direita.....	77
FIGURA 10. C5: vistas lateral esquerda, cranial e caudal.....	78
FIGURA 11. C6: vistas dorsal, ventral e lateral direita.....	79
FIGURA 12. C6: vistas lateral esquerda, cranial e caudal.....	80

FIGURA 13. C7: vistas dorsal, ventral e lateral direita.....	81
FIGURA 14. C7: vistas lateral esquerda, cranial e caudal.....	82
FIGURA 15. C8: vistas dorsal, ventral e lateral direita.....	83
FIGURA 16. C8: vistas lateral esquerda, cranial e caudal.....	84
FIGURA 17. <i>Bauruemys elegans</i> : axis (C2), C3 e C4	85
FIGURA 18. <i>Bauruemys elegans</i> : C3-C6	86
FIGURA 19. <i>Bauruemys elegans</i> : C5	87
FIGURA 20. <i>Bauruemys elegans</i> : C5 e C6.....	88
FIGURA 21. <i>Bauruemys elegans</i> : C7 e C8.....	89

APÊNDICE II

FIGURA 1. Orientação e centralização da VC em vista dorsal	91
FIGURA 2. Orientação e centralização da VC em vista lateral	92
FIGURA 3. Orientação e centralização da VC em vista cranial	93
FIGURA 4. Orientação e centralização da VC em vista caudal	94
FIGURA 5. Marcos anatômicos em vista lateral	94
FIGURA 6. Marcos anatômicos em vista caudal	95

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1

TABELA 1. Descrição dos caracteres vertebrais adicionados.....	24
---	----

CAPÍTULO 2

TABELA 1. Descrição dos marcos anatômicos em vista caudal.....	45
TABELA 2. Descrição dos marcos anatômicos em vista lateral.....	45
TABELA 3. Variância (em %) retida nos PCs em cada PCA.....	51
TABELA 4. Distância de Procrustes entre as C4 nas vistas caudal e lateral.....	55
TABELA 5. Distância de Procrustes entre as C6 nas vistas caudal e lateral.....	57

TABELA 6. Distância de Procrustes entre as C8 nas vistas caudal e lateral.....59

LISTA DE ABREVIações

1) INSTITUCIONAIS

AMNH – American Museum of Natural History;

DGM – Divisão de Geologia e Mineralogia, Departamento Nacional de Produção Mineral (DNPM);

INPA – Instituto Nacional de Pesquisas Amazônicas;

MN – Setor de Paleovertebrados, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro;

MNRJ – Setor de Herpetologia, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro;

MPEG – Museu Paraense Emílio Goeldi;

MZSP – Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo.

2) OUTRAS

EEK – Ênio Édio Kischlat;

RRS – R. da Rocha e Silva.

3) ANATÔMICAS

arc – arco neural;

cen – centro vertebral;

con – côndilo vertebral;

cot – cótilo vertebral;

cv – crista ventral;

en – espinho neural

epi – epipófise;

prt – processo transversal;

prz – pré-zigapófise;

pz – pós-zigapófise.

VC - vértebra cervical

RESUMO

MARIANI, Thiago Fiorillo, M. Sc., Universidade Federal de Viçosa, maio de 2016. **Evolução das vértebras cervicais em Pelomedusoides: as famílias Araripemydidae e Podocnemididae.** Orientador: Pedro Seyferth Ribeiro Romano.

As vértebras cervicais (VC) de Pelomedusoides foram alvo de poucos estudos anatômicos comparativos e morfométricos, compreendendo poucos caracteres nos estudos filogenéticos. Além disso, a descrição anatômica é rasa e limita-se a características gerais existentes em todas as vértebras do pescoço. Nesse trabalho, as vértebras cervicais foram estudadas no seu contexto evolutivo em Pelomedusoides. Foi realizada (1) a descrição anatômica das vértebras cervicais de *Bauruemys elegans*, um podocnemídeo do Cretáceo Superior da Bacia Bauru; (2) a redescritção das VCs de *Araripemys barretoii*, um araripemídeo do Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe; (3) a revisão de caracteres vertebrais em estudos filogenéticos anteriores; (4) a reformulação e/ou criação de novos caracteres vertebrais, utilizados em uma análise filogenética com a maior proporção de caracteres vertebrais já realizada; e (5) a exploração do *shape* vertebral entre 3 linhagens de Pelomedusoides e seu grupo irmão Chelidae. A análise filogenética foi conduzida no TNT, pelo uso da New Technology (Ratchet seguido por Tree Fusing). O estudo morfométrico foi feito a partir de fotos das C4, C6 e C8 nas vistas caudal e lateral esquerda, com oito e 13 marcos anatômicos, respectivamente. A isso seguiu-se uma Análise de Componentes Principais (PCA) e a visualização do *shape* a partir do Thin-Plate Splines. As VCs de *B. elegans* possuem a fórmula vertebral de Pelomedusoides e possuem semelhanças anatômicas com as de *Erymnochelys*, principalmente considerando as superfícies de articulação do côndilo vertebral, a qual projeta-se cranialmente pelas laterais do côndilo. Além disso, os espinhos neurais e epipófises são bastante desenvolvidos como em *Peltocephalus* e *Erymnochelys*. As VCs de *A. barretoii* possuem semelhanças com algumas espécies de Chelidae (p. ex. *Hydromedusa tectifera*), tais como o centro vertebral alongado e as superfícies de articulação das pós-zigapófises grandes e unidas medialmente, indicando alta rotação entre as VCs. A análise filogenética, com $\approx 33\%$ de caracteres vertebrais, encontrou 23 árvores mais parcimoniosas (AMPs) com 245 passos. A topologia consenso encontrou *Araripemys*, *Laganemys* e *Euraxemydidae* em uma politomia porém formando um grupo monofilético; e *B. elegans* mudou do primeiro nó de divergência de Podocnemididae e resolveu como o primeiro nó de Erymnochelydand. Ambos os agrupamentos foram sustentados por sinapomorfias associadas a caracteres vertebrais. O posicionamento de *B. elegans* reforçou as semelhanças anatômicas com *Erymnochelys* e *Peltocephalus*. Já o posicionamento de *A. barretoii* mostrou que o pescoço longo existente nessa espécie é uma convergência com as espécies de Chelidae que também possuem pescoço longo. Além disso, esses resultados mostram que as vértebras cervicais possuem informações filogenéticas importantes, que são negligenciadas nos estudos filogenéticos do grupo. As análises morfométricas

mostraram boa estruturação dos grupos na C4, em vista caudal, e na C8, em vista lateral; nas demais vistas e vértebras a estruturação foi menor, com o grupos se sobrepondo nos PCs. *Araripemys barretoii* estruturou junto com espécies de Chelidae com pescoço longo nos escores da C4, possivelmente devido à hábitos de captura de presa semelhantes aos encontrados nessas espécies recentes, em que se alimentam de presas velozes e precisam projetar rapidamente o pescoço para capturar o alimento. Podocnemididae e *B. elegans* estruturaram no oposto, evidenciando o pescoço curto, o qual é justificado por uma alimentação mais herbívora e/ou indivíduos mais lentos. Por essa razão, essa família não tem o hábito de captura de alimento encontrado em Chelidae de pescoço longo. A C8 mostrou uma estruturação filogenética bem clara, ressaltando a importância dessa vértebra para estudos filogenéticos. Soma-se a isso o fato de ser o ponto de articulação entre o pescoço e o tronco, ponto importante para o modo de retração do pescoço para debaixo da carapaça. Logo, essa VC tem um papel fundamental para a evolução de Pelomedusoides influenciando no comportamento de defesa das espécies do grupo.

ABSTRACT

MARIANI, Thiago Fiorillo, M. Sc., Universidade Federal de Viçosa, May, 2016. **Evolution of the cervical vertebrae in Pelomedusoides: the families Araripemydidae and Podocnemididae.** Adviser: Pedro Seyferth Ribeiro Romano.

The cervical vertebrae (CV) of Pelomedusoides have not been a main concern in anatomical e morphometrical studies and for that reason have not featured many characters in phylogenetic studies. Yet, the existing anatomical descriptions are shallow, focusing in general aspects of all cervicals. In this study, the evolution of CVs were analyzed in its context concerning Pelomedusoides phylogeny. It was performed the (1) anatomical description of *Bauruemys elegans* cervicals, a podocnemidid side-necked turtle from the Late Cretaceous of the Bauru Basin; (2) the redescription of *Araripemys barretoii* cervicals, an araripemydid from the Early Cretaceous of the Araripe Basin; (3) the vertebral characters used in previous phylogenetic studies were reviewed; (4) the reformulation or creation of new vertebral characters, which were applied in a phylogenetic analysis with the highest proportion of vertebral characters ever performed; and (5) the exploration of the vertebral shape among three lineages of Pelomedusoides and its sister group Chelidae through geometric morphometrics. The phylogenetic analysis was carried out in TNT software, by using New Technology algorithms (Ratchet followed by Tree Fusing). The morphometric approach was performed from photos of C4, C6 and C8 in caudal and left views, using eighth and 13 landmarks, respectively, in each view. It was followed by a Principal Components Analysis (PCA) and the visualization of the vertebral shape was possible through Thin-Plate Splines. The cervicals of *B. elegans* own the typical articulation formula for Pelomedusoides. They are also similar to *Erymnochelys* cervicals in that the condyle articulation surface extends cranially over the lateral of the condyle. Furthermore, the neural spines and epiphyses are robust and well developed over de neural arch like in *Peltocephalus* and *Erymnochelys*. The cervicals of *A. barretoii* possess similarities to long-necked Chelidae species (e.g. *Hydromedusa tectifera*), such as elongated vertebral *centra* and post-zigapophyzeal surfaces united in midline, indicating a high flexion between CVs. The phylogenetic analysis, with ~33% of vertebral chacters, found 23 MPTs with 245 steps. The consensus topology recovered *Araripemys*, *Laganemys* and Euraxemydidae in a polytomy making up a monophyletic group. *Bauruemys elegans* was recovered in the first divergence node of Erymnochelydand. Both groups were sustained by vertebral characters. The position of *B. elegans* is new and contrary to that found in previous studies, as a 'basal' Podocnemididae. It also gives support to the anatomical similarities among this species and *Erymnochelys* and *Peltocephalus*. The position of *A. barretoii* it is not new, but has not been recovered as such in late studies. In addition, it states that the long neck present in this species is a convergence with long-necked chelids. Besides, this results show that cervical vertebrae have relevant phylogenetic information that are overlooked in many phylogenetics works. The PCA found well structured groups when considering C4 in caudal view and C8 in left view, while in the other views and C6 such resolution were not very clear. *Araripemys* was plotted

together with long-necked chelid species in C4 approach, possibly due to a similar striking behavior for capturing fast, elusive prey as found in this recent species and which strike their neck in order to catch its food. In other hand, Podocnemididae and *B. elegans* were plotted in the contrary tip, showing their short neck, which is justified by a more herbivory and/or slow prey diet, such as mollusks and fruits. For that reason, species in this family do not perform the striking behavior found in long-necked chelids. The C8 showed a clear phylogenetic structure, highlighting the relevance of this cervical for phylogenetic studies. Also, it is the point of articulation between the neck and the trunk, which is very important for the retraction of the neck and head under the carapace. Therefore, this cervical plays an important role in the defense behavior of Pelomedusoides and for the evolution of the group.

INTRODUÇÃO GERAL

Pelomedusoides, Broin 1988 é um grupo de tartarugas (Testudines) Pleurodira que contempla cinco famílias: Araripemydidae, Euraxemydidae, Pelomedusidae, Bothremydidae e Podocnemididae (Gaffney, et al., 2006, 2011; Oliveira & Romano, 2007; Gaffney & Krause, 2011; Sereno & ElShafie, 2013; Romano et al., 2014). Atualmente, somente Podocnemididae e Pelomedusidae são linhagens com representantes viventes, encontrados na América do Sul e Madagascar (Podocnemididae) e na África (Pelomedusidae; Gaffney, et al., 2006, 2011; Oliveira & Romano, 2007; Gaffney & Krause, 2011; Sereno & ElShafie, 2013). O grupo, no entanto, fora mais diversificado no passado, pois fósseis das cinco famílias foram encontrados na Europa, Índia, América do Norte e do Sul, África, Madagascar (Antunes & Broin, 1988; Broin, 1988; Gaffney et al., 2006; Gaffney & Krause, 2011; Romano et al., 2014).

O grupo, assim como todos os Pleurodira, é caracterizado pela retração do pescoço em um plano horizontal para dentro do casco (Williams, 1950; Werneburg et al., 2014a,b; Werneburg, 2015). As vértebras cervicais, então, possuem uma morfologia peculiar que permite a movimentação eficiente do pescoço e do crânio (Werneburg et al., 2014a,b; Werneburg, 2015), e tornam-se fundamentais para os comportamentos de defesa e de captura de presa; isto é, para a sobrevivência dos indivíduos. Além de permitir a movimentação do pescoço e crânio, também servem como pontos de ancoragem de músculos que realizam tais movimentos, bem como de músculos associados ao aparato hioideo e ao mecanimos de abertura e fechamento da mandíbula (Shah, 1963; Hoffstetter & Gasc, 1969; Werneburg, 2011).

A morfologia das vértebras cervicais, ainda, carrega informações filogenéticas, pois a fórmula da articulação entre os centros vertebrais são exclusivas para as duas linhagens viventes de Pleurodira. Pelomedusoides possui a segunda vértebra cervical (C2) biconvexa e as C3-C8 prócelicas, enquanto seu grupo irmão, Chelidae, possui as C2-C4 opistocélica, C5 e C8 biconvexas, C6 procélica e C7 bicôncava (Williams, 1950; Hoffstetter & Gasc, 1969; Meylan, 1996; de la Fuente, 2003; Gaffney et al., 2006; Broin, 2007).

Dado que pouco enfoque foi dado às estruturas vertebrais nos estudos morfológicos e filogenéticos, e que constituem um aspecto fundamental durante a evolução de Pelomedusoides, o presente trabalho é direcionado na descrição das vértebras cervicais de uma espécie fóssil de Podocnemididae e redescrição das cervicais de uma espécie fóssil de Araripemydidae, com consequente comparação anatômica com outras espécies de Pelomedusoides. Também é realizada uma análise filogenética focada na criação e aplicação de caracteres vertebrais, a fim de observar a influência dos mesmos nas

topologias encontradas. Por fim, uma análise de morfometria geométrica é conduzida de modo a comparar as variações nas formas das C4, C6 e C8 entre espécies fósseis e viventes de Pleurodira.

REFRÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ANTUNES, M.T. & BROIN, F. de. 1988. Le Crétacé terminal de Beira Litoral, Portugal: remarques stratigraphiques et écologiques, étude complémentaire de *Rosasia soutoi* (Chelonii, Bothremydidae). **Ciências da Terra 9**: 153-200;

BROIN, F. de. 1988. Les Tortues et le Gondwana. Examen des rapports entre le fractionnement du Gondwana et la dispersion géographique des Tortues pleurodires à partir du Crétacé. **Studia Geologica Salmantica, Studia Palaeocheloniologica, Salamanca, 2(5)**: 103-142;

BROIN, F. L., DE LA FUENTE, M. S. & FERNANDEZ, M. S. 2007. *Notoemys laticentralis* (Chelonii, Pleurodira), Late Jurassic of Argentina: new examination of the anatomical structures and comparisons. **Revue de Paléobiologie, Genève 26(1)**: 99-136;

GAFFNEY, E. S., TONG, H. & MEYLAN, P. A., 2006. Evolution of the side-necked turtles: the families Bothremydidae, Euraxemydidae and Araripemydidae. **Bulletin of the American Museum of Natural History 300**: 698pp.;

GAFFNEY, E. S. & KRAUSE, D. W., 2011. *Sokratra*, a new side-necked turtle (Late Cretaceous, Madagascar) and the diversification of the main groups of Pelomedusoides. **American Museum Novitates, 3728**: 28 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 350**: 237pp.

GASC, J.P. 1981. Axial musculature, p. 355-435. In: **C. GANS (Ed.). Biology of the Reptilia. London, Academic Press, Volume 11: Morphology C**. New York, Academic Press;

HOFSTETTER, R. & GASC, J.P. 1969. Vertebrae and Ribs of Modern Reptiles, p. 201-310. In: **C. GANS (Ed.). Biology of the Reptilia, Volume 1: Morphology A**. London, Academic Press;

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, 16(1)**: 20-33;

- OLIVEIRA, G. R. & ROMANO, P. S. R., 2007. Histórico dos achados de tartarugas fósseis do Brasil. **Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro**, **65**: 113-133;
- ROMANO, P. S. R. & AZEVEDO, S. A. K., 2006. Are extant podocnemidid turtles relict of a widespread Cretaceous ancestor? **South American Journal of Herpetology**, **1(3)**: 175-184;
- 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**, **10**: 2014.0290;
- SERENO, P. C. & ELSHAFIE, S. J., 2013. A new long-necked turtle, *Laganemys tenerensis* (Pleurodira: Araripemydidae), from the Elrhaz Formation (Aptian-Albian) of Niger. *In* **D. B. Brinkman et al.**, **Morphology and Evolution of Turtles, Vertebrate Paleobiology and Paleoanthropology**, 215-250;
- SHAH, R.V. 1963. The neck musculature of a cryptodire (Deirochelys) and a pleurodire (Chelodina) compared. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology** **129(6)**: 343-368;
- WERNEBURG, I. 2011. The cranial musculature of turtles. **Palaeontologia Electronica** **14 (2)**: 99p.;
- WERNEBURG, I. 2015. Neck motion in turtles and its relation to the shape of the temporal skull region. **Comptes Rendus Palevol** **14**: 527-548;
- WERNEBURG, I, WILSON, L.A.B., PARR, W.C.H. & JOYCE, W.G. 2014a. Evolution of neck vertebral shape and neck retraction at the transition to modern turtles: an integrated geometric morphometric approach. **Systematic Biology**, 18pp.;
- WERNEBURG, I, HINZ, J.K., GUMPEMBERGER, M., VOLPATO, V., NATCHEV, N. & JOYCE, W.G. 2014b. Modeling neck mobility in fossil turtles. **Journal of Experimental Zoology** **9999B**: 1- 14;
- WILLIAMS, E.E. 1950. Variation and selection in the cervical central articulations of living turtles. **Bulletin of the American Museum of Natural History** **94**: 64pp.

CAPÍTULO 1 – A INFLUÊNCIA DOS CARACTERES VERTEBRAIS NA FILOGENIA DE PELOMEDUSOIDES

INTRODUÇÃO

Pelomedusoides é um grupo de Pleurodira (Testudines) que inclui cinco famílias (Podocnemididae, Pelomedusidae, Araripemydidae, Euraxemydidae e Bothremydidae; fig. 1), das quais as três últimas são representadas somente por fósseis (Gaffney et al., 2006 e 2011; Oliveira & Romano, 2007; Gaffney & Krause, 2011; Sereno & ElShafie, 2013). Esse grupo fora bastante diverso no passado, sendo conhecidos fósseis na América do Norte e do Sul, Europa, África, Madagascar e Índia (e.g. Antunes & Broin, 1988; Broin, 1988; Broin, 2000a; Gaffney et al., 2006; Gaffney & Krause, 2011; Sereno & ElShafie, 2013). Porém, atualmente, o grupo está restrito à América do Sul e Madagascar (Podocnemididae) e África (Pelomedusidae).

Diversos trabalhos focados nas relações filogenéticas de Pelomedusoides foram desenvolvidos nos últimos anos (Meylan, 1996; de la Fuente et al., 2003; Gaffney et al., 2006 e 2011; Romano & Azevedo, 2006; Cadena et al., 2010, 2012a,b; Gaffney & Krause, 2011; Sereno & El Shafie, 2013; Romano et al., 2014; Cadena, 2015). Em todos esses trabalhos, Bothremydidae e Podocnemidina (i.e.: o clado composto por *Brasilemys*, *Hamadachelys*, *Portezueoloemys* e Podocnemididae; fig. 1, nó 3) foram recuperados como grupos irmão, formando o clado Podocnemidoidea (fig. 1, nó 2; senso Gaffney et al., 2006) (fig. 1). Na maioria deles, Euraxemydidae encontra-se como grupo irmão desse clado (Cadena et al., 2010, 2012b encontraram Pelomedusidae como grupo irmão de Podocnemidoidea). As posições de Araripemydidae e Pelomedusidae, no entanto, são inconsistentes, de modo que ora a primeira é resolvida no primeiro nó de divergência de Pelomedusoides (Meylan, 1996; de la Fuente et al., 2003; Gaffney et al., 2006; Romano & Azevedo, 2006; Sereno & ElShafie, 2013), ora a segunda encontra-se nessa posição (Romano et al., 2014). Araripemydidae e Pelomedusidae também foram propostos como grupos irmãos no primeiro nó de divergência do grupo (Gaffney et al., 2011) ou então em uma politomia na base de Pelomedusoides (Gaffney & Krause, 2011). Em adição, a relação de grupos irmãos entre Araripemydidae e Euraxemydidae foi encontrada somente por Meylan (1996) e com base em uma matriz de dados preliminar que, posteriormente, foi ampliada por Gaffney et al. (2006, 2011), mas sem confirmar tal relacionamento entre as duas famílias. Cabe ressaltar que todos esses trabalhos utilizaram principalmente caracteres cranianos, por estes serem mais indicativos nas análises, mas também foram incorporados na matriz caracteres vertebrais e do casco.

Em Podocnemididae, *Bauruemys elegans* (Suaréz, 1969) é o primeiro nó de divergência dentro da família (Romano & Azevedo, 2006; Gaffney et al., 2011; Cadena et al., 2010, 2012b; Cadena, 2015) (fig. 1, nó 4). A descrição de vértebras cervicais (CV's) dessa espécie é restrita a dois centros vertebrais de posição incerta (Kischlat, 1994). Logo, pouca informação sobre essa estrutura em *B. elegans* está disponível e caracteres vertebrais para a espécie não foram muito discutidos na literatura. Gaffney et al. (2006 e 2011), por exemplo, trazem uma lista de caracteres de vértebras cervicais (seis e três, respectivamente), mas a discussão é principalmente voltada para a evolução do crânio e não da vértebra.

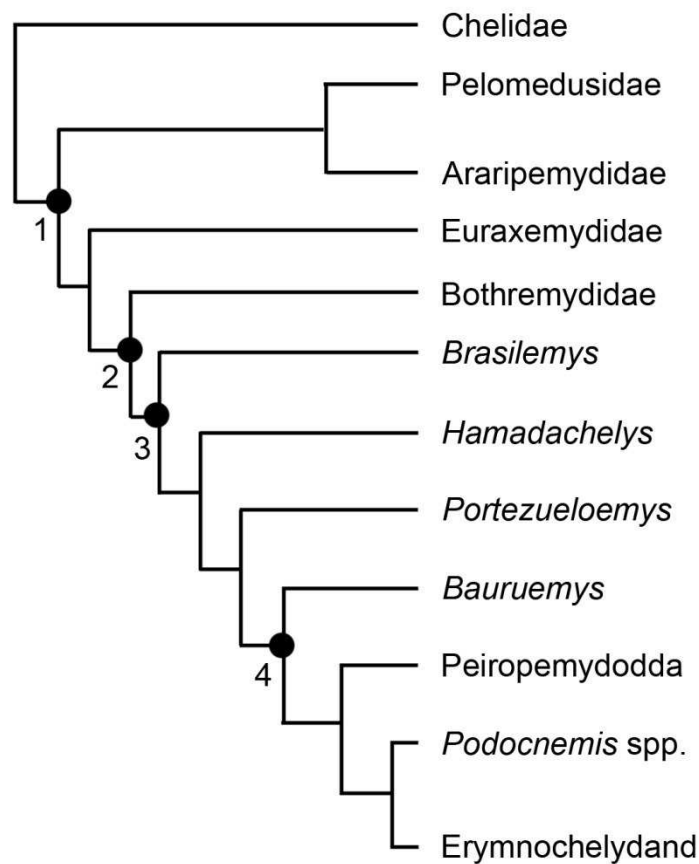


Figura 1 – Filogenia simplificada de Pelomedusoides (nó 1) senso Gaffney et al. (2006, 2011). Também estão indicados Podocnemidoidea (nó 2), Podocnemidinae (nó 3) e Podocnemididae (nó 4).

Estudos comparativos voltados para vértebras cervicais (a partir de agora, tratadas como "VCs") em Pelomedusoides são escassos (e.g. Williams, 1950; Broin, 2007) devido à pouca disponibilidade desse material fossilizado ou pelo mesmo estar muito fragmentado e não permitir observações das estruturas anatômicas que permitam comparações dentro do grupo. Apesar dos trabalhos filogenéticos supracitados utilizarem caracteres vertebrais, o foco foi em caracteres cranianos. Logo, trabalhos com o objetivo de definir

caracteres vertebrais aplicáveis a estudos filogenéticos são de extrema importância, pois podem revelar estruturas que sustentem os clados e colaborar com o esclarecimento das relações entre os táxons. Além disso, o pescoço em Testudines foi uma região que sofreu bastante pressão e mudanças em sua estrutura (Williams, 1950), tanto que a morfologia vertebral fundamenta, entre outras características, a diferenciação entre os dois grandes grupos de Testudines, Cryptodira e Pleurodira.

Ao contrário de *B. elegans*, *Araripemys barretoii* Price, 1973 (Araripemydidae) possui descrição completa de seu esqueleto (Meylan, 1996; Gaffney et al., 2006), porém igual à primeira, pouco foi explorado sobre suas CVs. Por ambas posicionarem-se no primeiro nó de divergência de seus grupos (Podocnemididae e Pelomedusoides, respectivamente), as espécies são importantes para entender o início da evolução das VCs dentro desses clados. *Araripemys barretoii* possui semelhanças anatômicas com vértebras de Chelidae (Broin, 1980; Kischlat & Campos, 1990), grupo-irmão de Pelomedusoides, e pescoço longo, uma característica também observada em algumas espécies dessa família. Portanto, um trabalho focado em vértebras cervicais é importante para trazer informações mais concretas sobre se a evolução do pescoço é independente ou não dentro desses grupos (Chelidae e Pelomedusoides), bem como estudar a evolução da vértebra em Pelomedusoides. Ainda, Podocnemididae é uma família com espécies viventes de pescoço curto e o posicionamento de *B. elegans* torna-se importante para averiguar se esse padrão é mantido na família.

Materiais vertebrais mais completos e representativos de *B. elegans* foram coletados e preparados ao longo dos últimos anos, e permitiram sua análise e descrição minuciosa, assim como a comparação com outras espécies de Podocnemididae. Além disso, conforme mencionado anteriormente, existem vértebras cervicais de *Araripemys barretoii* bem preservadas. Desta forma, a descrição das vértebras cervicais destas espécies fósseis, associada a uma reanálise filogenética utilizando mais caracteres vertebrais, pode elucidar algumas questões sobre a evolução de Pelomedusoides.

O objetivo geral do trabalho é avaliar a evolução das vértebras cervicais em Pelomedusoides, com ênfase nas famílias Araripemydidae e Podocnemididae. Especificamente, os objetivos do trabalho foram (1) descrever a sequência de vértebras cervicais de *Bauruemys elegans*; (2) redescrever as vértebras cervicais de *Araripemys barretoii*; (3) revisar as matriz de Gaffney et al. (2011), verificando se é possível incluir novos caracteres; e (4) avaliar a influência dos caracteres vertebrais na reconstrução filogenética de Pelomedusoides.

MATERIAIS E MÉTODOS

Materiais analisados

Os materiais vertebrais de *Araripemys barretoii* analisados e descritos foram: MN6949-V e MN6637-V. Os materiais de *Bauruemys elegans* descritos foram: MN4487-V, MN6768-V, MN6773-V, MN7017-V, MN7362-V, MN7364-V, MZSP-PV32, MZSP-PV35, MZSP-PV122, MZSP-PV136 e MZSP-PV138.

Descrição anatômica

As vértebras foram descritas através da comparação com exemplares de espécies viventes proximoamente relacionados às espécies *B. elegans* e *A. barretoii*. A organização seguiu a ordem utilizada por Sereno & ElShafie (2013), começando pela descrição do centro vertebral, seguido pelos processos transversos, pré-zigapófises, espinho neural e pós-zigapófises (fig. 2).

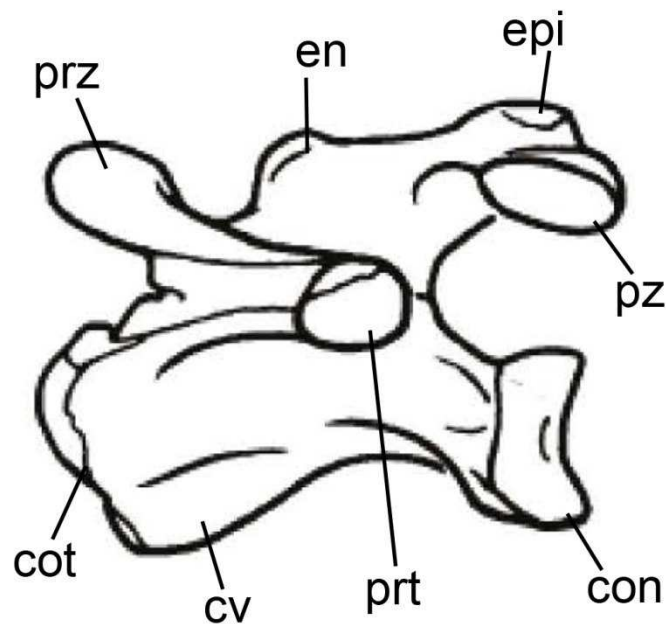


Figura 2 – Quinta vértebra cervical de *Podocnemis expansa* evidenciando as principais estruturas vertebrais. Modificado de Cadena (2015).

A descrição anatômica seguiu a nomenclatura vertebral de Hoffstetter & Gasc (1969), Gaffney (1990) e Sereno & ElShafie (2013), os quais seguem os a terminologia proposta por Romer (1956). Smith & Dodson (2003) sugeriram os termos cranial, caudal, dorsal e ventral para a orientação anatômica em animais quadrúpedes, ao invés de anterior, posterior, superior e inferior

(comumente utilizado na literatura médica). Aqui seguimos Smith & Dodson (2003).

Revisão dos caracteres

A matriz de Gaffney et al. (2011) foi modificada e utilizada em uma análise filogenética com o objetivo de observar o impacto dos novos caracteres vertebrais na topologia. Antes de incluir os novos caracteres vertebrais, os três utilizados pelos autores foram removidos (caráter 59 – C2 biconvexa) ou modificados/reformulados (caráter 58 – *centrum* heterocélico; caráter 60 – pós-zigapófises unidas). Além disso, o caráter 59 foi removido, pois constitui uma autoplesiomorfia para o grupo externo (Chelidae) e, portanto, não é informativo.

Para os novos caracteres foram efetuadas as seguintes modificações: o caráter 58 foi reformulado somente em relação à descrição do caráter e seus estados, e o caráter 60 foi separado em sete caracteres diferentes, compreendendo cada vértebra cervical com exceção do atlas, da C2-C8. Essa separação em diferentes caracteres foi feita, porque cada VC é formada, embriologicamente, pela metade cranial de um somito junto com a metade caudal do somito precedente (Romer, 1956, 1976; Kardong, 2012). Logo, a separação em diferentes caracteres (que são independentes entre si) respeita um delineamento sobre a homologia dos caracteres vertebrais baseada no desenvolvimento embriológico de cada um. Outros 27 caracteres foram estabelecidos e incorporados à matriz. Os novos caracteres foram descritos (tabela 1) e codificados para todas as unidades taxonomicamente operacionais (OTUs), resultando em uma matriz com 106 caracteres e 38 táxons.

Com o objetivo de observar se esses caracteres influenciariam a topologia obtida por Gaffney et al. (2011), uma análise filogenética foi conduzida utilizando os mesmos táxons de Gaffney et al. (2011) adicionando a espécie *Laganemys tenerensis*, a qual foi codificada para essa matriz seguindo a descrição de Sereno & ElShafie (2013), os quais utilizaram a matriz de Gaffney et al, 2006. Isso resultou em uma segunda análise com 38 táxons. Esse novo táxon foi incluído porque é um pelomedusoide descrito depois do trabalho de Gaffney et al. (2011), e é importante incluir todos os representantes desse grupo para uma análise mais completa da evolução do mesmo. Todos os caracteres foram considerados como não ordenados e tratados com pesos iguais (um passo por transformação de estado).

Análise filogenética

As análises filogenéticas foram conduzidas no programa TNT (Goloboff, 2008) por máxima parcimônia. A memória foi alterada para 24000 árvores e as sub-árvores construídas durante a busca de Wagner foram feitas com inserção

de táxons em diferentes posições utilizando toda a memória disponível (random seed ajustado a 0; i.e.: “time”). Para a busca por árvores mais parcimoniosas, além da busca inicial através de busca de Wagner, foi feito o uso das New Technologies (opção “Driven Search” marcada: initial add. seq. = 30; Find min. = 100; opção “Auto-constrain” marcada; opção “Collapse trees after search” marcada). Primeiramente, uma rodada de Ratchet (Nixon, 1999) foi conduzida (perturbation = 40; up/down weighting = 8; iterations = 50), que foi seguida por uma rodada de Tree Fusing (Goloboff, 1999; rounds = 50; opção save equals marcada) utilizando as árvores construídas no Ratchet (= opção “RAM” marcada). Foi aplicado o consenso estrito (Nelson, 1979) e calculados os índices de Bremer (Bremer, 1994).

Uma lista de sinapomorfias comuns foi obtida para os nós e cada táxon, para avaliar os caracteres vertebrais que foram sinapomórficos (apêndice IV). Os caracteres vertebrais, então, foram mapeados no próprio TNT com o intuito de observar as mudanças de estado dentro do grupo, ou seja, para mapear as homologias e as homoplasias (reversões e convergências).

RESULTADOS

Descrição anatômica das vértebras cervicais de Araripemys barretoii

Atlas (C1)

Material analisado: MN6949-V – atlas e axis articulados; o atlas está completo, mas o axis contém somente a metade cranial (Apêndice I, fig. 1 e 2).

Descrição:

O atlas é formado por quatro elementos: o ***intercentrum*** (ic_1), o ***centrum*** (c_1) e um par de arcos neurais. Os quatro elementos estão suturados entre si e formam o cótilo de articulação com o côndilo occipital, com o ic_1 ventralmente, o arco neural lateralmente e o *centrum* dorsocaudalmente. O centro vertebral é bicôncavo, medindo 7,52mm de comprimento; a crista ventral está presente, é proeminente anteriormente, no limite *intercentrum-centrum*, e bifurca-se na metade do comprimento formando dois tubérculos laterocaudais na base da concavidade posterior, em vista ventral.

Os **processos transversos** são curtos, de base estreita, formados essencialmente pelo arco neural e possuem formato triangular em vista dorsal. Um par de arcos atlântais projeta-se dorsalmente compondo a parede lateral do canal neural e unem-se medialmente acima do mesmo.

As **pós-zigapófises** direcionam-se caudalmente, separadas por um entalhe largo e profundo em formato de U que está associado à projeção cranial do espinho neural do axis. As superfícies de articulação estão orientadas ventromedialmente. Há uma pequena crista contínua das pré-zigapófises às pós-zigapófises.

Áxis (C2)

Não há nenhum exemplar de *Araripemys barretoii* com a 2ª vértebra cervical bem preservada e que permita uma descrição detalhada.

C3

Material analisado: MN6949-V – porção caudal do *centrum* e mediocranial do arco neural da C3; possui o processo transversal direito preservado. A pós-zigapófise encontra-se articulada à C4 (Apêndice I, fig. 5 e 6).

Descrição:

Centrum com côndilo convexo (VC provavelmente procélica), não heterocélico e, diferente das outras VCs, com formato arredondado. Fossas laterocaudais anteriores ao côndilo presentes, indicando alta rotação entre C3-C4, sendo mais profundas do que na C4 e semelhante à da C6. A crista ventral está presente, porém é mais discreta em relação às demais vértebras cervicais, pois as cristas laterocaudais não são tão largas quanto nas outras VCs.

Processo transversal direito com base larga e com formato triangular, mais espesso caudalmente do que cranialmente.

O **processo das pós-zigapófises** projeta-se caudalmente e ultrapassa o côndilo em vista lateral. Possui **pós-zigapófises** unidas, com superfícies de articulação unidas e formato de meia lua em vista ventral; em vista caudal, orientam-se horizontalmente; em vista dorsal, possuem formato de leque, e, devido à união das superfícies de articulação, há um forame medial no topo das pós-zigapófises. Epipófises presentes com duas fossas separadas medialmente e posteriores às epipófises, sendo mais profundas na C3 do que nas outras. Nas bordas laterais do processo das pós-zigapófises, anterior às pós-zigapófises, há duas fossas laterais onde as pré-zigapófises da C4 alocam-se durante a rotação.

C4

Material analisado: MN6949-V – vértebra cervical praticamente completa, somente com a ponta do processo transversal esquerdo. Está articulada com as pós-zigapófises da C3 (Apêndice I, fig. 7 e 8).

Descrição:

Centrum procélico, não heterocélico, arqueado ventralmente, medindo 21,28mm. Cótilo oval com concavidade transversal maior do que dorsoventral; a superfície de articulação possui formato triangular, porém se assemelhando ao de gota de chuva. O côndilo é triangular em vista caudal e possui duas fossas laterocaudais mais rasas do que na C6; em vista ventral, tem formato de bola. A crista ventral é arqueada, sendo mais proeminente anteriormente, mas não ultrapassando o cótilo, e bifurca-se em duas cristas laterocaudais anteriores ao côndilo, conferindo o aspecto triangular.

Os **processos transversos** são triangulares, de base larga e pouco espessos, partindo de quase toda a extensão do arco neural. São formados em igual proporção pelo arco neural e pelo *centrum*, e são projetados laterocaudalmente em vista dorsal e levemente em direção ventral na vista cranial. Em vista dorsal, a borda posterior dos processos são curvadas em direção à extremidade, sendo tão côncavas quanto na C6.

As **pré-zigapófises** projetam-se dorsocranialmente, não ultrapassando o cótilo em vista lateral. São contínuas à base dos processos transversos, mas não se expandem lateralmente como em *B. elegans* e *Podocnemis*. Em vista dorsal, projetam-se levemente lateralmente e são separadas entre si. Em vista cranial, a superfície de articulação está orientada na posição horizontal e voltada, levemente, para frente.

O **espinho neural** é pouco desenvolvido ao longo do processo das pós-zigapófises, mas é nítido na porção final onde forma as epipófises, as quais são unidas e desenvolvidas no topo das pós-zigapófises, porém menos do que na C6.

O **processo das pós-zigapófises** projeta-se caudalmente, ultrapassando o côndilo vertebral. As **pós-zigapófises** estão unidas, assim como as superfícies de articulação, as quais tem aspecto de meia lua em vista ventral e orientam-se horizontalmente em vista caudal. Pós-zigapófises com formato em leque e forame medial. Epipófises presentes e de morfologia similar à C3. As fossas laterais na borda do processo das pós-zigapófises são mais profundas do que na C6, possivelmente indicando grande rotação entre C4-C5.

C6

Material analisado: MN6949-V – vértebra cervical íntegra e com a porção cranial da C7 articulada (Apêndice I, fig. 11 e 12).

Descrição:

Centrum procélico, não heterocélico, arqueado ventralmente, com comprimento de 22,32mm. Cótilo oval com concavidade transversa maior do

que a dorsoventral em vista cranial, sem tubérculos anterolaterais e com superfícies de articulação triangular. O côndilo também tem formato triangular em vista caudal, e circular em vista ventral. Em vista lateral, a margem inferior da superfície de articulação do côndilo estende-se levemente em direção cranial. Duas fossas laterocaudais estão presentes anteriormente ao côndilo, sendo as mais profundas dentre todas as descritas, sugerindo maior rotação entre C6-C7. A crista ventral é arqueada, proeminente anteriormente e bifurca-se em duas cristas laterocaudais, o que confere o formato triangular ao côndilo.

Os **processos transversos** são triangulares, com a base larga, participando de quase toda a extensão do arco neural. Projetam-se laterocaudalmente em vista dorsal e levemente ventralmente em vista cranial. A borda posterior é mais côncava do que na C4. Em vista lateral, são finos na base, mas aumenta de espessura em direção às extremidades distais. Assim como na C4, o centro vertebral e o arco neural contribuem igualmente para formar os processos transversos.

O **processo das pré-zigapófises** projeta-se dorsocranialmente, não se estendendo além do cótilo. É contínuo até a base dos processos transversos, mas não se expande lateralmente como em *Bauruemys elegans* e *Podocnemis* spp., e forma uma linha discreta até os processos transversos. As **pré-zigapófises** estão levemente projetadas lateralmente em vista dorsal e são separadas por um entalhe largo e raso em formato de U. As superfícies de articulação são largas e ovais, com comprimento craniocaudal maior do que o transversal e estão orientadas dorsalmente (=horizontalmente).

Espinho neural pouco desenvolvido ao longo do processo das pós-zigapófises, restrito à uma crista baixa, estendendo-se do primeiro terço do processo até o topo das pós-zigapófises, onde termina em duas epipófises unidas e bastante desenvolvidas. Tal morfologia evidencia músculos bastante desenvolvidos.

O **processo das pós-zigapófises** estende-se caudalmente além do côndilo. As **pós-zigapófises** tem orientação ventral (=horizontal) e são unidas de modo a formar uma superfície de articulação em formato de meia lua em vista ventral. Em vista dorsal, tem aspecto de leque e englobam um forame medial pequeno. No topo das pós-zigapófises, caudalmente às epipófises, há duas fossas rasas separadas medialmente. As fossas na borda lateral do processo estão presentes, mas não são profundas como na C4. Possivelmente não há tanta rotação entre C6-C7 em relação à C4-C5.

C8

Material analisado: MN6637-V – vértebra cervical quase completa, com as pré-zigapófises quebradas. Esse material foi identificado e descrito por Kischlat (1990) (Apêndice I, fig. 15 e 16).

Descrição:

Centrum procélico, não heterocélico, arqueado ventralmente e com 19,42mm de comprimento. Cótilo oval com concavidade transversal maior que a dorsoventral. O côndilo é triangular em vista caudal, e a superfície de articulação não se projeta cranialmente como na C6. As fossas laterocaudais estão presentes. A crista ventral é mais proeminente anteriormente e não se estende além do cótilo, sendo contínua ao longo do *centrum* e dividindo-se em duas cristas laterocaudais, menos robustas do que nas C4 e C6 e semelhante às da C3. Uma crista ventrocaudal medial, menos robusta do que as laterocaudais. Tais cristas conferem o formato triangular ao côndilo.

Os **processos transversos** possuem a base larga, mas partem de uma porção menor do arco neural em relação às C4 e C6. Tal morfologia se deve a maior extensão caudal dos pedicelos do arco neural sobre o *centrum*, pois nas C4 e C6 o côndilo estende-se mais caudalmente em relação ao arco neural do que na C8. Os processos transversos tem formato triangular e projetam-se lateralmente, ao invés de laterocaudalmente como nas C4 e C6, e também um pouco na direção ventral quando em vista cranial. A borda cranial é um pouco curvada longitudinalmente, acentuando-se na extremidade. A borda posterior não é côncava como nas demais. Vale notar, ainda, que a projeção lateral dos processos transversos da C8 não é tão extensa quanto na C4 e C6, de modo que a área dos processos é menor. Em contraste, são mais espessos, devido à maior contribuição do *centrum* na formação dos processos transversos, o que é facilmente observado em vista lateral. A contribuição à porção posterior dos processos é maior do que à anterior.

O **espinho neural** não se estende ao longo do processo das pós-zigapófises, formando uma pequena crista nos dois terços finais, e termina em epipófises não unidas no topo das pós-zigapófises. As pós-zigapófises são tão desenvolvidas quanto na C4. A separação das epipófises se dá por meio de um sulco medial.

O **processo das pós-zigapófises** estende-se caudalmente além do côndilo vertebral. As **pós-zigapófises** tem formato de leque, em vista dorsal e as superfícies de articulação são unidas, com formato de meia lua, sendo orientadas ventralmente (=horizontalmente). Tal morfologia forma um forame no topo das pós-zigapófises. Não há fossas caudalmente às epipófises, como nas C3, C4 e C6. Contudo, há duas fossas laterais na borda do processo, craniais às pós-zigapófises, que são mais rasas do que nas outras VCs, indicando menos mobilidade entre C8-D1.

Descrição Anatômica das vértebras cervicais de Bauruemys elegans

C2

Material analisado: MN6773-V – pós-zigapófises; MN7017-V – *centrum* preservado; MZSP-PV136 – vértebra sem as pré-zigapófises e parte cranial do espinho neural (Apêndice I, fig. 3, 4, 17 e 18).

Descrição:

Centrum biconvexo, não heterocélico, com comprimento mínimo de 21,37mm (MN7017-V) e máximo de 25,60mm (MZSP-PV136). Cótulo de arredondado (MN7017-V) a ovalado e mais largo do que alto (MZSP-PV136), com uma elevação no centro da superfície de articulação em vista lateral. Crista laterocraniais presentes. Côndilo subquadrangular em vista caudal e com a borda dorsal em forma de domo. A superfície de articulação não se projeta cranialmente em MZSP-PV136, mas em MN7017-V projeta-se levemente, indicando pouca rotação entre C2-C3. Em ambos os exemplares há uma elevação no centro do côndilo, como ocorre no cótulo. Cristas laterocaudais presentes e bem desenvolvidas. Em MZSP-PV136, as cristas não estão tão próximas do centro como nas VCs subsequentes descritas. A crista ventral é bastante desenvolvida, sendo levemente arqueada na metade do comprimento em MN7017-V, enquanto que em MZSP-PV136 é um pouco abaulada de modo a estender-se além da linha do côndilo. A crista é mais robusta cranialmente, mas não se projeta além do cótulo e estende-se por quase todo o *centrum*, terminando no ponto das cristas laterocaudais. Em MN7017-V, há um forame do lado direito na metade do comprimento do *centrum*, abaixo dos processos transversos.

Processos transversos tem base larga, menor em MN7017-V, mas em MZSP-PV136 é tão larga quanto na C3 (MZSP-PV122 e 138). Possuem formato triangular e projetam-se laterocaudalmente em vista dorsal, sem projeções ventrais como nas demais VCs. A borda caudal é mais côncava do que a cranial em vista dorsal. Em vista lateral, os processos transversos possuem 2 faces, uma dorsal e outra ventral.

O **espinho neural** é uma crista saliente mais desenvolvida na metade da vértebra e mais discreta caudalmente, um pouco antes das pós-zigapófises. A porção cranial não está presente. As epipófises são pouco desenvolvidas, tanto quanto na C3 e C4 (MZSP-PV138), no topo das pós-zigapófises e são separadas por um sulco medial.

O **processo das pós-zigapófises** projeta-se caudalmente, mas como a CV está achatada em MZSP-PV136 isso pode ter influenciado a real projeção do processo. As **pós-zigapófises** são largamente espaçadas por um entalhe

em forma de V estreito, porém profundo. As superfícies de articulação possuem formato reniforme com uma curvatura discreta.

C3

Material analisado: MN7017-V – CV com metade cranial do *centrum*, processo transversal esquerdo e espinho neural com pós-zigapófises preservados; MZSP-PV122 – CV com o *centrum* e os processos transversos preservados; MZSP-PV138 – CV com *centrum*, processo transversal esquerdo e pós-zigapófises preservados (Apêndice I, fig. 5, 6, 17 e 18).

Descrição:

Centrum procélico, não heterocélico e de comprimento mínimo de 15,19mm (MZSP-PV138) e máximo de 22,95mm (MZSP-PV122). Cótulo oval em MN7017-V, e com formato subretangular em MZSP-PV122, mas ambos com a concavidade transversal maior do que a dorsoventral. Cristas laterocraniais presentes. Côndilo com formato variando de subquadrangular (MZSP-PV122) a circular em vista ventral (MZSP-PV138). A superfície de articulação do côndilo não se projeta cranialmente como nas C5, C6 e C7. Cristas laterocaudais presentes, sendo mais desenvolvidas em MZSP-PV122. Crista ventral muito desenvolvida cranialmente e arqueada, estendendo-se ventralmente além do côndilo. A crista ventral percorre quase toda a extensão do *centrum* e termina em uma região áspera na mesma linha das cristas laterocaudais, sendo mais desenvolvida do que na C5.

Processos transversos com base larga, porém menos do que nas vértebras subsequentes. MZSP-PV138 possui a base um pouco mais estreita do que MZSP-PV122. Os processos transversos projetam-se lateralmente, em vista dorsal, e são levemente arqueados caudalmente em MN7017-V. Em MZSP-PV122 projetam-se levemente ventralmente em vista cranial. Possuem aspecto de asa (wing-shaped) discreto, pois há pouca expansão lateral do processo das pré-zigapófises. A extremidade tem formato variando de arredondado (MZSP-PV122) a ovalado (MZSP-PV138). Os processos transversos são espessos, com mais contribuição do *centrum* em relação ao arco neural. Possuem três faces em MN7017-V e MZSP-PV122 e duas em MZSP-PV138. No primeiro caso, estão presentes as faces dorsal, ventral e frontal, enquanto que no segundo observa-se somente a dorsal e ventral. As bordas cranial e caudal são levemente côncavas, sendo a última quase retilínea.

Espinho neural bastante desenvolvido. Em MN7017-V forma uma ponta na metade do comprimento da vértebra, onde muda da direção dorsal para dorsocaudal e marca o início de uma crista baixa. Em MZSP-PV138, a crista também é baixa e mais proeminente no seu início, porém é encurvada sobre o processo das pós-zigapófises. Em ambos os exemplares a crista corre sobre o

processo das pós-zigapófises e termina ou bifurcando-se em epipófises (MN7017-V) ou logo antes as epipófises (MZSP-PV138), as quais são separadas e não se projetam caudalmente como nas C6 e C7. Existem, ainda, marcas de inserção muscular logo após as epipófises.

O **processo das pós-zigapófises** é levemente curvado e projetado dorsocaudalmente. Há duas fossas na borda lateral do processo e craniais às pós-zigapófises, onde se alocam as pré-zigapófises da C4. As **pós-zigapófises** são profundas em MN7017-V (mas cobertas por sedimentos em MZSP-PV138) e separadas por um entalhe largo e profundo em forma de V. As superfícies de articulação são largas, levemente reniformes e orientadas ventrolateralmente, sendo mais ventrais do que laterais em vista caudal.

C4

Material analisado: MN7017-V – *centrum*, processo transversal direito e parte da pré-zigapófise esquerda preservados e com pós-zigapófises separadas; MN7362-V – porção mediocranial com *centrum* inserido em matriz rochosa, com pré-zigapófises e processos transversos expostos; MZSP-PV138 – VC praticamente completa, com processo transversal direito quebrado e as articulações obstruídas pelas VCs adjacentes (Apêndice I, fig. 7, 8, 17 e 18).

Descrição:

Centrum procélico, não heterocélico, variando de 16,87mm (MZSP-PV138) a 17,72mm (MN7017-V). Cótulo trapezoidal com superfície de articulação oval e concavidade transversal maior do que a dorsoventral. Cristas laterocraniais presentes, conferindo o aspecto trapezoidal em vista cranial, e contínuos à base dos processos transversos. O côndilo é arredondado em vista ventral e caudal. As superfícies de articulação projetam-se lateralmente ao centro vertebral. As cristas laterocaudais são mais longas do que na C3 (MZSP-PV138), mas são menos robustas. A crista ventral é desenvolvida, arqueada, mais proeminente e espessa cranialmente e estendendo-se cranialmente para além do cótulo. A projeção ventral da crista ventral passa além da linha do côndilo e percorre quase toda a extensão do *centrum*, terminando no ponto onde as cristas laterocaudais iniciam-se mas não são contínuas à crista.

Os **processos transversos** tem a base larga, projetando lateralmente, em vista dorsal, em MN7362-V e MN7017-V, e em MZSP-PV138 projetam-se levemente ventralmente em vista lateral. A C4 de MZSP-PV138 possui processos transversos mais espessos do que na C3 do mesmo exemplar, e a extremidade menos oval. Em todos os exemplares, tem o formato de asa devido à maior expansão lateral do processo das pré-zigapófises, o qual é contínuo aos processos, e limita dorsalmente um sulco na face cranial dos processos. Estes, por sua vez, limitam o sulco ventralmente. Há três faces:

uma dorsal, uma ventral e uma cranial, a qual contém o sulco. A borda caudal não é curvada, mas a cranial é como na C3 (MZSP-PV138).

O **processo das pré-zigapófises** projeta-se cranialmente em MN7017-V e MN7362-V e dorsocranialmente em MZSP-PV138. Em MN7017-V, estendem-se além do cótilo em vista lateral, enquanto em MZSP-PV138 não. Em todos os espécimes, projetam-se levemente laterocranialmente em vista dorsal. As **pré-zigapófises** são espaçadas por um entalhe estreito e profundo em forma de U, orientam-se dorsomedialmente, sendo mais dorsais do que mediais em MN7362-V e mais mediais do que dorsais em MN7017-V. As superfícies de articulação são ovais e mais compridas do que largas.

A base do **espinho neural** em MN7362-V está preservada e nota-se que está direcionado dorsalmente, semelhante a C5 (MN7017-V e MZSP-PV32). Em MZSP-PV138, o espinho não é tão desenvolvido cranialmente: a porção final é mais proeminente. a crista é tão longa quanto na C3, encurvada e termina logo antes das epipófises. Estas são separadas por um sulco medial e são menos desenvolvidas do que na C3. As marcas para inserção muscular são observáveis, porém em menor quantidade.

O **processo das pós-zigapófises** só está preservado em MZSP-PV138. Observa-se que se projeta dorsocaudalmente e não se estende para além do côndilo. As **pós-zigapófises** estão preservadas em MN7017-V e MZSP-PV138 e são separadas por um entalhe em forma de U profundo, mas se aproximam medialmente em MN7017-V. As superfícies de articulação são orientadas ventrolateralmente, largas e possuem formato reniforme.

C5

Material analisado: MN6768-V – CV quase completa, com pré-zigapófises e crista ventral quebrados, além do processo transversal esquerdo estar descolado caudalmente; MN7017-V – CV quase completa, com processos transversos quebrados e as pós-zigapófises representadas por um fragmento; MN7364-V – *centrum* com crista ventral quebrada cranialmente e base dos processos transversos preservada; MZSP-PV32 – CV completa com borda caudal das pós-zigapófises quebradas, danificando as superfícies de articulação; MZSP-PV138 – CV completa articulada à C4 e C6, com as pré-zigapófises, cótilo e pós-zigapófises cobertas por sedimento ou sobrepostas pelas vértebras adjacentes (Apêndice I, fig. 9, 10, 18, 19 e 20).

Descrição:

Centrum procélico não heterocélico, com comprimento mínimo de 16,88mm (MZSP-PV32) e máximo de 19,37mm (MN6768-V). Cótilo oval com concavidade transversal maior do que a dorsoventral. Cristas laterocraniais presentes e contínuas aos processos transversos. Côndilo oval, mais largo do

que alto e com a margem dorsal da superfície de articulação estendendo-se cranialmente pelas laterais do *centrum*. Em MZSP-PV138, a margem ventral também projeta-se levemente. Cristas laterocaudais presentes, não muito desenvolvidas como na C3, C6 e C7, embora em MZSP-PV138 sejam tanto quanto na C3 do mesmo exemplar. Crista ventral evidente, porém menos desenvolvida do que nas C3-C4, levemente arqueada e mais robusta e proeminente cranialmente. A crista ventral estende-se para além do cótilo em MN7017-V, mas não em MZSP-PV32 e MZSP-PV138 e é contínua por todo o *centrum*, podendo bifurcar-se nas cristas laterocaudais (MN7017-V).

Processos transversos com base larga, partindo de toda a extensão do arco neural em direção lateral (laterocaudal em MN6768-V). Devido à expansão lateral do processo das pré-zigapófises, o mesmo possui formato de asa. Há três faces: uma dorsal, uma ventral e outra cranial, na qual há um sulco limitado pelo processo das pré-zigapófises, dorsalmente, e pelos processos transversos ventralmente.

Processo das pré-zigapófises projeta-se dorsocranialmente e, em vista lateral, não se estende para além do cótilo. Em vista dorsal, são levemente direcionada lateralmente. Expande-se lateralmente de modo a continuar com os processos transversos e conferindo aspecto de asa aos mesmos e, ainda, delimitando dorsalmente um sulco na face cranial dos processos transversos. As **pré-zigapófises** são separadas por um entalhe em formato de U, orientam-se dorsomedialmente e possuem superfícies de articulação ovais mais compridas do que largas.

O **espinho neural** é representado por uma crista mais proeminente em sua porção cranial, na metade do comprimento da vértebra, onde forma uma ponta que muda da direção dorsal para a caudal sobre o processo das pós-zigapófises até o topo das pós-zigapófises. Em MZSP-PV138 a crista é mais desenvolvida do que na C4 do mesmo exemplar, porém não forma uma ponta como nas C5 dos demais exemplares. No topo das pós-zigapófises, bifurca-se em epipófises, separadas por um sulco medial. Em MN7017-V são menos desenvolvidas do que na C4, mas em MZSP-PV138 as epipófises são mais robustas do que na C3 e C4 do mesmo exemplar. Em MN6768-V observam-se duas cicatrizes ovais caudais às epipófises que são separadas pelo mesmo sulco medial e que formam um delta no topo das pós-zigapófises em vista dorsal.

O **processo das pós-zigapófises** projeta-se dorsocaudalmente e não se estende para além do côndilo em MN6768-V e MZSP-PV32, mas em MZSP-PV138 vai além do côndilo. Existem duas fossas nas bordas laterais do processo e craniais às pós-zigapófises que são profundas, indicando bastante torção entre C5-C6. As superfícies de articulação das **pós-zigapófises** são separadas medialmente por entalhe em forma de U, o qual é raso em MN6768-

V e MN7017-V, porém profundo em MZSP-PV138. São reniformes e largas, e orientam-se ventrolateralmente. Em MN7017-V possuem dimensões menores do que na C4 do mesmo exemplar.

C6

Material analisado: MN4487-V – arco neural e *centrum* separados e identificados como C6 por comparação à MN7017-V, mas o *centrum* com crista ventral quebrada; MN7017-V – vértebra cervical praticamente inteira, com os processos transversos quebrados nas extremidades; MN7364-V – *centrum* parcialmente completo, com processos transversos, pré-zigapófise direita e pós-zigapófises quebrados; MZSP-PV136 – C6 com côndilo e processo transverso esquerdo quebrados e pré-zigapófises tafonomicamente alteradas (achatadas); MZSP-PV138 – C6 articulada à C5 e quase completa, com pós-zigapófises e espinho neural quebrados, pré-zigapófise esquerda e cótilo encobertos por sedimentos (Apêndice I, fig. 11, 12, 18 e 20).

Descrição:

Centrum procélico não heterocélico, variando de 17,98mm (MN4487-V) até 21mm (MN7364-V). Cótilo oval com superfície de articulação com concavidade transversal maior do que dorsoventral, sendo aproximadamente duas vezes maior em MN7364-V. Cristas laterocraniais presentes não contínuas aos processos transversos. Côndilo oval mais largo do que alto, sendo aproximadamente 1,5 vez mais largo em MN7364-V; em vista lateral, a margem dorsal da superfície de articulação projeta-se cranialmente em todos os exemplares com côndilo preservado, entretanto em MN4487-V, MN7017-V e MN7364-V a margem ventral é ampliada devido às cristas laterocaudais bastante desenvolvidas em relação à C4-C5. Em MN7017-V, ainda há um nódulo no centro da superfície de articulação, como na C2. A crista ventral é retilínea e bastante desenvolvida, mas não se estendendo ventralmente além do côndilo e percorrendo todo o *centrum* até a base do côndilo e é mais espessa cranialmente.

Os **processos transversos** são muito robustos/espessos, possuem a base larga, aspecto de asa, com projeção de lateral à levemente laterocaudal, em vista dorsal, e um pouco ventral em vista cranial. Possuem três faces: uma dorsal, uma ventral e outra cranial, na qual há um sulco formado pela expansão do processo das pré-zigapófises, dorsalmente, e pelos processos transversos ventralmente.

O **processo das pré-zigapófises** projeta-se cranialmente em MN7017-V e MN7364-V e dorsocranialmente em MZSP-PV136 e 138. Podem estender-se para além do cótilo, como em MN7017-V, ou não, como em MZSP-PV136. Expande-se lateralmente, sendo contínuo aos processos transversos e conferindo aspecto de asa aos mesmos. Além disso, delimita dorsalmente um

sulco na face cranial dos processos transversos. As **pré-zigapófises** são separadas por um entalhe com largura e profundidade variáveis, mas em formato de U e orientam-se dorsomedialmente, podendo ser mais mediais como em MN7017-V. Possuem superfícies de articulação ovais mais compridas do que largas.

O **espinho neural** inicia-se como uma crista baixa na base do processo das pós-zigapófises, ganha em altura na metade do comprimento e bifurca-se em duas epipófises no topo das pós-zigapófises. As epipófises são robustas e separadas medialmente por um sulco, podendo projetar-se caudalmente para além das pós-zigapófises como em MN7017-V e MZSP-PV136. Em MN4487-V as epipófises não se projetam caudalmente como nos exemplares supracitados.

O **processo das pós-zigapófises** projeta-se dorsocaudalmente, é arqueado e não se estende para além do côndilo. Possui duas fossas profundas na borda lateral, anteriores às pós-zigapófises, indicando alto grau de rotação entre C6-C7. As **pós-zigapófises** não são unidas, mas separadas por um entalhe largo e raso em formato de U em MN4487-V e MN7017-V. As superfícies de articulação orientam-se ventrolateralmente e são redondas (MN4487-V) ou ovais (MN7017-V e MZSP-PV136), e não reniformes como em C3-C5.

C7

Material analisado: MN4487-V – *centrum* com crista ventral quebrada e parte do processo transversal direito presente; MN7364-V – dois fragmentos do *centrum* que se encaixam; MZSP-PV32 – *centrum* com processos transversos evidentes e crista ventral quebrada; MZSP-PV35 – C7 completa; MZSP-PV136 – C7 praticamente completa, com a pré-zigapófise esquerda quebrada (Apêndice I, fig. 13, 14 e 21).

Descrição:

Centrum procélico não heterocélico, variando de 17,85mm de comprimento, em MN4487-V, até 28,02mm em MZSP-PV136. Cótulo oval com concavidade transversal maior do que a dorsoventral. Entretanto, em MZSP-PV35, o cótulo e a superfície de articulação são subtriangulares. As cristas laterocraniais estão presentes e são contínuas aos processos transversos. O côndilo pode ser subquadrangular (MN4487-V, MN7364-V e MZSP-PV136) ou subretangular (MZSP-PV32 e 35). A margem dorsal da superfície de articulação, em vista lateral, projeta-se cranialmente, seguindo em direção ventral fazendo uma curva na direção caudal e, em seguida, projetando-se levemente cranialmente de novo, na base do côndilo. As cristas laterocaudais são bastante desenvolvidas, tanto quanto na C6 (MN7017-V). A crista ventral é retilínea e muito desenvolvida por toda a extensão do *centrum*, mas não se

estende além do côndilo, podendo ou não ir além do cótilo. Em vista ventral é mais robusta cranialmente do que caudalmente.

Os **processos transversos** tem base larga, aspecto de asa e são bastante espessos devido à grande contribuição do *centrum* aos processos. Projetam-se, em vista dorsal, lateralmente em MZSP-PV32 e 35, e laterocaudalmente em MZSP-PV136. Em vista cranial projetam-se levemente ventralmente. A extremidade é retangular em MZSP-PV35 e oval com inclinação dorsocranial-ventrocaudal em MZSP-PV136. Possuem duas faces em MZSP-PV32, pois o arco neural não está preservado no primeiro exemplar, sendo uma voltada na direção cranioventral e outra voltada caudalmente. Em MZSP-PV35 e 136, há três faces: uma dorsal, uma caudal e outra cranial em MZSP35, enquanto em MZSP-PV136 observam-se a dorsal, cranial e ventral. Na face cranial existe um sulco formado dorsalmente pela expansão do processo das pré-zigapófises, dorsalmente, e pelos processos transversos ventralmente.

As **pré-zigapófises** projetam-se dorsocranialmente, estendendo-se (MZSP-PV136) ou não (MZSP-PV35) para além do cótilo. O processo expande-se lateralmente continuando com os processos transversos, conferindo aspecto de asa, e limitando dorsalmente um sulco na face cranial dos mesmos. As pré-zigapófises são espaçadas, porém menos que na C5 (MZSP-PV32), por um entalhe profundo em formato de U (MZSP-PV35) ou de V (MZSP-PV136). As superfícies de articulação são ovais, mais compridas do que largas e orientam-se dorsomedialmente. Em vista cranial a C6 do exemplar MZSP-PV136, as pré-zigapófises são levemente abauladas.

O **espinho neural** é bastante desenvolvido: inicia como uma crista baixa, segue dorsocaudalmente aumentando em robustez e termina em duas epipófises muito desenvolvidas no topo das pós-zigapófises. As epipófises são bastante largas em vista dorsal, e projetam-se caudalmente para além das pós-zigapófises em vista lateral.

O **processo das pós-zigapófises** estende-se dorsocaudalmente, mas não além do côndilo, sendo levemente encurvado e possuindo duas fossas rasas na borda lateral e craniais às **pós-zigapófises**. Estas, por sua vez, possui as superfícies de articulação separadas, com formato arredondadas (MZSP-PV35) ou de ovais a levemente reniformes (MZSP-PV136), e orientam-se ventrolateralmente. Em MZSP-PV136, as superfícies de articulação são abauladas, em semelhança às pré-zigapófises.

C8

Material analisado: MZSP-PV32 – *centrum* da C8 articulado à C7; MZSP-PV136 – C8 completa com pré-zigapófise esquerda quebrada (Apêndice I, fig. 15, 16 e 21).

Descrição:

Centrum procélico, não heterocélico, variando de 15,55mm de comprimento (MZSP-PV32) a 22,53mm (MZSP-PV136). Cótilo triangular com superfície de articulação subtriangular em MZSP-PC32 e redonda em MZSP-PV136, e com cristas laterocraniais contínuas aos processos transversos. Côndilo oval, sendo muito mais largo do que alto em MZSP-PV136, sem projeções da superfície de articulação em vista lateral. As cristas laterocaudais estão ausentes. A crista vertebral é muito desenvolvida e percorre toda a extensão do *centrum*, de modo que se estende ventralmente além do cótilo e do côndilo, sendo uma das características mais marcantes da C8. A morfologia da crista vertebral é abaulada em MZSP-PV32 e retilínea em MZSP-PV136.

Os **processos transversos** tem base larga menor do que na C7 e projetam-se lateralmente, em vista dorsal, e levemente ventralmente em vista cranial (MZSP-PV136). Possuem aspecto de asa e em MZSP-PV32 são mais espessos do que na C7, enquanto que em MZSP-PV136 não. Em vista lateral, a extremidade é oval e inclinada na direção dorsocranial-ventrocaudal, sendo mais inclinada do que na C7. Baseando no exemplar MZSP-PV136, há três faces: uma dorsal, uma caudal e outra ventrocranial. Na última, existe um sulco mais raso do que nas VCs precedentes formado pela expansão lateral do processo das pré-zigapófises e pelos processos transversos.

O **processo das pré-zigapófises** projeta-se dorsocranialmente e estende-se para além do cótilo, mais do que na C7. A expansão lateral é menor do que nas C5-C7, e contribui para formar um sulco raso na face cranial dos processos transversos. As **pré-zigapófises** estão separadas e tem superfície de articulação oval, mais comprida do que larga, e orientadas dorsomedialmente. Não são curvadas como na C7.

O **espinho neural** é bastante desenvolvido e, em conjunto com a crista ventral, caracterizam a C8. Tem início na base do processo das pós-zigapófises em forma de uma crista baixa e fica mais robusto logo em seguida, percorrendo sobre o processo até o topo das pós-zigapófises, onde se encontra muito robusto na forma de epipófises unidas projetadas dorsalmente. As epipófises não se estendem para além das pós-zigapófises como visto nas C6 e C7.

O **processo das pós-zigapófises** é dorosocaudalmente direcionado, porém é mais dorsal em relação às VCs precedentes e é mais curto, não ultrapassando a linha do côndilo. As fossas na borda lateral e craniais às pós-zigapófises são mais profundas do que na C7. As **pós-zigapófises** não são unidas e orientam-se ventrolateralmente e possuem formato oval, sendo mais largas do que compridas, uma condição diferente daquela encontrada nas vértebras precedentes.

Descrição e redescrição dos caracteres vertebrais

Os caracteres vertebrais utilizados na análise estão descritos na tabela 1, com as referências e seus respectivos estados.

Análise filogenética

A análise filogenética resultou em 23 AMPs com 245 passos (CI = 0,574; RI = 0,776). A topologia consenso (fig. 3) foi semelhante a análise sem *Laganemys* (i.e. com 37 táxons), recuperando a maioria dos grupos propostos por Gaffney et al. (2011). As exceções foram que *Araripemys*, *Laganemys* e Euraxemydidae formaram um grupo monofilético, o qual encontra em uma politomia com Pelomedusidae e Podocnemidoidea, e que a posição de *Bauruemys elegans* mudou para grupo irmão de Erymnochelydand (= *Caninemys*, *Erymnochelys*, *Peltocephalus* e outras espécies afins).

A nova posição de *B. elegans* altera as relações entre o grupo estemático (i.e.: as espécies que não compartilham o mesmo ancestral comum mais recente com as espécies viventes) de Podocnemididae (*sensu* Gaffney et al., 2011), deixando Peiopemydoda na base de Podocnemididae. Além disso, *Bauruemys* encontra-se dentro do grupo coroa (i.e.: o nó de divergência a partir do ancestral comum mais antigo das espécies viventes) de Podocnemididae, e não como o primeiro nó de divergência dentro da família, como sugerido em trabalhos anteriores (e.g. Romano & Azevedo, 2006; Gaffney et al, 2011). Nesse sentido, essa espécie deixa de ser o podocnemídeo mais “basal” e passa a ter uma posição mais inclusiva dentro da família, alterando a taxonomia do grupo.

Dois outros nós foram alterados. (1) Na base de Pelomedusoides, o nó Pelomedusidae+Araripemydidae colapsou em uma politomia com Pelomedusidae, Euraxemydidae + *Araripemys barretoii* + *Laganemys tenerensis*, e Podocnemidoidea (Bothremydidae + Podocnemidinura). (2) E dentro do gênero *Podocnemis*, houve uma politomia entre *P. unifilis*, *P. lewyana*, *P. erythrocephala* e *P. expansa* + *P. sextuberculata*.

Tabela 1 – Descrição dos caracteres vertebrais adicionados à matriz de Gaffney et al. (2011). As referências a cada caráter encontram-se após a descrição dos mesmos.

Caráter	Descrição	Estados
72	Articulação entre os centros vertebrais (Cadena et al., 2010; Gaffney et al., 2011)	0: esferoidal 1: heterocélico 2: largo e em formato de V, como em <i>Erymnochelys</i>
73	Centros vertebrais (Shaffer et al., 1997; Bona & de la Fuente, 2005)	0: mais compridos que as dorsais 1: menos compridos que as dorsais
74	Atlas com crista neural (novo)	0: somente no intercentrum 1: no intercentrum e centrum 2: ausente
75	Intercentrum do atlas (Bona & de la Fuente, 2005)	0: suturado ao centrum 1: fundido ao centrum
76	Fossas laterais no centrum do atlas (novo)	0: ausentes 1: presentes
77	Cristas laterocaudais no côndilo do atlas (novo)	0: presentes 1: ausentes
78	Proporção do côndilo da C2 (largura/altura; novo)	0: mais largo do que alto (>1) 1: mais alto do que largo (<1) 2: tão largo quanto alto (=1)
79	Proporção do côndilo da C3 (largura/altura; novo)	0: mais largo do que alto (>1) 1: mais alto do que largo (<1) 2: tão largo quanto alto (=1)
80	Proporção do côndilo da C4 (largura/altura; novo)	0: mais largo do que alto (>1) 1: mais alto do que largo (<1) 2: tão largo quanto alto (=1)
81	Proporção do côndilo da C5 (largura/altura; novo)	0: mais largo do que alto (>1) 1: mais alto do que largo (<1) 2: tão largo quanto alto (=1)
82	Proporção do côndilo da C6 (largura/altura; novo)	0: mais largo do que alto (>1) 1: mais alto do que largo (<1) 2: tão largo quanto alto (=1)
83	Proporção do côndilo da C7 (largura/altura; novo)	0: mais largo do que alto (>1) 1: mais alto do que largo (<1) 2: tão largo quanto alto (=1)
84	Proporção do côndilo da C8 (largura/altura; novo)	0: mais largo do que alto (>1) 1: mais alto do que largo (<1) 2: tão largo quanto alto (=1)
85	Metade cranial da crista ventral da C2 (modificado de Bona & de la Fuente, 2005 e Joyce, 2007)	0: projetada levemente ventralmente além do cótilo 1: projetada fortemente ventralmente além do cótilo
86	Metade cranial da crista ventral da C3 (modificado de Bona & de la Fuente, 2005 e Joyce, 2007)	0: projetada levemente ventralmente além do cótilo 1: projetada fortemente ventralmente além do cótilo

87	Metade cranial da crista ventral da C4 (modificado de Bona & de la Fuente, 2005 e Joyce, 2007)	0: projetada levemente ventralmente além do cótilo 1: projetada fortemente ventralmente além do cótilo
88	Metade cranial da crista ventral da C5 (modificado de Bona & de la Fuente, 2005 e Joyce, 2007)	0: projetada levemente ventralmente além do cótilo 1: projetada fortemente ventralmente além do cótilo
89	Metade cranial da crista ventral da C6 (modificado de Bona & de la Fuente, 2005 e Joyce, 2007)	0: projetada levemente ventralmente além do cótilo 1: projetada fortemente ventralmente além do cótilo
90	Metade cranial da crista ventral da C7 (modificado de Bona & de la Fuente, 2005 e Joyce, 2007)	0: projetada levemente ventralmente além do cótilo 1: projetada fortemente ventralmente além do cótilo
91	Metade cranial da crista ventral da C8 (modificado de Bona & de la Fuente, 2005 e Joyce, 2007)	0: projetada levemente ventralmente além do cótilo 1: projetada fortemente ventralmente além do cótilo
92	Metade caudal da crista ventral da C2(modificado de Bona & de la Fuente, 2005 e Joyce, 2007)	0: não projetada ventralmente além do côndilo 1: projetada ventralmente além do côndilo
93	Metade caudal da crista ventral da C3 (modificado de Bona & de la Fuente, 2005 e Joyce, 2007)	0: não projetada ventralmente além do côndilo 1: projetada ventralmente além do côndilo
94	Metade caudal da crista ventral da C4 (modificado de Bona & de la Fuente, 2005 e Joyce, 2007)	0: não projetada ventralmente além do côndilo 1: projetada ventralmente além do côndilo
95	Metade caudal da crista ventral da C5 (modificado de Bona & de la Fuente, 2005 e Joyce, 2007)	0: não projetada ventralmente além do côndilo 1: projetada ventralmente além do côndilo
96	Metade caudal da crista ventral da C6 (modificado de Bona & de la Fuente, 2005 e Joyce, 2007)	0: não projetada ventralmente além do côndilo 1: projetada ventralmente além do côndilo
97	Metade caudal da crista ventral da C7 (modificado de Bona & de la Fuente, 2005 e Joyce, 2007)	0: não projetada ventralmente além do côndilo 1: projetada ventralmente além do côndilo
98	Metade caudal da crista ventral da C8 (modificado de Bona & de la Fuente, 2005 e Joyce, 2007)	0: não projetada ventralmente além do côndilo 1: projetada ventralmente além do côndilo

99	Superfícies de articulação das pós-zigapófises da C2 (modificado de Meylan, 1996; Bona & de la Fuente, 2005; Gaffney et al., 2006)	0: separadas 1: unidas
100	Superfícies de articulação das pós-zigapófises da C3 (modificado de Meylan, 1996; Bona & de la Fuente, 2005; Gaffney et al., 2006)	0: separadas 1: unidas
101	Superfícies de articulação das pós-zigapófises da C4 (modificado de Meylan, 1996; Bona & de la Fuente, 2005; Gaffney et al., 2006)	0: separadas 1: unidas
102	Superfícies de articulação das pós-zigapófises da C5 (modificado de Meylan, 1996; Bona & de la Fuente, 2005; Gaffney et al., 2006)	0: separadas 1: unidas
103	Superfícies de articulação das pós-zigapófises da C6 (modificado de Meylan, 1996; Bona & de la Fuente, 2005; Gaffney et al., 2006)	0: separadas 1: unidas
104	Superfícies de articulação das pós-zigapófises da C7 (modificado de Meylan, 1996; Bona & de la Fuente, 2005; Gaffney et al., 2006)	0: separadas 1: unidas
105	Superfícies de articulação das pós-zigapófises da C8 (modificado de Meylan, 1996; Bona & de la Fuente, 2005; Gaffney et al., 2006)	0: separadas 1: unidas
106	Orientação da superfície de articulação das pós-zigapófises do axis (modificado de Bona & de la Fuente, 2005)	0: ventromedial 1: dorsomedial 2: ventral

Os índices de Bremer (fig. 3) encontrados para alguns nós, foram igual a 1. Podocnemidoidea (=Bothremydidae + Podocnemidinura *sensu* Gaffney et al., 2011), Podocnemidinura (nó de divergência de *Brasilemys* dentro de Podocnemidinura) e Podocnemididae são bem sustentados, com índice de Bremer igual a 3. Todos os demais Podocnemidinura, com exceção de *Brasilemys* (i.e.: o nó de divergência de *Hamadachelys* + *Portezueloemys* + Podocnemididae) obteve Bremer igual a 2. Dentro de Erymnochelydand, o grupo irmão de *Caninemys* e a tribo Stereogenyini obtiveram índice 2.

C8, os demais variam de estados dentro do grupo. O caráter 78 encontra-se nos três estados (0,1,2) em *P. sextuberculata*; o caráter 79 está no estado 1 na mesma espécie, e polimórfico em *P. unifilis* (0,2), *P. expansa* (0,1) e *Peltocephalus* (0,1). O caráter 81 também é polimórfico em *P. sextuberculata* (0,1,2) e *Peltocephalus* (0,1). O caráter 82 é polimórfico somente em *Peltocephalus* (0,1). O caráter 83 é polimórfico em *P. sextuberculata* (0,1) e *P. expansa* (0,1). Logo, esses caracteres revertem (i.e. voltam ao estado 0) na base do grupo, porém mudam para o estado apomórfico (estado 1) em *P. sextuberculata* e *Peltocephalus* (quatro vezes em cada espécie), duas vezes em *P. expansa* e uma vez em *P. unifilis*.

Dentre os táxons terminais, *Araripemys* possui uma reversão relacionada à vértebra cervical (caráter 82). *Laganemys tenerensis* possui estados diferentes em dois caracteres vertebrais em relação à *A. barretoii*: a superfície de articulação das C2 (caráter 99) e C8 (caráter 105) estão separadas em *Laganemys* (=estado 0), enquanto que em *Araripemys* estão unidas (=estado 1). Cabe ressaltar que o estado em *Araripemys* é o mesmo em Euraxemydidae, mostrando que alguns caracteres vertebrais geraram a politomia entre os três táxons.

Além de *Araripemys*, outros sete terminais também são diagnosticados pela mudança de estados em caracteres vertebrais, sendo: Bothremydidae (caracteres 75, 94 e 97, 0→1), *Brasilemys* (74, 1→0; 106, 0→2), *P. erythrocephala* (74, 1→2), *P. expansa* (76, 1→0), *P. sextuberculata* (77, 1→0), *Erymnochelys* (74, 1→0; 92, 0→1; 95, 0→1) e *Peltocephalus* (72, 2→1; 77, 1→0; 83, 0→1) (ver apêndice IV para a lista completa).

DISCUSSÃO

Comparações anatômicas: Araripemys barretoii

A morfologia das VCs de *Araripemys*, como a de *Laganemys*, é única dentro de Pelomedusoides (o material de *Euraxemys* não foi analisado), pois os centros vertebrais são muito longos, com espinho neural baixo (principalmente na C7-C8 em relação às C7-C8 das espécies de Podocnemididae) e as pré e pós-zigapófises são horizontais. Em contrapartida, semelhanças com espécies pertencentes ao grupo irmão de Pelomedusoides, Chelidae (e.g. *Hydromedusa* e *Chelus fimbriatus*), já foram encontradas (Broin, 1980; Kischlat & Campos, 1990; Kischlat, 2001; Sereno & ElShafie, 2013). Em ambos os táxos, os centros cervicais são alongados, resultando em um pescoço longo, e foram considerados uma convergência entre os grupos (Broin, 1980; Kischlat & Campos, 1990; Kischlat, 2001; Sereno & ElShafie, 2013).

As vértebras cervicais de *Araripemys barreto* são bastante semelhantes às de *Laganemys tenerensis* e, não por acaso, as duas espécies foram propostas como grupos irmãos na descrição original da segunda (Sereno & ElShafie, 2013). Duas diferenças, entretanto, podem ser encontradas entre as VCs de ambas as espécies: as superfícies de articulação das pós-zigapófises da C2 e da C8 são unidas em *Araripemys* e separadas em *Laganemys*. Dentro de Pelomedusoides, somente *Euraxemys* possui as superfícies unidas em todas as VCs (Gaffney & Meylan, 1991; Gaffney et al., 2006), além de um exemplar de *P. unifilis* (DGM 271-RR), que possui as superfícies das pós-zigapófises da C2 unidas, e um espécime de *P. sextuberculata* (INPA 5402), que possui as da C8 unidas. Apesar da existência de polimorfismo nas espécies de *Podocnemis* supracitadas, esses caracteres evidenciam diferenças morfológicas entre *Araripemys* e *Laganemys* que diagnosticam cada espécie.

O atlas de *Araripemys* é curto, com os elementos suturados e as pós-zigapófises bastante espaçadas, muito parecido ao de *P. expansa* e *P. erythrocephala* e de *Chupacabrachelys* (Lehman & Wick, 2010). As pós-zigapófises orientam-se ventromedialmente como na maior parte das espécies de crown-Pleurodira. As exceções são as espécies de *Hydromedusa*, *Chelodina* e *Emydura* (Chelidae), e *Brasilemys* (Pelomedusoides, Podocnemidinae), nos quais as pós-zigapófises são ventrais (Broin, 2000; de Lapparent de Broin, 2007).

O espinho neural das cervicais de *Araripemys* não é muito diferente ao longo da série: possuem uma crista baixa e terminam em epipófises bem definidas no topo das pós-zigapófises. Em Podocnemididae essa estrutura varia ao longo da série de cervicais, de modo que o espinho neural é mais desenvolvido da C5 em diante, diminuindo na metade do comprimento vertebral e aumentando no topo das pós-zigapófises nas C7 e C8. Esse também deve ser o caso de Bothremydidae, pelo menos para as duas últimas cervicais da série, visto que nas poucas VCs são conhecidas para essa família (C7 de *Chupacabrachelys complexus* Lehman & Wick, 2010 e C8 de *Acleistochelys maliensis* Gaffney et al. 2007). Em Chelidae, o padrão é semelhante ao de Podocnemididae: o espinho é mais desenvolvido nas duas últimas cervicais da série, com a exceção de *Hydromedusa*. Nesse gênero, o espinho é mais desenvolvido da C2-C4 na metade do comprimento vertebral, reduz nas C5-C6 e volta a se desenvolver nas C7-C8, dessa vez mais proeminente sobre as pós-zigapófises como em Podocnemidoidea (Podocnemididae + Bothremydidae).

As pré e pós-zigapófises de *Araripemys* são horizontais com orientação ventral como em *Hydromedusa*, mas diferem de *Chelus fimbriatus* onde são dorsomediais e ventrolaterais, respectivamente. Algumas cervicais de outras espécies são como em *Araripemys* (e.g. C4 de *Mesoclemmys hoguei*; C6 de *Phrynops hilarii*; C8 de *Ph. williamsi*), mas não seguem o mesmo padrão ao

longo do pescoço. Em Pelomedusoides, as C4 de alguns exemplares de *P. unifilis* e *P. erythrocephala* possuem as pós-zigapófises horizontais como em *Araripemys*, possivelmente em função das superfícies de articulação serem unidas. Nas demais espécies de Podocnemididae (incluindo *Bauruemys*) as superfícies são orientadas ventrolateralmente.

Os processos transversos das C4, C6 e C8 são bastante desenvolvidos, sendo longos e de base larga, partindo de toda a extensão do *centrum* e do arco neural, com formato triangular e extremidade em posição mais caudal, alinhada ao final do canal neural. Essa morfologia é muito semelhante às cervicais de *Chelus fimbriatus*. Outras espécies de Chelidae também apresentam morfologia parecida, especialmente levando em consideração a posição caudal da extremidade dos processos transversos, porém não possuem a base dos processos tão larga como em *Chelus*. Tal morfologia foi observada em *Acantochelys radiolata*, *Phrynops tuberosus* e *Hydromedusa tectifera*. Os processos transversos em *Hydromedusa* também são triangulares, porém menos pronunciados, terminam na metade do comprimento vertebral, e são mais largos em *H. tectifera* do que em *Araripemys* (a C6 dessa espécie é bastante parecida com as cervicais de *Araripemys*). Cabe ressaltar que os processos transversos em *Araripemys* não são tão lateralmente pronunciados como em Podocnemididae e Bothremydidae (C7 de *Chupacabrachelys complexus*, Lehman & Wick, 2010; C8 de *Acleistochelys maliensis*, Gaffney et al., 2007), característica talvez relacionada ao pescoço longo, pois o mesmo padrão é observado em *Hydromedusa* e *Chelus*.

O centro vertebral das cervicais de *Araripemys* possui a fórmula articular padrão de Pelomedusoides, com a C2 biconvexa e as pós-axiais procélicas (Meylan, 1996; de la Fuente et al, 2003; Gaffney et al, 2006, 2011; Joyce, 2007; de Lapparent de Broin, 2007):)1(2)3)4)5)6)7)8). Entretanto, os centros vertebrais bastante alongados formam um pescoço muito longo (Meylan, 1996; Gaffney et al., 2006; Sereno & ElShafie, 2013), diferente da imensa maioria de Pelomedusoides (outro gênero de pescoço longo é *Laganemys*). Os centros vertebrais em Podocnemidoidea (e. g. *Podocnemis* e *Acleistochelys*) não são tão longos como em *Araripemys* e *Laganemys* e, assim, as espécies possuem pescoço mais curto.

A grande extensão dos centros vertebrais podem ser comparadas às espécies do gênero *Hydromedusa* e *Chelus*, as quais também possuem um pescoço longo. A característica mais notória é que o côndilo vertebral de *Araripemys* tem o formato triangular/subtriangular da C2-C8, como na C6 de *Chelus* e de um exemplar de *Hydromedusa* (EEK454; no exemplar MNRJ25231, o formato é arredondado). Em outras espécies de Chelidae, os côndilos podem ser triangulares/subtriangulares ou trapezoidais. Em Podocnemidoidea, os côndilos variam de arredondados a ovais, ou trapezoidais nas espécies com articulações em formato de sela (i.e.:

heterocélicas). As superfícies de articulação, no entanto, não se projetam cranialmente na lateral do côndilo como em *Bauruemys* e *Erymnochelys*, sendo mais parecidas, nesse aspecto, a *Hydromedusa* e *Chelus*, no qual as superfícies da C6, principalmente, projetam-se porém menos em comparação às duas espécies supracitadas.

Comparações anatômicas: *Bauruemys elegans*

As vértebras cervicais de *Bauruemys elegans* possuem a fórmula dos centros vertebrais típica de Pelomedusoides, ou seja, o axis (C2) é biconvexo e as demais são procélicas (confere com Meylan, 1996; Lapparent de Broin, 2000a; Lapparent de Broin & Molnar, 2001; Gaffney et al., 2006, 2011; de Broin et al., 2007; Joyce, 2007). Assim, a fórmula é:)1(2)3)4)5)6)7)8). A morfologia geral é mais semelhante a de *Erymnochelys madagascariensis*, com algumas estruturas em particular mais parecidas com algumas espécies de *Podocnemis* (em especial, *P. unifilis* e *P. sextuberculata*). As pré-zigapófises são craniodorsais como em *Erymnochelys*, enquanto que em *Podocnemis* e *Peltocephalus* são mais dorsais. As superfícies de articulação são mais longas do que largas, e o entalhe que as separa é profundo como em *Erymnochelys*, enquanto que em *Podocnemis* as superfícies de articulação são tão longas quanto largas e o entalhe pode variar desde muito pouco profundo à um pouco menos do que em *Erymnochelys*. Nos quatro gêneros mencionados as superfícies de articulação são levemente curvadas em vista cranial.

Os espinhos neurais são semelhantes à *Peltocephalus*, principalmente levando em consideração as C6-C8. Os espinhos neurais dessas cervicais em *Bauruemys* projetam-se caudalmente para além das pós-zigapófises, e são largos em vista dorsal (C6-C7). Já a C8 é bastante alta, como em *Peltocephalus*, quando comparado à *Podocnemis expansa*. Cabe ressaltar que os espinhos neurais nas cervicais de *B. elegans* não são tão desenvolvidos na porção cranial quanto em *Peltocephalus*, onde aparecem como lâminas na metade do comprimento vertebral em vista lateral. *Baurumey*s possui espinhos neurais como em *Erymnochelys*, *Neochelys laurenti* (C7; Pérez-Garcia & Lapparent de Broin, 2015) e *Podocnemis*: iniciam como cristas baixas ou como “pontas” e tornam-se mais proeminentes no topo das pós-zigapófises, onde formam as epipófises. Percebe-se, claramente, um espinho neural cada vez mais desenvolvido sobre o processo das pós-zigapófises no sentido caudal ao longo do pescoço.

O processo das pós-zigapófises de *Bauruemys* não é tão comprido como em *Podocnemis* e *Neochelys laurenti*, e, nesse sentido, assemelha-se à *Erymnochelys*, não se estendendo para além do côndilo. As pós-zigapófises não são unidas em nenhuma cervical de nenhum exemplar de *B. elegans*, *Erymnochelys* e *Neochelys*, enquanto que em *Podocnemis* e *Peltocephalus*

essa característica é variável nas C3-C5 e C7 (e. g. *P. erythrocephala* INPA10283 e *P. unifilis* DGM222-RR e DGM271-RR com pós-zigapófises da C7 unidas). Ainda, as pós-zigapófises da C7 e C8, em *Bauruemys*, possuem orientação mais lateral do que ventral em relação à *Peltocephalus*, *N. laurenti* e a maioria das espécies de *Podocnemis*, sendo mais parecidas com *Erymnochelys* e alguns exemplares de *P. unifilis*.

Os processos transversos de *B. elegans* não possuem o formato de asa tão desenvolvido como em *Podocnemis*, característica que pode variar entre vértebras da mesma posição dentro e entre as espécies do gênero. Porém, são mais expandidas do que em *Erymnochelys*. Os processos da C2 de *Bauruemys* não são ventralmente direcionados, em vista caudal, como nas demais espécies de Podocnemididae, mas são laterocaudalmente projetados, em vista dorsal, como em *P. unifilis*, *P. erythrocephala* e *P. expansa*. Na C3, os processos são lateralmente direcionados e mais longos do que largos em comparação a *Podocnemis*, sendo mais parecidos, nesse aspecto, a *Peltocephalus* e *Erymnochelys*. Na C4, projetam-se lateralmente como em *Erymnochelys*, *P. erythrocephala*, mas não são arqueados como em *Podocnemis*. Os processos da C5-C8 possuem aspecto de asa com maior expansão lateral do processo das pré-zigapófises, evidenciando uma diferenciação dessa estrutura ao longo da série cervical, também observada no espinho neural.

Os *centra* das cervicais de *B. elegans* não são heterocélicos, como em *Podocnemis*, *Peltocephalus*, *Cerrejonemys* (Cadena et al., 2010) e *Lapparentemys* (de Broin, 1991; Gaffney et al., 2011) e possuem a morfologia mais semelhante a de *Erymnochelys* e *Turkanemys*, com os côndilos mais largos do que altos e as superfícies de articulação estendendo-se cranialmente na lateral do *centrum*. Entretanto, não possuem o formato em V, como observado em *Erymnochelys* e *Turkanemys*. Além disso, as C2-C7 possuem cristas laterocaudais, as quais também estão presentes em *Erymnochelys*, *N. laurenti* e *N. franzeni*, e ausentes em *Podocnemis* e *Peltocephalus* (Cadena, 2015). As semelhanças com os *centra* de *Erymnochelys* e *Turkanemys*, junto com a presença das cristas laterocaudais, podem representar um estágio inicial da evolução do côndilo nas cervicais de *Erymnochelys*.

A crista ventral dos podocnemídeos segue um padrão em todas as espécies estudadas. Em *Podocnemis*, *Peltocephalus* e *Erymnochelys*, as cristas são arqueadas da C2-C6 com a metade cranial mais desenvolvida do que a caudal, particularmente na C2 (em *Peltocephalus*, a crista é mais arqueada em relação às demais espécies). Na C7 a metade posterior é mais desenvolvida e a crista é menos arqueada (com exceção da maioria dos exemplares das espécies de *Podocnemis*), podendo ser retilínea em alguns casos e projetar-se ventralmente para além do côndilo (*Peltocephalus*). Na C8, a crista atinge o máximo em desenvolvimento e é muito pronunciada

ventralmente. Em *Bauruemys*, há algumas diferenças: a crista é retilínea na C2 ao invés de arqueada; é mais desenvolvida cranialmente nas C3-C5, porém ligeiramente menos arqueada do que nas outras três espécies; nas C6 e C7, é retilínea, enquanto que na C8 é bastante pronunciada ventralmente, como nos demais podocnemidídeos.

Posicionamento filogenético de Araripemydidae e Bauruemys, o impacto dos caracteres vertebrais e a evolução do centrum em Podocnemidinura

Nas filogenias de Pelomedusoides (Meylan, 1996; de la Fuente et al., 2003; Gaffney et al., 2006; Romano & Azevedo, 2006; Cadena et al., 2010, 2012a,b; Sereno & ElShafie, 2013; Romano et al., 2014; Cadena, 2015) ou restritas a Podocnemididae (Cadena et al., 2010, 2012b; Gaffney et al., 2011; Cadena, 2015; Ferreira et al., 2015), a quantidade de caracteres vertebrais é pequena ($\approx 9\%$ em Meylan, 1996; 10% em de la Fuente, 2003 e Romano & Azevedo, 2006; e $\approx 4\%$ em Gaffney et al., 2006, 2011, Sereno & ElShafie, 2013, Cadena et al., 2010, 2012 e Cadena, 2015; nenhum em Ferreira et al., 2015), devido ao fato de que as cervicais de muitas espécies fósseis serem isoladas, incompletas ou não preservadas. Em estudos filogenéticos mais abrangentes (e.g. Gaffney et al., 1991; Joyce, 2007; Sterli et al., 2007; Sterli, 2008; Anquetin, 2012), o número de caracteres vertebrais também é pequeno ($\approx 3\%$, 8% , 4% , 7% e 6% , respectivamente). Logo, as filogenias em Testudinata são essencialmente baseadas em caracteres cranianos.

No presente trabalho, os novos caracteres vertebrais representam 33% do número total de caracteres, o que levou a mudanças no posicionamento de *Araripemys barretoii* e de *Bauruemys elegans*. Na análise excluindo *Laganemys* (= 37 táxons), o posicionamento de *Araripemys* em uma politomia na base de Pelomedusoides, não foi novidade, pois estudos anteriores já chegaram ao mesmo resultado (Gaffney et al., 2006; Gaffney & Krause, 2011; Cadena et al. 2012b). Entretanto, a proximidade com Euraxemydidae, revelada na análise incluindo *Laganemys* (= 38 táxons), foi encontrada somente por Meylan (1996), em uma matriz considerada preliminar, com poucos táxons e caracteres e em um momento em que *Euraxemys* ainda não havia sido descrita (Meylan, 1996 utilizou o holótipo da espécie, FR4922, como um terminal). Esse resultado demonstra que Araripemydidae sensu Gaffney et al. (2006, 2011) é merofilético, contrariando todos os estudos anteriores sobre a filogenia de Pelomedusoides. Apesar do posicionamento incerto dentro de Pelomedusoides, “Araripemydidae” foi posicionada no mesmo clado que Euraxemydidae. O clado “Araripemydidae”+Euraxemydidae foi sustentado por três caracteres em todas as árvores, todos vertebrais (caráter 73, *centrum* das vértebras cervicais mais longas do que as dorsais, estado 0, indeterminado para Euraxemydidae; e os caracteres 103 e 104, pós-zigapófises das C6 e C7 unidas = estado 1), mostrando o impacto dos caracteres sobre vértebras

cervicais nas relações filogenéticas de Pelomedusoides, ainda que com baixa sustentação (Bremer=1). Assim, com base no presente resultado, faz-se necessário uma reestruturação da taxonomia de Pelomedusoides onde, potencialmente, Araripemydidae necessite ser redefinida como um grupo mais abrangente, enquanto que o status de Família de Euraxemydidae deva ser redefinido para Subfamília (Euraxemydinae, no caso).

As cervicais de *Laganemys* são muito semelhantes às de *Araripemys* (Serenó & ElShafie, 2013), mas diferenças foram encontradas nas C2 e C8, as quais possuem a superfície de articulação das pós-zigapófises separadas em *Laganemys* e unidas em *Araripemys*. Como em Euraxemydidae todas as cervicais possuem a superfície de articulação unidas (Gaffney & Meylan, 1991; Gaffney et al., 2006), isto é, os mesmos estados que em *Araripemys*, essas duas diferenças podem ser consideradas diagnósticas para *Laganemys* (ou para os outros dois táxons, dependendo da otimização ACCTRAN ou DELTRAN).

Bauruemys elegans não foi posicionada no primeiro nó de divergência de Podocnemididae, posição encontrada em diversos estudos anteriores (Romano & Azevedo, 2006; Cadena et al., 2010, 2012a; Gaffney et al., 2011; Cadena, 2015). Esta espécie foi posicionada como grupo irmão de *Erymnochelydand*. Os caracteres que influenciaram esse novo posicionamento são quatro caracteres vertebrais: metade cranial da crista ventral da C6, 89(1); metade caudal da crista ventral da C6, 96(1); superfície de articulação das pós-zigapófises da C3 e da C4, 101(0) e 102(0). Tais caracteres representam duas sinapomorfias e duas simplesiomorfias diagnósticas para o grupo, respectivamente, homologias secundárias (caracteres 89 e 96) e reversões (caracteres 101 e 102). A posição de *Bauruemys* como grupo irmão de *Erymnochelydand* reforça as semelhanças anatômicas existentes entre as cervicais de *Bauruemys* e *Erymnochelys* caracterizadas acima, principalmente no *centrum*, que na hipótese filogenética se devem à ancestralidade comum, demonstrando o impacto dos novos caracteres para a compreensão sobre a evolução de Pelomedusoides.

Nesse contexto, é possível discutir a evolução da articulação entre cervicais em Pelomedusoides (caráter 72, figura 4). As articulações são do tipo esferoidais (esferoidal; estado 0) em quase todas as famílias, modificando somente em Podocnemididae (*sensu* Gaffney et al., 2011) para o formato de sela em *Lapparentemys*, *Podocnemis* e *Peltocephalus*, e para o formato em V mais largo que alto em *Erymnochelys* e *Turkanemys* (Gaffney et al. 2011). Logo, Araripemydidae, Euraxemydidae, Pelomedusidae e Bothremydidae possuem o estado ancestral mais simples, enquanto que morfologias mais complexas surgiram dentro de Podocnemididae. Gaffney et al. (2011) pontuam que o estado em *Erymnochelys* (estado 2) possa ser intermediário ao formato de sela (estado 1), mas os autores não codificam desta maneira em sua matriz

de dados. No presente trabalho, os estados para esse caráter seguiram Gaffney et al. (2011). *Bauruemys* possui articulação esferoidal (estado 0) e *Erymnochelys* em formato de V mais largo do que alto (estado 2), mas a morfologia da superfície de articulação é parecida entre as duas espécies. O posicionamento de *Bauruemys* como grupo irmão de *Erymnochelydand* evidencia as semelhanças morfológicas entre essas espécies e, dessa maneira, é possível interpretar que *Bauruemys* possa representar um estágio intermediário entre o tipo esferoidal e aquele em formato de V.

A articulação em sela surgiu três vezes de maneira ambígua dentro de Podocnemididae, contabilizando quatro passos. Em uma otimização DELTRAN, como sinapomorfias de Peiropemydoda, Podocnemidinae e *Peltocephalus*. No primeiro grupo, *Lapparentemys* possui VCs em formato de sela (de Broin, 1991), representando o primeiro surgimento desse estado na família. O segundo surgimento seria como outra sinapomorfia para Podocnemidinae. Nesses dois casos, o ancestral teria articulação esferoidal. O terceiro surgimento ocorreu em *Peltocephalus* a partir de um ancestral com formato de V. Uma segunda interpretação (otimização ACCTRAN) é possível, ao considerar que o formato em sela surgiu no ancestral de Podocnemididae, manteve-se em Peiropemyddoda e Podocnemidinae, reverteu em *Bauruemys* para o estado esferoidal, modificou-se para o formato em V em *Erymnochelydand*, e mudou para o formato de sela em *Peltocephalus* (figura 4).

Por fim, o posicionamento de *Bauruemys* como grupo irmão de *Erymnochelydand* altera a classificação de Podocnemididae: *B. elegans* deixa de estar no primeiro nó de divergência da família (Romano & Azevedo, 2006; Cadena et al., 2010, 2012a; Gaffney et al., 2011; Cadena, 2015) e posiciona-se dentro do grupo coroa. O nó *Bauruemys* + *Erymnochelydand* é diagnosticado por quatro sinapomorfias, todas associadas a caracteres vertebrais. A posição estemática agora pertence a Peiropemydoda.

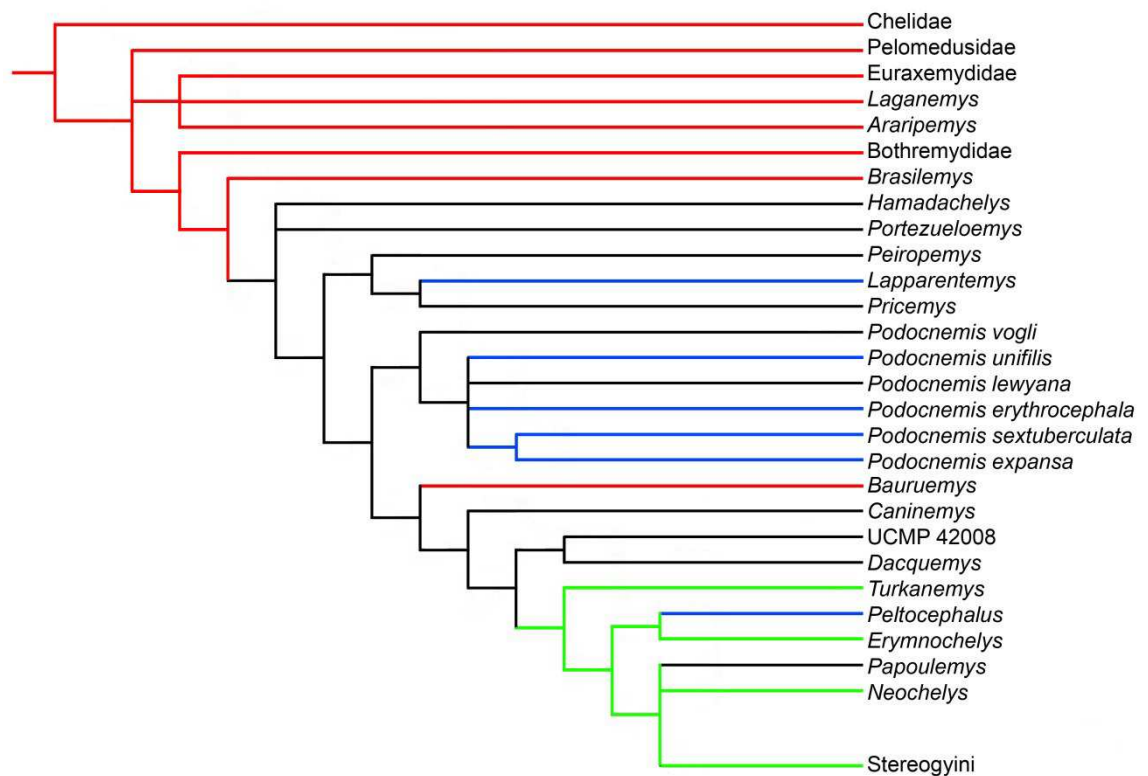


Figura 4 – Mapeamento do caracter 72 (articulação entre os centros vertebrais) em Pelomedusoides. As linhagens em vermelho representam o estado 0, esférico; as linhagens em azul, o estado 1 em formato de sela; e aquelas em verde, o estado 2 em formato de V. As linhagens na cor preta possuem esse caracter ambíguo ou desconhecido.

CONCLUSÕES

A redescrição de quatro vértebras cervicais completas (C1, C4, C6 e C8) e duas incompletas (C2 e C3) de *Araripemys barretoii* permitiu uma comparação mais acurada em relação às cervicais de outras espécies de crown-Pleurodira e um entendimento mais completo sobre a evolução dessas estruturas no grupo. Notaram-se semelhanças com algumas espécies de Chelidae (e.g. *Hydromedusa* e *Chelus*), principalmente associadas ao *centrum* alongado, às superfícies de articulação das pós-zigapófises horizontais e os processos transversos pouco proeminentes lateralmente. Entretanto, a fórmula de articulação é característica de Pelomedusoides, logo, justificando a inclusão dessa espécie dentro desse grupo. As semelhanças com Chelidae são devido a convergências entre este clado e Araripemydidae (*Araripemys* e *Laganemys*).

Os novos materiais de *Bauruemys elegans* permitiram a descrição mais completa até o momento das vértebras cervicais para a espécie. Verificou-se que os centros são esféricos, com superfícies de articulação expandidas e

cristas laterocaudais, sendo as duas últimas também presentes em *Erymnochelys* e *Turkanemys*, fornecendo informação filogenética relevante.

Ocorreram duas mudanças de posicionamento em comparação com as filogenias propostas anteriormente: (1) *Araripemys barretoii* e *Laganemys tenerensis* formaram um clado com Euraxemydidae diagnosticado por três sinapomorfias, todas associadas a caracteres vertebrais. (2) *Bauruemys elegans* foi posicionado como grupo irmão de *Erymnochelys*, formando um novo clado sustentado por quatro sinapomorfias, todas cervicais. O centro em formato de sela surgiu três vezes em Podocnemididae.

Por fim, a análise filogenética incluindo uma maior proporção de caracteres vertebrais (≈33%) mostrou que os mesmos influenciam na topologia encontrada.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ANQUETIN, J. 2012. Reassessment of the phylogenetic interrelationships of basal turtles (Testudinata). **Journal of Systematic Paleontology** **10(1)**: 3-45;

ANTUNES, M.T. & BROIN, F. de. 1988. Le Crétacé terminal de Beira Litoral, Portugal: remarques stratigraphiques et écologiques, étude complémentaire de *Rosasia soutoi* (Chelonii, Bothremydidae). **Ciências da Terra** **9**: 153-200;

BREMER, K. 1994. Branch support and tree stability. **Cladistics** **10**: 295-304;

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

BROIN, F. de. 1988. Les Tortues et le Gondwana. Examen des rapports entre le fractionnement du Gondwana et la dispersion géographique des Tortues pleurodires à partir du Crétacé. **Studia Geologica Salmanticensia, Studia Palaeocheloniologica, Salamanca**, **2(5)**: 103-142;

BROIN, F. 1991. Fossil turtles from Bolivia. **In Suarez-Soruco (editor) Fossiles y Facies de Bolivia – Vol. 1 Vertebrados**. 509-527. Revista técnica de YPF, Santa Cruz, Bolivia;

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

BROIN, F. L., DE LA FUENTE, M. S. & FERNANDEZ, M. S. 2007. *Notoemys laticentralis* (Chelonii, Pleurodira), Late Jurassic of Argentina: new examination of the anatomical structures and comparisons. **Revue de Paléobiologie, Genève** **26(1)**: 99-136;

- BROIN, F.L. & MOLNAR, R.E. 2001. Eocene chelid turtles from Redbank Plains, Southeast Queensland, Australia. **Geodiversitas** **23(1)**: 41-79;
- CADENA, E., BLOCH, J. & JARAMILLO, C. 2010. New podocnemidid turtle (Testudines; Pleurodira) from the Middle–Late Paleocene of Tropical South America. **Journal of Vertebrate Paleontology** **30**: 367–382;
- CADENA, E. A., BLOCH, J. I. & JARAMILLO, C. A., 2012a. New bothremydid turtle (Testudines, Pleurodira) from the Paleocene of northeastern Colombia. **Journal of Paleontology**, **86(4)**: 688-698;
- CADENA, E. A., KSEPKA, D. T., JARAMILLO, C. A. & BLOCH, J. I., 2012b. New pelomedusoid turtle from the Late Paleocene Cerrejón Formation of Colombia and their implications for phylogeny and body size evolution. **Journal of Systematic Palaeontology**, **10(2)**: 313-331;
- 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** **3**:e1221;
- DE LA FUENTE, M. 2003. Two new Pleurodiran turtles from the Portezuelo Formation (Upper Cretaceous) of Northern Patagonia, Argentina. **Journal of Paleontology**, **77**: 559-575;
- FERREIRA, G.S., RINCÓN, A.D., SOLÓRZANO, A. & LANGER, M.C. 2015. The last marine pelomedusoids (Testudines: Pleurodira): a new species of *Bairdemys* and the paleoecology of Stereogenyina. **PeerJ** **3**:e1063;
- GAFFNEY, E.S. 1990. The comparative osteology of the Triassic turtle *Progranochelys*. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, **194**: 263pp.;
- GAFFNEY, E.S & MEYLAN, P.A. 1991. Primitive pelomedusid turtle. *In* **J. G. Maisey (editor), Santana Fossils: An Illustrated Atlas**: 335-339. Neptune, NJ: Tropical Fish Hobbyist Publications;
- GAFFNEY, E. S., TONG, H. & MEYLAN, P. A., 2006. Evolution of the side-necked turtles: the families Bothremydidae, Euraxemydidae and Araripemydidae. **Bulletin of the American Museum of Natural History** **300**: 698pp.;
- GAFFNEY, E. S., ROBERTS, E., SISSOKO, F., BOUARÉ, M.L., TAPANILA, L. & O'LEARY, M.A. 2007. *Acleistochelys*, a new side-necked turtle (Pelomedusoides: Bothremydidae) from the Paleocene of Mali. **American Museum Novitates** **3549**: 24pp;
- GAFFNEY, E. S., MEYLAN, P. A., WOOD, R. C., SIMONS, E. & CAMPOS, D. A., 2011. Evolution of the side-necked turtles: the family Podocnemididae. **Bulletin of the American Museum of Natural History** **350**: 237pp.
- GAFFNEY, E. S. & KRAUSE, D. W., 2011. *Sokratra*, a new side-necked turtle (Late Cretaceous, Madagascar) and the diversification of the main groups of Pelomedusoides. **American Museum Novitates**, **3728**: 28 pp.;

GOLOBOFF, PA. 1999. Analyzing large data sets in reasonable times: solutions for composite optima. **Cladistics** **15**: 415–428;

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

HOFFSTETTER, R. & GASC, J.P. 1969. Vertebrae and ribs of modern reptiles. **In Biology of the Reptilia, Academic Press, London-New York, 1(5)**: 201-310;

JOYCE, W.G. 2007. Phylogenetic relationships of Mesozoic turtles. **Bulletin of the Peabody Museum of Natural History** **48(1)**: 3-102;

KARDONG, K.V. 2012. Vertebrates: comparative anatomy, function and evolution. **McGraw-Hill, 6 ed.**;

KISCHLAT, E. E., 1994. Observações sobre *Podocnemiselegans* Suarez (Chelonii, Pleurodira, Podocnemididae) do Neocretáceo do Brasil. **Acta Geologica Leopoldensia, 39**: 345-351;

KISCHLAT, E. E. 2001. *Araripemys barreto* (Chelonii, Pleurodira) from the brazilian Lower Cretaceous: its phylogenetic position and chelidean convergences. **Revista Brasileira de Paleontologia** **2**: 117;

KISCHLAT, E. E. & CAMPOS, D. A., 1990. Some osteological aspects of *Araripemys barreto* Price, 1973 (Chelonii, Pleurodira, Araripemydidae). **In I Simpósio sobre a Bacia do Araripe e bacias interiores do Nordeste**. Atas Crato: 387-395;

LAPPARENT DE BROIN, F. 2000a. The oldest pré-Podocnemidid turtle (Chelonii, Pleurodira), from the Early Cretaceous, Ceará state, Brasil, and its environment. **Treballs del Museu de Geologia de Barcelona, 9**: 43-95;

LEHMAN T.M. & WICK, S.L. 2010. *Chupacabrachelys complexus*, n. gen. n. sp. (Testudines: Bothremydidae), from the Aguja Formation (Campanian) of West Texas. **Journal of Vertebrate Paleontology** **30(6)**: 1709-1725;

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

MEYLAN, P. A. & GAFFNEY, E. S. 1991. *Araripemys barreto* Price, 1973. **In J. G. Maisey (editor), Santana Fossils: An Illustrated Atlas**: 326-334. Neptune, NJ: Tropical Fish Hobbyist Publications;

NELSON, G.J. 1979. Cladistic analysis and synthesis: principles and definitions with a historical note on Adanson's *Famille des plantes* (1763-1764). **Systematic Zoology** **28**: 1-21;

NIXON, K.C. 1999. The parsimony ratchet, a new method for rapid parsimony analysis. **Cladistics** **15**: 407-414;

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

PÉREZ-GARCÍA, A. & LAPPARENT de BROIN, F. 2015. New insights into the anatomy and systematic of '*Papoulemys laurenti*', a representative of *Neochelys* (Chelonii, Podocnemididae) from the Early Eocene of the south of France. **Paläontol Z**: 23pp.;

PRICE, I.L., 1973. Quelônio Amphichelydia no Cretáceo Inferior do Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Geociências**, **3**: 84-96;

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

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**, **10**: 2014.0290;

ROMER, AS. 1956. Osteology of the reptiles. Third impression (1976). **The University of Chicago Press, Chicago & London**. 772 pp;

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

SMITH, J.B. & DODSON, P. 2003. A proposal for a standard terminology of anatomical notation and orientation in fossil vertebrate dentitions. **Journal of Vertebrate Paleontology** **23(1)**: 1-12;

STERLI, J., 2008. A new, nearly complete stem turtle from the Jurassic of South America with implications for turtle evolution. **Biology Letters**, **4**: 2008.0022;

STERLI, J. de la FUENTE, M.S., ROUGIER, G.W. 2007. Anatomy and relationship of *Palaeochersis talampayensis*, a Late Triassic turtle from Argentina. **Palaeontographica** **281**: 1-61;

SUARÉZ, J. M., 1969. Um quelônio da Formação Bauru. **Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Presidente Prudente**, **2**: 35-54;

WILLIAMS, E. E., 1950. Variation and selection in the cervical central articulations of living turtles. **Bulletin of the American Museum of Natural History** **94**: 64 pp.;

CAPÍTULO 2 – VARIAÇÃO MORFOLÓGICA DAS VÉRTEBRAS CERVICAIS EM PELOMEDUSOIDES

INTRODUÇÃO

As duas grandes linhagens de Testudines (i.e.: crown-Testudines) – Cryptodira e Pleurodira – são classificadas, entre outras características, com base na morfologia das vértebras cervicais, as quais conferem mecânicas de retração do pescoço diferentes (Williams, 1950; Werneburg et al., 2014a,b, 2015). Cryptodira contem espécies que retraem o pescoço para trás em um plano vertical, formando um S por entre as cinturas escapulares. Pleurodira possui espécies que retraem o pescoço lateralmente em um plano horizontal (Williams, 1950; Werneburg et al., 2014a). Além da importância nos estudos filogenéticos, como demonstrado no capítulo 1, as cervicais também tem função fundamental na mecânica de retração do pescoço e captura de alimentos (Lauder & Prendergast, 1992; Van Damme & Aerts, 1997; Aerts et al., 2001; Lemell et al., 2002; Herell et al., 2008; Werneburg et al., 2014a, b; Werneburg, 2015). Por essa razão, as cervicais foram incluídas em diversas análises filogenéticas de stem-Testudines (e.g. Gaffney et al., 1991; Rougier, 1995; Joyce, 2007; Sterli, 2008; Anquetin, 2012).

Dentro de Pleurodira as cervicais também apresentam características morfológicas importantes para a classificação dos grupos recentes, Chelidae e Pelomedusoides. Os dois grupos apresentam, entre outras características, fórmulas de articulação diferentes: Chelidae possui a fórmula)1(2(3(4(5)6)7(8), com a quinta e oitava VCs biconvexas, enquanto em Pelomedusoides a fórmula é)1(2)3)4)5)6)7)8 com a segunda VC biconvexa (Meylan, 1996; de la Fuente, 2003; Gaffney et al., 2006; Broin, 2007). As fórmulas mantem-se inalteradas dentro de cada grupo, mas variações nas estruturas vertebrais não foram, até o momento, largamente exploradas, havendo apenas um trabalho relevante e mais detalhado sobre o tema (Williams, 1950). Semelhanças anatômicas entre as cervicais de Chelidae de pescoço longo (p. ex. *Hydromedusa* spp.) e o Pelomedusoides *Araripemys barretoii* Price, 1973 (Araripemydidae) foram sugeridas (Broin, 1980; Kischlat & Campos, 1990; Kischlat, 2001), e são baseadas nos *centra* alongados e superfícies de articulação das pós-zigapófises unidas apresentados em ambos os grupos. Entretanto, comparações entre cervicais dos grupos de Pelomedusoides e das espécies de Podocnemididae não foram realizadas, e, dessa maneira, pouco se sabe da evolução do pescoço no grupo.

Duas espécies fósseis de Pelomedusoides, *A. barretoii* (Araripemydidae) e *Bauruemys elegans* (Suarez, 1969) (Podocnemididae), são importantes para entender a evolução do pescoço no grupo devido ao posicionamento filogenético e à morfologia das vértebras cervicais das mesmas. A primeira é

um stem-Pelomedusoides (ver capítulo 1) e uma das espécies mais antigas conhecidas para o grupo (Cretáceo Inferior, Aptiano; Maisey, 1991), porém o pescoço comprido observado em Araripemydidae é uma característica única em Pelomedusoides e, provavelmente, uma especialização com convergência às vértebras alongadas de Chelidae. A segunda, *Bauruemys elegans*, do Cretáceo Superior, é um Podocnemididae Erymnochelydand e possui a morfologia geral das cervicais curtas observadas na maioria das espécies do grupo, inclusive todas as espécies viventes.

Assim, utilizar *A. barretoii* e *B. elegans* em uma análise comparativa com algumas espécies atuais de Pelomedusoides possibilita um estudo sobre a evolução do pescoço no grupo, o qual é majoritariamente curto, já que ambas as espécies representam estágios iniciais de diversificação desta estrutura. Além disso, uma comparação incluindo Chelidae de pescoço longo permite determinar se o alongamento das cervicais observado em Araripemys e esta família (ver capítulo 1) reflete também uma convergência de forma.

Dessa forma, o objetivo desse capítulo é explorar a variação da configuração das vértebras cervicais em Pelomedusoides, aplicando morfometria geométrica, a fim de avaliar se há convergência de configuração entre as cervicais de *Araripemys* e Chelidae de pescoço longo e se a configuração das cervicais de *Bauruemys* é mantido em Erymnochelydand.

Materiais e Métodos

Espécimes e espécies analisadas

As C4, C6 e C8 de *Araripemys barretoii* e *Bauruemys elegans* foram comparadas com outras 15 espécies viventes de Chelidae e Podocnemididae. Todos os espécimes analisados estão listados nas tabelas 4, 5 e 6.

Protocolo para aquisição das fotos

As vértebras cervicais foram fotografadas nas vistas caudal e lateral esquerda com uma câmera digital Canon EOS500D Digital Rebel T1i, usando uma lente de 18-55mm no zoom máximo, a uma altura de 28,5 cm e posicionada 90° em relação à superfície. Um protocolo detalhando o enquadramento do material, com explicações e imagens sobre como centralizar e orientar as cervicais durante a aquisição das fotos encontra-se no apêndice II. Esse protocolo foi elaborado para que se minimizem os erros durante a aquisição das imagens, de modo a evitar ruídos nas análises posteriores e que as diferenças encontradas sejam biológicas em vez de ruídos causados pela falta de padronização na aquisição de imagens. Cada foto, então, foi renomeada seguindo os acrônimos da tabela do apêndice III, em

ordem: número da CV, abreviação da espécie, número de tomo, vista e número da foto para a vista referente (p.ex.: C4_Pexp_DGM276_ESQ_1, equivalente ao exemplar *Podocnemis expansa*).

Marcos anatômicos e análises estatísticas

As fotos de cada CV foram alocadas em um mesmo diretório para cada vista (caudal e lateral esquerda) e um arquivo TPS foi criado usando o programa TPSUtil ver. 1.56 (Rohlf, 2013). Em seguida, 13 marcos anatômicos (MAs), na vista lateral esquerda, e oito MAs na vista caudal foram digitalizados (figura 1 e Apêndice II para visualização e tabelas 1 e 2 para descrição dos MAs) usando o programa TPSDig ver. 2.10 (Rohlf, 2006). Os dados foram superimpostos através das operações de Procrustes (Gower, 1975), pelo método de GPA (*Generalized Procrustes Analysis*) para remover as diferenças de tamanho, posição e orientação nos dados. Então, uma Análise de Principais Componentes (PCA) foi conduzida sobre a matriz de Procrustes, utilizando o programa PAST ver. 3.05 (Hammer et al., 2001). Finalmente, as variações e as distâncias de Procrustes (DP) entre *Araripemys* e *Bauruemys* com os demais indivíduos foram observadas por meio de grades de deformações (Thin-Plate Splines) utilizando o programa TPSSplin ver. 1.20 (Rohlf, 2004).

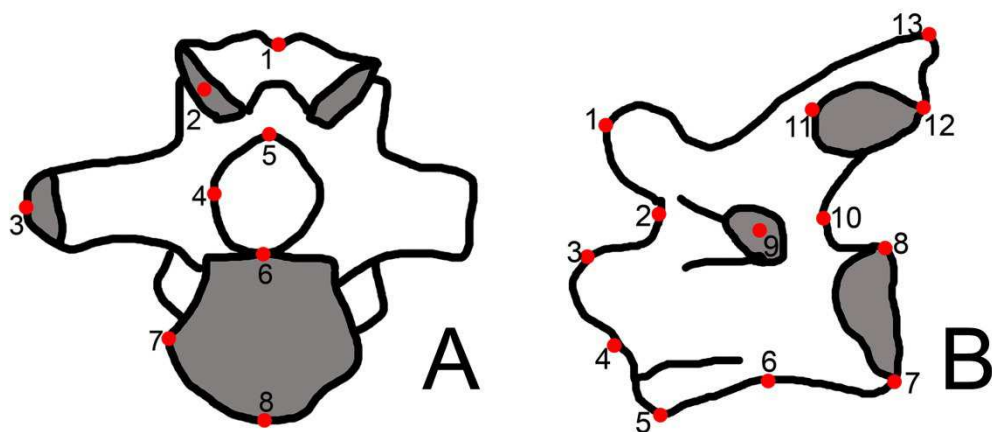


Figura 1 – Marcos anatômicos (MAs) utilizados em vista caudal (A) e lateral esquerda (B) para as análises morfométricas.

RESULTADOS

PCA – Variação morfológica expressa pelos MAs

C4

Na vista caudal da C4, a variação associada ao PC1 se deu em relação aos MAs referentes aos processos transversos serem mais compridos e ventrais (X3 e Y3) e o côndilo ser mais largo e menos triangular (X7 e Y7; X8 e Y8) em *Podocnemididae*. A variação também compreendeu epipófises mais mediais

(X1) e pós-zigapófises mais estreitas (X2). O PC2 está relacionado a um processo transversal mais longo (X2), ao canal neural mais estreito (X4, Y5) e ao côndilo mais alto e largo (Y6, X7, Y7) em *Peltocephalus*, *Podocnemis expansa*, *Podocnemis unifilis*, *Phrynops tuberosus*, *Chelus*, *Acantochelys radiolata*, *Rhinemys* e *Mesoclemmys hogei*. Cabe ressaltar que tais variações estão presentes nos indivíduos maiores de *P. unifilis* (INPA8942, 10020 e 10021) e *M. hogei* (MNRJ25220). Isso também é observado em *P. sextuberculata*, em que os dois indivíduos menores (MZSP3217 e 3218) estão afastados dos demais da espécie.

Tabela 1 - Conjunto de marcos anatômicos estabelecidos para a vista caudal com suas respectivas descrições e classificações segundo Bookstein (1991).

Marco anatômico	Descrição	Tipo
1	Extremidade dorsal medial da epipófise	3
2	Centro da superfície de articulação da pós-zigapófise	3
3	Extremidade do processo transversal esquerdo	3
4	Borda lateral esquerda do canal neural	2
5	Borda superior do canal neural	2
6	Curvatura máx. dorsal do côndilo vertebral	2
7	Curvatura máx. esquerda do côndilo vertebral	2
8	Curvatura máx. ventral do côndilo vertebral	3

Tabela 2 - Conjunto de marcos anatômicos estabelecidos para a vista lateral esquerda com suas respectivas descrições e classificações segundo Bookstein (1991).

Marco anatômico	Descrição	Tipo
1	Curvatura máx. cranial da pré-zigapófise em vista lateral	2
2	Curvatura máx. cranial do canal neural em vista lateral	2
3	Extremidade dorsal do cótilo vertebral	3
4	Extremidade ventral do cótilo vertebral	3
5	Curvatura máx. cranial da crista ventral	2
6	Curvatura máx. medial da crista ventral	2
7	Extremidade ventral do côndilo vertebral	3
8	Extremidade dorsal do côndilo vertebral	3
9	Ponta do processo transversal	3
10	Curvatura máx. caudal do canal neural em vista lateral	2
11	Curvatura máx. cranial da pós-zigapófise em vista lateral	2
12	Curvatura máx. caudal da pós-zigapófise em vista lateral	2
13	Extremidade da epipófise	3

Já na vista lateral esquerda, as alterações mais relacionadas ao PC1 referem-se às pré-zigapófises mais elevadas e menos projetadas cranialmente (X1, Y1); a um encurtamento do *centrum* e arco neural (X2, Y2; X3, Y3; X7, Y7; X10); à crista ventral mais desenvolvida ventralmente (X5, Y5; X6, Y6); a um processo transversal orientado mais cranialmente (X9); e às pós-zigapófises mais elevadas e curtas, sendo levemente voltadas para frente (Y11, X12), e a epipófises mais desenvolvidas dorsalmente (Y13) em *Peltocephalus*.

No PC2, as variações referem-se, em *Podocnemis* spp., a pré-zigapófises mais elevadas e estendidas (X1, Y1); a um arco neural menos comprido (X2, X10); a uma extensão da metade caudal do *centrum*, com um côndilo mais alongado (X6, X7, X8); a um processo transversal mais cranial e orientado ventralmente (X9, Y9); a um cótilo mais baixo (Y4); e a pós-zigapófises mais curtas inclinadas cranialmente (X11, X12, Y12), com epipófises mais craniais (X13).

O PC3 reteve mudanças relacionadas a processos transversos orientados mais caudalmente (X9); a um côndilo mais estendido caudalmente e mais alto (Y7, X8, Y8); e a pós-zigapófises mais longas, voltadas caudalmente (X11, Y11, X12), em associação com epipófises posicionadas mais cranialmente (X13).

C6

Na vista caudal da C6, a variação explicada pelo PC1 envolve processos transversos mais curtos (X3) na direção de Chelidae, mais notável em *Chelus*, mas também em *Bauruemys*, *Peltocephalus* (INPA22887) e no indivíduo de *P. sextuberculata* menor (MZSP3217). O PC1 ainda identifica côndilos mais largos e altos (X6, Y6, X7, Y7, X8, Y8), epipófises mais desenvolvidas dorsalmente (Y1) e pós-zigapófises mais largas (X2) nos mesmos indivíduos. O PC2 relaciona-se a um processo transversal mais ventral (Y3), a pós-zigapófises mais estreitas (X2) e a um côndilo mais largo e levemente mais alto (Y6, X7, X8) em *Bauruemys* (no outro extremo está *H. tectifera*).

O PC3 explica a variação associada a epipófises menos desenvolvidas (Y1) e pós-zigapófises mais elevadas (Y2); a um canal neural mais largo (X4) e alto (Y5); e a um côndilo mais baixo (Y6, X6, Y8) e estreito (X7) nas espécies menores de *Podocnemis* (*P. erythrocephala* e *P. sextuberculata*) e indivíduos menores de *P. unifilis*. Em contraste, estão espécies ou indivíduos maiores de Chelidae (*Chelus*) e Podocnemididae (*P. expansa*, *P. unifilis* maiores e *Peltocephalus*). No PC4, os indivíduos *Ph. williamsi*, *Ph. hilarii*, *A. radiolata* (Chelidae) e *P. expansa* e *P. unifilis* maiores (Podocnemididae) possuem epipófises baixas (Y1), pós-zigapófises largas (X2), canais neurais mais estreitos (X4, Y4 e X5) e côndilos mais largos e altos (Y6, X7, Y7) em relação à Erymnochelydand e indivíduos e espécies menores de *Podocnemis* spp. e aos exemplares maiores de *Chelus*.

Na vista lateral esquerda, as alterações relacionadas ao PC1 correspondem, no sentido de *Araripemys*, a pré-zigapófises mais estendidas e baixas (X1, Y1), ao *centrum* (X3, X7, Y7, X8) e arco neural (X2, X10) mais compridos, a uma crista ventral menos desenvolvida e arqueada (XY5, Y6), a um processo transversal caudalmente orientado (X9), a pós-zigapófises posicionadas mais caudalmente (X11, X12) e mais abaixadas (Y11, Y12) e a epipófises menos desenvolvidas (Y13).

O PC2 está associado, em *Erymnochelydand* e *Hydromedusa*, a pré-zigapófises mais baixas (Y1); arco neural mais longo cranialmente (X2) e *centrum* mais curto (X3, X7, X8) com côndilo mais alto (Y7, Y8); a uma crista ventral com arqueamento mais cranial (X6); e a epipófises mais projetadas caudalmente (X13). Em *Podocnemidinae*, essas estruturas tem características contrárias.

No PC3, a variação envolve processos transversos orientados caudalmente (X9) em *Chelus*, *P. expansa* e *Araripemys*, com a parte caudal do arco neural mais longa (X10), pós-zigapófises estendidas cranialmente (X11) e levemente inclinadas para trás (Y11) e epipófises com menor extensão (X13), terminando mais cranialmente.

C8

Na vista caudal, a variação no PC1 indicou que *Araripemys-Hydromedusa* possuem epipófises mais baixas e laterais (X1, Y1), processos transversos mais dorsais e longos (X3, Y3) e côndilo mais estreito (X7, Y7, X8), enquanto que em *Erymnochelydand* essas estruturas tem orientações opostas. No PC2, *Chelus*, *Bauruemys* e *H. tectifera* possuem epipófises mais altas (Y1), pós-zigapófises projetadas ventralmente (Y2), processos transversos mais longos (X2) e com orientação levemente dorsal (Y3), canal neural mais estreito (X4) e baixo (Y5) e o côndilo mais alto (Y6) e largo (X7, X8), quando comparados à *P. sextuberculata*.

O PC3 mostra que *Pelomedusoides* possuem epipófises mais mediais (X1), pós-zigapófises posicionadas mais lateralmente (X2), processo transversal mais longo (X3), canal neural mais largo (X5) e côndilo mais baixo (Y6, Y8) e largo (X6, X7, X8), enquanto que em *Chelidae* essas estruturas possuem características contrárias. No PC4, *H. tectifera* apresenta, em contraste com *Araripemys*, epipófises mais laterais (X1), pós-zigapófises mais mediais (X2), processo transversal mais curto (X3) e dorsal (Y3), canal neural mais largo (X4, X5), e côndilo mais baixo (Y6); essa comparação também pode ser feita entre *Podocnemidinae* e *Erymnochelydand*.

Já em vista lateral, as variações no PC1 envolvem pré-zigapófises mais elevadas (Y1), *centrum* mais curto (X3, Y3, X4, X7) com côndilo arqueado ventralmente (Y7, Y8), crista ventral muito desenvolvida ventralmente (Y6)

atingindo a máxima extensão mais caudalmente (X6), processos transversos com orientação ventral (Y9), pós-zigapófises mais estendidas cranialmente (X11) e epipófises terminando mais cranialmente (X13) e bastante desenvolvidas dorsalmente (Y13) em *Erymnochelydand*; essas características são contrárias em *Chelidae*, e moderadamente contrárias em *Podocnemidinae*.

No PC2, *Podocnemis* spp. possuem pré-zigapófises cranialmente estendidas (X1), *centrum* com articulações mais baixas (Y3, Y4, Y8) e côndilo alongado (X7, X8), crista ventral menos desenvolvida ventralmente (Y6) e com máxima extensão em uma posição mais cranial (X6), processos transversos com direção caudal (X9), pós-zigapófises posicionadas mais caudalmente (X11, X12) e epipófises mais baixas (Y13) e terminando mais cranialmente, antes das pós-zigapófises (X13). Em *Chelidae* e *Erymnochelydand*, essas características são opostas mas moderadas, sendo mais constratantes em *Chelus*.

PCA – Estruturação dos dados

Na C4, houve uma estruturação da projeção individual bastante clara em termos taxonômicos/sistemáticos, com *Chelidae* e *Podocnemididae*, em vista caudal (figura 2), e *Chelidae*, *Podocnemidinae* e *Peltocephalus* em vista lateral (figura 3). Logo, essa vértebra possui informações filogenéticas para a estruturação dos grupos. Em vista caudal, *Araripemys* ficou projetada com *Chelidae* no eixo negativo do PC1, ficando quase com os mesmos escores de *Phrynops hilarii* em ambos os PCs. Ainda, os exemplares de *P. sextuberculata* MZSP3217 e MZSP3218 estão levemente destacados dos demais *Podocnemis* spp., projetados em escores negativos do PC1 e PC2 (Figura 2). Em vista lateral, O PC1 refere-se a diferenças entre *Chelidae*+*Podocnemidinae* e *Peltocephalus*, enquanto o PC2 a diferenças entre *Chelidae* e *Podocnemidinae*. *Araripemys* está no extremo negativo do PC1, seguido de *H. tectifera*, e ambos estão mais afastados da projeção das demais espécies de *Chelidae*.

Nos PCAs da C6 houve pouca estruturação. Em vista caudal houve uma estruturação filogenética no PC1xPC4, ainda que parcial, de *Chelidae* e *Pelomedusoides*, com *H. maximilliani* sobrepondo o morfoespaço de *Pelomedusoides* (figura 4). Nas demais projeções (p. ex. PC1xPC2, PC1xPC3) não houve uma estruturação filogenética clara. O PC1 mostrou, ainda, os maiores indivíduos de *P. unifilis* (exemplares do INPA e MZSP2708) distantes dos menores, e o menor exemplar de *P. sextuberculata* (MZSP3217) também mais afastado dos demais, indicando um efeito do tamanho associado à variação da forma no PC1. Já nas três projeções em vista lateral (PC1xPC2; PC1xPC3; PC2xPC3; figura 5), *Podocnemidinae* e *Erymnochelydand* estão bem estruturados e sem sobreposição do morfoespaço. *Peltocephalus* está mais próximo de *Chelus* do que de *B. elegans*. *Chelidae* é mais variado e

sobrepõe ao morfoespaço dos outros dois grupos. O PC1, evidencia um claro contraste entre espécies com vértebras alongadas (*Araripemys* e *Hydromedusa*) e encurtadas (*Peltocephalus*).

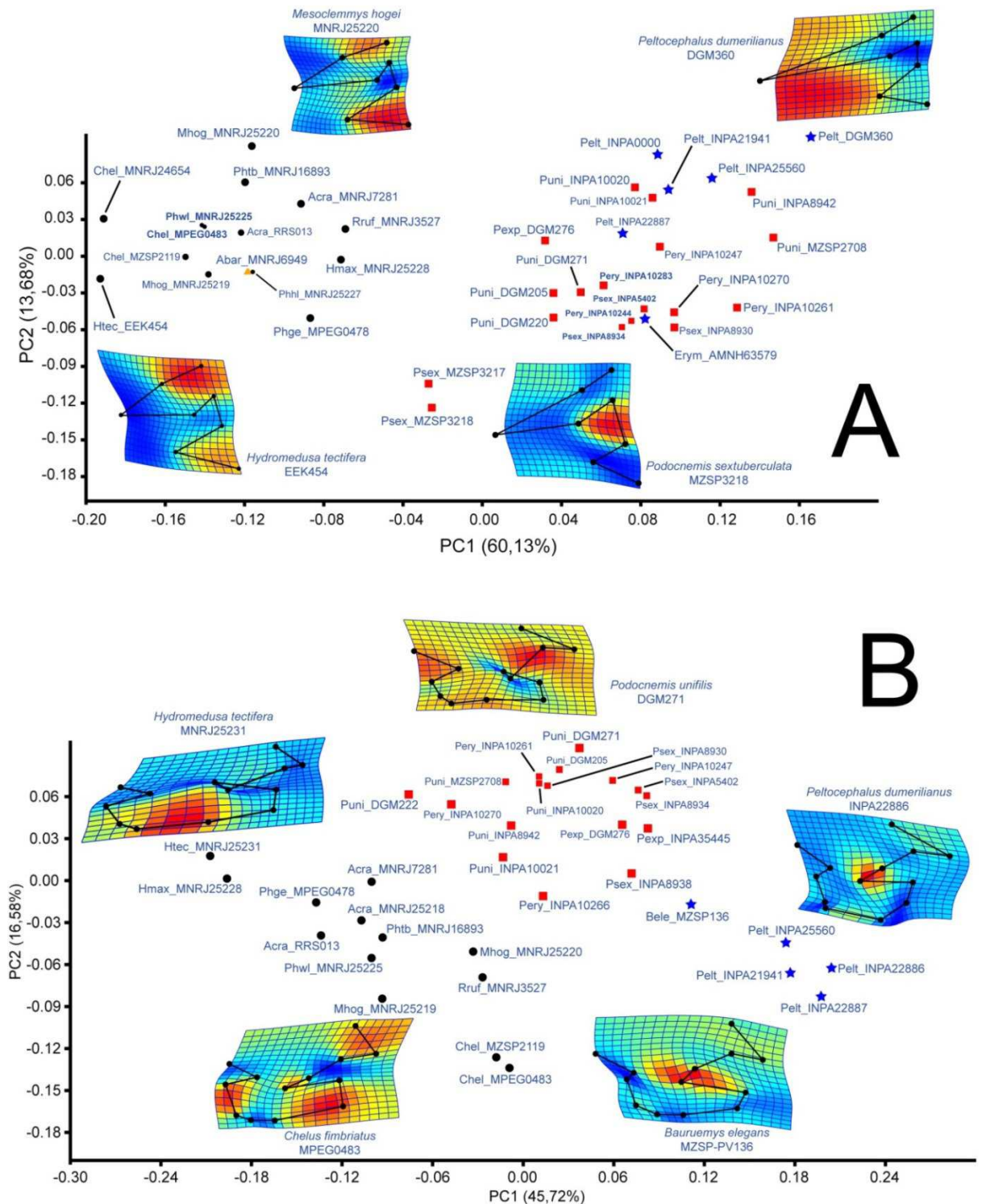


Figura 2 – Projeção dos escores dos exemplares nos PC1xPC2 na vista caudal da C4 (A) e lateral esquerda da C8 (B). Círculos pretos representam Chelidae; quadrados vermelhos Podocnemidinae; estrelas azuis Erymnochelydand

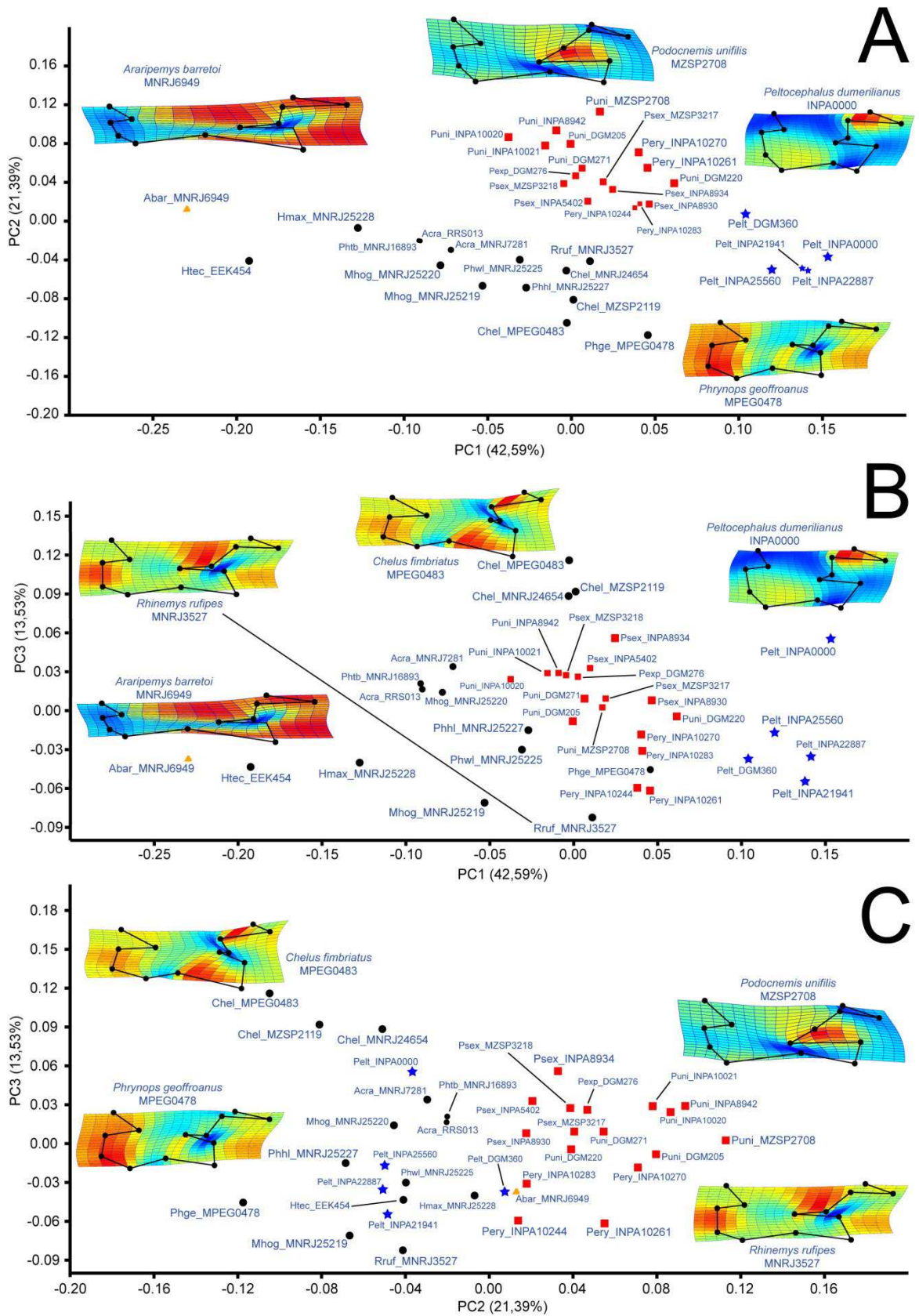


Figura 3 – Projeção dos escores dos exemplares na vista esquerda da C4. (A) PC1xPC2; (B) PC1xPC3; (C) PC2xPC3. Círculos pretos representam Chelidae; quadrados vermelhos Podocnemidinae; estrelas azuis Erymnochelydand.

Nas projeções do PC1xPC2 e PC1xPC4 da C8 em vista caudal (fig. 6), Eymnochelydand está estruturado separadamente de Podocnemidinae e Chelidae, com sobreposição de *Bauruemys* no morfoespaço de Chelidae, mostrando que esses três componentes estão relacionados à mudanças na forma em um grau filogeneticamente mais restrito, dentro da família Podocnemididae. Em PC1xPC3, a estruturação é nítida, com nenhuma sobreposição entre Pelomedusoides e Chelidae, mostrando que o PC3 evidencia morfologias diferentes associadas à filogenia em um sentido mais amplo, no nó de divergência dos dois clados de crown-Pleurodira. Em vista lateral (fig. 2B) também houve um padrão filogenético claro nos escores do PC1xPC2, no qual Chelidae, Podocnemidinae e Eymnochelydand bem definidos e sem sobreposição entre si. Ambos os PCs envolvem tanto diferenças amplas (entre Pelomedusoides e Chelidae), como restritas (entre Podocnemidinae e Eymnochelydand, dentro de Podocnemididae).

A porcentagem de cada componente principal para cada análise encontra-se na tabela 3.

Tabela 3 – A porcentagem da variância retida em cada PC para cada análise. (*) indica os PCs a serem considerados.

	PC1	PC2	PC3	PC4	Total
C4 (vista caudal)	60,13%*	13,68%*	11,07%	5,37%	90,25%
C4 (vista lateral)	42,59%*	21,39%*	13,53%*	4,78%	82,29%
C6 (vista caudal)	31,85%*	20,02%*	17,00%*	13,02%*	81,89%
C6 (vista lateral)	48,10%*	12,29%*	10,13%*	6,30%	86,95%
C8 (vista caudal)	37,53%*	20,91%*	16,17%*	9,81%*	84,42%
C8 (vista lateral)	45,72%*	16,58%*	8,80%	6,15%	77,25%

Distância de Procrustes

As distâncias de Procrustes da C4 em vista caudal entre indivíduos mostrou que *Araripemys* é mais parecida às espécies de Chelidae do que às de Podocnemididae (tabela 4). As menores distâncias de procrustes foram em relação a *M. hoguei* MNRJ25219 (DP=0,08095) e *Ph. geoffroanus* MPEG0168 (DP=0,09128), mas outros Chelidae tiveram DPs pequenas em relação à *Araripemys* (*A. radiolata* RRS013 – DP=0,11825; *Chelus* MZSP2119 – DP=0,11945; *H. maximilliani* MNRJ25228 – DP=0,12901; *H. tectifera* EEK454 – DP=0,13722; *Ph. hilarii* MNRJ25227 – DP=0,12001), enquanto que as menores DPs de *Araripemys* em relação à Podocnemididae foram encontradas em *P. expansa* DGM276 (DP=0,17631), *P. sextuberculata* MZSP3217 (DP=0,18337) e MZSP3218 (DP=0,17919), e *P. unifilis* DGM205 (DP=0,17489), DGM220 (DP=0,17845) e DGM271 (DP=0,18989).

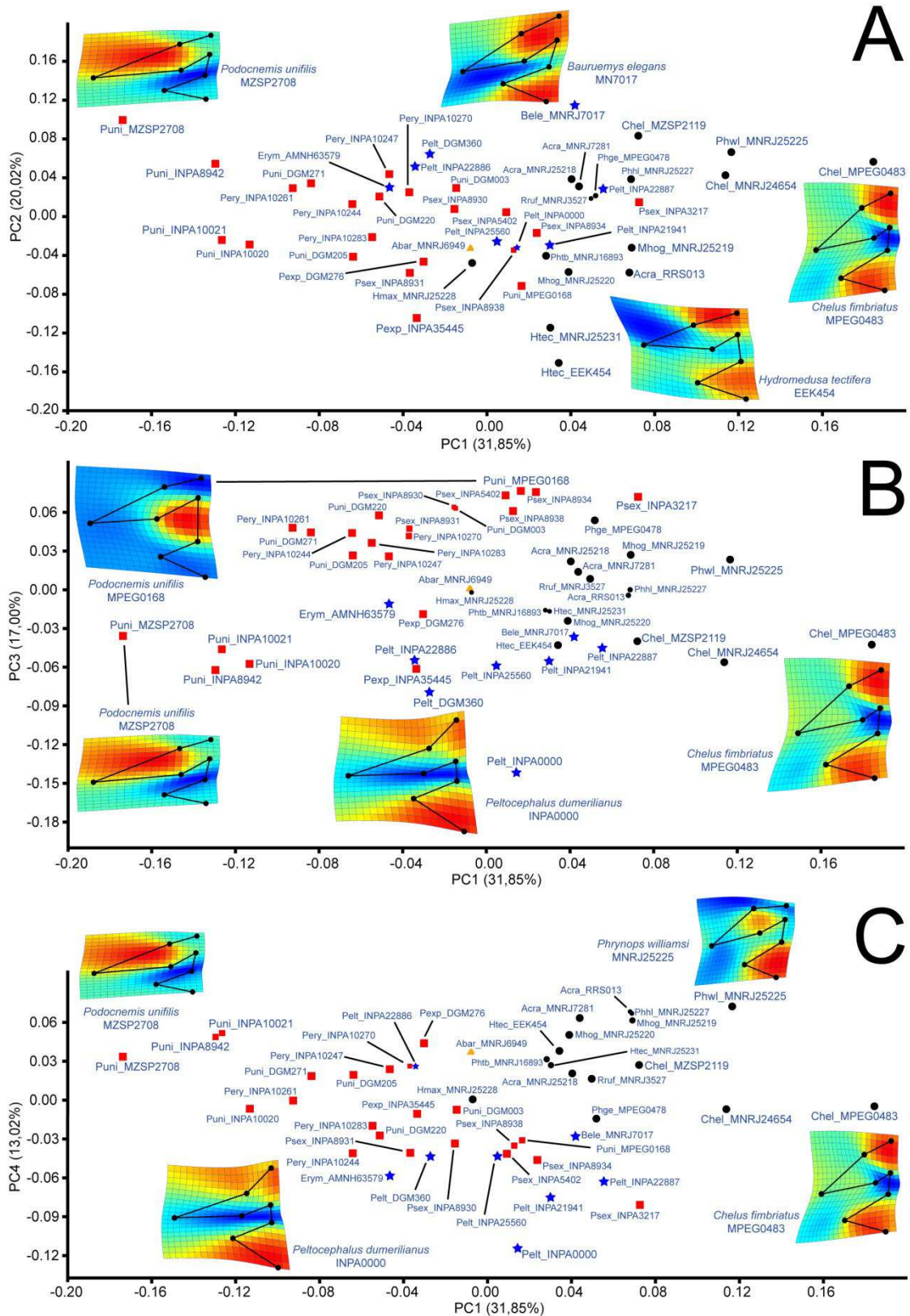


Figura 4 - Projeção dos escores dos exemplares na vista caudal da C6. (A) PC1xPC2; (B) PC1xPC3; (C) PC1xPC4. Círculos pretos representam Chelidae; quadrados vermelhos Podocnemidinae; estrelas azuis Erymnochelydand.

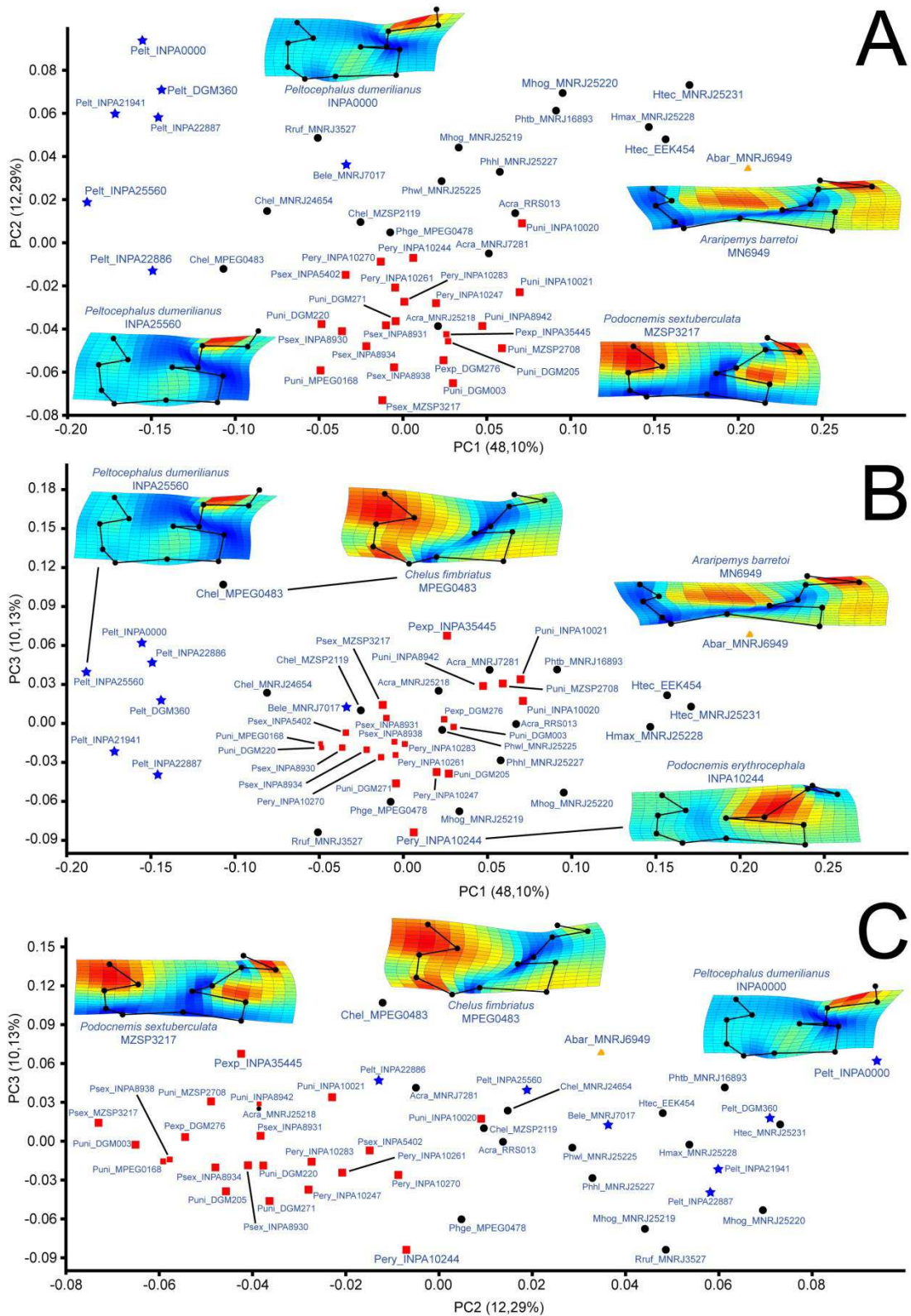


Figura 5 – Projeção dos escores dos exemplares na vista lateral esquerda da C6. (A) PC1xPC2; (B) PC1xPC3; (C) PC2xPC3. Círculos pretos representam Chelidae; quadrados vermelhos Podocnemidinae; estrelas azuis Erymnochelydand.

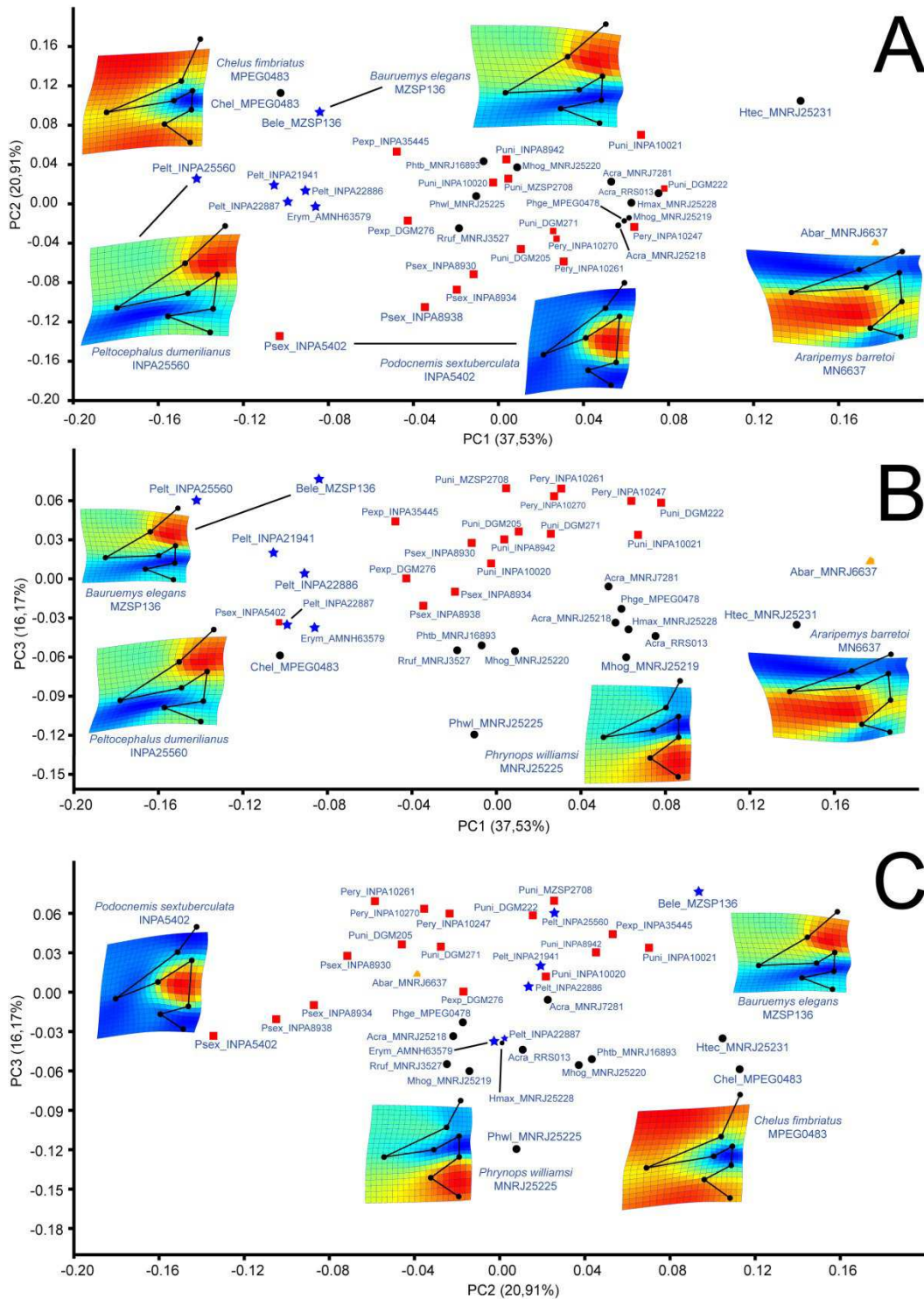


Figura 6 – Projeção dos escores dos exemplares na vista caudal da C8. (A) PC1xPC2; (B) PC1xPC3; (C) PC2xPC3. Círculos pretos representam Chelidae; quadrados vermelhos Podocnemidinae; estrelas azuis Erymnochelydand.

Em vista lateral, *Araripemys barreto*i mostrou mais parecida à *H. tectifera* EEK454 (DP=0,12192), seguido de *H. maximilliani* MNRJ25228 (DP=0,17833), *A. radiolata* RRS013 (DP=0,19074) e *Ph. tuberosus* MNRJ16893 (DP=0,19303). O podocnemidídeo com menor distância de procrustes foi *P. unifilis* INPA10020 (DP=0,23846). A tabela 2 mostra todas as DPs entre *Araripemys* e os espécimes utilizados nessa análise.

Tabela 4 – Distância de Procrustes (DP) entre as vistas caudal e lateral da C4 de *Araripemys barreto*i e as demais espécies utilizadas na análise. (*) indica os menores valores de DP das espécies de Chelidae; (**) indicam os menores valores de DP das espécies de Pelomedusoides.

	<i>A. barreto</i>i	
	Vista Caudal	Vista Lateral
<i>A. radiolata</i>		
MNRJ7281	0,12959*	0,21978
RRS013	0,11825*	0,19074*
<i>Chelus</i>		
MNRJ24654	0,14999	0,30154
MPEG0483	0,15323	0,31826
MZSP2119	0,11945*	0,29579
<i>E. madagascariensis</i>		
AMNH63579	0,28930	-
<i>H. maximilliani</i>		
MNRJ25228	0,12901*	0,17833*
<i>H. tectifera</i>		
EEK454	0,13722*	0,12192*
<i>M. hogei</i>		
MNRJ25219	0,08095*	0,22262
MNRJ25220	0,14631	0,21468
<i>Peltocephalus</i>		
DGM360	0,32264	0,34708
INPA s/ tombo	0,26070	0,41463
INPA21941	0,24014	0,38715
INPA22887	0,21006	0,39088
INPA25560	0,27498	0,37372
<i>P. erythrocephala</i>		
INPA10244	0,22662	0,29633
INPA10247	0,23521	-
INPA10261	0,26256	0,30201
INPA10270	0,23347	0,29142
INPA10283	0,21299	0,29813
<i>P. expansa</i>		
DGM276	0,17631	0,26675
<i>Ph. geoffroanus</i>		
MPEG0478	0,09128*	0,33454

<i>Ph. hilarii</i>		
MNRJ25227	0,12001*	0,25348
<i>Ph. tuberosus</i>		
MNRJ16893	0,13319*	0,19303*
<i>Ph. williamsi</i>		
MNRJ25225	0,16374	0,24353
<i>P. sextuberculata</i>		
INPA5402	0,22774	0,27098
INPA8930	0,24379	0,29834
INPA8934	0,21399	0,29435
MZSP3217	0,18337**	0,27755
MZSP3218	0,17919**	0,25940
<i>P. unifilis</i>		
DGM205	0,17489**	0,26594
DGM220	0,17845**	0,31951
DGM271	0,18989**	0,27320
INPA8942	0,28029	0,26519
INPA10020	0,22528	0,23846**
INPA10021	0,23376	0,26075
MZSP2708	0,29364	0,28660
<i>Rhinemys rufipes</i>		
MNRJ3527	0,14142	0,27960

Na C6, em vista caudal, as menores DPs (tabela 5) entre *Araripemys* e os outros indivíduos foram encontradas em relação a espécies de Chelidae, similar aos resultados da C4: *H. maximilliani* MNRJ25228 (DP=0,0859), *M. hogei* MNRJ25219 (DP=0,0824) e *Ph. tuberosus* MNRJ16893 (DP=0,08288). Porém, as DPs para as espécies de Podocnemididae foram muito menores do que na C4: as menores foram em *P. expansa* DGM276 (DP=0,10913) e *P. unifilis* DGM205 (DP=0,10525). *Peltocephalus* (INPA25560 – DP=0,12138), *P. sextuberculata* (INPA8938 – DP=0,11745) e *P. erythrocephala* (INPA10270 – DP=0,11023; INPA10283 – DP=0,11863) também tiveram DPs baixas e próximas às das duas espécies supracitadas

No caso de *Bauruemys elegans*, as menores DPs foram entre as espécies de Chelidae *A. radiolata* RRS013 (DP=0,13056) e *Chelus* MZSP2119 (DP=0,13882), mas os exemplares de *Peltocephalus* DGM360 e INPA22887 tiveram DPs próximas (DP=0,14787 e DP=0,14451, respectivamente). Em relação a *Erymnochelys*, a DP foi =0,16617, o quarto menor valor dentre os Podocnemididae, indicando similaridade na forma da C6 entre as duas espécies.

Já em vista lateral, *Araripemys* (tabela 5) está mais próxima a de outras espécies que também possuem pescoço longo: *H. maximilliani* MNRJ25228 (DP=0,12620) e *H. tectifera* EEK454 (DP=0,11966) e MNRJ25231 (DP=0,13132); *Ph. tuberosus* está em seguida, com DP=0,15958. A espécie de

podocnemidídeo mais próximo é *P. unifilis* INPA10021 (DP=0,19345). Já *Bauruemys elegans* possui a grade mais próxima a *P. sextuberculata* INPA5402 (DP=0,11784), seguido por *P. erythrocephala* INPA10260 (DP=0,12559) e outros quatro indivíduos de *P. sextuberculata* (INPA8934 – DP=0,13541; INPA8931 – DP=0,13620; MZSP3217 – DP=0,13686; INPA8934 – DP=0,1391).

Tabela 5 – Distância de Procrustes (DP) entre as vistas caudal e lateral da C6 de *Araripemys barreto* e *Bauruemys elegans* com as demais espécies utilizadas na análise. (*) indica os menores valores de DP das espécies de Chelidae; (**) indica os menores valores de DP das espécies de Pelomedusoides.

	<i>A. barreto</i>		<i>B. elegans</i>	
	Vista Caudal	Vista Lateral	Vista Caudal	Vista Lateral
<i>A. barreto</i>				
MNRJ6949	-	-	0,19746	0,27562
<i>A. radiolata</i>				
MNRJ7281	0,12680*	0,19229	0,16457	0,15034
MNRJ25218	0,11672*	0,24378	0,13056*	0,16423
RRS013	0,11122*	0,20824	0,21562	0,17691
<i>B. elegans</i>				
MN7017	0,19746	0,27562	-	-
<i>Chelus</i>				
MNRJ24654	0,17799	0,31719	0,15665	0,14115
MPEG0483	0,25382	0,34738	0,21725	0,20555
MZSP2119	0,17644	0,27159	0,13882*	0,16322
<i>E. madagascariensis</i>				
AMNH63579	0,17623	-	0,16617	-
<i>H. maximilliani</i>				
MNRJ25228	0,08590*	0,12620*	0,21746	0,21623
<i>H. tectifera</i>				
EEK454	0,16410	0,11966*	0,28496	0,22341
MNRJ25231	0,12523*	0,13132*	0,25423	0,24649
<i>M. hoguei</i>				
MNRJ25219	0,12743*	0,24395	0,20153	0,15567
MNRJ25220	0,08240*	0,19350	0,20872	0,18445
<i>Peltocephalus</i>				
DGM360	0,16479	0,37104	0,14787**	0,15250
INPA s/ tombo	0,23102	0,38603	0,22555	0,19331
INPA21941	0,16040	0,40848	0,18036	0,18909
INPA22886	0,14312	0,38084	0,17016	0,19996
INPA22887	0,16368	0,38203	0,14451**	0,16524
INPA25560	0,12138*	0,42083	0,17518	0,20902
<i>P. erythrocephala</i>				
INPA10244	0,14554	0,26957	0,20577	0,15368
INPA10247	0,13780	0,23533	0,19273	0,16242

INPA10261	0,14093	0,25755	0,21728	0,14755
INPA10270	0,11093**	0,25987	0,20630	0,12559*
INPA10283	0,11863*	0,24742	0,19954	0,14185
<i>P. expansa</i>				
DGM276	0,10913**	0,23495	0,22236	0,16380
INPA35445	0,14559	0,23784	0,26661	0,18984
<i>Ph. geoffroanus</i>				
MPEG0478	0,12863*	0,27410	0,16896	0,15481
<i>Ph. hilarii</i>				
MNRJ25227	0,12644*	0,20395	0,16597	0,16034
<i>Ph. tuberosus</i>				
MNRJ16893	0,08288*	0,15958*	0,18523	0,17351
<i>Ph. williamsi</i>				
MNRJ25225	0,20163	0,22900	0,18076	0,14272
<i>P. sextuberculata</i>				
INPA5402	0,12388*	0,27237	0,17670	0,11784**
INPA8930	0,13419	0,28353	0,19074	0,14021
INPA8931	0,12546*	0,26758	0,23241	0,13620*
INPA8934	0,13180	0,28253	0,19913	0,13541*
INPA8938	0,11745*	0,26656	0,20903	0,13910*
MZSP3217	0,18286	0,26436	0,18136	0,13686*
<i>P. unifilis</i>				
DGM003	0,15541	0,23433	0,16142	0,18142
DGM205	0,10525**	0,24719	0,22172	0,16966
DGM220	0,14248	0,29519	0,18417	0,14506
DGM271	0,13916	0,27566	0,19959	0,17999
INPA8942	0,18611	0,21400	0,22610	0,15958
INPA10020	0,15221	0,20683	0,22638	0,17214
INPA10021	0,15510	0,19345**	0,24909	0,17950
MPEG0168	0,15479	0,29750	0,24228	0,15932
MZSP2708	0,22928	0,20538	0,24036	0,16981
<i>Rhinemys rufipes</i>				
MNRJ3527	0,12497	0,31563	0,16214	0,15897

No caso da C8 em vista caudal, o menor valor da DP entre *Araripemys* e as outras espécies (tabela 6) foi DP=0,20088 em relação a *A. radiolata* RRS013, sendo que outros dois indivíduos dessa espécie obtiveram valores parecidos (MNRJ7281 – DP=0,20157; MNRJ25218 – DP=0,20740). *Ph. geoffroanus* MPEG0478 e *P. unifilis* DGM222 também tiveram a número muito parecidos (DP=0,20658 e DP=0,20097, respectivamente). Cabe ressaltar que os menores valores das DPs são bem mais elevados do que para as vistas das outras CVs analisadas, mostrando que a C8 sofreu mais modificações morfológicas ao longo da evolução desses grupos.

Em *B. elegans*, o menor valor encontrado foi em relação a *Ph. tuberosus* (DP=0,08899). Em todos os demais quelídeos as DPs foram superiores às da maioria dos podocnemídeos; a maior DP foi com *Araripemys* (DP=0,34188).

Dentre os podocnemidídeos, o menor valor foi para com *P. erythrocephala* INPA10261 (DP=0,12748), mas os indivíduos INPA22887 e INPA2560 de *Peltocephalus* e INPA10021 e MZSP2708 de *P. unifilis* tiveram valores próximos (DP=0,14537; DP=0,15674; DP=0,13803; DP=0,15037, respectivamente). A DP para com *Erymnochelys* foi =0,17727, um valor maior aos encontrados nos espécimes supracitados, porém menor do que o restante dos indivíduos de Podocnemididae e de Chelidae.

Em vista lateral, *B. elegans* é mais parecida com podocnemidíneos do que com *Peltocephalus* e Chelidae, particularmente com *P. erythrocephala* INPA10247, o qual obteve a menor DP (DP=0,15846; tabela 4 para todas as DPs). Um exemplar de *P. expansa* (DGM276), *P. sextuberculata* (INPA8938) e de *P. unifilis* (INPA10021) também alcançaram valores próximos (DP=0,16507; DP=0,16777; DP=0,16893, respectivamente).

Tabela 6 – Distância de Procrustes (DP) entre as vistas caudal e lateral da C8 de *Araripemys barretoii* e *Bauruemys elegans* com as demais espécies utilizadas na análise. (*) indica os menores valores de DP das espécies de Chelidae; (**) indica os menores valores de DP das espécies de Pelomedusoides.

	<i>A. barretoii</i>		<i>B. elegans</i>	
	Vista Caudal	Vista Lateral	Vista Caudal	Vista Lateral
<i>A. barretoii</i>				
MN6637	-	-	0,34188	-
<i>A. radiolata</i>				
MNRJ7281	0,20157*	-	0,19163	0,27713
MNRJ25218	0,20740*	-	0,21865	0,28523
RRS013	0,20088*	-	0,22682	0,32199
<i>B. elegans</i>				
MZSP-PV136	0,34188	-	-	-
<i>Chelus</i>				
MPEG0483	0,36493	-	0,17941	0,24127
MZSP2119	-	-	-	0,22032
<i>E. madagascariensis</i>				
AMNH63579	0,32327	-	0,17727	-
<i>H. maximilliani</i>				
MNRJ25228	0,22430	-	0,22801	0,34634
<i>H. tectifera</i>				
MNRJ25231	0,29034	-	0,30144	0,18430
<i>M. hoguei</i>				
MNRJ25219	0,21945	-	0,24152	0,26711
MNRJ25220	0,25817	-	0,30144	0,18430*
<i>Peltocephalus</i>				
INPA21941	0,30991	-	0,24152	0,18782

INPA22886	0,29763	-	0,18785	0,19704
INPA22887	0,31956	-	0,14537**	0,18648
INPA25560	0,35876	-	0,15674**	0,20508
<i>P. erythrocephala</i>				
INPA10247	0,21808	-	0,16672	0,15846**
INPA10261	0,22347	-	0,12748**	0,20465
INPA10266	-	-	-	0,21996
INPA10270	0,21166	-	0,20365	0,22993
<i>P. expansa</i>				
DGM276	0,26190	-	0,20755	0,16507**
INPA35445	0,30828	-	0,19302	0,18709
<i>Ph. geoffroanus</i>				
MPEG0478	0,20658*	-	0,17697	0,29355
<i>Ph. tuberosus</i>				
MNRJ16893	0,26976	-	0,08899*	0,24033
<i>Ph. williamsi</i>				
MNRJ25225	0,26962	-	0,22273	0,25965
<i>P. sextuberculata</i>				
INPA5402	0,35639	-	0,17622	0,19533
INPA8930	0,25818	-	0,24164	0,23210
INPA8934	0,25967	-	0,27469	0,19315
INPA8938	0,28977	-	0,21037	0,16777**
<i>P. unifilis</i>				
DGM205	0,25244	-	0,22182	0,19389
DGM222	0,20097**	-	0,24201	0,24674
DGM271	0,25884	-	0,20412	0,22652
INPA8942	0,26121	-	0,20669	0,20686
INPA10020	0,23365	-	0,20771	0,18910
INPA10021	0,21567	-	0,13803**	0,16893**
MZSP2708	0,25868	-	0,15037**	0,20625
<i>Rhinemys rufipes</i>				
MNRJ3527	0,24838	-	0,20146	0,22279

DISCUSSÃO

As projeções individuais nos PCAs mostraram uma estruturação seguindo padrões filogenéticos entre grupos taxonômicos. Tal estruturação pode ser percebida em três níveis hierárquicos, sendo: mais amplos (Chelidae x Pelomedusodes), menos amplos (Podocnemidinae x Erymnochelydand; i.e.: dentro de Podocnemididae) e entre algumas espécies de *Podocnemis* (i.e.: dentro de Podocnemidinae). A C4, nas duas vistas, e a C8, em vista lateral, apresentaram padrões filogenéticos mais estruturados, com o morfoespaço de Pelomedusoides não sobrepondo ao de Chelidae (figuras X, Y, Z), bem como o de Podocnemidinae não sobrepondo ao de Erymnochelydand (figuras X, Y, Z). Os padrões filogenéticos encontrados entre Pelomedusoides e Chelidae eram esperados, pois são grupos irmãos e sabe-se que as CVs tiveram uma evolução diferente em cada linhagem, exemplificado pelas diferentes fórmulas

de articulação entre as CVs e a morfologia das mesmas (Williams, 1950; Meylan, 1996; de la Fuente, 2003; Gaffney et al., 2006, 2011; de Lapparent de Broin, 2007; Sereno & ElShafie, 2013).

A C6, por outro lado, demonstrou uma estruturação mais discreta, com uma certa sobreposição entre Pelomedusoides e Chelidae. Na vista caudal, as projeções PC1xPC3 e PC1xPC4 são melhor estruturadas do que PC1xPC2 e PC2xPC3, principalmente no que diz respeito à Podocnemidinae e Chelidae. Em vista lateral, o PC1 estrutura Podocnemidinae e Erymnochelydand separadamente, enquanto que no PC2 a estruturação, ainda que parcial, ocorre entre Podocnemidinae e Chelidae. Desse modo, as C4 e C8 contêm mais informações filogenéticas em comparação à C6, devido à melhor estruturação dos clados nos principais componentes.

A boa estruturação para a C8 pode ser explicada pelo fato de ser um dos pontos de maior torção do pescoço (Williams, 1950), realizando a conexão com o tronco, e, devido a isso, é a região mais passível a sofrer modificações e possuir morfologias associadas à filogenia (Williams, 1950; Werneburg et al., 2014a,b). Além disso, está inteiramente posicionada dentro do casco e pode exercer influência no alongamento do pescoço, em conjunto com as outras CVs, bem exemplificado em *Araripemys* e *Hydromedusa*. Nesse contexto, estudos filogenéticos (Gaffney, 1990, 1991; Gaffney & Kitching, 1994, 1995; Joyce, 2007; Sterli et al., 2007; Li et al., 2008; Aquentin 2012) poderiam incluir mais caracteres referentes à C8, pois é uma cervical que implica no padrão de retração do pescoço e, portanto, influencia na evolução dos clados de Testudines.

O ponto de maior articulação na porção intermediária do pescoço (C3-C7) de Pleurodira ocorre na C5-C6 (Williams, 1950). Porém, Lemell et al. (2002) identificaram uma alta rotação entre C4-C5 no pescoço de *Chelus fimbriatus*, associada à posição do pescoço antes da captura da presas elusivas, e conseqüente projeção do pescoço. Esse tipo de comportamento também foi encontrado por Van Damme & Aerts (1997) em *Chelodina longicollis*, e também envolve alta rotação na articulação C4-C5 (Herrel et al., 2008). O comportamento dessas duas espécies de Chelidae com pescoço longo, associado às semelhanças anatômicas entre as CVs de *Araripemys* e Chelidae de pescoço longo (Broin 1980; Kischlat & Campos, 1990; Kischlat, 2001; este estudo), podem explicar a projeção dessa espécie próxima às espécies de Chelidae no PCA da C4 em vista caudal. As similaridades (= baixas distâncias de Procrustes) em vista caudal e lateral entre as C4 de *Araripemys* e *Hydromedusa*, *A. radiolata*, *Ph. geoffroanus*, *Ph. hilarii* e *Ph. tuberosus*, portanto, poderiam ser, possivelmente, devido a hábitos de captura de presa (= dobramento do pescoço antes da projeção) parecidos (Pritchard, 1984; Molina, 1991; Van Damme & Aerts, 1997; Molina et al., 1998; Lemell et al., 2002; Novelli et al., 2008; Bonino et al., 2009; Sereno & ElShafie, 2013).

O posicionamento de *A. barretoii* em Pelomedusoides é motivo de discussão (Meylan, 1996; de la Fuente et al, 2003; Romano & Azevedo, 2006; Gaffney et al, 2006, 2011; Romano et al., 2014), sendo que em algumas ocasiões foi proposto como mais próximo à Euraxemydidae (Meylan, 1996; capítulo 1), uma família com pescoço curto (Gaffney & Meylan, 1991) mas com semelhanças com Araripemydidae (p. ex. superfície de articulação das pós-zigapófises unidas) (Gaffney et al., 2006). Vale ressaltar que Kischlat (2001) especulou sobre a possibilidade de *Araripemys* pertencer à Chelidae sem, no entanto, testar a hipótese por meio de análise filogenética. Entretanto, nossos dados, que incluem a análise filogenética mais completa para Pleurodira em termos de inclusão de caracteres vertebrais (capítulo 1), não apontam *Araripemys* como mais proximamente relacionado à Chelidae. Logo, trata-se de uma convergência entre o pescoço de *A. barretoii* com as espécies de Chelidae supracitadas. Por fim, não foge a nossa atenção a possibilidade da similaridade entre cervicais longas de *Araripemys* e Chelidae serem devidas à um efeito alométrico no qual o alongamento das cervicais, ocorrido de maneira independente, possa resultar em similaridades na forma (P. Romano, observação pessoal).

Em contrapartida, Podocnemididae possui CVs mais curtas, observado através das variações dos MAs e dos escores em relação a espécies de pescoço longo (figuras X, Y, Z), e conseqüentemente um pescoço mais curto. Estudos sobre os mecanismos de captura de alimento no grupo são escassos (p. ex. Malvasio et al., 2003) e limitados aos materiais ingeridos, nos quais são predominantemente vegetais (Pritchard & Trebbau, 1984; Fachin-Teran et al., 1995; Malvasio et al., 2003; Balensiefer & Vogt, 2006; Ferronato et al., 2013). Logo, as espécies do grupo não exibem o mesmo comportamento exibido em Chelidae de pescoço longo para captura de presas elusivas (Malvasio et al., 2003). Essas razões poderiam explicar a estruturação de Podocnemididae em um extremo oposto do PC1 considerando a C4 em vista caudal; como um grupo separado no PC1xPC2 da C4 em vista lateral; e também justificar as maiores DPs em relação à *Araripemys*.

Nesse contexto, *Bauruemys elegans* foi projetada próximo à *Podocnemis* spp. e *Peltocephalus*, indicando que esta espécie apresenta similaridade na forma em relação às espécies viventes de pescoço curto. Soma-se a isso as menores DPs encontradas entre *B. elegans* e as espécies *Peltocephalus* e *Podocnemis* spp., ressaltando *P. sextuberculata* e *P. erythrocephala*. Ainda, cabe ressaltar que nas projeções dos PCAs, *Bauruemys* esteve um pouco afastado dos exemplares de *Peltocephalus*, sobrepondo-se a alguns exemplares de *Podocnemis* spp. (p. ex. C6, vista lateral, PC1; figura X) ou entre *Peltocephalus* e *Podocnemis* spp. (p. ex. C8, vista lateral; figura X).

Em um cenário filogenético em que *B. elegans* encontra-se no primeiro nó de divergência de Erymnochelydand (capítulo 1), essa espécie poderia ter

herdado do ancestral um pescoço tão longo quanto em *Podocnemis* spp., mas as CVs já possuíam as superfícies de articulação do côndilo modificadas como em *Erymnochelys* e *Turkanemys*. Essa morfologia pode ter sido mantida ao longo de *Erymnochelydand* e fora modificada em *Peltocephalus*, com consequente encurtamento dos *centra* e do pescoço e surgimento das articulações em formato de sela.

CONCLUSÕES

As C4, C6 e C8 de crown-Pleurodira possuem formas cujas morfologias remetem à ancestralidade comum, isto é, com padrões observados estruturados filogeneticamente. Assim, tais estruturas deveriam ser mais utilizadas em estudos filogenéticos do grupo, particularmente a C8, a qual demonstrou melhor estruturação. As diferenças morfológicas encontradas estão associadas não só ao modo de retração do pescoço, mas também, possivelmente, à mecânica de captura de presas em ambiente aquático, evidenciado na C4.

Araripemys, um Pelomedusoides de pescoço longo, possui uma morfologia semelhante a de alguns Chelidae de pescoço longo (p. ex. gênero *Hydromedusa*) e/ou com comportamento de predação em que dobram o pescoço em S antes de avançar sobre a presa (p. ex. *A. radiolata*, *Ph. geoffroanus*, *Ph. tuberosus*). Isso ficou mais claro considerando a C4, sugerindo que essa espécie fóssil apresentara um comportamento de predação semelhante ao observado em espécies viventes de Chelidae, mas ausente nas espécies atuais de Pelomedusoides. As cervicais alongadas de *Araripemys* são, portanto, convergentes às de Chelidae.

Bauruemys elegans, por sua vez, possui CVs parecidas com *Peltocephalus*, com epipófises e crista ventral bem desenvolvidas, e com *Podocnemis* spp., Isso poderia indicar que o pescoço tinha o tamanho semelhante ao do último gênero, herdado do ancestral comum, mas que as CVs já continham algumas semelhanças morfológicas com as do primeiro. Dado o posicionamento de *B. elegans* no primeiro nó de divergência de *Erymnochelydand* (capítulo 1), o pescoço não sofrera muitas alterações de tamanho em *Podocnemis* spp. e em *Erymnochelys*, e, provavelmente, encurtou em *Peltocephalus*.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AERTS, P., VAN DAMME, J. & HERREL, A. 2001. Intrinsic mechanisms and control of fast cranio-cervical movements in aquatic feeding turtle. *American Zoologist* 41: 1299-1310;

- ANQUETIN, J. 2012. Reassessment of the phylogenetic interrelationships of basal turtles (Testudinata). **Journal of Systematic Paleontology** **10(1)**: 3-45;
- BALENSIEFER, D.C. & VOGT, R.C. 2006. Diet of *Podocnemis unifilis* (Testudines, Podocnemididae) During the Dry Season in the Mamirauá Sustainable Development Reserve, Amazonas, Brazil. **Chelonian Conservation and Biology** **5(2)**: 312-317;
- BONINO, M. F., LESCANO, J. N., HARO, J.G. & LEYNAUD, G. C. 2009. Diet of *Hydromedusa tectifera* (Testudines – Chelidae) in a mountain stream of Córdoba province, Argentina. **Amphibia-Reptilia** **30**: 545-554;
- BROIN, F. de. 1980. Les tortues de Gadoufaoua (Aptien du Niger); aperçu sur la paléobiogéographie des Pelomedusoides (Pleurodira). **Mémoires de la Société Géologique de France** **139**: 39-46;
- BROIN, F. L., DE LA FUENTE, M. S. & FERNANDEZ, M. S. 2007. *Notoemys laticentralis* (Chelonii, Pleurodira), Late Jurassic of Argentina: new examination of the anatomical structures and comparisons. **Revue de Paléobiologie, Genève** **26(1)**: 99-136;
- DE LA FUENTE, M. 2003. Two new Pleurodiran turtles from the Portezuelo Formation (Upper Cretaceous) of Northern Patagonia, Argentina. **Journal of Paleontology**, **77**: 559-575;
- FACHIN-TERAN, A., VOGT, R.C., & GOMEZ, M.F.S. 1995. Food habits of an assemblage of five species of turtles in the Rio Guapore, Rondonia, Brazil. **Journal of Herpetology** **29**:536–547;
- FERRONATO, B.O., PIÑA, C.I. MOLINA, F.C., ESPINOSA, R.A. & MORALES, V.R. 2013. Feeding Habits of Amazonian Freshwater Turtles (Podocnemididae and Chelidae) from Peru. **Chelonian Conservation and Biology** **12(1)**: 119-126;
- GAFFNEY, E.S. 1990. The comparative osteology of the Triassic turtle *Progranochelys*. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, **194**: 263pp.;
- GAFFNEY, E.S & MEYLAN, P.A. 1991. Primitive pelomedusid turtle. *In* J. G. Maisey (editor), **Santana Fossils: An Illustrated Atlas**: 335-339. Neptune, NJ: Tropical Fish Hobbyist Publications;
- GAFFNEY, E. S. & KITCHING, J. W. 1994. The most ancient african turtle. **Nature** **369**: 55-58;
- GAFFNEY, E. S. & KITCHING, J. W. 1995. The morphology and relationships of *Australochelys*, an Early Jurassic turtles from South Africa. **American Museum Novitates** **3130**, 29pp.;
- GAFFNEY, E. S., TONG, H. & MEYLAN, P. A., 2006. Evolution of the side-necked turtles: the families Bothremydidae, Euraxemydidae and Araripemydidae. **Bulletin of the American Museum of Natural History** **300**: 698pp.;

GAFFNEY, E. S., MEYLAN, P. A. & WYSS, A. R. 1991. A computer analysis of the relationships of the higher categories of turtles. **Cladistics** **7**: 313-335;

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

GOWER, J.C. 1975. Generalized Procrustes Analysis. **Psychometrika** **40(1)**: 33-51;

HAMMER, Ø.; HARPER, D. A. T. & RYAN, P. D., 2003. Past-**PAleontologicalSTatistics**, ver. 1.00. 59p. Disponível em <<http://folk.uio.no/ohammer/past>>;

HERREL, A., VAN DAMME, J. & AERTS, P., 2008. Cervical Anatomy and Function in Turtles. *In*: Wyneken, J., Godfrey, M.H., Bels, V. (Eds.), **Biology of Turtles**. CRC Press, Boca Raton, London, New York, pp. 163–185;

JOYCE, W.G. 2007. Phylogenetic relationships of Mesozoic turtles. **Bulletin of the Peabody Museum of Natural History** **48(1)**: 3-102;

KISCHLAT, E. E. 2001. *Araripemys barretoi* (Chelonii, Pleurodira) from the Brazilian Lower Cretaceous: its phylogenetic position and chelidean convergences. **Revista Brasileira de Paleontologia** **2**: 117;

KISCHLAT, E. E. & CAMPOS, D. A., 1990. Some osteological aspects of *Araripemys barretoi* Price, 1973 (Chelonii, Pleurodira, Araripemydidae). *In* **I Simpósio sobre a Bacia do Araripe e bacias interiores do Nordeste**. Atas Crato: 387-395;

LAUDER, G. V. & PRENDERGAST, T. 1992. Kinematics of aquatic prey capture in the snapping turtle *Chelydra serpentina*. **Journal of Experimental Biology** **164**: 55-78;

LEMELL, P., LEMELL, C., SNELDERWAARD, P., GUMPENBERGER, M., WOCHESLÄNDER, R. & WEISGRAM, J. 2002. Feeding patterns in *Chelus fimbriatus* (Pleurodira: Chelidae). **Journal of Experimental Biology** **205**: 1495-1506;

Li, C., WU, X. C., RIEPPEL, O., WANG, L. T. & ZHAO, L. J. 2008. An ancestral turtle from the Late Triassic of southwestern China. **Nature** **456**: 497-501;

MALVASIO, A., SOUZA, A.M., MOLINA, F.B. & SAMPAIO, F. A. 2003. Comportamento e preferência alimentar de *Podocnemis expansa* (Schweigger), *P. unifilis* (Troschel) e *P. sextuberculata* (Cornalia) em cativeiro (Testudines, Pelomedusidae). **Revista Brasileira de Zoologia** **20(1)**: 161-168;

MAISEY, J.G. 1991. Succession within the Araripe Basin. *In* **J. G. Maisey (editor), Santana Fossils: An Illustrated Atlas**: 34-35. Neptune, NJ: Tropical Fish Hobbyist Publications;

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**, **16(1)**: 20-33;

MOLINA, F. B. 1991. Observações sobre o hábito e o comportamento alimentar de *Phrynops geoffroanus* (Schweigger, 1812) em cativeiro (Reptilia, Testudines, Chelidae). **Revista Brasileira de Zoologia** **7(3)**: 319-326;

MOLINA, F.B., ROCHA, M.B. & MELLO-LULA, L.A.B. 1998. Comportamento alimentar e dieta de *Phrynops hilarii* (Duméril & Bibron) em cativeiro (Reptilia, Testudines, Chelidae). **Revista Brasileira de Zoologia** **15(1)**: 73-79;

NOVELLI, I.A., SOUSA, B.M, GOMIDES, S. C., SANTOS, A.O. & BRUGIOLO, S. S. S. 2008. *Hydromedusa maximilliani* (Brazilian snake-necked turtle), diet. **Herpetological Review** **39(3)**: 345;

PRICE, I.L., 1973. Quelônio Amphichelydia no Cretáceo Inferior do Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Geociências*, 3:84-96;

PRITCHARD, P.C.H. 1984. Piscivory in turtles, and evolution of the long-necked Chelidae. *In* M.W.J. Fergusson (editor). **Symposia of the Zoological Society of London**, London, (52): 87-110;

PRITCHARD, P.C.H. & TREBBAU, P. 1984. *The Turtles of Venezuela*. New York: Society for the Study of Amphibians and Reptiles, 403 pp.;

ROHLF, FJ. 2004. Thin-Plate Splines. Version 1.20. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook;

ROHLF, FJ. 2006. TPSDig. Version 2.10. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook;

ROHLF, FJ. 2013. TPSUtil, file utility program. Version 1.56. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook;

ROUGIER, G. W., de la FUENTE, M. S. & ARCUCCI, A. B. 1995. Late Triassic turtles from South America. **Science** **268**: 855-858;

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

STERLI, J., 2008. A new, nearly complete stem turtle from the Jurassic of South America with implications for turtle evolution. *Biology Letters*, 4: 2008.0022;

SUARÉZ, J. M., 1969. Um quelônio da Formação Bauru. **Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Presidente Prudente**, 2: 35-54;

VAN DAMME, J. & AERTS, P. 1997. Kinematics and functional morphology of aquatic feeding in australian snake-necked turtles (Pleurodira; *Chelodina*). **Journal of Morphology** 233: 113-125;

WERNEBURG I, HINZ JK, GUMPENBERGER M, VOLPATO V, NATCHEV N, JOYCE WG. 2014a. Modeling neck mobility in fossil turtles. **J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.)** 9999B: 1–14;

WERNEBURG, I, WILSON, LAB, PARR, WCH AND JOYCE, WG. 2014b. Evolution of neck vertebral shape and neck retraction at the transition to modern turtles: an integrated geometric morphometric approach. **Systematic Biology**, 0(0): 1-18;

WILLIAMS, E. E., 1950. Variation and selection in the cervical central articulations of living turtles. **Bulletin of the American Museum of Natural History** 94: 64 pp..

CONCLUSÕES GERAIS

A partir desse trabalho, pode-se concluir que as vértebras cervicais em Pelomedusoides mostram ser importantes para entender a evolução do grupo, pois influenciaram na análise filogenética e permitiram realizar comparações morfológicas com espécies viventes de dentro (Podocnemididae) e do grupo irmão (Chelidae).

As cervicais de *Bauruemys elegans* possuem características anatômicas semelhantes às de *Erymnochelys* do que *Podocnemis* spp. Já *Araripemys barretoii* possui uma morfologia única para as cervicais em Pelomedusoides, de modo que as feições anatômicas são uma convergência com espécies do grupo irmão, Chelidae, que possuem pescoço longo (e.g. *Hydromedusa* spp.).

Em uma análise filogenética, a inclusão dos caracteres vertebrais influenciou no posicionamento de *Araripemys*, a qual foi recuperada em uma politomia com *Laganemys tenerensis* e Euraxemydidae, enquanto *Bauruemys* foi recuperada no primeiro nó de divergência de Erymnochelydand.

Na análise morfométrica, as C4 e C8 mostraram melhor estruturação dos espécimes em um panorama filogenético, enquanto a C6 foi menos clara nesse aspecto. *Araripemys* mostrou semelhanças com algumas espécies de Chelidae, principalmente na C4, as quais existem possivelmente devido a hábitos de captura de presa parecidos. Por sua vez, *Bauruemys* pode ter possuído um pescoço de tamanho semelhante ao de *Podocnemis* spp., mas já com características morfológicas parecidas com *Erymnochelys* e *Turkanemys*.

APÊNDICE I – IMAGENS DAS VÉRTEBRAS CERVICAIS DAS ESPÉCIES
UTILIZADAS NO TRABALHO

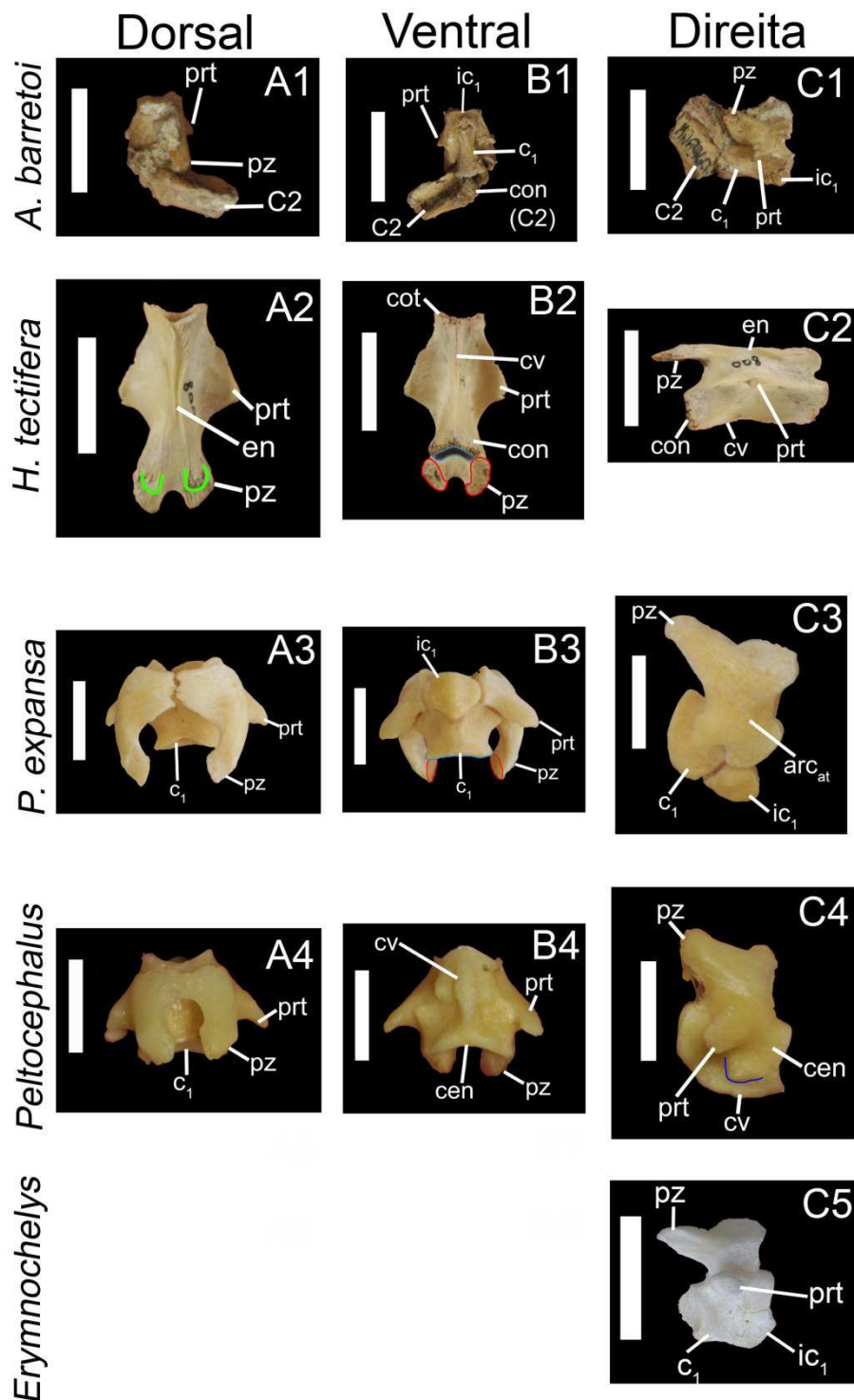


Figura 1 – Atlas (C1) de *A. barretoii* (MN6949-V), *H. tectifera* (MNRJ25231), *P. expansa* (MZSP2412), *Peltocephalus* (INPA25560) e *Erymnochelys* (AMNH63579) em vistas dorsal (A1-A4), ventral (B1-B4) e lateral direita (C1-C5). Escala: 1 cm.

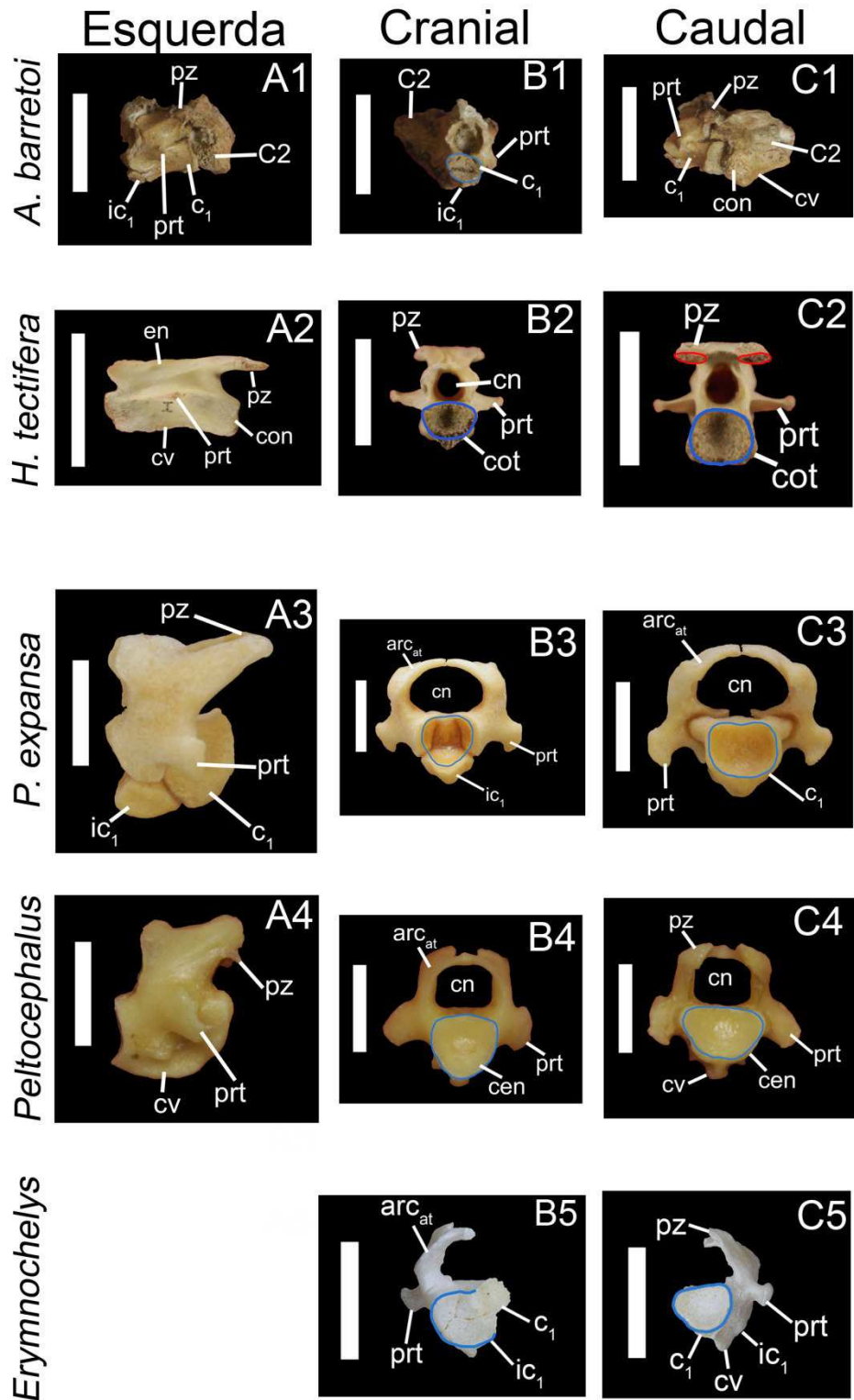


Figura 2 – Atlas (C1) de *A. barretoi* (MN6949-V), *H. tectifera* (MNRJ25231), *P. expansa* (MZSP2412), *Peltocephalus* (INPA25560) e *Erymnochelys* (AMNH63579) em vistas lateral esquerda (A1-A4), cranial (B1-B5) e caudal (C1-C5). Escala: 1 cm.

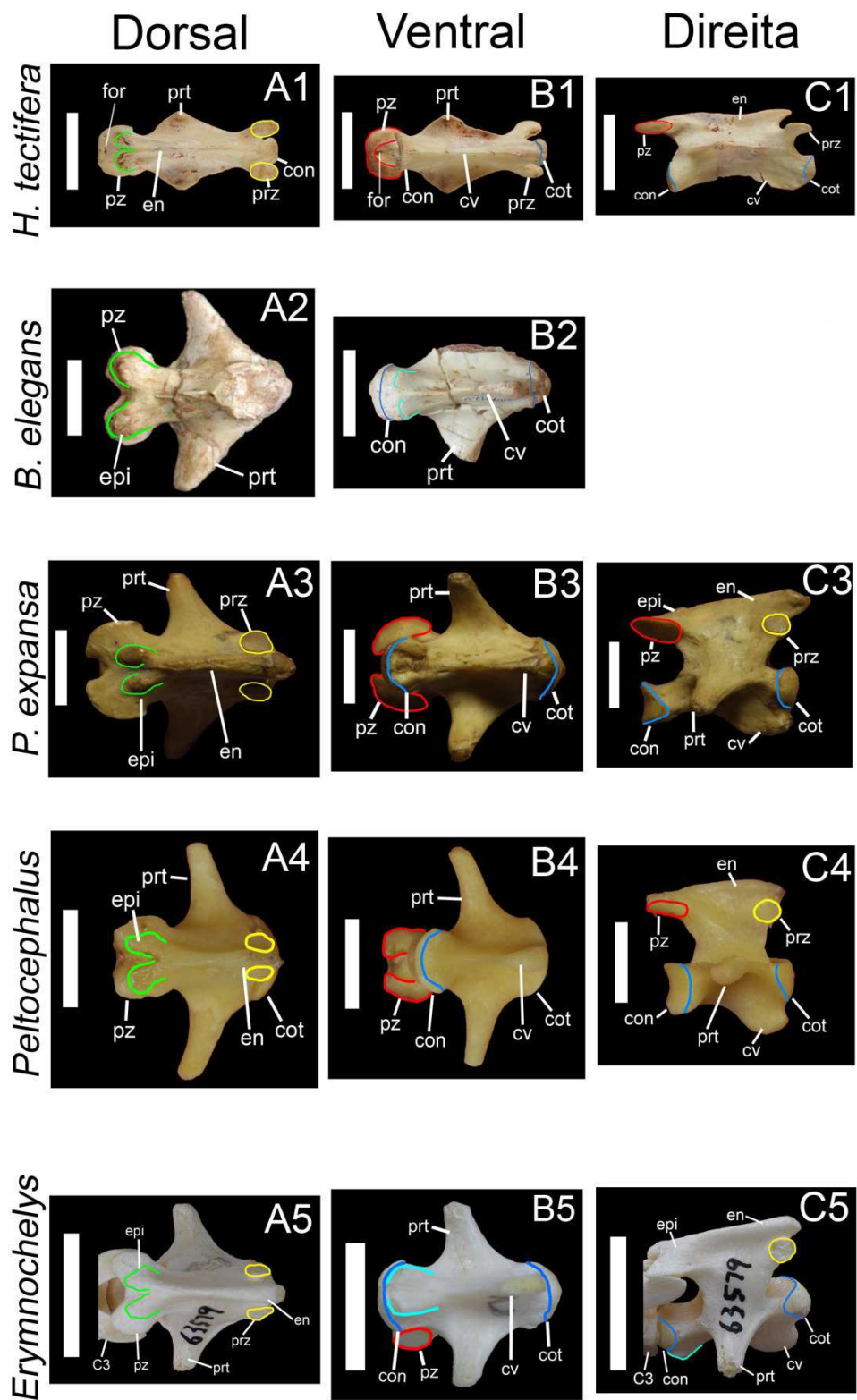


Figura 3 – Axis (C2) de *H. tectifera* (EEK454), *B. elegans* (MZSP-PV136: A2, MN7017-V: B2), *P. expansa* (DGM276-RR), *Peltocephalus* (INPA25560) e *Erymnochelys* (AMNH63579) em vistas dorsal (A1-A5), ventral (B1-B5) e lateral direita (C1-C5). Escala: 1 cm.

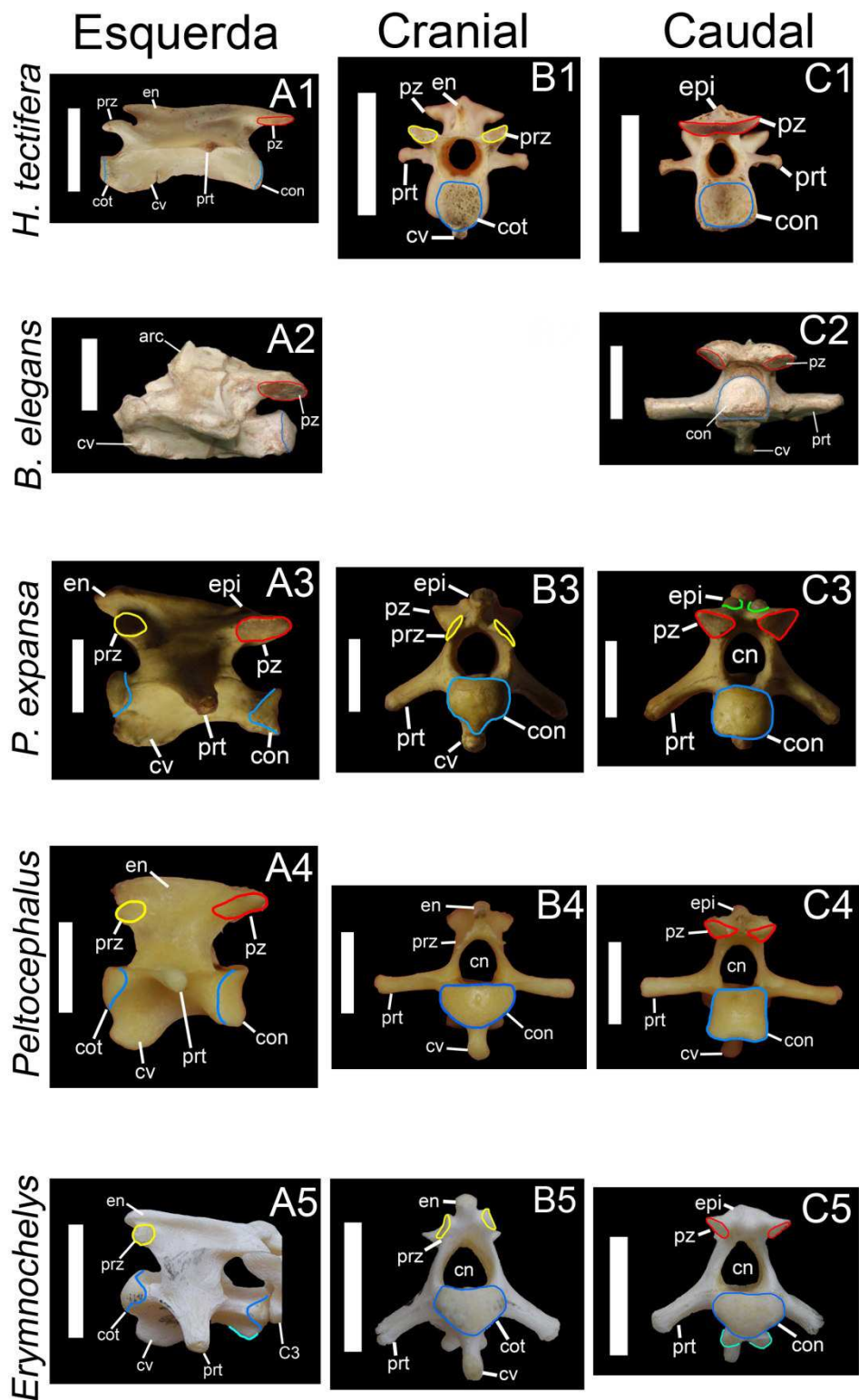


Figura 4 – Axis (C2) de *H. tectifera* (EEK454), *B. elegans* (MZSP-PV136), *P. expansa* (DGM276-RR), *Peltocephalus* (INPA25560) e *Erymnochelys* (AMNH63579) em vistas lateral esquerda (A1-A5), cranial (B1-B5) e caudal (C1-C5). Escala: 1 cm.

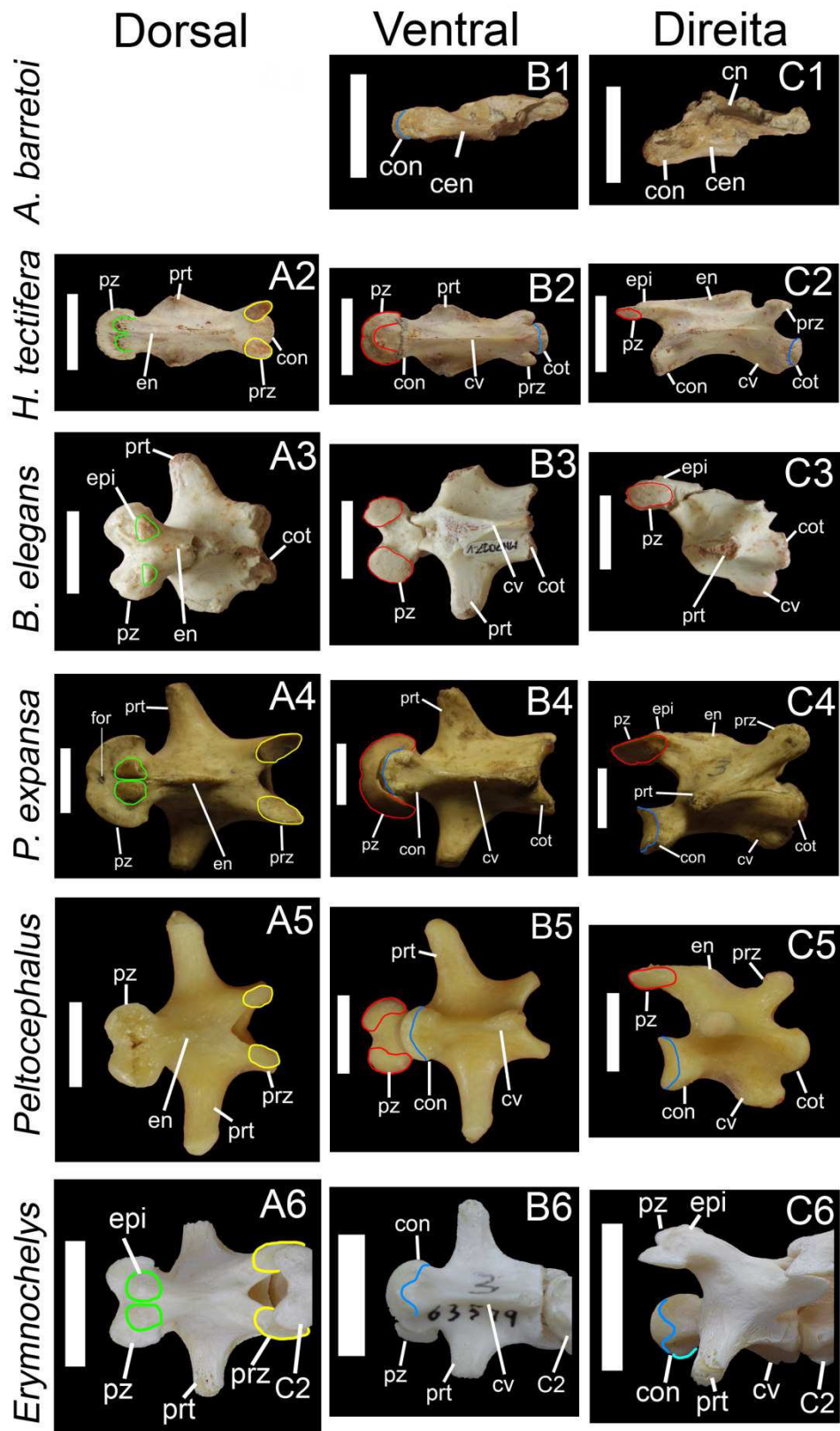


Figura 5 – Terceira vértebra cervical (C3) de *A. barretoii* (MN6949-V), *H. tectifera* (EEK454), *B. elegans* (MN7017-V), *P. expansa* (DGM276-RR), *Peltocephalus* (INPA25560) e *Erymnochelys* (AMNH63579) em vistas dorsal (A1-A6), ventral (B1-B6) e lateral direita (C1-C6). Escala: 1 cm.

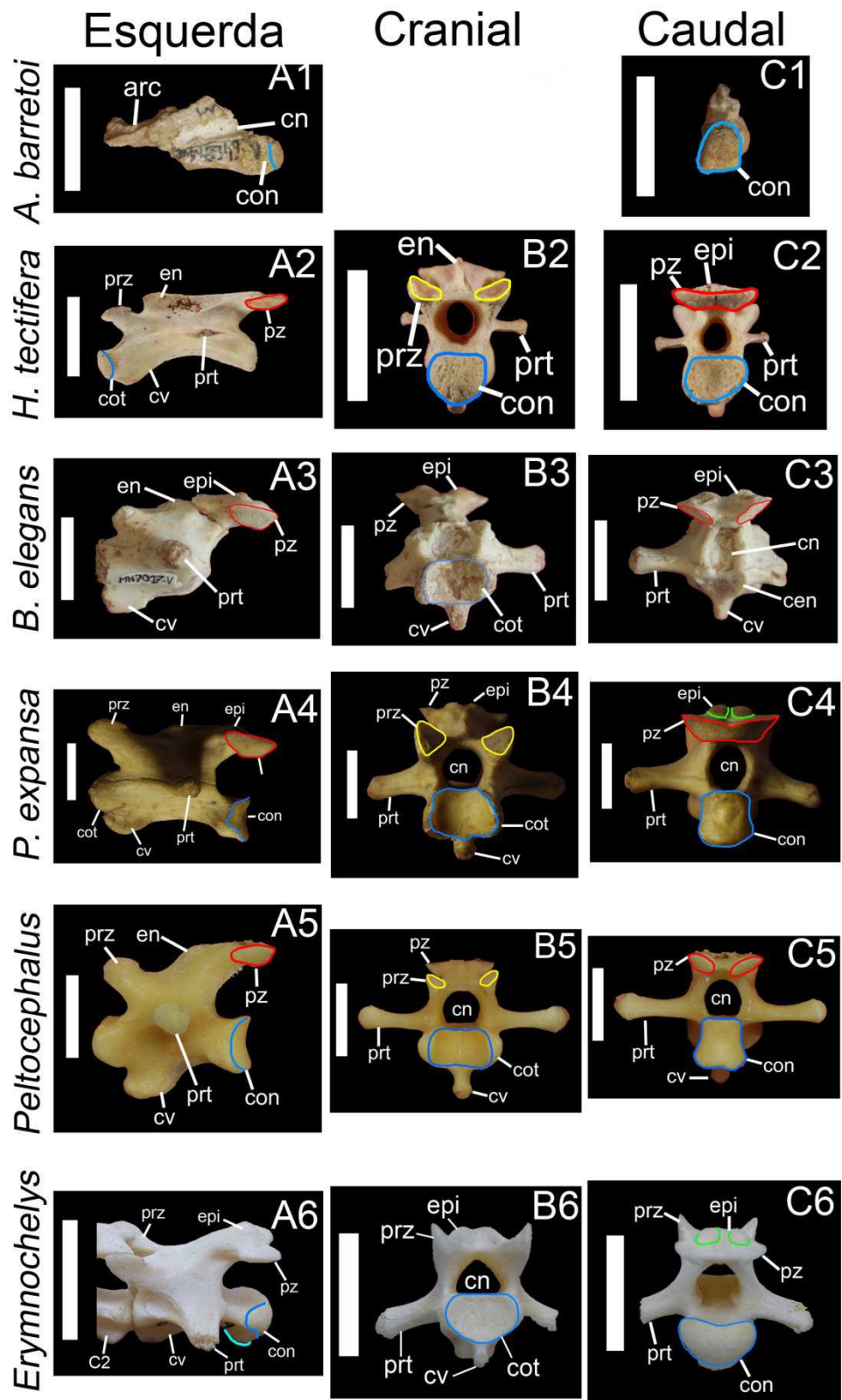


Figura 6 – Terceira vértebra cervical (C3) de *A. barretoii* (MN6949-V), *H. tectifera* (EEK454), *B. elegans* (MN7017-V), *P. expansa* (DGM276-RR), *Peltocephalus* (INPA25560) e *Erymnochelys* (AMNH63579) em vistas lateral esquerda (A1-A6), cranial (B1-B6) e caudal (C1-C6). Escala: 1 cm.

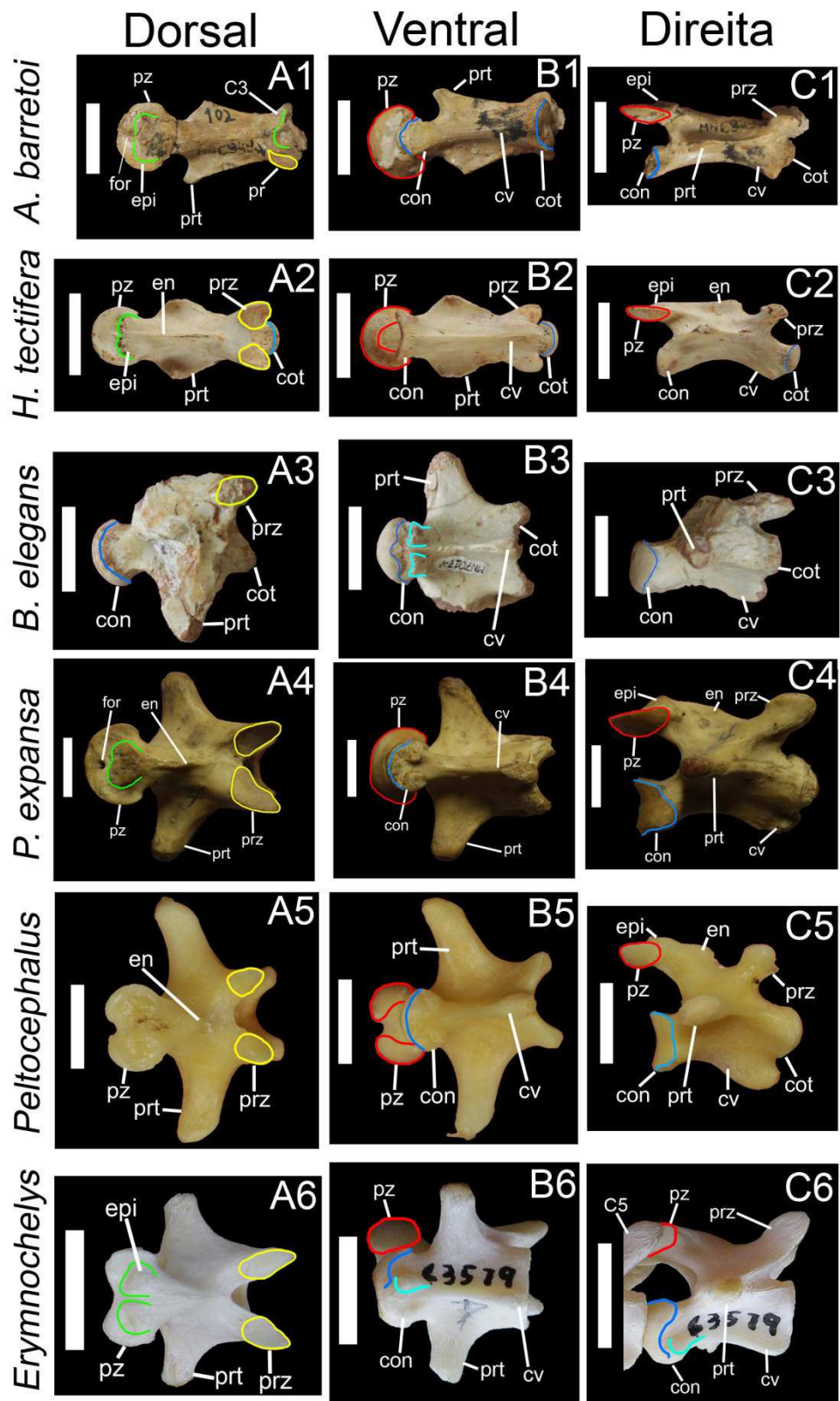


Figura 7 – Quarta vértebra cervical (C4) de *A. barretoii* (MN6949-V), *H. tectifera* (EEK454), *B. elegans* (MN7017-V), *P. expansa* (DGM276-RR), *Peltocephalus* (INPA25560) e *Erymnochelys* (AMNH63579) em vistas dorsal (A1-A6), ventral (B1-B6) e lateral direita (C1-C6). Escala: 1 cm.

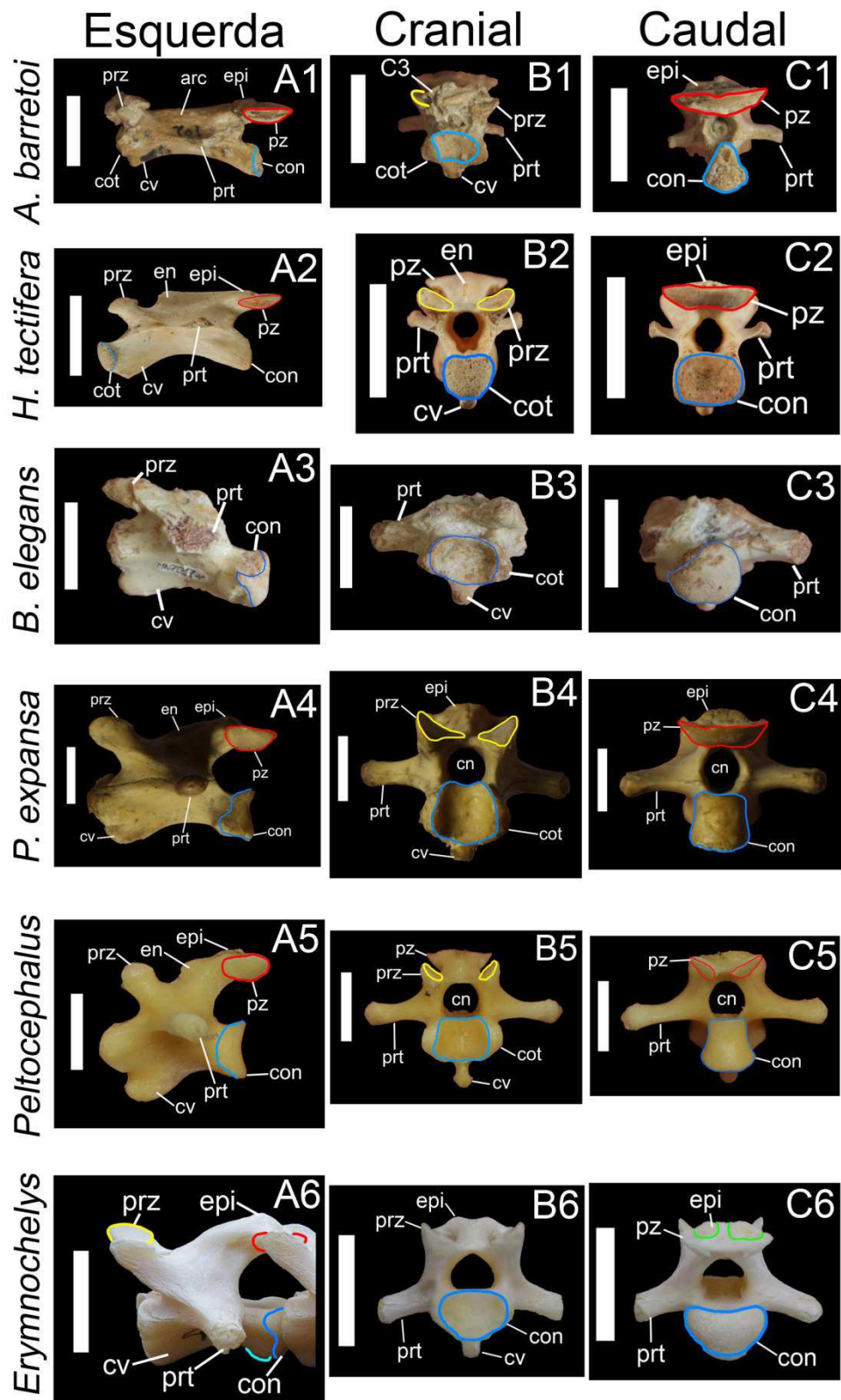


Figura 8 – Quarta vértebra cervical (C4) de *A. barretoii* (MN6949-V), *H. tectifera* (EEK454), *B. elegans* (MN7017-V), *P. expansa* (DGM276-RR), *Peltocephalus* (INPA25560) e *Erymnochelys* (AMNH63579) em vistas lateral esquerda (A1-A6), cranial (B1-B6) e caudal (C1-C6). Escala: 1 cm.

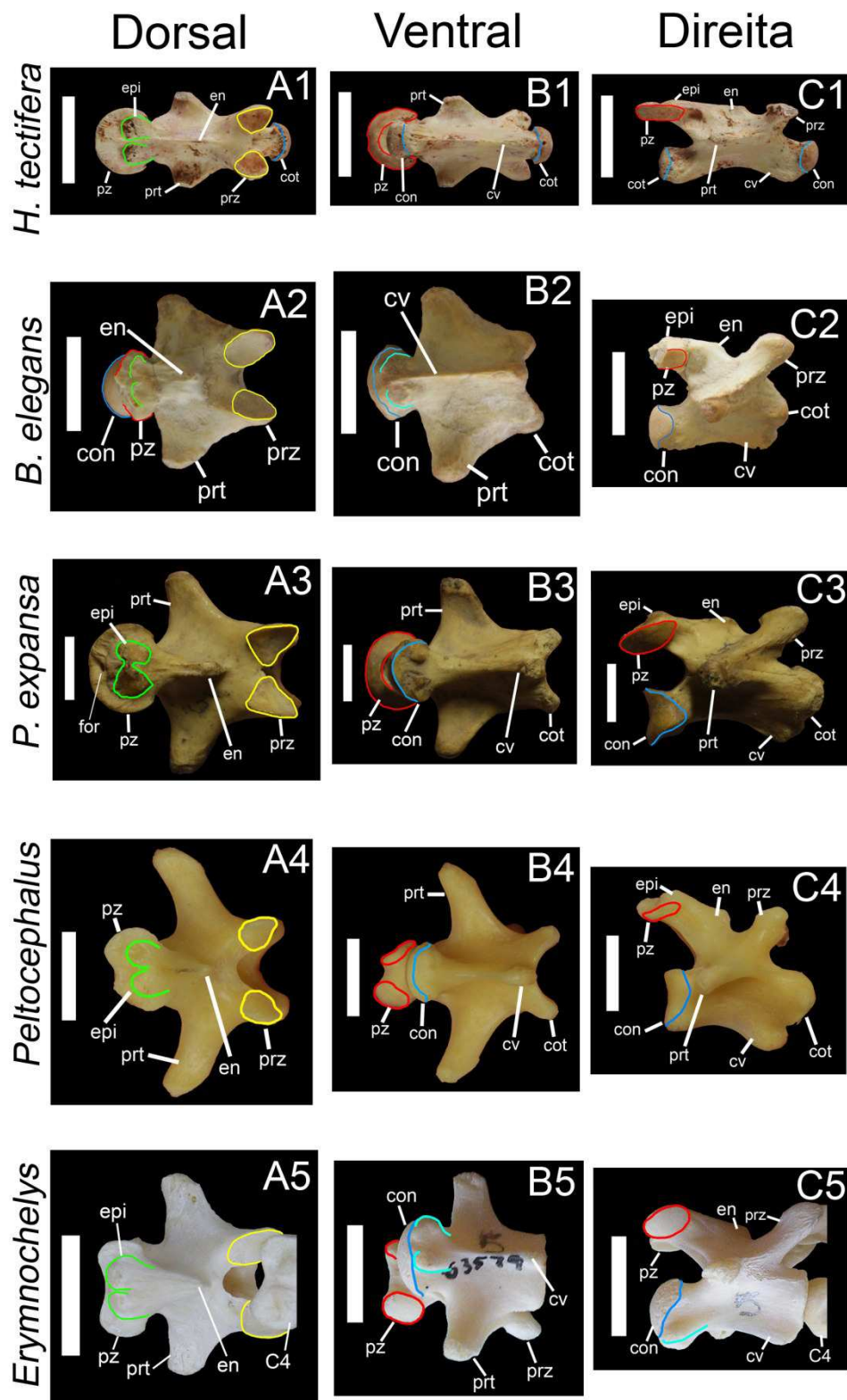


Figura 9 – Quinta vértebra cervical (C5) de *H. tectifera* (EEK454), *B. elegans* (MZSP-PV32), *P. expansa* (DGM276-RR), *Peltocephalus* (INPA25560) e *Erymnochelys* (AMNH63579) em vistas lateral esquerda (A1-A6), cranial (B1-B6) e caudal (C1-C6). Escala: 1 cm.

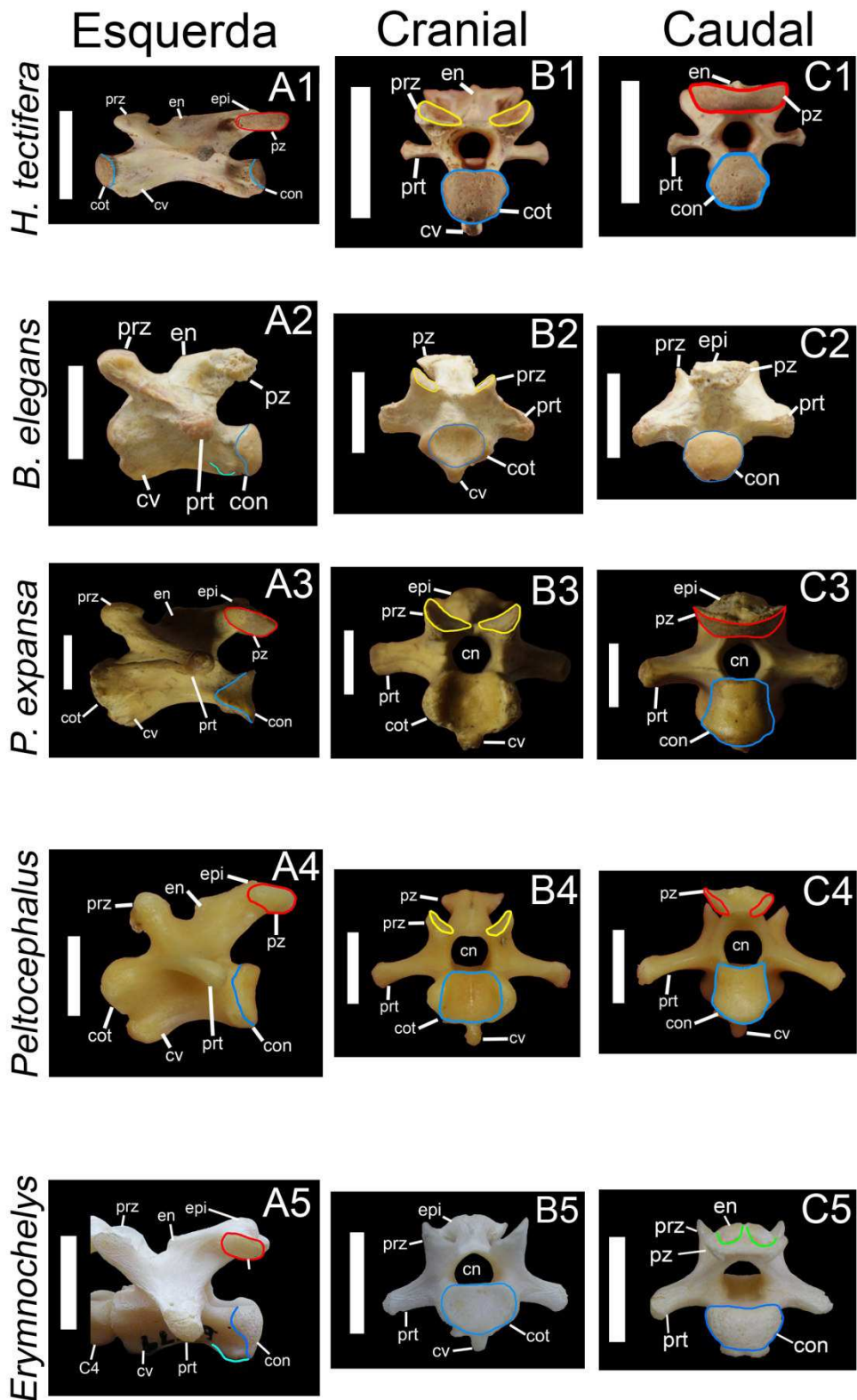


Figura 10 – Quinta vértebra cervical (C5) de *H. tectifera* (EEK454), *B. elegans* (MZSP-PV32), *P. expansa* (DGM276-RR), *Peltocephalus* (INPA25560) e *Erymnochelys* (AMNH63579) em vistas lateral esquerda (A1-A6), cranial (B1-B6) e caudal (C1-C6). Escala: 1 cm.

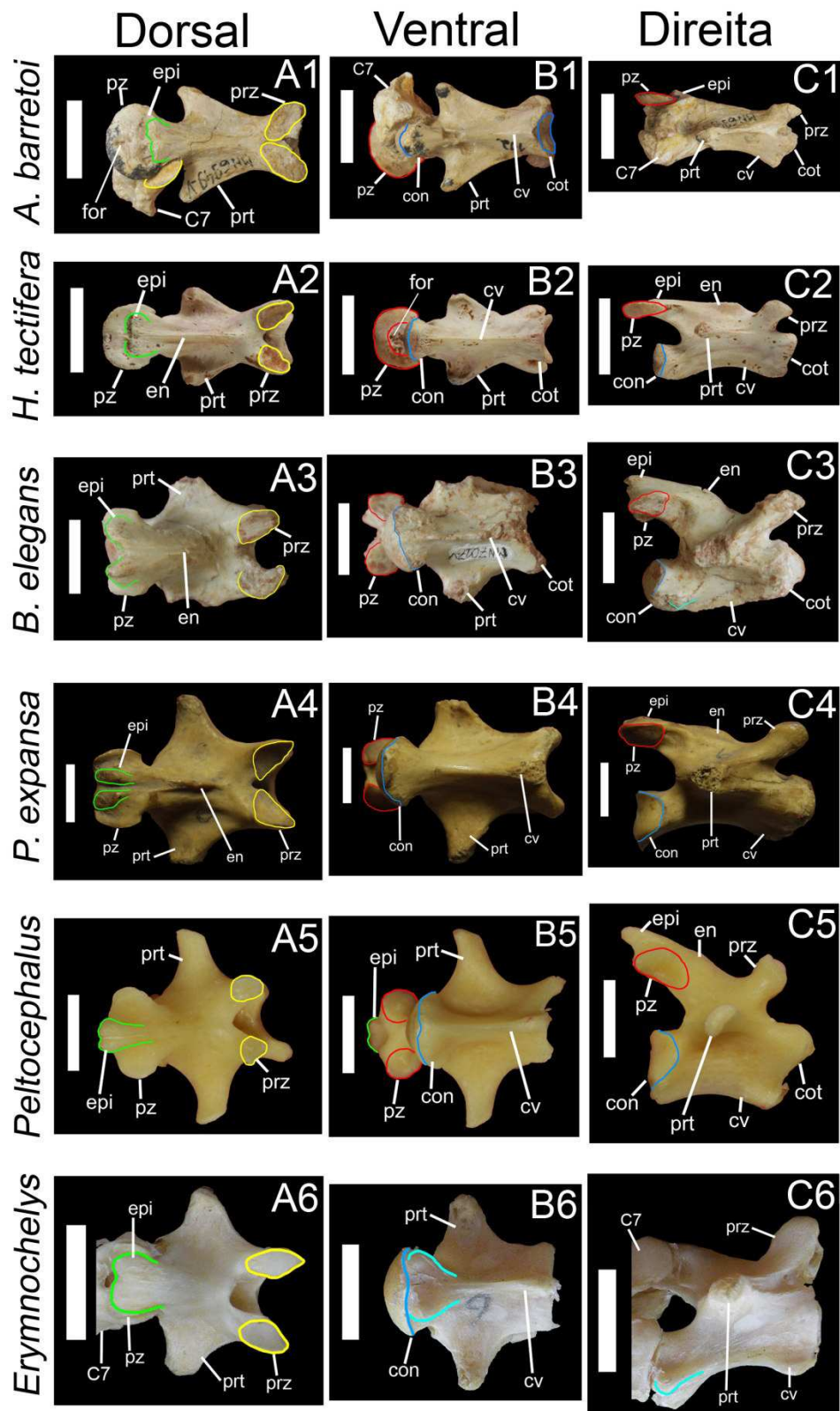


Figura 11 – Sexta vértebra cervical (C6) de *A. barretoii* (MN6949-V), *H. tectifera* (EEK454), *B. elegans* (MN7017-V), *P. expansa* (DGM276-RR), *Peltocephalus* (INPA25560) e *Erymnochelys* (AMNH63579) em vistas dorsal (A1-A6), ventral (B1-B6) e lateral direita (C1-C6). Escala: 1 cm.

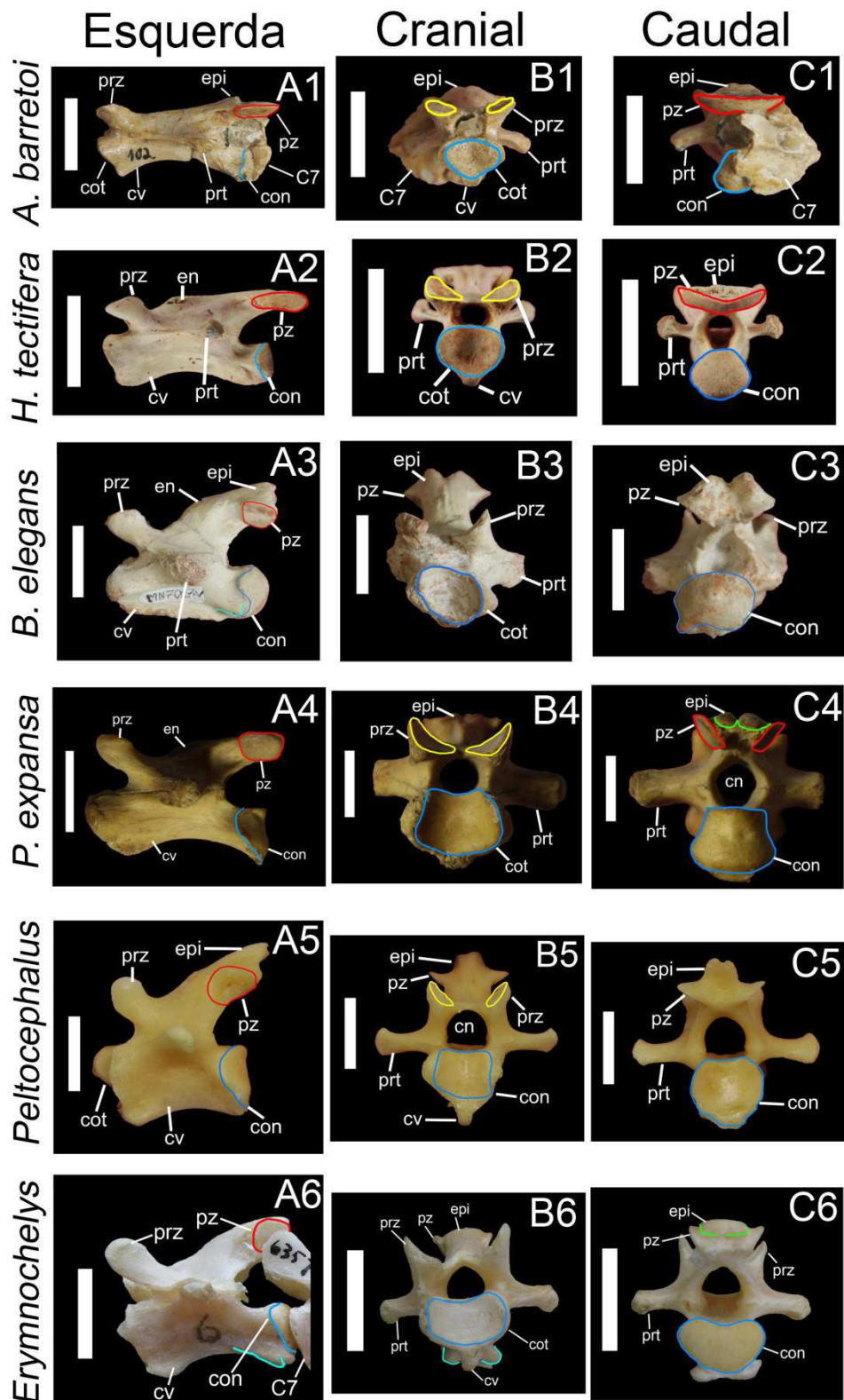


Figura 12 – Sexta vértebra cervical (C6) de *A. barretoii* (MN6949-V), *H. tectifera* (EEK454), *B. elegans* (MN7017-V), *P. expansa* (DGM276-RR), *Peltocephalus* (INPA25560) e *Erymnochelys* (AMNH63579) em vistas lateral esquerda (A1-A6), cranial (B1-B6) e caudal (C1-C6). Escala: 1 cm.

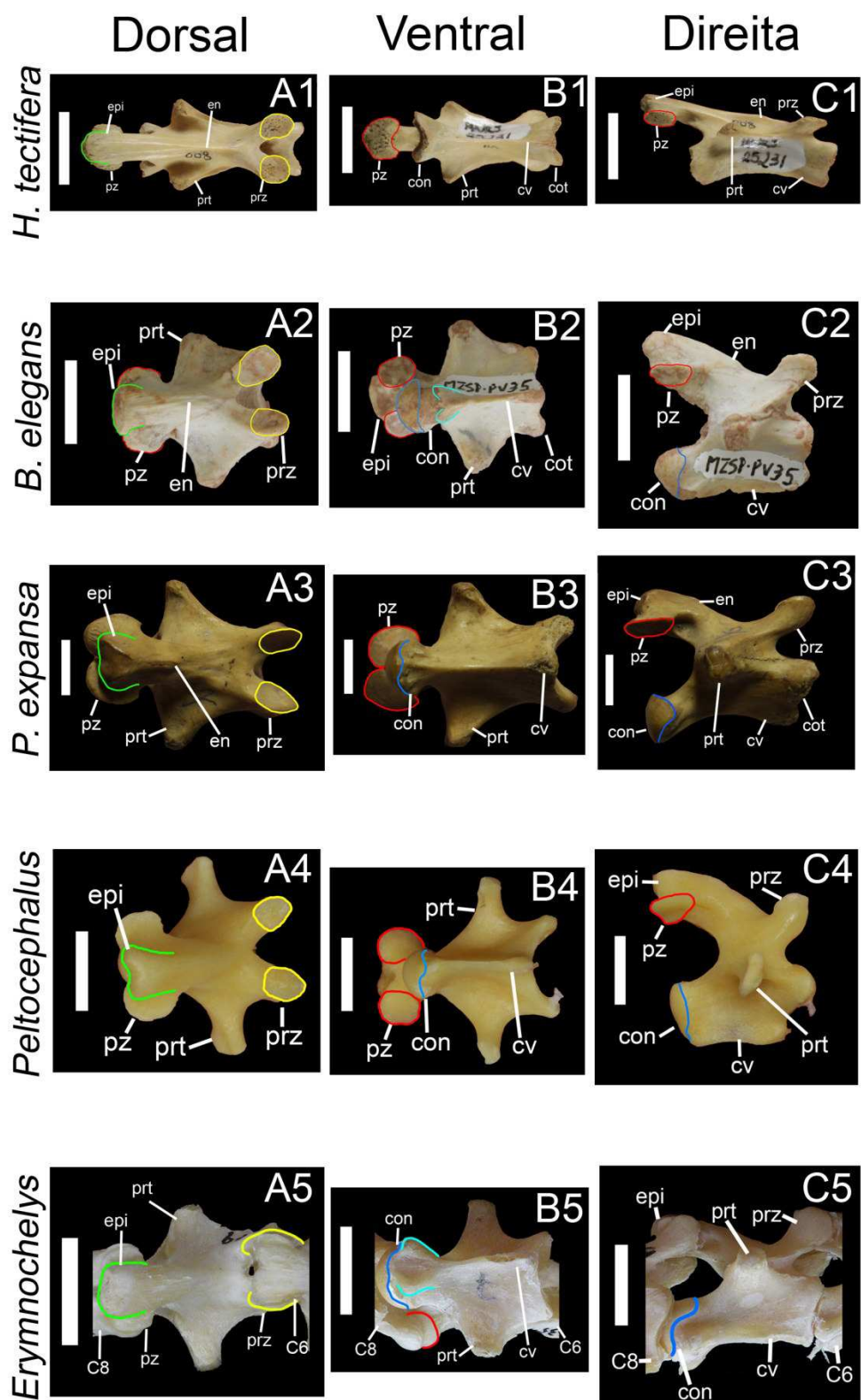


Figura 13 – Sétima vértebra cervical (C7) de *H. tectifera* (EEK454), *B. elegans* (MZSP-PV35), *P. expansa* (DGM276-RR), *Peltocephalus* (INPA25560) e *Erymnochelys* (AMNH63579) em vistas dorsal (A1-A5), ventral (B1-B5) e lateral direita (C1-C5). Escala: 1 cm.

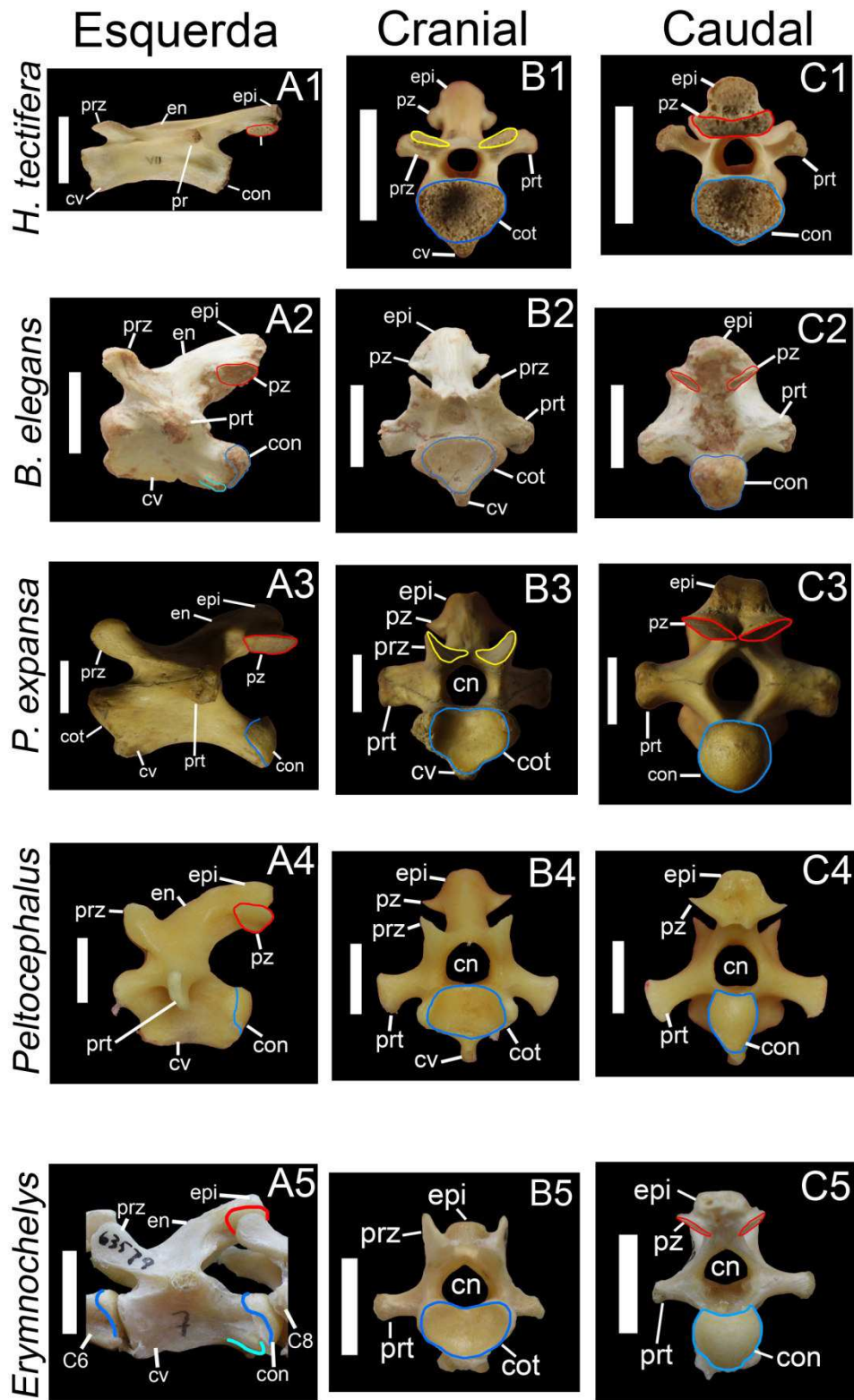


Figura 14 – Sétima vértebra cervical (C7) de *H. tectifera* (EEK454), *B. elegans* (MZSP-PV35), *P. expansa* (DGM276-RR), *Peltocephalus* (INPA25560) e *Erymnochelys* (AMNH63579) em vistas lateral esquerda (A1-A5), cranial (B1-B5) e caudal (C1-C5). Escala: 1 cm.

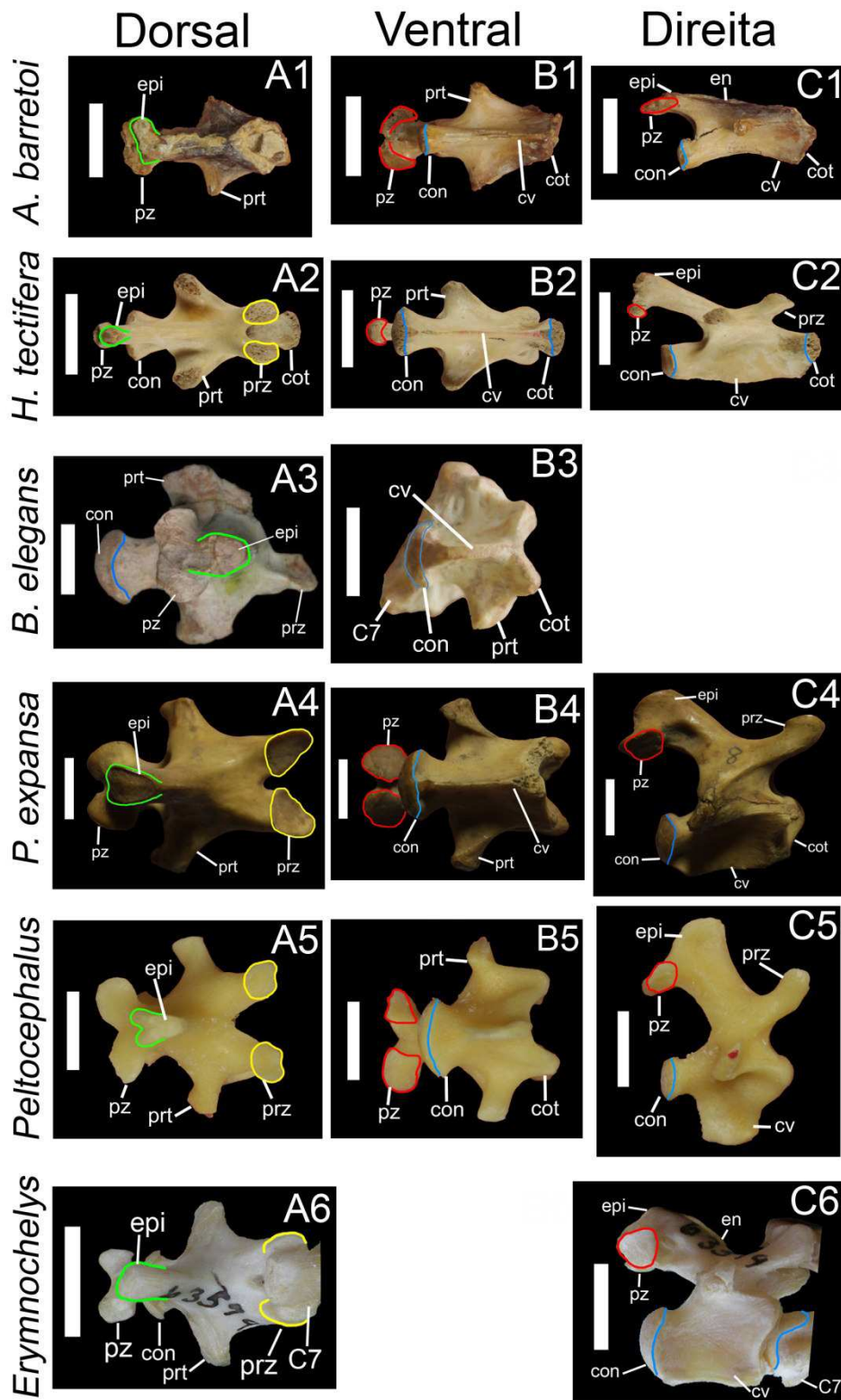


Figura 15 – Oitava vértebra cervical (C8) de *A. barretoii* (MN6637-V), *H. tectifera* (MNRJ25231), *B. elegans* (MZSP-PV136: A3, e MZSP-PV32: B3), *P. expansa* (DGM276-RR), *Peltocephalus* (INPA25560) e *Erymnochelys* (AMNH63579) em vistas dorsal (A1-A6), ventral (B1-B6) e lateral direita (C1-C6). Escala: 1 cm.

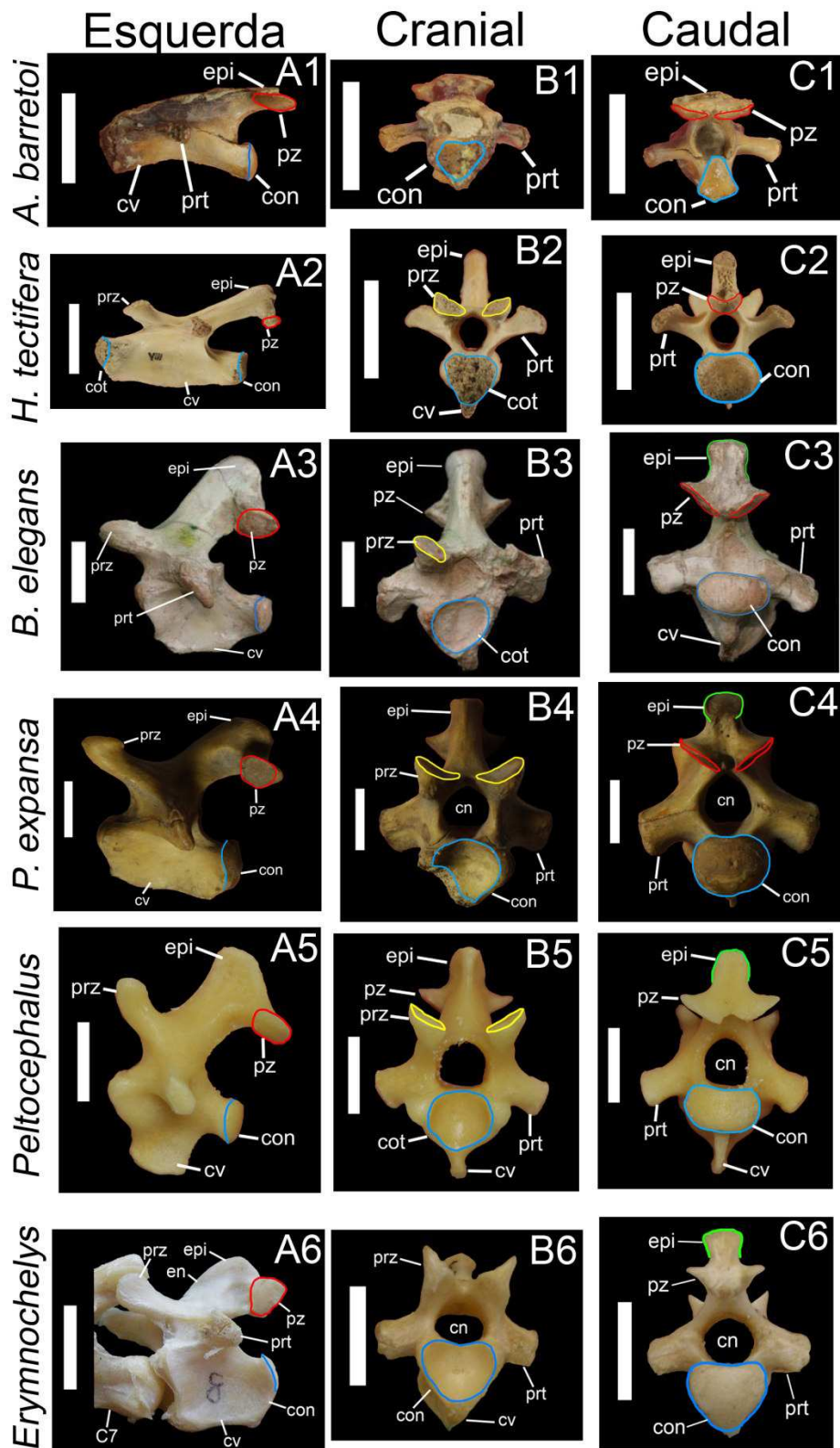


Figura 16 – Oitava vértebra cervical (C8) de *A. barretoii* (MN6637-V), *H. tectifera* (MNRJ25231), *B. elegans* (MZSP-PV136), *P. expansa* (DGM276-RR), *Peltocephalus* (INPA25560) e *Erymnochelys* (AMNH63579) em vistas dorsal (A1-A6), ventral (B1-B6) e lateral direita (C1-C6). Escala: 1 cm.

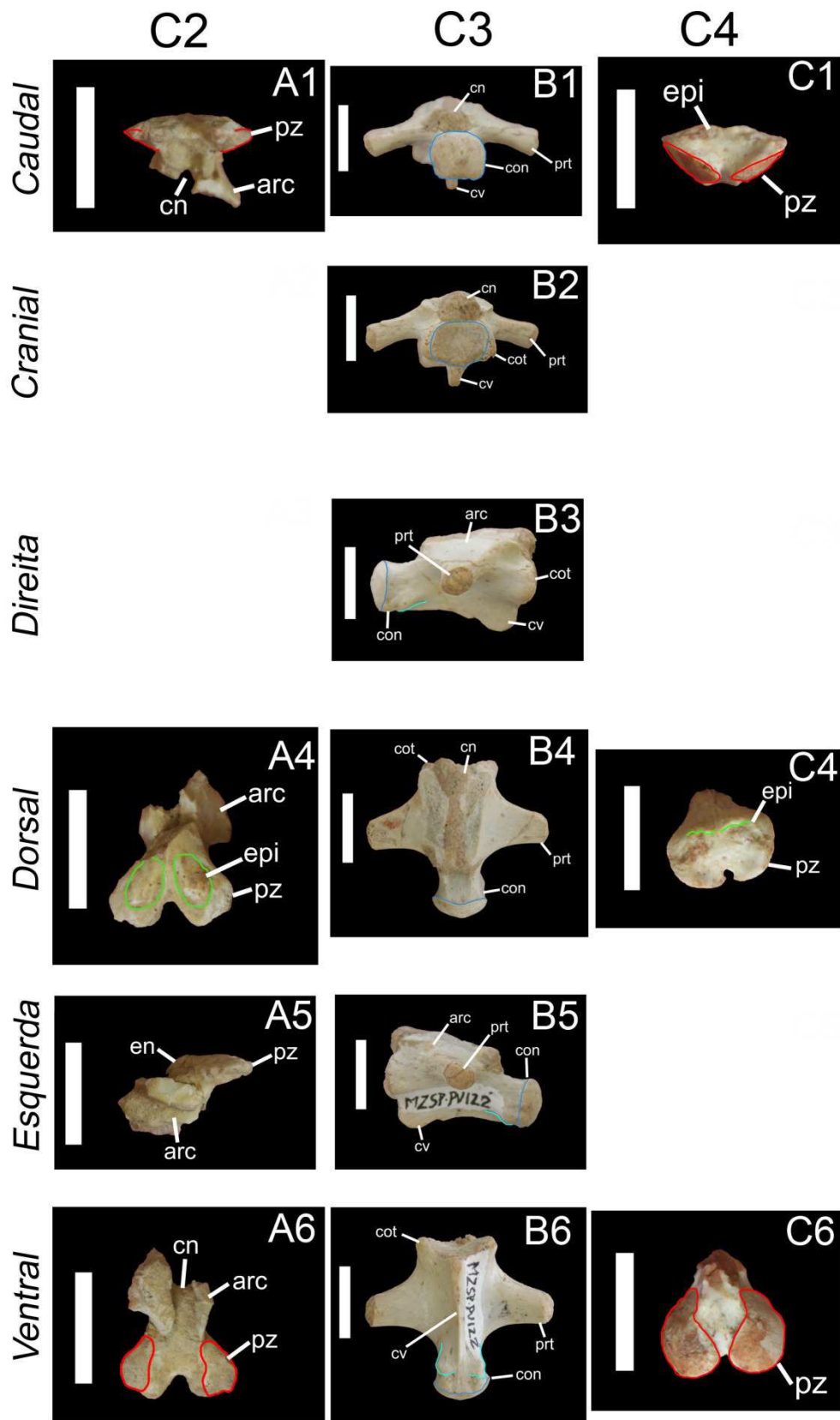


Figura 17 – Axis (C2), terceira e quarta vértebras de *B. elegans*. A1-A6: pós-zigapófises do áxis (MN6773-V). B1-B6: MZSP-PV122. C1-C6: pós-zigapófises da C4 (MN7017-V). Escala: 1 cm.

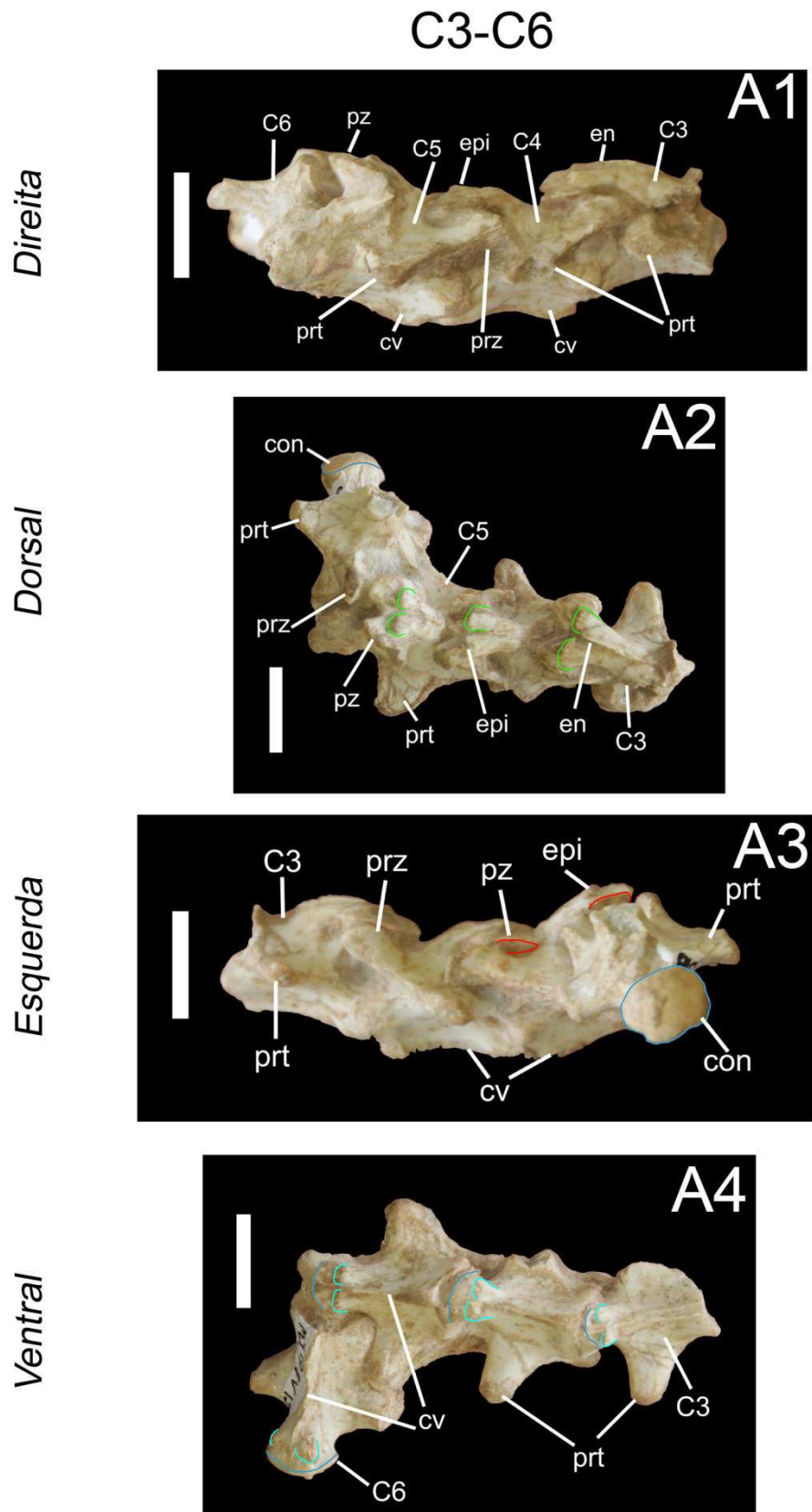


Figura 18 – Terceira à sexta vértebra cervical (C3-C6) de *B. elegans* (MZSP-PV138). Escala: 1 cm.

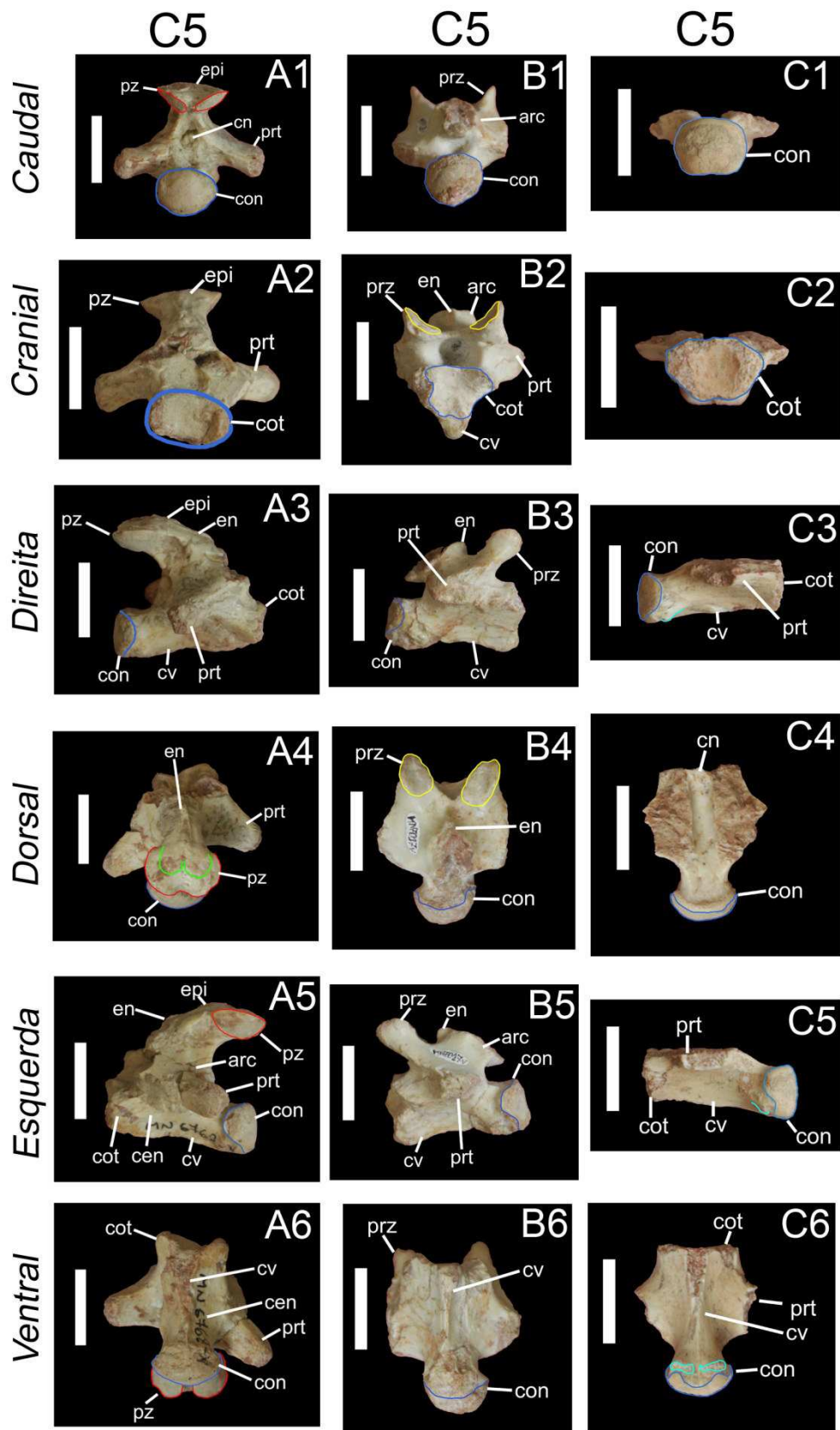


Figura 19 – Quinta vértebra cervical de três exemplares de *B. elegans*. A1-A6: MN6768-V. B1-B6: MN7017-V. C1-C6: MN7364-V. Escala: 1 cm.

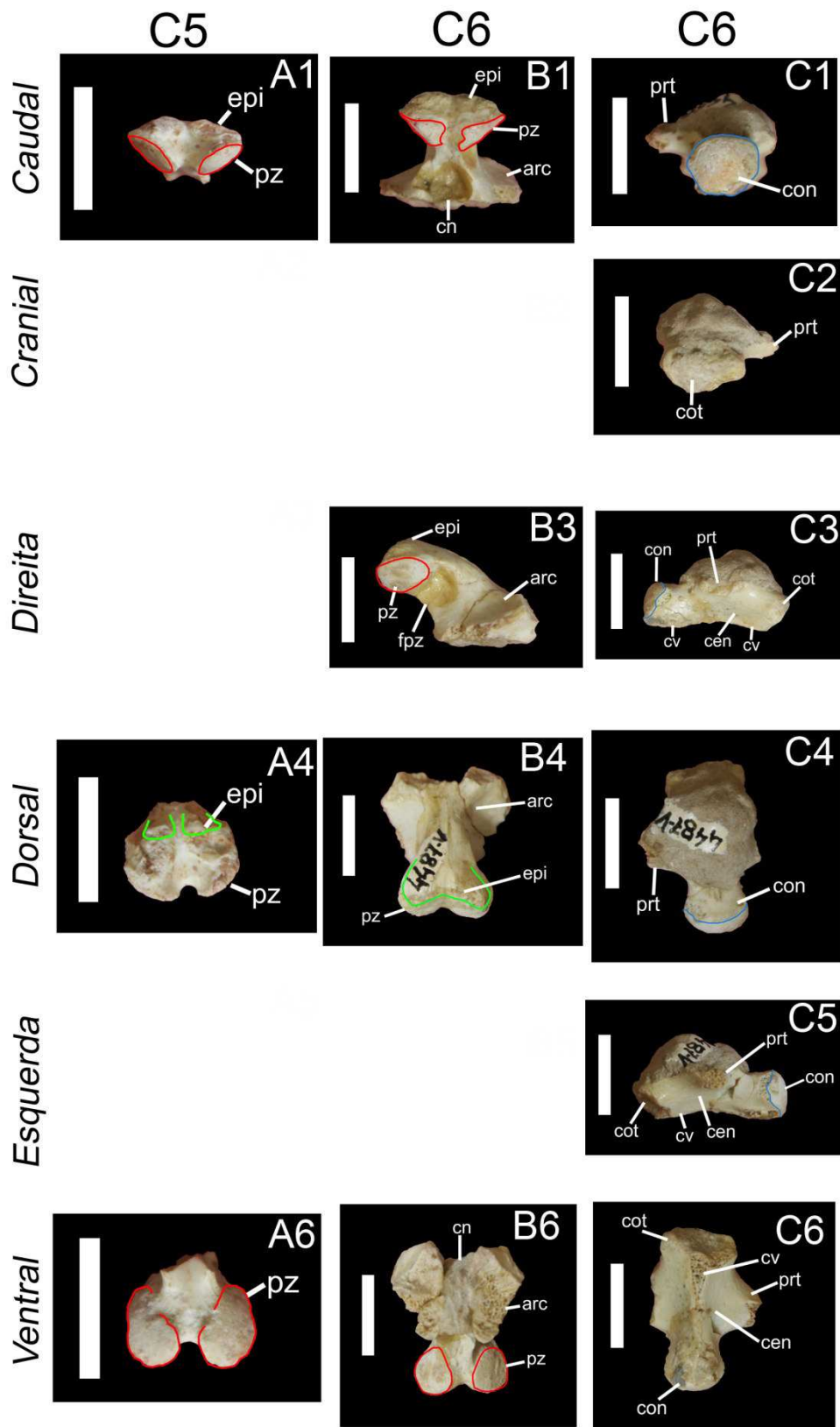


Figura 20 – Quinta e sexta vértebras cervicais (C5-C6) de *B. elegans*. A1-A6: pós-zigapófises da C5 (MN7017-V). B1-B6: pós-zigapófises da C6 (MN4487-V). C1-C6: *centrum* da C6 (MN4487-V). Escala: 1 cm.

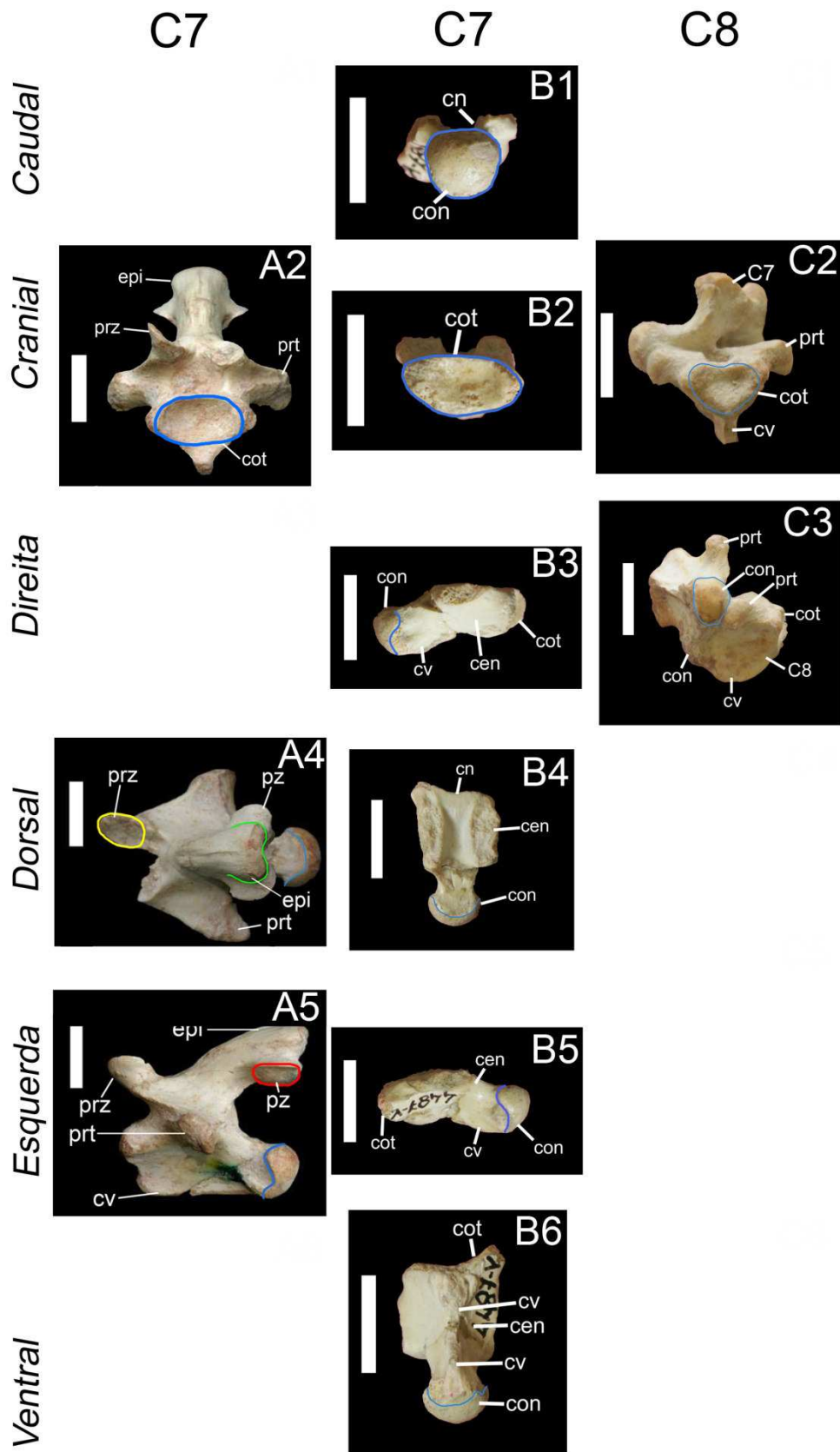


Figura 21 – Sétima e oitava vértebras cervicais (C7-C8) de *B. elegans*. A1-A6: MZSP-PV136. B1-B6: MN4487-V. C1-C6: MZSP-PV32. Escala: 1 cm.

APÊNDICE II – PROTOCOLO PARA AQUISIÇÃO DE IMAGENS

PROTOCOLO PARA AQUISIÇÃO DE IMAGENS DAS VÉRTEBRAS CERVICAIS DE TESTUDINES

1. OBJETIVO

O objetivo deste protocolo é padronizar a aquisição de imagens para realizar estudos de morfometria geométrica com vértebras cervicais de Testudines.

2. PROTOCOLO

2.1. POSIÇÃO DA CÂMERA

- Distância: para estabelecer a altura da câmera ao objeto, é preciso olhar na lateral da lente e procurar a distância mínima para focar quando a câmera está na função **Macro**. Essa distância deve ser medida com a câmera posicionada 90° em relação ao objeto.

O procedimento para estabelecer a altura deve levar em consideração o maior objeto (no caso, a maior vértebra) da amostra, pois alturas diferentes podem causar distorções na foto e diferenças entre os objetos podem ser encontradas nas análises posteriores, quando na verdade não existem. Para tal, enquadra-se o objeto (posiciona-o no centro da lente) de modo a reduzir as distorções pelo espaço de Kendall.

Ao enquadrar o objeto, lembre-se que as informações sobre o material devem constar na foto para que eventuais confusões na renomeação das fotos possam ser desfeitas. Tais informações incluem: escala, n° de identificação (com n° de tombo e espécie), papel milimetrado (se possível), massa de modelar para posicionar o material (a cor é opcional, mas que a vermelha deu mais contraste), informações quanto à posição da vértebra na coluna vertebral (C2, C3, C4 etc.) e qual a vista fotografada (frontal, superior, lateral direita, etc.).

- Configurações utilizadas: a câmera utilizada foi a Canon EOS500D (Digital Rebel T1i) com a lente 18-55mm (a mais básica) em uma altura de 28,5cm e posicionada 90° em relação à superfície. A distância focal foi a máxima (ou seja, 55mm = zoom máximo). A massa de modelar vermelha foi a escolhida por fornecer maior contraste às vértebras.

OBS₁: nas vistas superior, inferior e laterais, a aproximação das lâmpadas deu ainda mais contraste à vértebra, pois as sombras evidenciaram áreas que poderiam parecer planas.

OBS₂: para maiores informações sobre fotografias, ver link: http://rhoi.berkeley.edu/RHOI_photo/RHOI_Photography_Protocol.html.

2.2. POSIÇÃO DO MATERIAL

As fotos de cada vértebra cervical (C1-C8) devem ser tiradas em seis vistas:

- | | |
|----------------------------|----------------------------|
| 1) Vista superior/dorsal; | 4) Vista posterior; |
| 2) Vista inferior/ventral; | 5) Vista lateral esquerda; |
| 3) Vista anterior; | 6) Vista lateral direita. |

2.3. ENQUADRAMENTOS

2.3.1. VISTA DORSAL (FIG. 1):

- Centralização: no centro da vértebra, onde os eixos (imaginários) do processo transverso se cruzam.

- Orientação*: seguindo o maior eixo da vértebra, ver se as pré-zigapófises estão expondo áreas de massa de modelar iguais em relação ao centro vertebral.

*Outras maneiras de orientar são bem vindas. Essa parte é subjetiva e depende de cada um.

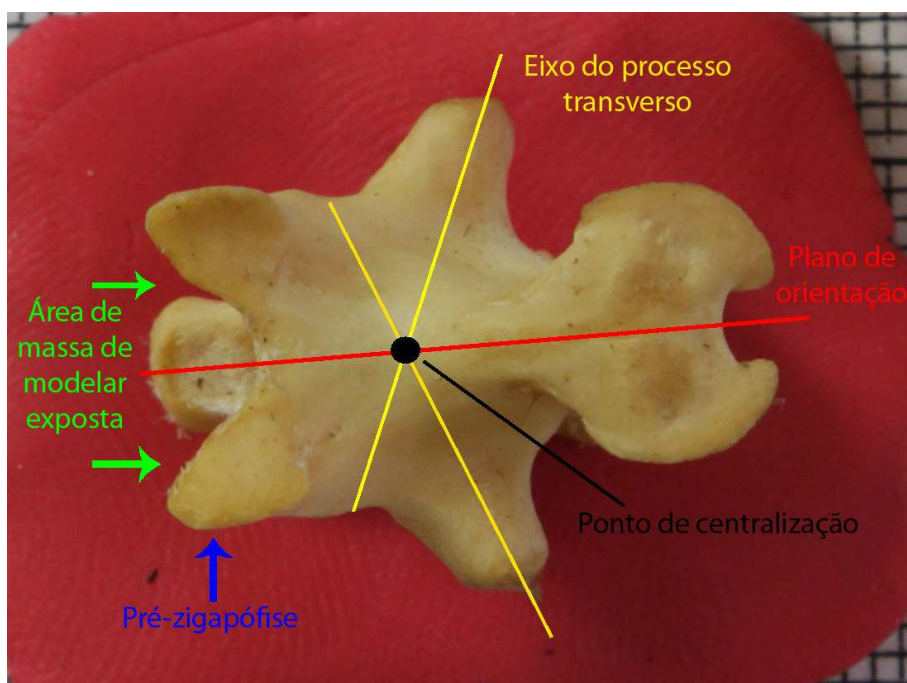


Figura 1 – Ponto de centralização e orientação da vértebra em vista dorsal. Para a vista inferior, as referências são as mesmas.

2.3.2. VISTA VENTRAL (FIG. 1):

- Centralização: igual à vista superior.
- Orientação: igual à vista superior, mas lembrando que as pré-zigapófises estarão em contato com a massa de modelar.

2.3.3. VISTA LATERAL DIREITA/ESQUERDA (FIG. 2):

- Centralização: na ponta do processo transverso.
- Orientação: a pré-zigapófise do lado que é tirada a foto (direito ou esquerdo) tem que sobrepor à oposta, ou seja, não deve ser possível ver a pré-zigapófise do outro lado (aquele que está em contato com a massa de modelar).

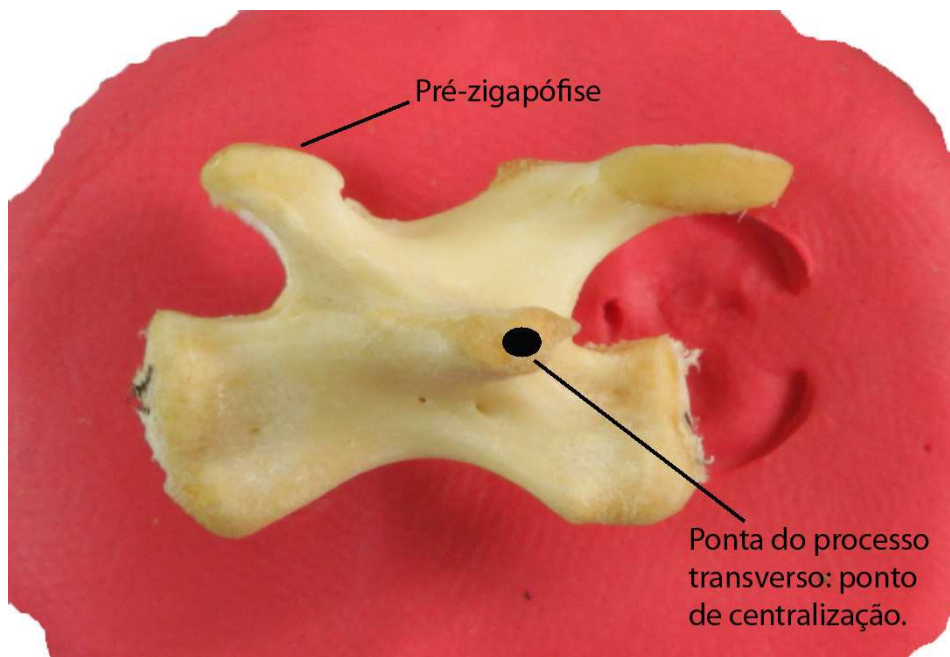


Figura 2 – Pontos de centralização e orientação da vértebra em vista lateral.

2.3.4. VISTA ANTERIOR (FIG. 3):

- Centralização: na borda superior do canal neural.
- Orientação: é essencial a vértebra estar frontalmente à lente. As pré-zigapófises precisam estar “abaixo” da linha das pós-zigapófises e expõem áreas semelhantes de massa de modelar dos dois lados, entre as duas estruturas. A quantidade de massinha que é vista pelo canal neural também auxilia na orientação.

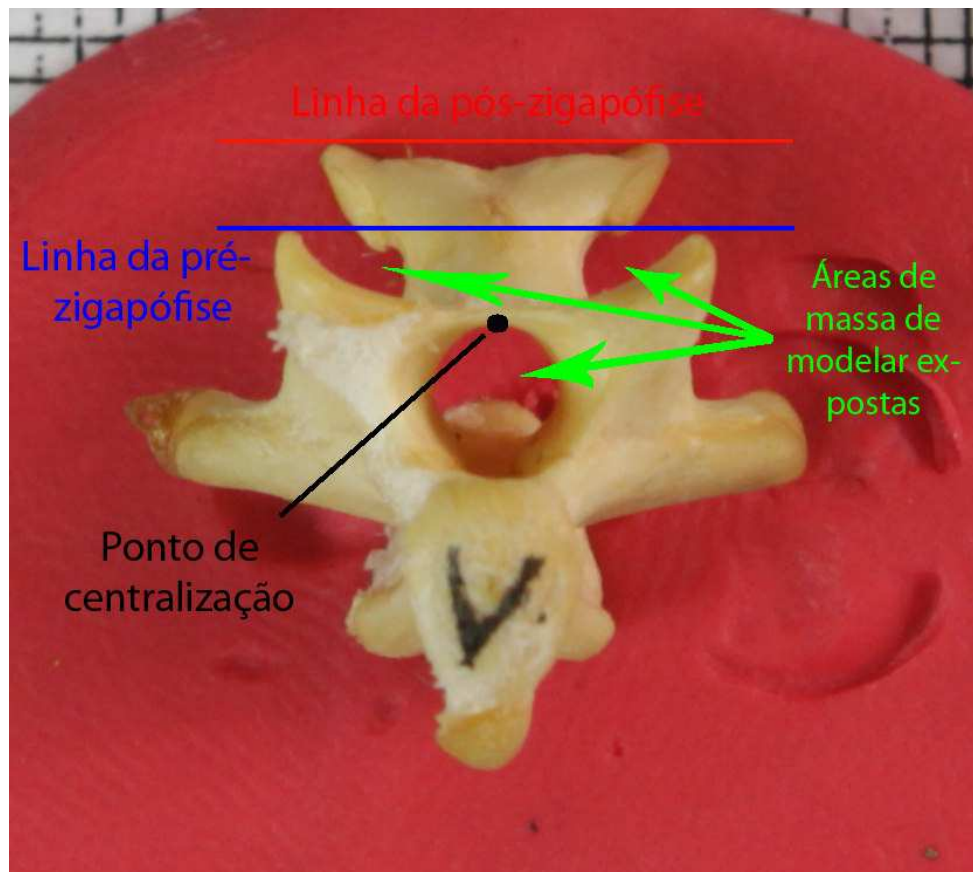


Figura 3 – Pontos de centralização e orientação da vértebra em vista anterior.

2.3.5. VISTA POSTERIOR (FIG. 4):

- Centralização: na borda superior do canal neural.
- Orientação: é essencial a vértebra estar frontalmente à lente. As pós-zigapófises precisam estar “acima” da linha das pré-zigapófises e expondo áreas semelhantes de massa de modelar dos dois lados, entre as duas estruturas. A quantidade de massinha que é vista pelo canal neural também auxilia na orientação. Vale ressaltar que os côndilos vertebrais podem ser altos a ponto de sobrepor a borda inferior do canal neural, dificultando a obtenção de LMs nessa região.

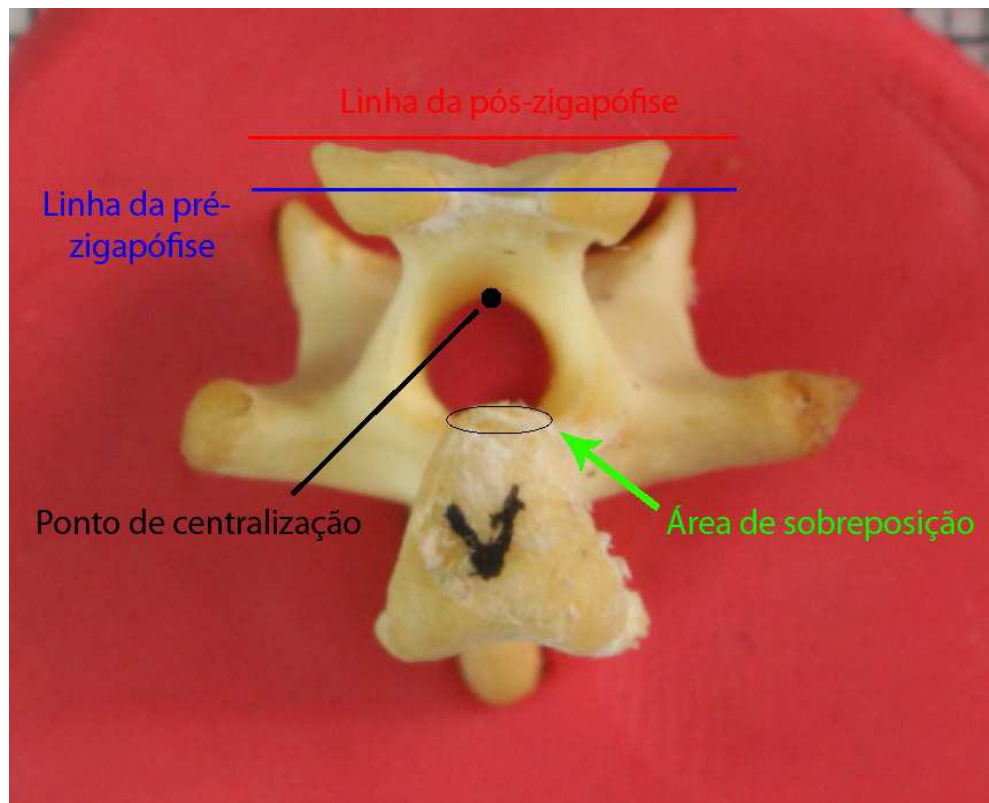


Figura 4 – Pontos de centralização e orientação da vértebra em vista posterior.

3. MARCOS ANATÔMICOS

3.1. Vista Lateral

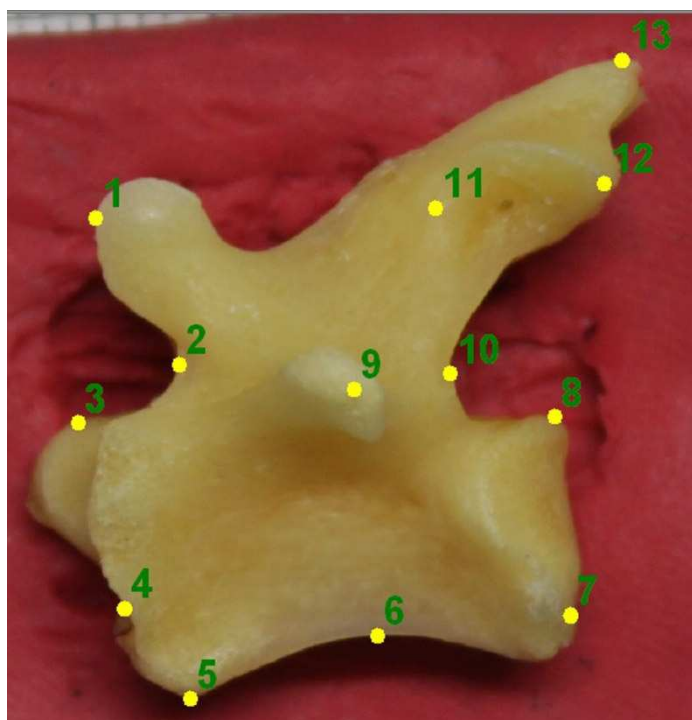


Figura 5 – Marcos anatômicos (LMs) em vista lateral.

3.2. Vista posterior



Figura 6 - Marcos anatômicos da vista posterior.

APÊNDICE III – TABELA DE ACRÔNIMOS

Nº da Vértebra	Acrônimo
Atlas (C1)	C1
Axis (C2)	C2
3ª vértebra	C3
4ª vértebra	C4
5ª vértebra	C5
6ª vértebra	C6
7ª vértebra	C7
8ª vértebra	C8
Sequência	Seq
Espécie	
<i>Acanthochelys radiolata</i>	Acra
<i>Acanthochelys spixii</i>	Acsp
<i>Araripemys barretoii</i>	Abar
<i>Bauruemys elegans</i>	Bele
<i>Chelus fimbriatus</i>	Chel
<i>Cearachelys placidoi</i>	Ceap
<i>Erymnochelys madagascariensis</i>	Erym
<i>Hydromedusa maximilliani</i>	Hmax
<i>Hydromedusa tectifera</i>	Htec
<i>Mesoclemmys hogei</i>	Mhog
<i>Peltocephalus dumerilianus</i>	Pelt
<i>Phrynops geoffroanus</i>	Phge
<i>Phrynops hilarii</i>	Phhl
<i>Phrynops tuberosus</i>	Phtb
<i>Phrynops williamsi</i>	Phwl
<i>Platemys platycephala</i>	Plpl
<i>Podocnemis erythrocephala</i>	Pery
<i>Podocnemis expansa</i>	Pexp
<i>Podocnemis sextuberculata</i>	Psex
<i>Podocnemis unifilis</i>	Puni
<i>Rhinemys rufipes</i>	Rruf
RRS033; MPEG423 (Chelidae indet.)	Indet
Nº tombo	
Instituto Nacional de Pesquisas Amazônicas	INPA
Museu Nacional/UFRJ	MNRJ
Museu Paraense Emílio Goeldi	MPEG
Museu de Paleontologia de Santana do Cariri	MPSC
Museu de Zoologia João Moojen (UFV)	MZUV
Museu de Zoologia/USP	MZSP
Énio Édio-Kischlat	EKKK
R. da Rocha e Silva	RRSS
Sem número	Indet
Vista	
Dorsal/Superior	DOR
Ventral/Inferior	VEN
Lateral Direita	DIR
Lateral Esquerda	ESQ
Cranial	CRA
Caudal	CAU

APÊNDICE IV – LISTA DE SINAPOMORFIAS

LISTA DE SINAPOMORFIAS:

Chelidae:	Char. 40: 0 --> 1	All trees:
All trees:	Char. 62: 0 --> 2	Char. 29: 2 --> 1
No autapomorphies:	Char. 67: 1 --> 0	Char. 55: 0 --> 1
Pelomedusidae:	Char. 68: 0 --> 1	Char. 59: 2 --> 1
All trees:	Some trees:	Char. 73: 1 --> 0
Char. 7: 0 --> 1	Char. 4: 0 --> 2	Char. 105: 0 --> 2
Char. 40: 0 --> 1	Char. 52: 0 --> 1	Some trees:
Char. 45: 0 --> 1	Char. 59: 0 --> 1	Char. 31: 2 --> 0
Some trees:	Euraxemydidae:	<i>Hamadachelys</i> :
Char. 13: 0 --> 1	All trees:	All trees:
Char. 21: 0 --> 1	Char. 46: 0 --> 1	No autapomorphies:
Char. 100: 1 --> 0	Char. 48: 0 --> 3	<i>Bauruemys</i> :
Char. 101: 1 --> 0	Char. 50: 0 --> 1	All trees:
<i>Araripemys</i> :	Char. 55: 0 --> 1	Char. 1: 1 --> 2
All trees:	Some trees:	Char. 4: 2 --> 1
Char. 62: 0 --> 3	Char. 4: 0 --> 1	Char. 39: 1 --> 0
Char. 67: 1 --> 2	Bothremydidae:	Char. 41: 1 --> 0
Char. 81: 1 --> 0	All trees:	Char. 44: 1 --> 0
Some trees:	Char. 10: 1 --> 0	Char. 58: 1 --> 2
Char. 6: 0 --> 1	Char. 31: 02 --> 1	Char. 62: 0 --> 1
Char. 13: 0 --> 1	Char. 44: 0 --> 1	<i>Pricemys</i> :
Char. 21: 0 --> 1	Char. 48: 0 --> 2	All trees:
Char. 49: 1 --> 0	Char. 74: 0 --> 1	Char. 7: 1 --> 3
<i>Laganemys</i> :	Char. 93: 0 --> 1	Char. 51: 0 --> 1
All trees:	Char. 96: 0 --> 1	<i>Peiropemys</i> :
Char. 1: 1 --> 0	<i>Portezueloemys</i> :	All trees:
Char. 10: 1 --> 2	All trees:	Char. 40: 0 --> 1
Char. 23: 0 --> 2	No autapomorphies:	<i>Lapparentemys</i> :
Char. 27: 0 --> 1	<i>Brasilemys</i> :	All trees:

No autapomorphies:	No autapomorphies:	Char. 8: 0 --> 1
<i>Podocnemis erythrocephala</i> :	<i>Turkanemys</i> :	<i>Mogharemys</i> :
All trees:	All trees:	Some trees:
Char. 58: 1 --> 2	No autapomorphies:	Char. 19: 0 --> 1
Char. 73: 1 --> 2	<i>Erymnochelys</i> :	<i>Brontochelys</i> :
Some trees:	All trees:	All trees:
Char. 7: 2 --> 1	Char. 29: 1 --> 2	No autapomorphies:
Char. 13: 0 --> 1	Char. 64: 0 --> 1	<i>Lemurchelys</i> :
Char. 35: 1 --> 2	Char. 73: 1 --> 0	All trees:
Char. 65: 1 --> 0	Char. 91: 0 --> 1	Char. 42: 1 --> 0
<i>Podocnemis expansa</i> :	Char. 94: 0 --> 1	<i>Shweboemys</i> :
All trees:	<i>Peltocephalus</i> :	All trees:
Char. 20: 0 --> 1	All trees:	No autapomorphies:
Char. 66: 2 --> 1	Char. 14: 0 --> 1	<i>Stereogenys</i> :
Char. 75: 1 --> 0	Char. 71: 2 --> 1	All trees:
<i>Podocnemis lewyana</i> :	Char. 76: 1 --> 0	No autapomorphies:
Some trees:	Char. 82: 0 --> 1	<i>Latenemys</i> :
Char. 5: 0 --> 2	<i>Neochelys</i> :	All trees:
Char. 66: 2 --> 3	All trees:	No autapomorphies:
<i>Podocnemis sextuberculata</i> :	No autapomorphies:	<i>Cordichelys</i> :
All trees:	<i>Papoulemys</i> :	All trees:
Char. 61: 0 --> 1	All trees:	No autapomorphies:
Char. 76: 1 --> 0	Char. 40: 0 --> 1	<i>Bairdemys hartsteini</i> :
Some trees:	<i>Caninemys</i> :	All trees:
Char. 13: 0 --> 1	All trees:	No autapomorphies:
<i>Podocnemis unifilis</i> :	Char. 7: 1 --> 2	<i>Bairdemys venezuelensis</i> :
All trees:	Char. 28: 1 --> 2	All trees:
Char. 12: 1 --> 0	<i>Dacquemys</i> :	No autapomorphies:
Char. 20: 0 --> 1	All trees:	<i>Bairdemys sanchezi</i> :
Char. 61: 0 --> 1	No autapomorphies:	All trees:
<i>Podocnemis vogli</i> :	UCMP_42008:	Char. 42: 1 --> 0
All trees:	All trees:	<i>Bairdemys winklerae</i> :

All trees:	All trees:	All trees:
Char. 14: 0 --> 2	Char. 34: 0 --> 1	Char. 10: 1 --> 2
Node 39:	Char. 35: 0 --> 1	Node 49:
All trees:	Char. 36: 0 --> 1	All trees:
No synapomorphies	Node 44:	Char. 21: 0 --> 1
Node 40:	All trees:	Char. 64: 0 --> 1
All trees:	Char. 88: 0 --> 1	Some trees:
Char. 72: 1 --> 0	Char. 95: 0 --> 1	Char. 7: 1 --> 2
Char. 102: 0 --> 1	Char. 100: 1 --> 0	Node 50:
Char. 103: 0 --> 1	Char. 101: 1 --> 0	All trees:
Some trees:	Node 45:	Char. 2: 0 --> 1
Char. 31: 2 --> 0	All trees:	Char. 9: 0 --> 1
Char. 59: 2 --> 0	Char. 77: 1 --> 0	Char. 12: 0 --> 1
Char. 75: 1 --> 0	Char. 78: 1 --> 0	Char. 51: 0 --> 1
Node 41:	Char. 80: 1 --> 0	Char. 59: 2 --> 1
All trees:	Char. 81: 1 --> 0	Node 51:
Char. 32: 0 --> 1	Char. 82: 1 --> 0	All trees:
Char. 46: 0 --> 1	Char. 83: 1 --> 0	Char. 29: 2 --> 1
Char. 50: 0 --> 1	Node 46:	Some trees:
Some trees:	All trees:	Char. 5: 0 --> 2
Char. 49: 0 --> 1	Char. 23: 0 --> 1	Char. 35: 1 --> 2
Char. 52: 0 --> 1	Char. 34: 1 --> 2	Node 52:
Char. 97: 0 --> 1	Char. 36: 1 --> 2	All trees:
Node 42:	Char. 44: 0 --> 1	Char. 13: 0 --> 1
All trees:	Some trees:	Node 53:
Char. 37: 1 --> 2	Char. 38: 0 --> 1	All trees:
Char. 47: 0 --> 1	Char. 39: 0 --> 1	Char. 1: 1 --> 0
Char. 48: 0 --> 1	Char. 41: 0 --> 1	Char. 21: 0 --> 1
Some trees:	Node 47:	Node 54:
Char. 28: 0 --> 1	All trees:	All trees:
Char. 45: 0 --> 1	Char. 29: 2 --> 1	Char. 10: 1 --> 0
Node 43:	Node 48:	Node 55:

All trees:	All trees:
Char. 8: 0 --> 1	Char. 16: 0 --> 1
Char. 39: 1 --> 0	Char. 24: 0 --> 1
Node 56:	Char. 27: 0 --> 1
All trees:	Char. 43: 0 --> 1
Char. 45: 1 --> 0	Node 64:
Node 57:	All trees:
Some trees:	Char. 30: 0 --> 1
Char. 5: 0 --> 1	Node 65:
Char. 19: 1 --> 0	All trees:
Node 58:	Char. 10: 0 --> 1
All trees:	Node 66:
Char. 6: 0 --> 3	All trees:
Node 59:	Char. 17: 0 --> 1
All trees:	Node 67:
Char. 29: 1 --> 0	All trees:
Char. 42: 0 --> 1	Char. 3: 0 --> 1
Some trees:	Node 68:
Char. 25: 0 --> 1	All trees:
Node 60:	Char. 11: 0 --> 1
All trees:	
Char. 18: 0 --> 1	
Node 61:	
All trees:	
Char. 15: 1 --> 2	
Char. 22: 0 --> 2	
Char. 23: 1 --> 2	
Char. 26: 0 --> 1	
Node 62:	
All trees:	
Char. 22: 2 --> 1	
Node 63:	