

Capítulo VI

Lepidosauria e Testudines

Pedro Seyferth R. Romano
Annie Schmaltz Hsiou

Introdução

Squamata

Os Squamata (lagartos, anfisbênia, serpentes e os extintos mosassauros) são um grupo morfológicamente e ecologicamente diversificado com um rico registro fóssil (Conrad, 2008). Juntamente com as duas espécies recentes de tuataras da Nova Zelândia e formas extintas (Rynchocephalia) formam o clado Lepidosauria (Gauthier *et al.*, 1988a; Pough *et al.*, 1998; Conrad, 2008). Os escamados modernos estão distribuídos por todos os continentes, exceto Antártida. Esta ampla distribuição, em regiões tropicais, subtropicais, áridas e frias, evidencia grande flexibilidade ecológica, fisiológica e comportamental, o que é corroborado pela grande diversidade de espécies, constituindo o maior grupo de répteis vivos (exceto Aves) (Zug *et al.*, 2001). O primeiro trabalho de cunho cladístico para Squamata foi realizado por Estes *et al.*, (1988), baseado em mais de 148 caracteres, atribuindo *status* de monofiletismo ao grupo. Segundo os autores supracitados, os Squamata são subdivididos em duas grandes linhagens consideradas grupos-irmãos: os Iguania (p.ex.: iguanas, camaleões) e os Scleroglossa (todos os demais lagartos, incluindo anfisbênia, serpentes e mosassauros). Esta proposta demonstrou que os lagartos não formam um grupo monofilético, e seriam parafiléticos, ainda que anfisbênia e serpentes fossem excluídas. Assim, nomes como “Lacertilia” ou “Sauria” deveriam ser evitados, pois não expressariam monofiletismo (Evans, 2003).

Tendo como base esse importante estudo morfológico dos táxons recentes, diversos outros trabalhos cladísticos também reco-

nheceram as duas principais linhagens, inclusive com a inclusão de novos táxons fósseis (p.ex.: Wu *et al.*, 1996; Evans & Barbadillo 1997; Lee, 1998, 2000, 2005; Lee & Caldwell, 2000; mas, ver Townsend *et al.*, 2004, Vidal & Hedges, 2005; Kumazawa, 2007; Böhme *et al.*, 2007; Albert *et al.*, 2009, para interpretações baseadas em dados moleculares). Entretanto, para Rieppel (1988, 1994), as relações dentro de Squamata ainda continuam fracamente suportadas, devido à falta de clareza na posição filogenética de anfisbênias e serpentes, bem como dos Dibamidae. Apesar das relações entre os diferentes grupos de Squamata continuarem controversas, o monofiletismo dos Iguania, Gekkota e Anguimorpha é sustentado por muitos estudos morfológicos, muito embora os dados moleculares por muitas vezes sejam contraditórios por não suportarem a separação Iguania-Scleroglossa (ver Lee, 2005; Albert *et al.*, 2009). Até o momento, alguns aspectos filogenéticos permanecem ainda não resolvidos, mas existe um consenso geral na topologia do grupo (Estes *et al.*, 1988; Gauthier *et al.*, 1988a; Evans, 2003).

As sinapomorfias dos Squamata são numerosas (ver Estes *et al.*, 1988; Gauthier *et al.*, 1988a), entre estas, muitas osteológicas. Outros caracteres compartilhados pelo grupo estão nas escamas, no órgão copulatório pareado (hemipênis) e na ponta da língua bifurcada (Rieppel, 1988). Uma característica marcante é o fato de que os Squamata apresentam um grande cinetismo craniano, com uma articulação móvel entre o quadrado e os ossos adjacentes (estreptostilia). Ela se relaciona ao arco temporal ventral incompleto, redução do esquamosal e da articulação quadrado/pterigóide. A exceção do grupo são os Amphisbaenia, que têm crânio acinético, modificação relacionada ao hábito subterrâneo (fossorial) (Evans, 1988).

Testudines

Testudines (tartarugas marinhas, cágados e jabutis) constituem, assim como Squamata, um grupo morfológicamente e ecologicamente diversificado com um rico registro fóssil (Gaffney, 1979; Gaffney & Meylan, 1988; Gaffney, 1990; Gaffney *et al.*, 1991; Joyce & Gauthier, 2004; Joyce *et al.*, 2004; Gaffney *et al.*, 2006; Joyce, 2007; Danilov & Parham, 2008). São reconhecidas duas grandes linhagens de tartarugas viventes: Pleurodira e

Cryptodira, sendo o segundo expressivamente mais diverso que o primeiro (Gaffney, 1979; Gaffney & Meylan, 1988; Gaffney *et al.*, 1991; Joyce, 2007). Tradicionalmente, estas duas linhagens são consideradas grupos irmãos, formando o clado Casichelydia (Gaffney, 1975; Gaffney & Meylan, 1988; Gaffney *et al.*, 1991), embora exista um debate recente sobre as relações entre as espécies que não fazem parte de nenhuma das duas linhagens e a definição apomórfica dos grandes grupos (ver Sterli *et al.*, 2007; Sterli & Joyce, 2007; Gaffney *et al.*, 2007; Sterli, 2008; Joyce *et al.*, 2009; Gaffney & Jenkins, 2009). Eugene Gaffney foi o pioneiro em estudos sobre a sistemática de Testudines utilizando sistemática filogenética e seus trabalhos constituem a nomenclatura taxonômica tradicional para o grupo. No entanto, descobertas recentes estão ampliando o conhecimento sobre a evolução das tartarugas, com destaque para a tartaruga mais antiga e basal: *Odontochelys semitestacea*, descrita recentemente (Li *et al.*, 2008). De qualquer forma, dois pontos importantes sobre a evolução de Testudines são consistentes na literatura: o monofiletismo de Testudines e a existência das duas linhagens atuais (Pleurodira e Cryptodira); embora a definição (apomórfica e nodal) dos dois grupos, bem como a datação para suas origens, constitua um dos principais debates atuais entre sistematistas de Testudines.

O aumento significativo de novas espécies fósseis descritas, em especial de Pleurodira (p.ex.: Gaffney *et al.*, 2006; Meylan *et al.*, 2009), e a inclusão maciça de dados moleculares na última década (p.ex.: Near *et al.*, 2005; Vargas-Ramirez *et al.*, 2008; Shaffer, 2009) permitiram a elaboração de hipóteses mais abrangentes sobre a evolução de Testudines. Por outro lado, o posicionamento das tartarugas dentro de Amniota ainda é motivo de debate e está longe de uma resolução amplamente aceita entre os especialistas (Gauthier *et al.*, 1988b; Lee, 1993; 1997; Rieppel & deBraga, 1996; deBraga and Rieppel, 1997; Rieppel & Reisz, 1999; Hedges & Poling, 1999; Cao *et al.*, 2000; Rieppel, 2000; Li *et al.*, 2008; mas ver Zardoya & Meyer, 2001; Hill, 2005; Lyson *et al.*, 2010; Scheyer *et al.*, 2010 para revisões recentes). Provavelmente, a dificuldade em se estabelecer o grupo irmão das tartarugas se deve ao plano corporal extremamente modificado observado em Testudines.

Abreviaturas Institucionais

AMNH (American Museum of Natural History, Nova Iorque, EUA); CPP (Centro de Pesquisas Paleontológicas “Llewellyn Ivor Price”, Uberaba, MG); DGM (Divisão de Geologia e Mineralogia, Departamento Nacional de Produção Mineral, Rio de Janeiro, RJ); DNPM (Departamento Nacional de Produção Mineral, Rio de Janeiro, RJ); MCT (Museu de Ciências da Terra, Departamento Nacional de Produção Mineral, Rio de Janeiro, RJ); MN (Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ); MPM (Museu de Paleontologia de Marília, SP).

O registro fóssil de Squamata no Cretáceo do Brasil

O registro fóssil de escamados terrestres para o Cretáceo do Brasil é extremamente limitado quando comparado principalmente com os registros do Cretáceo da Patagônia Argentina (Albino, 1996, 2007), é até agora, são representados por escassos registros de lagartos e serpentes (Candeiro, 2007; Hsiou, 2010). A maioria dos fósseis é proveniente dos sedimentos do Cretáceo Inferior e Superior das regiões nordeste e sudeste do país. Embora o objetivo deste capítulo seja o de enfatizar os escamados fósseis do Cretáceo Superior da região do Triângulo Mineiro, abordaremos em conjunto outros registros mesozóicos, no intuito de mostrar que os escamados fósseis do Brasil continuam pobremente conhecidos.

O primeiro lagarto formalmente descrito para o Cretáceo superior do Brasil foi *Pristiguana brasiliensis* Estes & Price (Figura 1), 1973 da Formação Marília (Grupo Bauru) procedente de Peirópolis, Triângulo Mineiro. Originalmente proposto como uma forma intermediária entre iguanídeos e teídeos, porém com mais afinidades aos iguanídeos, pela presença de forâmen parietal no limite frontoparietal, dentes altos e colunares, e pouca amplitude da abertura do canal de Meckel (e.g. Estes & Price, 1973). Entretanto, para Etheridge & De Queiroz (1988) *Pristiguana* seria um táxon com posição filogenética incerta entre os demais Squamata. Infelizmente, atualmente o holótipo de *Pristiguana brasiliensis* encontra-se extraviado (Carvalho, 2001; R. Machado, DNPM, comunicação pessoal), impossibilitando novos estudos acerca da anatomia comparada e de suas relações de parentesco. Além de

Pristiguana, para as mediações do Triângulo Mineiro, Candeiro *et al.* (2009) registraram a presença de um pequeno lagarto indeterminado também para a Formação Marília no Estado de São Paulo (Figura 2). Contudo, os autores supracitados não posicionaram tal espécime cladisticamente. Assim, esse material ainda necessita novos estudos para poder obter informações diagnósticas que permitirão o seu posicionamento filogenético entre as linhagens de Squamata (Iguania ou Scleroglossa). Recentemente, para a Formação Adamantina, na região do município de Presidente Prudente, Estado de São Paulo, foi descrito o lagarto *Brasiliguana prudentis* (Nava & Martinelli, 2011). Segundo os autores, este táxon seria um lagarto relacionado ao tradicional clado “Iguanidae” (*sensu* Estes *et al.*, 1988) do que aos lagartos acrodontes, e devido ao estado fragmentário do holótipo, apenas uma sinapomorfia pode ser atribuída ao clado Iguania (exclusivo de Phrynosomatidae, *sensu* Conrad, 2008): a presença de uma fraca inclinação da margem anterior do processo nasal da maxila. Assim, este representaria o segundo táxon de lagarto para o Cretáceo superior do Brasil (Nava & Martinelli, 2011).

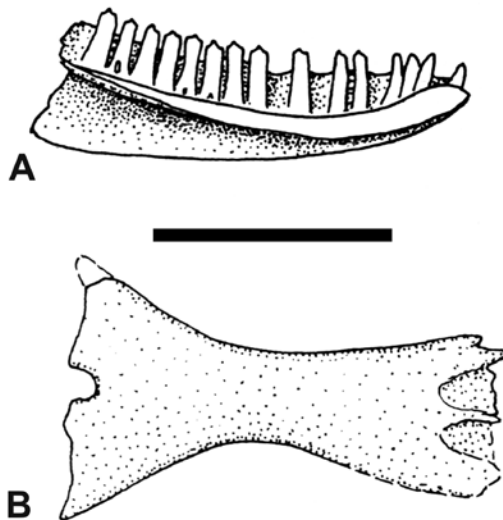


Figura 23. *Pristiguana brasiliensis* (DGM 552), A. vista medial do dentário esquerdo; B. vista dorsal do frontal (Modificado de Estes, 1983). Escala: 5 mm.

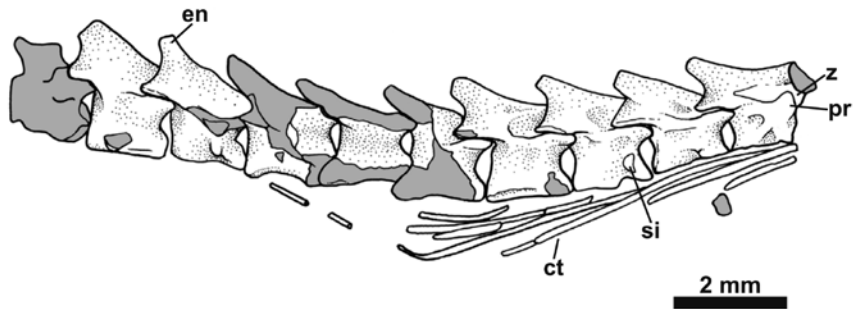


Figura 24. Squamata indeterminado (MPM 151 R), vista lateral da série vertebral (Modificado de Candeiro *et al.*, 2009). Escala: 2 mm. Abreviauras: ct, costelas; en, espinho neural; si, sinapófise; pr, pré-zigapófise; z, zigofene.

Dois lagartos basais do Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe descritos no final da década de 90: *Olindalacerta brasiliensis* (Evans & Yabumoto, 1998) e *Tijubina ponteii* (Bonfim-Júnior & Marques, 1997), os mais antigos da América do Sul, sendo filogeneticamente relacionados com a ancestralidade dos Squamata (Evans & Yabumoto, 1998; Bonfim-Júnior & Marques, 1997; Bonfim-Júnior & Ávila, 2002). Segundo Evans & Yabumoto (1998) e Kellner (1998), também para a Bacia do Araripe, haveria outro espécime de lagarto, ainda não estudado.

Serpentes são escassamente registradas para o Cretáceo Superior do Brasil. Para a Formação Adamantina/Vale do Rio do Peixe (Grupo Bauru), na região do vale do Ribeirão Buriti, no município de General Salgado (noroeste do Estado de São Paulo), Zaher *et al.* (2003) reportaram fragmentos vertebrais de um Anilioidea indeterminado. Segundo os autores, a mais antiga serpente brasileira, porém, este material ainda não foi formalmente descrito. Ainda para a Formação Adamantina, existem dois registros de serpentes indeterminadas, sendo um registro reportado por Bertini (1994), para a região do Triângulo Mineiro, e outro ainda em fase de estudo para a região de Monte Alto, Estado de São Paulo (Fachini & Iori, 2009; Fachini & Hsiou, 2011). Mais recentemente, para a região nordeste do Brasil, Hsiou *et al.* (2009) reportaram dois fragmentos vertebrais de prováveis Madtsoiidae para a Formação Itapecuru, Cretáceo Médio (Albiano-Cenomaniano inferior), do Estado do Maranhão.

O registro fóssil de Testudines no Cretáceo do Brasil

O registro fóssil de tartarugas para o Cretáceo do Brasil é relativamente abundante, embora seja notável uma grande quantidade de espécimes cuja identificação taxonômica esteja limitada a níveis taxonômicos mais abrangentes (como superfamílias) ou indeterminados (Oliveira & Romano, 2007; Oliveira *et al.*, 2009; Romano *et al.*, 2009). Esta problemática se deve à natureza dos fósseis encontrados, em sua maioria limitados a fragmentos de pós-crânio, o que inviabiliza um diagnóstico mais apurado. Outro ponto a se destacar é a evidente maior diversidade de pleurodiros no registro fossilífero brasileiro, em especial durante o Mesozóico. Provavelmente, o motivo para o registro mais abundante de Pleurodira esteja ligado a questões biogeográficas (Romano & Azevedo, 2006; Riff *et al.*, 2010; Romano *et al.*, In press), já que Pleurodira é um grupo de origem Gondwanica (Noonan & Chippindale, 2006; Romano & Azevedo, 2006; Romano *et al.*, No prelo).

O número de tartarugas representadas exclusivamente por fósseis reconhecidas no Brasil é de 22 espécies segundo a mais recente revisão sobre o tema (Oliveira & Romano, 2007). No entanto, comunicações mais recentes ampliam o número de espécies bem definidas descritas ou em fase de descrição e publicação (Gaffney *et al.*, 2006; Meylan *et al.*, 2009; Gallo *et al.*, 2009; E. Gaffney, comunicação pessoal) enquanto outras comunicações indicam a existência de sinônimos entre os nomes propostos (p.ex.: Gaffney *et al.*, 2006; Oliveira & Kellner, 2007; Romano, 2008; Oliveira *et al.*, 2009; Romano *et al.*, 2009). Além disso, uma nova revisão taxonômica sobre as tartarugas fósseis do Brasil encontra-se em desenvolvimento por G. Oliveira e P. Romano (P. Romano, observação pessoal). Dentre estas espécies, cinco provêm de depósitos do Cretáceo Superior da Bacia Bauru (*sensu* Fernandes & Coimbra, 1996): *Roxochelys harrisi* (PACHECO, 1913) (*nomen vanum*), *Bauruemys brasiliensis* (STAECHER, 1937) (*incertae sedis*), *Roxochelys wanderleyi* PRICE, 1953, *Bauruemys elegans* (SUÁREZ, 1969) e *Cambaremys langertoni* FRANÇA & LANGER, 2005; sendo esta última a única proveniente da região do Triângulo Mineiro.

Considerações sobre a fauna de Squamata no Triângulo Mineiro

Embora tenha ocorrido um notável incremento no conhecimento do registro fóssil de lagartos e serpentes para o Mesozóico da América do Sul (ver Albino, 1996, 2007), até agora alguns problemas ainda persistem. Muitas das dificuldades estão principalmente relacionadas à ausência de trabalhos de prospecção e coleta sistemática adequada para o estudo de escamados, cujos fósseis mesozóicos são geralmente restos ou fragmentos de dimensões pequenas. Isso talvez justifique o pouco material proveniente do Mesozóico brasileiro, que inclui o Cretáceo Superior dos estados de Minas Gerais e São Paulo (Formações Adamantina e Marília). Outros problemas são a ausência de trabalhos de integração dos dados para o Mesozóico e Cenozóico sul-americano, o que limita as possibilidades de interpretações sobre a evolução dos escamados na América do Sul.

Em relação ao Cretáceo Superior do Grupo Bauru, até recentemente, existia somente um único registro de escamado (*Pristiguanina brasiliensis* ESTES & PRICE, 1973) para a região do Triângulo Mineiro, e atualmente apenas mais três espécimes são conhecidos, sendo que dois deles ainda não foram formalmente descritos (Zaher *et al.*, 2003; Fachini & Iori, 2009; Fachini & Hsiou, 2011).

Assim, no intuito de incrementar o conhecimento sobre padrões de distribuição e evolução da fauna fóssil de lagartos e serpentes durante o Mesozóico brasileiro, é de suma importância aumentar os esforços de prospecção e coleta nas formações Adamantina e Marília da região do Triângulo Mineiro, bem como para outros depósitos do Cretáceo brasileiro, objetivando a descoberta de novos espécimes e novas formas.

Considerações sobre a fauna de Testudines no Triângulo Mineiro

Conforme mencionado, apenas uma espécie foi formalmente nomeada para a região do Triângulo Mineiro. Além desta, duas outras espécies encontram-se em vias de publicação e, ao contrário de *Cambaremys langertoni*, que é baseada somente em uma carapaça fragmentada, são baseadas exclusivamente em material craniano

(E. Gaffney, comunicação pessoal). Tais espécimes são conhecidos há bastante tempo e fazem parte da coleção do DNPM. Os mesmos permaneceram emprestados ao AMNH durante quase duas décadas para estudo. Outros materiais baseados apenas em cascos foram reportados há tempos por meio de uma comunicação curta de Campos & de Broin (1981), sendo tratados como Peirópolis A e B. A descrição destes dois cascos está presentes no mesmo trabalho de Gaffney e colaboradores que inclui os dois novos crânios, mas os autores não designam formalmente estes exemplares como nenhuma espécie nova devido à falta de caracteres diagnósticos confiáveis para a criação de uma espécie, tratando-os como espécies não nomeadas *incertae sedis* (P. Romano, observação pessoal). Todos os achados provêm do distrito de Peirópolis, MG.

Desta forma, não estando disponível ainda o trabalho de Gaffney e colaboradores, foi reconhecida apenas uma única espécie para a região do Triângulo Mineiro: *Cambaremys langertoni*. Desde sua descrição (França & Langer, 2005), esta espécie foi tratada em alguns artigos recentes (França & Langer, 2006; Oliveira & Romano, 2007; Romano, 2008; Romano *et al.*, 2009) onde seu posicionamento filogenético e validade taxonômica fora questionado. De acordo com a análise de França & Langer (2006), o posicionamento de *C. langertoni* dentro de Podocnemididae é incerto. Tal incerteza pode refletir a opinião explícita de Romano *et al.* (2009) de que *C. langertoni* trata-se de um sinônimo júnior de *Roxochelys wanderleyi*. De fato, os próprios autores da espécie reconhecem a fragilidade do táxon proposto quando indicam não haver características autapomórficas reconhecíveis em *Cambaremys* (França & Langer, 2005, p. 408) e também porque os dois caracteres que putativamente distinguem *Cambaremys* de *B. brasiliensis* podem ser explicados considerando-se o primeiro como um indivíduo juvenil (França & Langer, 2005, p. 408).

Desta forma, é evidente a fragilidade do *status* taxonômico de *Cambaremys langertoni*, uma vez que os caracteres apresentados são reconhecidamente insuficientes para justificar uma nova espécie e, tampouco, um novo gênero (ver Romano *et al.*, 2009 para comparação entre as espécies de tartarugas do Bauru; Figuras 3 e 4). Assim, conclui-se que a fauna de tartarugas do Triângulo Mineiro constitui um ponto de interesse e importância para

futuros estudos e que coletas em busca de espécimes com associação crânio-casco são de fundamental importância para elucidar o atual problema taxonômico entre as espécies de tartarugas da Bacia Bauru.

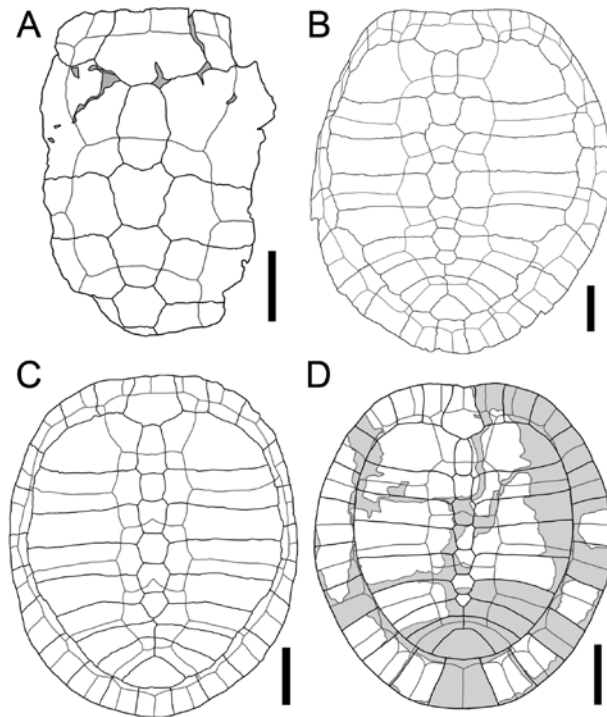


Figura 25. Desenho esquemático da carapaça de três espécies de tartarugas Pleurodira da Bacia Bauru. (A) *Roxochelys wanderleyi* (DGM 216-R); (B) *Roxochelys wanderleyi* (DGM sem número); (C) *Bauruemys elegans* (MN 6674-V); e (D) *Cambaremys langertoni* (CPP-0252). Em cinza: partes ausentes (Modificado de Romano et al., 2009). Escala: 50 mm.

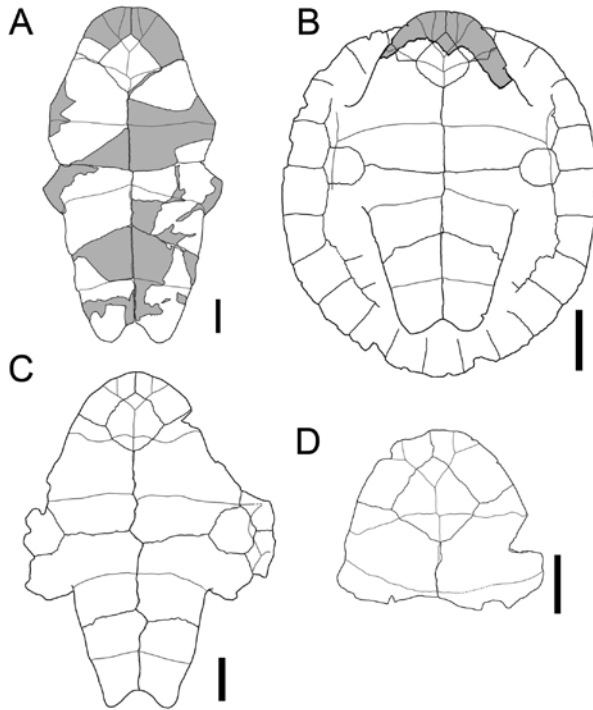


Figura 26. Desenho esquemático do plastrão de três espécies de tartarugas Pleurodira da Bacia Bauru. (A) *Bauruemys brasiliensis* (DGM 214-R); (B) *Bauruemys elegans* (MN 6674-V com as partes ausentes em cinza baseado em MN 6772-V); (C) *Roxochelys wanderleyi* (DGM sem número); e (D) *Roxochelys wanderleyi* (DGM 216-R). Em cinza: partes ausentes (Modificado de Romano *et al.*, 2009). Escala: 50 mm.

Agradecimentos

Somos gratos a Carlos Roberto Candeirol pelo convite para participar deste livro e a Rita Cassab (MCT, DNPM) e Rodrigo Machado (MCT, DNPM) por permitirem o acesso à coleção do DNPM para estudo. Gustavo Oliveira (MN) e Gene Gaffney (AMNH) colaboraram disponibilizando alguns dados não publicados. Marcelo de la Fuente (Museo de Historia Natural de San Rafael) e Adriana M. Albino (Universidad Nacional de Mar del Plata) colaboraram com a revisão do manuscrito. Agradecemos ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico pelos apoios recebidos (processos 150803/2010-9 de Annie Hsiou e 140812/2007-5 de Pedro Romano).

Referências

- ALBERT, E.M.; MAURO, D.S.; GARCÍA-PARÍS, M.; RÜBER, L.; ZARDOYA, R. Effect of taxon sampling on recovering the phylogeny of squamate reptiles based on complete mitochondrial genome and nuclear gene sequence data. **Gene**. v. 441, n. 1-2, p. 12-21. 2009.
- ALBINO, A.M. The South American Fossil Squamata (Reptilia: Lepidosauria). In: ARRATIA, G. (ed.) **Contributions of Southern South America to Vertebrate Paleontology**. München: Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen (Geologie und Paläontologie, 30 A), 1996. p. 185-202.
- _____. Lepidosauromorpha. In: GASPARINI, Z.; RODOLFO, L.; CORIA, A. (eds.) **Patagonian Mesozoic Reptiles - Life of the Past**. Bloomington: Indiana University Press, 2007. p. 87-115.
- BERTINI, R.J. Comments on the fossil amniotes from the Adamantina and Marília formations, continental Upper Cretaceous of the Paraná Basin, Southeastern Brazil (Part 2: Saurischia, Ornithischia, Mammalia, Conclusions and final Considerations). **Boletim de Resumos do III Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil**, Rio Claro, p. 101-104. 1994.
- BÖHME, M.U.; FRITZCH, G.; TIPPMANN, A.; SCHLEGEL, M.; BERENDONK, T.U. The complete mitochondrial genome of the green lizard *Lacerta viridis viridis* (Reptilia: Lacertidae) and its phylogenetic position within squamate reptiles. **Gene**. v. 394, p. 69-77. 2007.
- BONFIM-JÚNIOR, F.C.; MARQUES, S.R.B. Um novo lagarto do Cretáceo do Brasil (Lepidosauria, Squamata, Lacertilia – Formação Santana, Aptiano da Bacia do Araripe). **Anuário do Instituto de Geociências/UFRJ**. v. 20, p. 233-240. 1997.
- BONFIM-JÚNIOR, F.C.; ÁVILLA, L.D.S. Phylogenetic position of *Tijubina ponteii* Bonfim & Marques, 1997 (Lepidosauria, Squamata), a basal lizard from the Santana Formation, Lower Cretaceous of Brazil. **Journal of Vertebrate Paleontology**. v. 22 (Supplement), p. 37A. 2002.
- CAMPOS, D.A.; DE BROIN, F. 1981. Tartarugas fósseis do Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**. v. 53, n. 1, p. 210-211. 1981.
- CANDEIRO, C.R.A. Paleogeographic distribution of the terrestrial Squamate reptiles from the Cretaceous of Brazil. **Bioscience Journal**. v. 23, n. 1, p. 65-74. 2007.
- CANDEIRO, C.R.A.; NAVA, W.; MARTINELLI, A.G.; FORASIEPI, A.M.; SCANFERLA, C.A.; MUZZOPAPPA, P. New lizard record (Diapsida, Lepidosauria) from the Upper Cretaceous Adamantina Formation, Brazil. **Bulletin of Geociences**. v. 84, p. 573-576. 2009.
- CARVALHO, A.B. **Estudo taxonômico dos “lagartos” fósseis (Lepidosauria: Squamata) da Bacia de São José de Itaboraí (Paleoceno), Estado do Rio de Janeiro**. Dissertação (Mestrado em Zoologia) Universidade Federal do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro, 2001.
- CAO, Y.; SORENSON, M.D.; KUMAZAWA, Y.; MINDELL, D.P.; HASEGAWA, M. Phylogenetic position of turtles among amniotes: Evidence from mitochondrial and nuclear genes. **Gene**. v. 259, p. 139-148. 2000.

- CONRAD, J.L. Phylogeny and systematics of Squamata (Reptilia) based on morphology. **Bulletin of the American Museum of Natural History**. v. 310, p. 1-182. 2008.
- DANILOV, I.G.; PARHAM, J.F. A reassessment of some poorly known turtles from the Middle Jurassic of China, with comments on the antiquity of extant turtles. **Journal of Vertebrate Paleontology**. v. 28, n. 2, p. 306-318. 2008.
- DE BRAGA, M.; RIEPPEL, O. Reptile phylogeny and the interrelationships of turtles. **Zoological Journal of the Linnean Society**. v. 120, p. 281-354. 1997.
- ESTES, R.; DE QUEIROZ, K.; GAUTHIER, A. Phylogenetic relationships within Squamata. In: ESTES, R.; PREGILL, G. (eds.) **Phylogenetic Relationships of the Lizard Families**. California: Stanford University Press, 1988. p. 119-281.
- ESTES, R.; PRICE, L. Iguanid lizard from Upper Cretaceous of Brazil. **Science**. v. 180, p. 748-751. 1973.
- ETHERIDGE, R.; DE QUEIROZ, K. A phylogeny of Iguanidae. In: ESTES, R.; PREGILL, G. (eds.) **Phylogenetic Relationships of the Lizard Families**. California: Stanford University Press, 1988. p. 283-368.
- EVANS, S.E. The early history and relationships of the Diapsida. In: BENTON, M.J. (ed.) **The Phylogeny and Classification of the Tetrapods**. Vol. 1: Amphibians, Reptiles, Birds. Oxford: Clarendon Press, 1988. p. 221-260.
- _____. At the feet of the dinosaurs: the early history and radiation of lizards. **Biological Review**. v. 78, p. 513-551. 2003.
- EVANS, S.E.; BARBADILLO, L.J. Early Cretaceous lizards from Las Hoyas, Spain. **Zoological Journal of the Linnean Society**. v. 119, p. 23-49. 1997.
- EVANS, S.E. YABUMOTO, Y. A lizard from the Early Cretaceous Crato Formation, Araripe Basin, Brazil. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Mh**. v. 6, p. 349-364. 1988.
- FACHINI, T.S.; IORI, F.V. Primeiro registro fóssil de Squamata na região do município de Monte Alto, Estado de São Paulo (Bacia Bauru, Cretáceo Superior). **Livro de Resumos do XXI Congresso Brasileiro de Paleontologia**, Belém, p. 172. 2009.
- FACHINI, T.S.; HSIU, A.S. Presence of an “aniolioid” snake from the Late Cretaceous of Adamantina Formation, Brazil. **Abstracts from the IV Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados**, San Juan, CD-ROM. 2011.
- FERNANDES, L.A.; COIMBRA, A.M., A Bacia Bauru (Cretáceo Superior, Brasil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**. v. 68, n. 2, p. 195-205. 1996.
- FRANÇA, M.A.G. ; LANGER, M.C. A new freshwater turtle (Reptilia, Pleurodira, Podocnemidae) from the Upper Cretaceous (Maastrichtian) of Minas Gerais, Brazil. **Geodiversitas**. v. 27, p. 391-411. 2005.
- _____. Phylogenetic relationships of the Bauru Group turtles (Late Cretaceous Of South - Central Brazil). **Revista Brasileira de Paleontologia**. v. 9, n. 3, p. 365-373. 2006.
- GAFFNEY, E.S. A phylogeny and classification of the higher categories of turtles. **Bulletin of the American Museum of Natural History**. v. 155, p. 387-436. 1975.

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

_____. The comparative osteology of the Triassic turtle *Proganochelys*. **Bulletin of the American Museum of Natural History**. v. 194, p. 1-263. 1990.

GAFFNEY, E.S.; MEYLAN, P.A. A phylogeny of turtles. In: M. J. BENTON (ed.) **The phylogeny and classification of the tetrapods**. Vol 1: Amphibians, Reptiles, Birds. Oxford: Clarendon Press, 1988. p. 157-219.

GAFFNEY, E.S. & JENKINS, J.A.JR. The cranial morphology of *Kayentachelys*, an Early Jurassic cryptodire, and the early history of turtles. **Abstract Volume of Gaffney Turtle Symposium**, Drumheller, 2009, p. 59-63.

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

GAFFNEY, E.S.; RICH, T.H.; VICKERS-RICH, P.; CONSTANTINE, A.; VACCA, R.; KOOL, L. *Chubutemys*, a New Eucryptodiran Turtle from the Early Cretaceous of Argentina, and the Relationships of the Meiolaniidae. **American Museum Novitates**. v. 3599, p. 1-35. 2007.

GAFFNEY, E.S.; TONG, H.; MEYLAN, P.A. Evolution of the side-necked turtles: The families Bothremydidae, Euraxemydidae, and Araripemydidae. **Bulletin of the American Museum of Natural History**. v. 300, p. 1-700. 2006.

GALLO, V.; SILVA, H.M.A.; RAMOS, R.R.C.; PETRA, R.; ROMANO, P.S.R. A tartaruga Pleurodira mais antiga do Brasil. **Livro de Resumos do XXI Congresso Brasileiro de Paleontologia**, Belém, 2009, p.180-181.

GAUTHIER, J.; ESTES, R.; DE QUEIROZ, K. A phylogenetic analysis of the Lepidosauromorpha. In: ESTES, R.; PREGILL, G. (eds.) **Phylogenetic Relationships of the Lizard Families**. California: Stanford University Press, 1988a, p. 15-98.

GAUTHIER, J.; KLUGE, A. G.; ROWE, T. Amniote phylogeny and the importance of fossils. **Cladistics**. v. 4, p. 105-209. 1988b.

HEDGES, S.B.; POLING, L. A molecular phylogeny of reptiles. **Science**. v. 283, p. 998-1001. 1999.

HILL, R.V. 2005. Integration of Morphological Data Sets for Phylogenetic Analysis of Amniota: The Importance of Integumentary Characters and Increased Taxonomic Sampling. **Systematic Biology**. v. 54, n. 4, p. 530-547. 2005.

HSIOU, A.S. 2010. **Lagartos e serpentes (Lepidosauria, Squamata) do Mioceno médio-superior da região norte da América do Sul**. Tese (Doutorado em Geociências) Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, 2010.

HSIOU, A.S.; SANTOS, R.A.B.; MEDEIROS, M.A. 2009. First record of Madtsoiidae (Serpentes) from the Middle Cretaceous (Albian-Early Cenomanian) of Brazil. **Livro de Resumos do XXI Congresso Brasileiro de Paleontologia**, Belém, 2009, p. 90.

JOYCE, W.G. Phylogenetic relationships of Mesozoic turtles. **Bulletin of Peabody Museum of Natural History**. v. 48, p. 3-102. 2007.

JOYCE, W.G.; GAUTHIER, J.A. Palaeoecology of Triassic stem turtles sheds new light on turtle origins. **Proceedings of the Royal Society B**. v. 271, p. 1-5. 2004.

- JOYCE, W.G.; PARHAM, J.F.; GAUTHIER, J.A. Developing a protocol for the conversion of rank-based taxon names to phylogenetically defined clade names, as exemplified by turtles. **Journal of Paleontology**. v. 78, p. 989-1013. 2004.
- JOYCE, W.G.; LUCAS, S.G.; SCHEYER, T.M.; HECKERT, A.B.; HUNT, A.P. A thin-shelled reptile from the Late Triassic of North America and the origin of the turtle shell. **Proceedings of the Royal Society B**. v. 276, p. 507-513. 2009.
- KELLNER, A.W.A. Panorama e perspectiva do estudo de répteis fósseis no Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**. v. 70, p. 647-676. 1998.
- Kumazawa, Y. 2007. Mitochondrial genomes from major lizard families suggest their phylogenetic relationships and ancient radiations. **Gene** 388, 19-26.
- LEE, M.S.Y. The origin of the turtle body plan: Bridging a famous morphological gap. **Science**. v. 261, p. 1716-1720. 1993.
- _____. Reptile relationships turn turtle. **Nature**. v. 389, p. 245-246. 1997.
- _____. Convergent evolution and character correlation in burrowing reptiles; toward a resolution of squamate phylogeny. **Biological Journal of the Linnean Society**. v. 65, p. 369-453. 1998.
- _____. Soft anatomy, diffuse homoplasy, and the relationships of lizards and snakes. **Zoologica Scripta**. v. 29, p. 101-130. 2000.
- _____. Squamate phylogeny, taxon sampling, and data congruence. **Organisms, Diversity & Evolution**. v. 5, p. 25-45. 2005.
- LEE, M.S.Y.; CALDWELL, M.W. Adriosaurus and the affinities of mosasaurs, dolichosaurs, and snakes. **Journal of Paleontology**. v. 74, p. 915-937. 2000.
- LEE, M.S.Y.; SCANLON, J.D. Snake phylogeny based on osteology, soft anatomy and ecology. **Biological Review**. v. 77, p. 333-401. 2002.
- LI, C.; WU, X.-C.; RIEPPEL, O.; WANG, L.-T.; ZHAO, J. Ancestral turtle from the late Triassic of southwestern China. **Nature**. v. 456, p. 497-501. 2008.
- LYSON, T.R.; BEVER, G.S.; BHULLAR, B.A.S.; JOYCE, W.G.; GAUTHIER, J.A. Transitional fossils and the origin of turtles. **Biology Letters**, doi:10.1098/rsbl.2010.0371. 2010.
- MEYLAN, P.A.; GAFFNEY, E.S.; CAMPOS, D.A. *Caninemys*, a New Side-Necked Turtle (Pelomedusoides: Podocnemididae) from the Miocene of Brazil. **American Museum Novitates**. v. 3639, p. 1-26. 2009.
- NAVA, W.; MARTINELLI, A.G. A new squamate lizard from the Upper Cretaceous Adamantina Formation (Bauru Group), São Paulo State, Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**. v. 83, p. 291-299. 2011.
- NEAR, T.J.; MEYLAN, P.A.; SHAFFER, H.B. Assessing Concordance of Fossil Calibration Points in Molecular Clock Studies: An Example Using Turtles. **The American Naturalist**. v. 165, n. 2, p. 137-146. 2005.
- NOONAN, B.P.; CHIPPINDALE, P.T. Vicariant Origin of Malagasy Reptiles Supports Late Cretaceous Antarctic Land Bridge. **The American Naturalist**. v. 168, n. 6, p. 730-741. 2006.
- OLIVEIRA, G.R.; KELLNER, A.W.A. A new side-necked turtle (Pleurodira, Pelomedusoides) from the Santana Formation (Early Cretaceous), Araripe Basin, Northeastern Brazil. **Zootaxa**. v. 1425, p. 53-61. 2007.

- OLIVEIRA, G.R.; ROMANO, P.S.R. Histórico dos achados de tartarugas fósseis do Brasil. **Arquivos do Museu Nacional**. v. 65, n. 1, p. 113-133. 2007.
- OLIVEIRA, G.R.; ROMANO, P.S.R.; AZEVEDO, S.A.K.; KELLNER, A.W.A. The first Podocnemidera (Testudines, Pleurodira) from the Crato Formation, Araripe Basin, Brazil. **Abstract Volume of Gaffney Turtle Symposium**, Drumheller, 2009, p. 130-140.
- PACHECO, J.D.'A. 1913. Notas sobre a geologia do Valle do rio Grande a partir da fóz do rio Pardo até a sua confluencia com o rio Paranahyba. Exploração do rio Grande e seus afluentes. **Relatorio da Comissão Geográfica e Geológica**, p. 33-38. 1913.
- POUGH, F.H.; ANDREWS, R.M.; CADLE, J.E.; CRUMP, M.L.; SAVITZKY, A.H.; WELLS, K.D. 1998. **Herpetology**. New Jersey: Printice-Hall, 1998. 579 p.
- PRICE, I.L. Os Quelônios da Formação Bauru, Cretáceo terrestre do Brasil meridional. **Boletim do Departamento Nacional da Produção Mineral / Divisão de Geologia e Mineralogia**. v. 147, p. 1-34p. 1953.
- RIEPEL, O. The classification of the Squamata. In: BENTON, M.J. (ed.) **The Phylogeny and Classification of the Tetrapods**. Vol. 1: Amphibians, Reptiles, Birds. Oxford: Claredon Press, 1988. p. 261-293.
- _____. The Lepidosauromorpha: an overview with special emphasis on the Squamata. In: FRASER, N.; HANS-DIETER, S. (eds.) **In the Shadow of the Dinosaurs: Early Mesozoic Tetrapods**. New York: Cambridge University Press, 1994. p. 23-37.
- _____. Turtles as diapsid reptiles. **Zoologica Scripta**. v. 29, p. 199-212. 2000.
- RIEPEL O.; DE BRAGA M. Turtles as diapsid reptiles. **Nature**. v. 384, p. 453-455. 1996.
- RIEPEL, O.; REISZ, R.R. The Origin and Early Evolution of Turtles. **Annual Review of Ecology and Systematics**. v. 30, p. 1-22. 1999.
- RIFF, D.; ROMANO, P.S.R.; OLIVEIRA, G.R.; AGUILERA, O.A. 2010. Neogene crocodile and turtle fauna in northern South America. In HOORN, C.; WESSELINGH, F.P. (eds) **Amazonia, Landscape and Species Evolution: A Look into the Past**. Chichester: Wiley-Blackwell Publishing, 2010. p. 259-280.
- ROMANO, P.S.R. An unusual specimen of *Bauruemys elegans* and its implications for the taxonomy of the side-necked turtles from Bauru Basin (Upper Cretaceous of Brazil). **Journal of Vertebrate Paleontology**. v. 28 (supplement), p. 133A-134A. 2008.
- ROMANO, P.S.R.; AZEVEDO, S.A.K. Are extant pelomedusoid turtles relict of a widespread Cretaceous ancestor?. **South American Journal of Herpetology**. v. 1, p. 175-184. 2006.
- ROMANO, P.S.R.; OLIVEIRA, G.R.; AZEVEDO, S.A.K.; CAMPOS, D.A. Lumping the podocnemidid turtles species from Bauru Basin (Upper Cretaceous of southeastern of Brazil). **Abstract Volume of Gaffney Turtle Symposium**, Drumheller, 2009, p. 141-152.
- ROMANO, P.S.R.; OLIVEIRA, G.R.; AZEVEDO, S.A.K. No prelo. Relação entre América do Sul e África: filogenia e biogeografia de Pleurodira (Testudines) In: GALLO, V.; SILVA, H.M.A.; BRITO, P.M.; FIGUEIREDO, F.J. (eds) **Paleontologia de Vertebrados: Relações entre América do Sul e África**. Rio de Janeiro: Interciência, 2010, p. 227-243.

- SCHEYER, T.M.; KLEIN, N.; SANDER, P.M. Developmental palaeontology of Reptilia as revealed by histological studies. **Seminars in Cell & Developmental Biology**. v. 21, p. 462-470. 2010.
- SHAFFER, H.B. Turtles (Testudines). In HEDGES, S.B.; KUMAR, S. (eds) **The Timetree of Life**. Oxford: Oxford Biology, 2009. p.398-401.
- STAESCHE, K. *Podocnemis brasiliensis* n. sp. Aus der oberen Kreide Brasiliens. **Neues Jahrbuch der Mineralogie, Geologie und Paläontologie (Abteilung B)**. v. 77, p. 291-309. 1937.
- STERLI, J.; DE LA FUENTE, M.S.; ROUGIER, G.W. Anatomy and Relationships of *Palaeochersis talampayensis*, a Late Triassic Turtle from Argentina. **Palaeontographica Abteilung A**. v. 281, p. 1-61. 2007.
- STERLI, J.; JOYCE, W.G. Skull anatomy of the Lower Jurassic turtle *Kayentachelys aprix*. **Acta Palaeontologica Polonica**. v. 52, p. 675-694. 2007.
- STERLI, J. A new, nearly complete stem turtle from the Jurassic of South America with implications for turtle evolution. **Biology Letters**. v. 4, p. 286-289. 2008.
- SUÁREZ, J.M. Um quelônio da Formação Bauru. **Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Presidente Prudente**. v. 2, p. 35-54. 1969.
- TOWNSEND, T.M.; LARSON, A.; LOUIS, E.; MACEY, J.R. Molecular phylogenetics of Squamata: the position of snakes, amphisbaenians, and dibamids, and the root of the Squamata tree. **Systematic Biology**. v. 53, p. 735-757. 2004.
- VARGAS-RAMÍREZ, M.; CASTAÑO-MORA, O.V.; FRITZ, U. Molecular phylogeny and divergence times of ancient South American and Malagasy river turtles (Testudines: Pleurodira: Podocnemididae). **Organisms, Diversity & Evolution**. v. 8, p. 388-398. 2008.
- VIDAL, N.; HEDGES, S.B. The phylogeny of squamate reptiles (lizards, snakes and amphisbaenians) inferred from nine nuclear protein-coding genes. **Comptes Rendus Biologies**. v. 328, p. 1000-1008. 2005.
- WU, X.C.; BRINKMAN, D.B.; RUSSELL, A.P. *Sineoamphisbaena hexatabularis*, an amphisbaenian (Diapsida, Squamata) from the Upper Cretaceous redbeds at Bayan Mandahu (Inner Mongolia, People's Republic of China), and comments on the phylogenetic relationships of the Amphisbaenia. **Canadian Journal of Earth Sciences**. v. 33, p. 541-577. 1996.
- ZAHER, H.; LANGER, M.C.; FARA, E.; CARVALHO, I.S.; ARRUDA, J.T. A mais antiga serpente (Anilioidea) brasileira: Cretáceo Superior do Grupo Bauru, General Salgado, SP. **Paleontologia em Destaque** (Boletim Informativo da Sociedade Brasileira de Paleontologia). v. 18, n. 44, p. 50. 2003.
- ZARDOYA, R.; MEYER, A. The evolutionary position of turtles revised. **Naturwissenschaften**. v. 88, p. 193-200. 2001.
- ZUG, G.R.; VITT, L.J.; CALDWELL, J.P. 2001. **Herpetology** - An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles. 2. ed. San Diego: Academic Press, 2001. 630 p.

Nota adicionada após aceite do trabalho

Após recebimento da revisão e aceite deste capítulo, o artigo que inclui a descrição das novas espécies de tartarugas provenientes da região de Peirópolis mencionado ao longo do texto foi publicado (Gaffney *et al.*, 2011). Neste trabalho são descritas duas novas espécies baseadas em crânios: *Peiropemys mezzalirai* (holótipo: MCT 1497-R) e *Pricemys caiera* (holótipo MCT 1498-R). Ambas as espécies são incluídas na subfamília Podocnemidinae e os autores designam uma nova infrafamília (*Peiropemydodda*) para estas duas espécies e também *Lapparentemys vilavilensis*. No mesmo trabalho são descritos dois morfótipos *incertae sedis* não nomeados, tratados como “Peirópolis A” (MCT 1499-R) e “Peirópolis B” (DGM MCT sem número) e representados somente por cascos. Além disso, ressalta-se também, a existência de alguns fragmentos de casco provenientes da mesma região. Desta forma, é evidente que, mesmo com os recentes achados, os Testudines provindos do Triângulo Mineiro ainda necessitam de estudos de cunho taxonômico para se ter uma idéia mais clara da diversidade de formas representadas na região.

GAFFNEY, E.S.; MEYLAN, P.A.; WOOD, R.C.; SIMONS, E.; CAMPOS, D.A. Evolution of the side-necked turtles: The Family Podocnemididae. **Bulletin of the American Museum of Natural History**. v. 350, p. 1-237. 2011.