



Rita Isabel Rodrigues Vilas Boas
Licenciada em Biologia e Geologia



Tartarugas do Jurássico Superior de Portugal

Dissertação para obtenção do Grau de Mestre em
Paleontologia

Orientador: Octávio Mateus, Prof. Auxiliar, FCT-UNL

Júri:

Presidente: Professor Doutor Paulo Alexandre Rodrigues Roque Legoinha

Arguente: Doutor Luís Miguel Pires Ceríaco

Vocal: Professor Doutor Octávio João Madeira Mateus



FACULDADE DE
CIÊNCIAS E TECNOLOGIA
UNIVERSIDADE NOVA DE LISBOA

Dezembro, 2016

“Copyright” Rita Isabel Rodrigues Vilas Boas, FCT/UNL e UNL

A Faculdade de Ciências e Tecnologia e a Universidade Nova de Lisboa tem o direito, perpétuo e sem limites geográficos, de arquivar e publicar esta dissertação através de exemplares impressos reproduzidos em papel ou de forma digital, ou por qualquer outro meio conhecido ou que venha a ser inventado, e de a divulgar através de repositórios científicos e de admitir a sua cópia e distribuição com objetivos educacionais ou de investigação, não comerciais, desde que seja dado crédito ao autor e editor.

Agradecimentos

A elaboração da tese de mestrado não é só a concretização de um objectivo académico ao qual me propus, mas também o reflexo de extensas horas de estudo e trabalho. Gostaria de agradecer a todos aqueles que de alguma forma me ajudaram a alcançar este meu desejo.

Em primeiro lugar, gostaria de agradecer ao Professor Octávio Mateus por me ter aceite como sua orientanda. Um agradecimento acrescido pela disponibilidade, permanente incentivo, compreensão e paciência, pela confiança e estímulo constante em todos os momentos deste trabalho, e por fim, à simpatia e à amizade com que sempre me tratou.

Gostaria de agradecer a todos os membros do Museu da Lourinhã, pela disponibilidade manifestada em deixarem-me desenvolver o meu trabalho neste local e a amabilidade com que sempre me receberam. Em especial, muito obrigada à Carla Tomás pelo conhecimento laboratorial que me proporcionou e pela paciência. A todos os voluntários que me ajudaram na preparação laboratorial das tartarugas estudadas, em especial ao Gary Curto, João Conceição e João Veloso.

Ao Professor Paulo Legoinha e à Professora Ausenda Balbino que sempre se mostraram disponíveis para ajudar em qualquer situação. Ao Professor Walter Joyce, Professor Adán Pérez-García e ao Professor Jérémy Anquetin porque estiveram sempre disponíveis a responderem-me aos e-mails que lhes enviava com dúvidas. Ao Komlan Gnamatsi pela disponibilidade, paciência, ajuda prestada em todas as traduções e acima de tudo pela amizade.

À Joana Vilas Boas e à Catarina Gonçalves pela paciência e pelo facto de estarem sempre prontas a ajudar e arranjar soluções para a ilustração das tartarugas.

A todos os meus amigos (Marta Ladeira, Mariana Vilas Boas, Joana Damas, João Muchagata, Pedro Fialho, Sérgio Cardoso e Francisco Pinto), que me acompanharam durante todo o mestrado, pela amizade, apoio e pelos bons momentos que passamos juntos. Ao João Marinheiro que se mostrou sempre disponível a ajudar-me. Ao João Russo, João Marinheiro e Miguel Moreno Azanza por terem lido a minha tese e porque reviram, de forma crítica, a mesma.

Não poderia deixar de agradecer ao Eduardo Machado que esteve sempre presente. Que me incentivou a continuar todas as vezes que algum obstáculo interferia de alguma forma no meu caminho. Pela enorme paciência que sempre teve comigo. Pelo apoio, compreensão e incentivo.

Ao Filipe Coelho por me fazer ver que as coisas não são tão complicadas como eu imagino e que temos sempre de seguir em frente. Por me fazer feliz todos os dias.

Por fim, aos meus pais que sempre tiveram como objectivo de vida dar uma melhor educação às filhas. Nunca, mas nunca, desistiram e sempre fizeram de tudo pela minha felicidade. Agradeço mais uma vez à minha irmã que além de disponibilizar o seu tempo a ajudar-me com as imagens, também foi compreensiva e tolerante nos momentos mais difíceis.

Muito obrigada.

Tartarugas do Jurássico Superior de Portugal

Upper Jurassic turtles of Portugal

Resumo

Os sedimentos litorais do Jurássico Superior de Portugal, sobretudo do Kimmeridgiano e Titoniano, mostram um registo único e rico de tartarugas. Até ao momento, foram identificadas fósseis de Paracryptodira (Pleurosternidae), Eucryptodira basal (Plesiochelyidae e *Hylaeochelys*) e Pleurodira (Platycheilyidae).

Descrevem-se aqui quatro espécimes inéditos que compreendem carapaças e plastrão de tartarugas do Jurássico Superior da Bacia Lusitaniana do Membro da Praia Azul da Formação da Lourinhã, nomeadamente da Praia do Caniçal e Praia de Porto das Barcas, no concelho da Lourinhã, e na Praia Azul, no concelho de Torres Vedras. Os quatro espécimes do Museu da Lourinhã foram preparados, analisados e descritos, permitindo a sua identificação e classificação filogenética. O esqueleto craniano e apendicular continua raro e pouco conhecido.

Estes espécimes são atribuídos a Pleurosternidae *Selenemys lusitanica*, a Plesiochelyidae *Plesiochelys* e *Craspedochelys* e a Eucryptodira basal *Hylaeochelys kappa* o que é coerente com o já previamente reportado para a Bacia Lusitaniana. O espécime *Selenemys lusitanica* ML1247 e o holótipo de *Selenemys lusitanica* são os únicos espécimes de Pleurosternidae identificados no registo europeu do Kimmeridgiano superior. O espécime de *Hylaeochelys kappa* ML2033 tem caracteres distintos do holótipo de *H. kappa*, considerados aqui como variação interespecífica. Além disso, *Hylaeochelys kappa* ML2033 é a ocorrência de *Hylaeochelys* mais antiga conhecida, sugerindo que a origem do género poderá ser ibérica. Os espécimes *Plesiochelys* sp. ML425 e *Craspedochelys* sp. ML2164 não puderam ser identificados a nível específico devido à sua condição fragmentada.

Plesiochelyidae ocorre sobretudo em níveis transgressivos e de influência marinha, o que sugere um habitat marinho costeiro e alguma colonização marinha das tartarugas no Jurássico Superior, em linhagens que não deram origem às tartarugas marinhas do Cretácico Superior nem actuais, que têm uma carapaça mais fenestrada e leve.

Palavras-chave: Bacia Lusitaniana, Formação da Lourinhã, Jurássico Superior, Pleurosternidae, Plesiochelyidae, *Hylaeochelys*, tartarugas

Abstract

Coastal sediments of the Upper Jurassic of Portugal, especially the Kimmeridgian and Tithonian, show a unique and rich record of turtles. So far, the following fossils were identified: Paracryptodira (Pleurosternidae), Eucryptodira basal (Plesiochelyidae and *Hylaeochelys*) and Pleurodora (Platycheilyidae).

We describe here four new specimens including carapaces and plastrons of turtles of Upper Jurassic of the Lusitanian Basin, Praia Azul Member, Lourinhã Formation, namely Praia do Caniçal and Praia de Porto das Barcas in Lourinhã municipality, and Praia Azul, in Torres Vedras municipality. The four specimens of Lourinhã Museum, were prepared, analyzed and described, allowing their identification and phylogenetic classification. The cranial and appendicular skeleton is still rare and little known.

These specimens are assigned to Pleurosternidae *Selenemys lusitanica*, the Plesiochelyidae *Plesiochelys* and *Craspedocheys* and Eucryptodira basal *Hylaeochelys kappa* which is consistent with the previously reported to be present in the Lusitanian Basin. The specimen *Selenemys lusitanica* ML1247 and the holotype of *Selenemys lusitanica* are the only Pleurosternidae specimens identified in the Upper Kimmeridgian of the European register. The specimen *Hylaeochelys kappa* ML2033 has distinctive characters of *H. kappa* holotype, considered here as an interspecific variation. Furthermore, *Hylaeochelys kappa* ML2033 is the occurrence of the oldest known *Hylaeochelys*, suggesting that the origin of the genus may be Iberian. Specimens *Plesiochelys* sp. ML425 and *Craspedocheys* sp. ML2164, cannot be assigned to a specific level due to their fragmented condition.

Plesiochelyidae occur mainly at transgressive levels and of marine influence, which suggests a coastal marine habitat and some marine colonization of turtles in the Upper Jurassic, lineages of which did not lead to the sea turtles of the Upper Cretaceous nor the current ones, which have a more fenestrated and lighter carapace.

Keywords: Lusitanian Basin, Lourinhã Formation, Late Jurassic, Pleurosternidae, Plesiochelyidae, *Hylaeochelys*, turtles

Índice de conteúdos

1. Introdução.....	12
1.1 Anatomia osteológica	12
1.2 Origem, evolução e sistemática geral das tartarugas.....	14
1.3 Contribuição para a distinção das tartarugas fósseis de Portugal.....	16
1.4 Tartarugas fósseis portuguesas.....	18
Breve história do estudo das tartarugas fósseis em Portugal.....	18
Jurássico.....	20
Cretácico.....	21
Cenozóico.....	22
1.5 Semelhanças e diferenças entre Pleurosternidae, Plesiochelyidae, <i>Hylaeochelys</i> e Platycheilyidae.....	23
Pleurosternidade.....	24
Plesiochelyidade.....	32
<i>Hylaeochelys</i>	37
Platycheilyidae.....	41
1.6 Outros vertebrados do Jurássico Superior de Portugal.....	44
1.7 Objectivos.....	46
2. Material e Métodos.....	47
Espécimes estudados.....	47
Notas de terminologia e medidas.....	47
Métodos.....	47
3. Enquadramento paleogeográfico.....	48
3.1 O Jurássico da Bacia Lusitaniana.....	48
3.2 Formação da Lourinhã	50
Nomenclatura estratigráfica.....	50
Membros da Formação da Lourinhã.....	51
Membro Praia da Amoreira-Porto Novo.....	52
Membro da Praia Azul.....	52
Membro de Santa Rita.....	52
4. Corte da Praia do Caniçal	53
Localização e Enquadramento Geológico.....	53
5. Descrição de novos espécimes da Formação da Lourinhã.....	59
5.1 <i>Selenemys lusitanica</i> ML1247.....	59
Sistemática Paleontológica.....	59
Material.....	59
Diagnose.....	59
Descrição.....	61
Comparação.....	63
5.2 <i>Hylaeochelys kappa</i> ML2033.....	66
Sistemática Paleontológica.....	66
Material.....	66
Diagnose.....	66
Descrição.....	69
Comparação.....	71
5.3 <i>Plesiochelys</i> sp. ML425.....	73
Sistemática Paleontológica.....	73
Material.....	73
Diagnose.....	73

Descrição.....	73
Comparação.....	76
5.4 <i>Craspedochelys</i> sp. ML2164.....	78
Sistemática Paleontológica.....	78
Material.....	78
Diagnose.....	78
Descrição.....	82
Comparação.....	83
6. Classificação filogenética.....	87
Métodos.....	87
Discussão sobre a posição filogenética.....	90
7. Discussão: cronologia, paleogeografia, paleoambientes e paleobiologia	94
8. Conclusão.....	96
Referências citadas.....	97
Anexos.....	106
I. Dimensões da carapaça e plastrão	106
ML1247.....	106
ML2033.....	107
ML425.....	109
ML2164.....	110
II. Descrição dos caracteres originais usados por Joyce (2007) para a análise filogenética de todos os exemplares (ML1247, ML2033, ML425, ML2164).....	113
III. Descrição dos caracteres originais usados por Pérez-García <i>et al.</i> , (2015) para a análise filogenética do exemplar ML1247.....	118
IV. Matrizes de caracteres.....	123
ML1247.....	123 e 124
ML2033.....	125
ML425 e ML2164.....	126
V. Cladogramas das Testudinata incluindo os exemplares ML1247, ML2033, ML425 e ML2064 e os respectivos caracteres.....	127

Índice de figuras

Fig. 1: Anatomia de uma tartaruga.....	12
Fig. 2: Morfologia da carapaça e plastrão das tartarugas.....	13
Fig. 3: Evolução das tartarugas.....	15
Fig. 4: Mapa geológico da parte central-oeste de Portugal ilustrando todos os locais onde foram encontradas tartarugas fósseis do Jurássico Superior, até agora descritas.....	16
Fig. 5: Mapa mundo actual com a distribuição das tartarugas Paracryptodira (Pleurosternidae), Eucryptodira basais (Plesiochelyidae e <i>Hylaeochelys</i>) e Pleurodira (Platychelyidae).....	17
Fig. 6: Tartarugas do Jurássico Superior descobertas em Portugal.....	20
Fig. 7: Carapaça e plastrão da tartaruga <i>Rosasia soutoi</i>	21
Fig. 8: Tartarugas do Cenozóico descobertas em Portugal.....	22
Fig. 9: Distribuição actual do táxon Pleurosternidae.....	24
Fig. 10: Cladograma do táxon Paracryptodira.....	25
Fig. 11: Ilustração da carapaça das espécies de tartarugas Pleurosternidae do Norte da América.....	26
Fig. 12: Ilustração da carapaça das espécies de tartarugas Pleurosternidae da Europa.	28
Fig. 13: Fotografia e ilustração da carapaça e do plastrão da <i>Selenemys lusitanica</i>	29
Fig. 14: Distribuição actual do táxon Plesiochelyidae.....	32
Fig. 15: Fotografia e ilustração da carapaça e do plastrão de <i>Craspedochelys jaccardi</i> e <i>Plesiochelys etalloni</i>	33
Fig. 16: Fotografia e ilustração da carapaça e do plastrão de <i>Tholemys passmori</i> e <i>Tropidemys langii</i>	34
Fig. 17: Fotografia e ilustração da carapaça e do plastrão de <i>Plesiochelys</i> sp., <i>Craspedochelys choffati</i> e <i>Craspedochelys</i> sp. e de dois fragmentos da carapaça de uma tartaruga <i>Tropidemys</i> sp.	35
Fig. 18: Distribuição actual do táxon <i>Hylaeochelys</i>	37
Fig. 19: Fotografias e ilustrações da carapaça e do plastrão de <i>Hylaeochelys belli</i>	38
Fig. 20: Fotografia e ilustração da carapaça e do plastrão de <i>Hylaeochelys kappa</i>	39
Fig. 21: Distribuição actual do táxon Platychelyidae.....	41
Fig. 22: Ilustração da carapaça e do plastrão de <i>Platychelys oberndorferi</i> e <i>Notoemys laticentralis</i>	42
Fig. 23: Fragmento da carapaça de uma tartaruga Platychelyidae encontrado em Portugal.....	42
Fig. 24: Sequência simplificada das unidades litoestratigráficas e sismológicas da Bacia Lusitaniana.....	49
Fig. 25: Subdivisões litoestratigráficas da Bacia Lusitaniana, segundo as nomenclaturas adoptadas por diferentes autores.....	51
Fig. 26: Membros da Formação da Lourinhã na sub-bacia Consolação, segundo Mateus <i>et al.</i> , (2013).....	51
Fig. 27: Mapa geológico da parte central-oeste de Portugal que demonstra os locais onde foram encontrados os exemplares ML1247 e ML2033 (Praia do Caniçal), ML425 (Praia Porto das Barcas) e ML2164 (Praia Azul).....	53
Fig. 28: Fotografia do panorama geral da Praia do Caniçal.....	54
Fig. 29: Local da Praia do Caniçal onde foi descoberta a tartaruga ML2033.....	55
Fig. 30: Coluna e enquadramento litoestratigráfico da Praia do Caniçal.....	56
Fig. 31: Fotografia e ilustração da carapaça de <i>Selenemys lusitanica</i> ML1247, proveniente do Kimmeridgiano Superior da Praia do Caniçal (Lourinhã, Portugal).....	60
Fig. 32: Fotografia e ilustração do plastrão de <i>Selenemys lusitanica</i> ML1247, proveniente do Kimmeridgiano Superior da Praia do Caniçal (Lourinhã, Portugal).....	61
Fig. 33: Fotografia e ilustração da carapaça de <i>Hylaeochelys kappa</i> ML2033, proveniente do Kimmeridgiano Superior da Praia do Caniçal (Lourinhã, Portugal).....	67

Figura 34: Fotografia e ilustração do plastrão de <i>Hylaeochelys kappa</i> ML2033, proveniente do Kimmeridgiano Superior da Praia Porto das Barcas (Lourinhã, Portugal).....	68
Fig. 35: Fotografia e ilustração da carapaça de <i>Plesiochelys</i> sp. ML425, proveniente do Kimmeridgiano Superior da Praia Porto das Barcas (Lourinhã, Portugal).....	75
Fig. 36: Fotografia e ilustração da carapaça de <i>Craspedochelys</i> sp. ML2164, proveniente do Kimmeridgiano Superior da Praia Azul (Torres Vedras, Portugal).....	79
Fig. 37: Fotografia e ilustração da carapaça de <i>Craspedochelys</i> sp. ML2164 em vista lateral, proveniente do Kimmeridgiano Superior da Praia Azul (Torres Vedras, Portugal).....	80
Fig. 38: Fotografia e ilustração do plastrão e fotografia da carapaça de <i>Craspedochelys</i> sp. ML2164, proveniente do Kimmeridgiano Superior da Praia Azul (Torres Vedras, Portugal).....	81
Fig. 39: Cladogramas das Testudinata incluindo o exemplar ML1247.....	92
Fig. 40: Cladogramas das Testudinata incluindo os exemplares ML2033, ML425 e ML2064.....	93

Índice de tabelas

Tabela 1: Principais semelhanças e diferenças entre Pleurosternidae, Plesiochelyidae, <i>Hylaeochelys</i> e <i>Platychelyidae</i>	23
Tabela 2: Principais semelhanças e diferenças entre Pleurosternidae.....	30 e 31
Tabela 3: Principais diferenças entre <i>Plesiochelys</i> e <i>Craspedochelys</i>	36
Tabela 4: Principais semelhanças e diferenças entre <i>Plesiochelys</i> , <i>Craspedochelys</i> e <i>Tropidemys</i>	36
Tabela 5: Principais diferenças entre <i>Hylaeochelys</i>	40
Tabela 6: Principais diferenças entre <i>Platychelys</i> e <i>Notoemys</i>	43
Tabela 7. Principais diferenças entre as espécies de Pleurosternidae encontradas em Portugal (Pérez-García e Ortega, 2011).....	65
Tabela 8. Principais diferenças entre as espécies de <i>Hylaeochelys</i> encontradas em Portugal (Pérez-García, 2012a).....	72
Tabela 9. Principais semelhanças e diferenças entre <i>Plesiochelys</i> encontradas em Portugal (Pérez-García <i>et al.</i> , 2008)	77
Tabela 10. Principais semelhanças e diferenças entre <i>Craspedochelys</i> encontradas em Portugal: <i>Craspedochelys</i> sp. (MG-), <i>Craspedochelys choffati</i> (MG28) e <i>Craspedochelys</i> sp. (ML2164) (Sauvage, 1897-1898; Antunes <i>et al.</i> , 1988a)	85
Tabela 11. Principais diferenças entre <i>Craspedochelys picteti</i> (NMS 129, NMS 608), <i>Craspedochelys jaccardi</i> (MHNN FOS977, NMS 673) e <i>Craspedochelys</i> sp. (ML2164) (Anquetin <i>et al.</i> , 2014b).....	86

Abreviações Institucionais

AMNH - American Museum of Natural History, New York (New York, USA)
ALTSHN - Associação Leonel Trindade - Sociedade de História Natural (Torres Vedras, Portugal)
AR - Ariño collection, deposited in the Museo Aragonés de Paleontología (Teruel, Spain)
BMNH - British Museum Natural History (London, UK)
CAMSM - Sedgwick Museum, Department of Geology, University of Cambridge (Cambridge, UK)
CPT - Museo Aragonés de Paleontología (Teruel, Spain)
DNM - Dinosaur National Monument, Vernal, Utah (Utah, USA)
DORCM - Dorset County Museum (Dorchester, UK)
MAJ - Musée d'archéologie du Jura (Lons-le-Saunier, France)
MG - Museu Geológico (Lisboa, Portugal)
ML - Museu da Lourinhã (Lourinhã, Portugal)
MOZP - Museo Olsacher, Dirección Provincial de Minería, Zapala (Zapala, Argentina)
NHMUK - Natural History Museum (London, UK)
NHMW - Naturhistorisches Museum Wien (Wien, Austria)
NMS - Naturmuseum Solothurn (Solothurn, Switzerland)
OUM - Oxford University Museum (Oxford, UK)
SHN.LPP - Laboratório de Paleontologia e Paleoecologia da Sociedade de História Natural (Torres Vedras, Portugal)
SMSS - Sammlung des Museum der Stadt, Solothurn (Solothurn, Switzerland)

1. Introdução

O termo “tartaruga” designa habitualmente os répteis do clado Testudines Batsch, 1788, caracterizados pelo corpo protegido por uma carapaça e um plastrão, que têm como principal função garantir a protecção do corpo contra predadores e impactos físicos. O Testudines tem como sinónimo júnior Chelonia Agassiz, 1857 e Chelonii Latreille, 1800 e está integrado no táxon superior dos Testudinata Klein, 1760 (Dubois e Bour, 2010). Na literatura científica em Português estes répteis são muitas das vezes denominados de quelónios. Ao longo desta tese usa-se o termo “tartarugas” como sinónimo dos Testudines.

1.1 Anatomia osteológica

O esqueleto ósseo das tartarugas é composto por quatro partes: o craniano, o axial, o apendicular, e osteodermes. O esqueleto craniano inclui o crânio propriamente dito, a mandíbula e o aparelho hióide. O esqueleto axial é composto por vértebras e costelas fundidas que formam a carapaça. O plastrão é constituído por derivados do esqueleto axial e apendicular. O esqueleto apendicular pelos membros anteriores e posteriores, cintura escapular e pélvica (Fig. 1) (Wyneken e Witherington, 2001). Os osteodermes contribuem para parte da carapaça e plastrão.

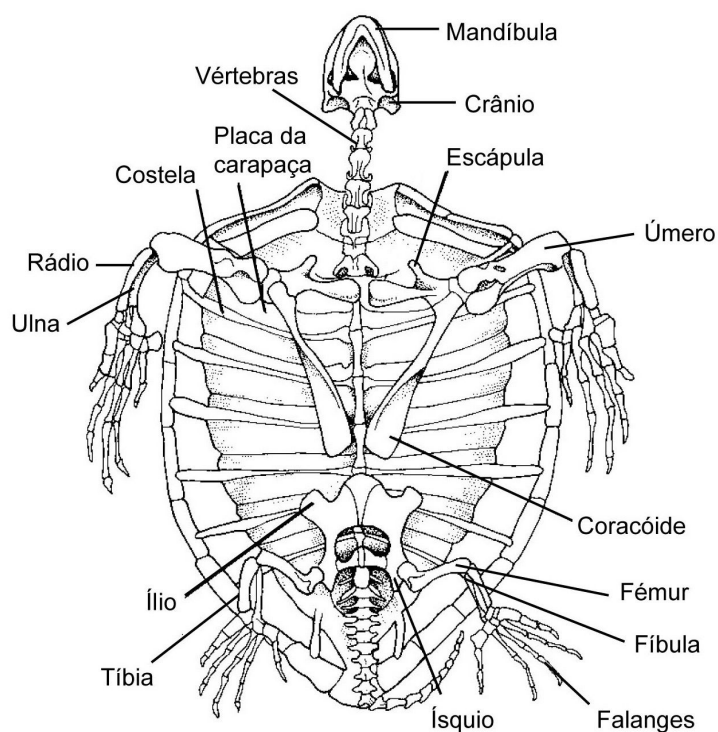


Fig. 1: Anatomia osteológica de uma tartaruga (adaptada de Benton, 2005).

Apresentam um crânio sólido, pequeno e sem aberturas temporais bem como a ausência de ouvidos externos. Ao invés de dentes apresentam a ranfoteca que é uma margem córnea, queratinosa, tanto na maxila como na mandíbula (Pough *et al.*, 2008) e que em algumas espécies forma um bico semelhante a uma ave.

A protecção óssea das tartarugas é composta por duas partes: uma dorsal e convexa, denominada por carapaça, e outra ventral e plana, denominada por plastrão. A carapaça e o plastrão estão ligados através de uma ponte de ligação (óssea ou cartilaginosa) de cada lado, deixando amplas

aberturas na parte da frente para a cabeça, nos braços e na parte de trás para as pernas e a cauda. Tanto a carapaça como o plastrão são compostos por placas ósseas e cobertos por escamas (Benton, 2005) (Fig. 2).

A carapaça é formada pela fusão das costelas, vértebras e de diversos elementos de ossificação dérmica, enquanto que o plastrão é formado anteriormente por clavículas e interclavículas, e posteriormente, por costelas abdominais (Pough *et al.*, 2008).

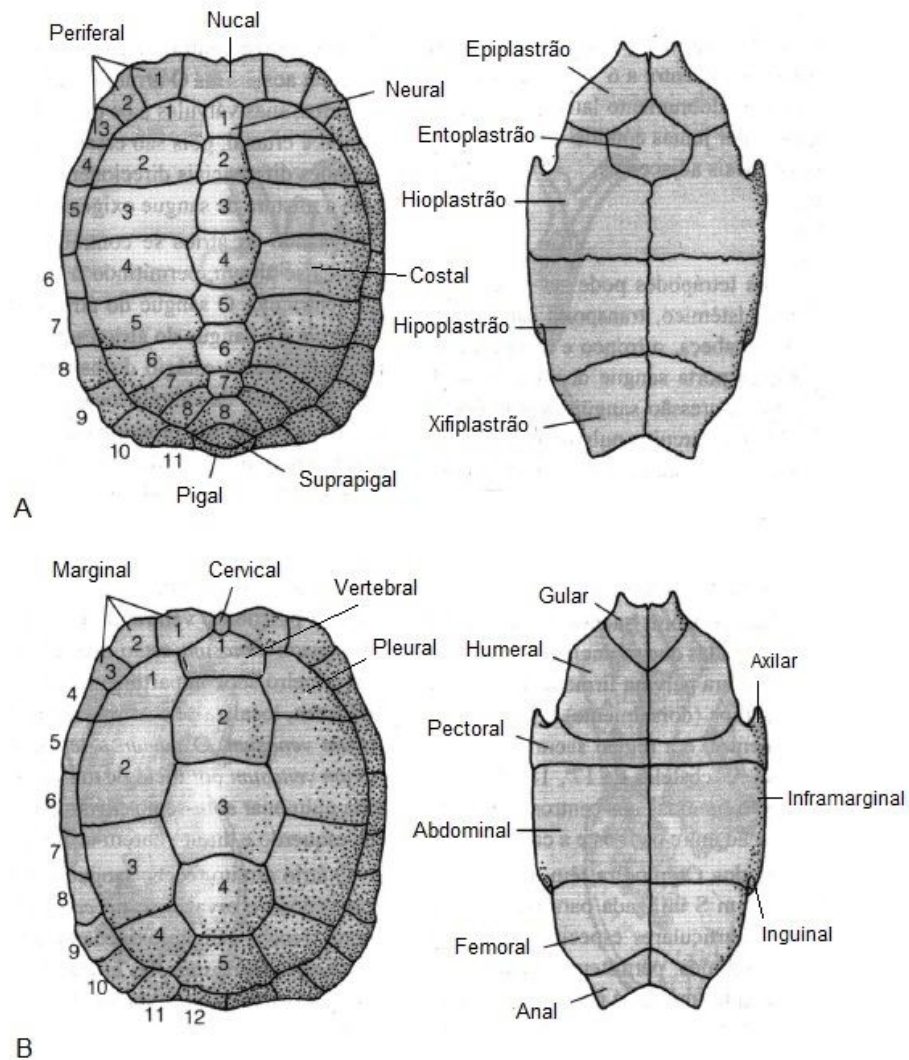


Fig. 2: Morfologia da carapaça e plastrão das tartarugas. A: Placas ósseas da carapaça e do plastrão; B: Escamas da carapaça e do plastrão (adaptada de Pough *et al.*, 2008). Em algumas tartarugas, como por exemplo da família Pleurosternidae, o plastrão apresenta mais uma placa óssea, o mesoplastrão, situado entre o hioplastrão e o hipoplastrão. Além disso, esta mesma família apresenta a escama extragular situada na porção anterior do plastrão.

1.2 Origem, evolução e sistemática geral das tartarugas

Em termos de sistemática paleontológica, as tartarugas, ou seja, o clado Testudines Batsch, 1788 são Reptilia Laurenti, 1768 e Diapsida Osborn, 1903.

Recentemente, realizaram-se dois estudos, Joyce, 2015 e Schoch e Sues, 2015, que apresentam uma teoria para a evolução das tartarugas (Fig. 3).

A história sobre as tartarugas tem início durante o Período Carbonífero (Pough *et al.*, 2008), quando os amniotas separaram-se em três linhas: anapsidas, diapsidas e sinapsidas. Durante muitos anos, os cientistas afirmavam que as tartarugas eram anapsidas, ou seja, não apresentavam fenestras temporais no crânio (Benton, 2005; Pough *et al.*, 2008), contudo Schoch e Sues, 2015 sugerem que as tartarugas são diapsidas modificados, animais com duas fenestras temporais só que ao longo do percurso evolutivo perderam-nas e actualmente não possuem nenhuma.

Num dos ramos mais basais da árvore evolutiva das tartarugas é posicionada a espécie *Eunotosaurus africanus* Seeley, 1892 (Joyce, 2015). Esta espécie foi encontrada nos depósitos sedimentares permianos (260 milhões de anos) da África do Sul e apresentava um evidente alargamento das costelas, ausência de plastrão e presença de duas fenestras temporais (Lyson *et al.*, 2013; Joyce, 2015; Schoch e Sues, 2015). Na Alemanha, em rochas do Triásico Médio (240 milhões de anos), foi encontrada a espécie *Pappochelys rosinae* Schoch e Sues, 2015 (Schoch e Sues, 2015). *Pappochelys rosinae* apresentava duas fenestras temporais, costelas expandidas e plastrão formado pela agregação e fusão das costelas abdominais, as gastrálias (Schoch e Sues, 2015). Na China, nos depósitos do início do Triásico Superior (220 milhões de anos), foi descoberta *Odontochelys semitestacea* Li *et al.*, 2008 (Li *et al.*, 2008). Esta espécie apresentava plastrão completamente desenvolvido mas apenas parte das placas ósseas da carapaça formadas, contudo é visível o alargamento das costelas, presença de dentes e ausência de fenestras temporais no crânio (Li *et al.*, 2008). *Proganochelys quenstedti* Baur, 1887 já é considerada uma tartaruga, sendo a mais antiga, viveu há 215 milhões de anos durante o Período Triásico Superior, e foi encontrada na Alemanha (Gaffney, 1990). Esta tartaruga apresentava bico córneo e pequenos dentes no palato, incapacidade de retraindo a cabeça para dentro da carapaça, pescoço com espinhos, sistema auditivo muito simples, ausência de fenestras temporais no crânio e as placas ósseas da carapaça ainda não estavam unidas às costelas (Gaffney, 1990).

As tartarugas do Jurássico já apresentavam carapaça e plastrão, não possuíam dentes e não eram capazes de retraindo o pescoço para dentro da carapaça, surgindo essa capacidade nas duas principais linhagens de tartarugas actuais, durante o Jurássico Superior (Benton, 2005). Assim, as tartarugas são distinguidas em Cryptodiras e Pleurodiras conforme a posição do pescoço quando a cabeça se encontra dentro da carapaça. As Cryptodiras retraem a cabeça para dentro da carapaça curvando o pescoço na forma de um S vertical e as Pleurodiras retraem a cabeça curvando o pescoço horizontalmente (Pough *et al.*, 2008).

As Testudines actuais são classificadas em 13 famílias com aproximadamente 346 espécies (reptile-database.org). Dez famílias de Testudines são Cryptodiras e três Pleurodiras. Actualmente, as tartarugas Cryptodiras são as únicas Testudines encontradas na maior parte do Hemisfério Norte, e existem formas aquáticas e terrestres na América do Sul, e terrestres em África. As tartarugas Pleurodiras são encontradas actualmente no Hemisfério Sul, contudo no Mesozóico e no Cenozóico tiveram uma distribuição mundial (Pough *et al.*, 2008).

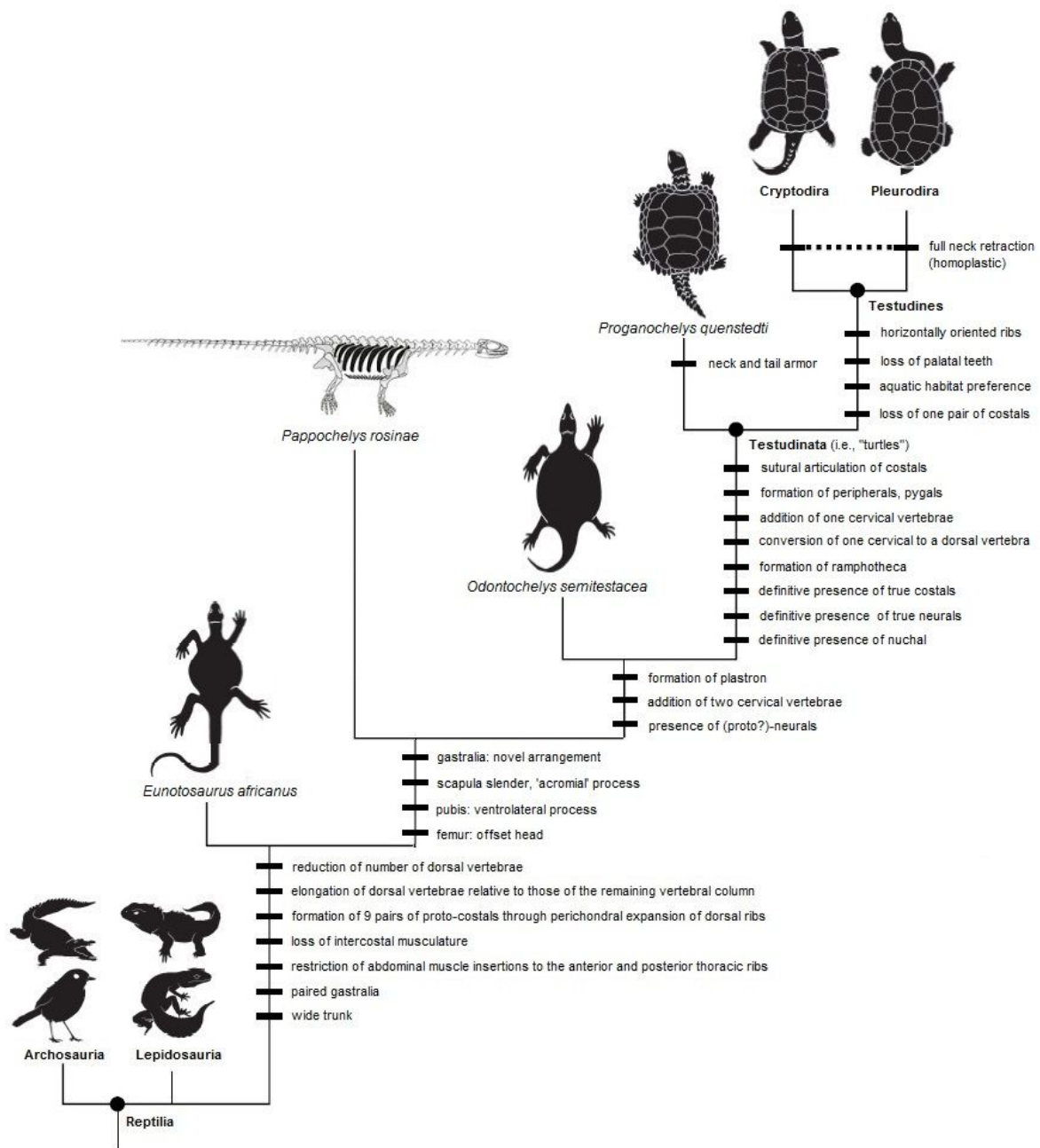


Fig. 3: Evolução das tartarugas (adaptada e modificada de Joyce, 2015 e Schoch e Sues, 2015).

1.3 Contribuição para a distinção das tartarugas fósseis de Portugal

O registo das tartarugas que habitaram Portugal (Fig. 4) durante o Jurássico Superior (Kimmeridgiano-Titoniano) é limitado. Foram identificadas tartarugas Paracryptodira (Pleurosternidae), Eucryptodira basais (Plesiochelyidae e *Hylaeochelys*) e Pleurodira (Platycheilyidae) (Pérez-García *et al.*, 2008; Ortega, F. *et al.*, 2009).

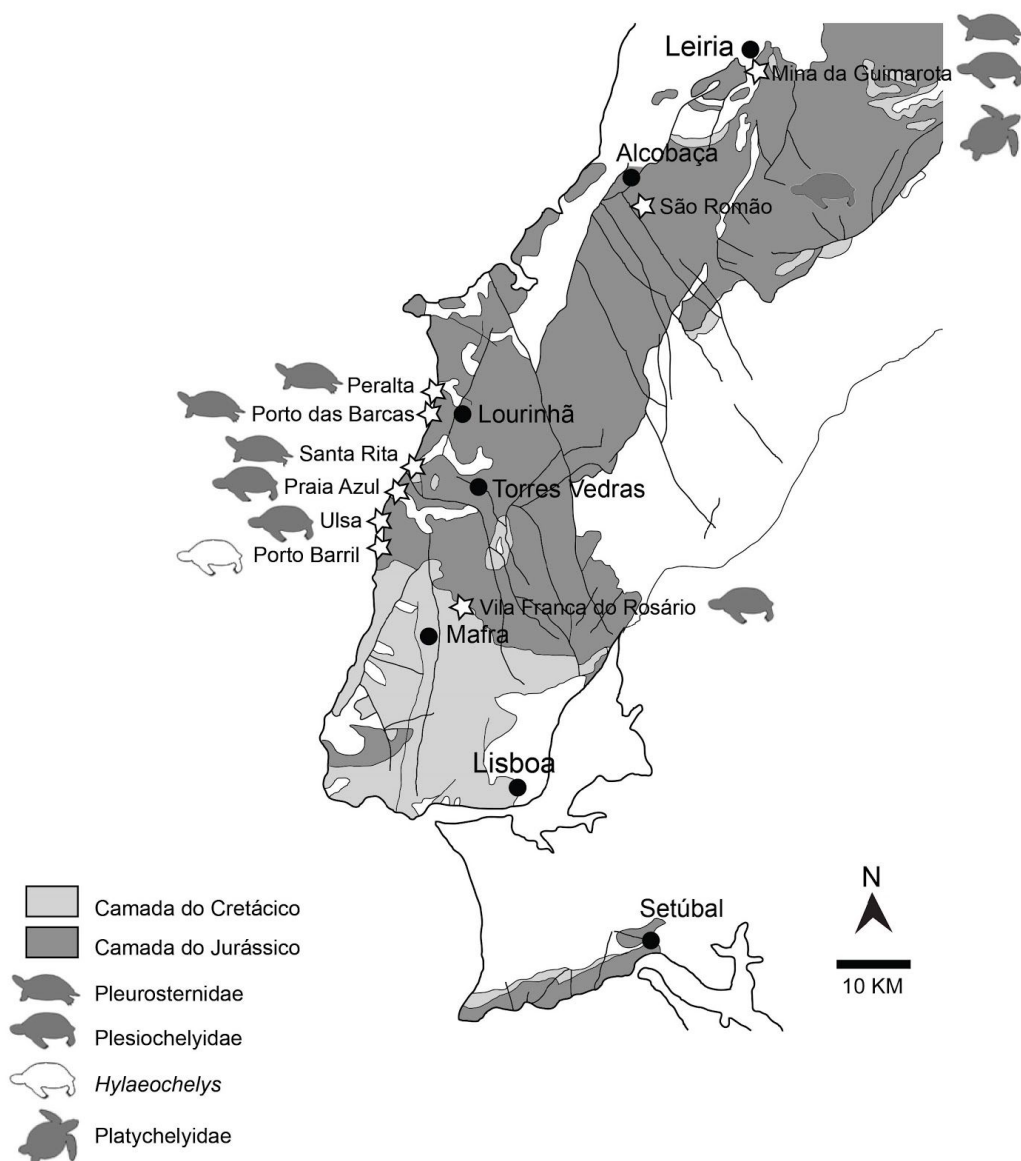
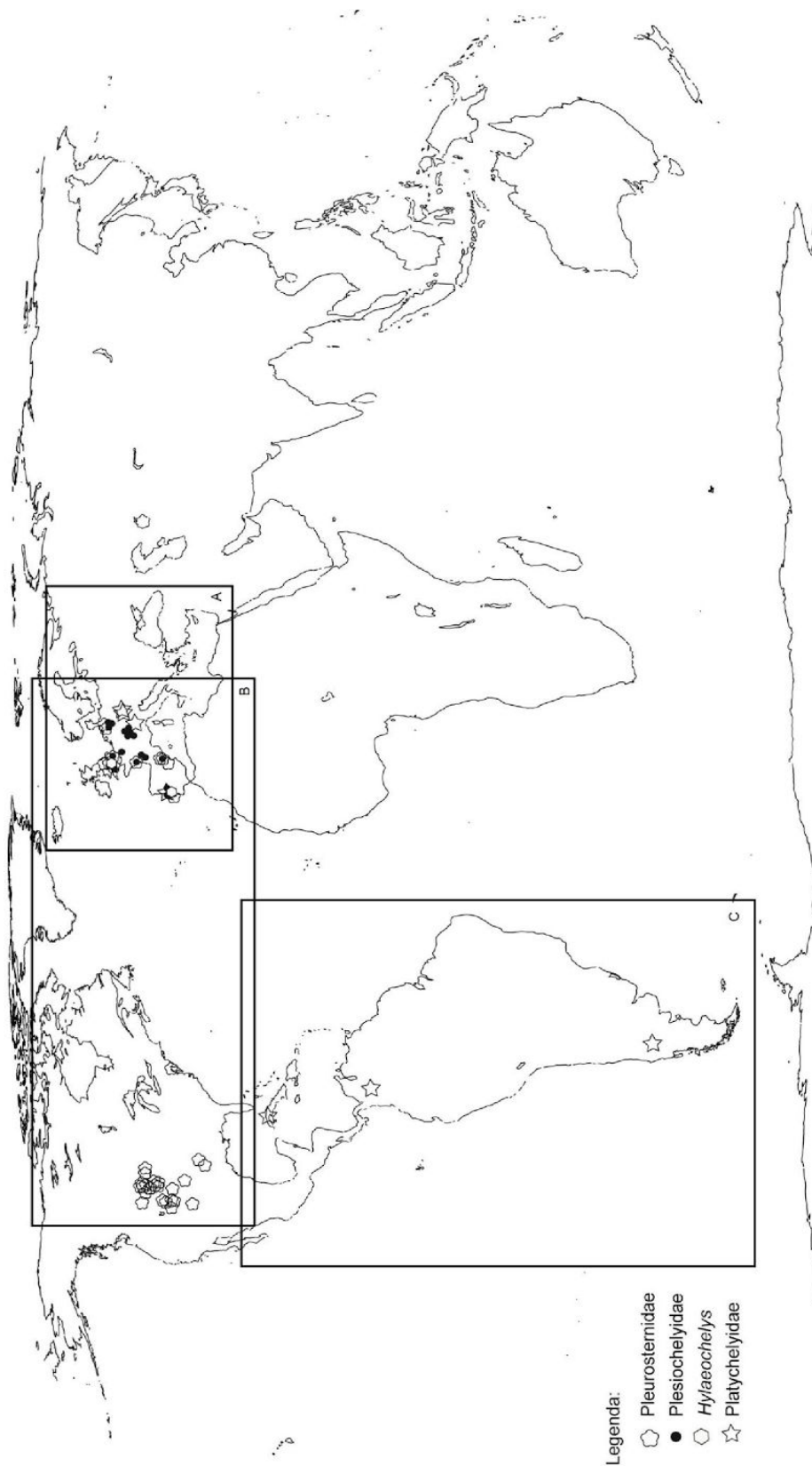


Fig. 4: Mapa geológico da parte central-oeste de Portugal ilustrando todos os locais onde foram encontradas tartarugas fósseis do Jurássico Superior, até agora descritas. Os símbolos das tartarugas são apenas ilustrativos (adaptada de Pérez-García e Ortega, 2011; Pérez-García, 2009a).

De forma a uma melhor e mais rápida classificação destas tartarugas, optámos por apresentar as principais características da carapaça e do plastrão de cada táxon. O crânio e o esqueleto apendicular não serão abordados.



Legenda:

- Pleurosternidae
- Plesiochelyidae
- Hylaeochelys
- ☆ Platycheilydae

Fig. 5: Mapa mundo actual com a distribuição das tartarugas Paracryptodira (Pleurosternidae), Eucryptodira basais (Plesiochelyidae e Hylaeochelys) e Pleurodira (Platycheilydae). A. Mapa da Europa; Neste mapa estão presentes Pleurosternidae, Plesiochelyidae, Hylaeochelys e Platycheilydae. B. Mapa da América Central e da América do Norte; Neste mapa estão presentes Pleurosternidae, Plesiochelyidae e Platycheilydae. C. Neste mapa estão presentes Platycheilydae.

1.4 Tartarugas fósseis portuguesas

Breve história do estudo das tartarugas fósseis em Portugal

Em 1850, Carlos Ribeiro (1813-1882), considerado um dos principais fundadores da geologia portuguesa, estabelece relações com o geólogo britânico Daniel Sharpe (1806-1856), durante os anos que este último vivera no nosso país. Daniel Sharpe já teria feito alguns trabalhos sobre a geologia portuguesa. A investigação de Ribeiro permitiu corrigir algumas observações feitas por Sharpe, que levou-o a um reconhecimento internacional (Antunes, 2000). Em 1853, Ribeiro e Sharpe fazem a primeira referência relativamente aos primeiros vertebrados Mesozóicos encontrados em Portugal referindo-se, precisamente, a tartarugas fósseis do Jurássico Superior, «*Jurassic Series - In the Val de Gorgoraõ, half a mile north of Coimbra, is a limestone with many species of shells, the same as those of Mealhada, which probably belongs to the Inferior Oolite. This rests on the limestone of Montarroio in Coimbra, in which were found the carapace of a Turtle and many shells [...]*» Ribeiro e Sharpe (1853). Em 1878, durante o Congresso Internacional de Geologia realizado em Paris, o suíço Paul Choffat (1849-1919) conheceu Carlos Ribeiro. Ribeiro convidou-o a estudar as formações jurássicas e no mesmo ano Paul Choffat veio para Portugal, onde permaneceu durante 40 anos. Em 1883, Paul Choffat foi oficialmente contratado como geólogo dos Serviços Geológicos de Portugal (Antunes, 2000). Segundo Antunes *et al.*, 1988a, Paul Choffat descobriu uma carapaça de tartaruga quase completa em Vila Franca do Rosário (Mafra) (provavelmente do Titoniano). Na etiqueta dessa carapaça era visível a data 1870 (Antunes *et al.*, 1988a), contudo Paul Choffat só veio a Portugal pela primeira vez em 1878 (Antunes, 2000). Esta carapaça foi descrita mais tarde por Sauvage (1897-1898) como *Plesiochelys choffati*. A morte de importantes nomes da geologia portuguesa no fim do século XVIII e início do século XIX, como Carlos Ribeiro, Nery Delgado (1835-1908), Paul Choffat, entre outros, fez com que a produção da investigação paleontológica portuguesa fosse quase nula. Uma renovação desta situação foi desencadeada por Carrington da Costa (1891-1982), professor catedrático da Faculdade de Ciências do Porto, que apesar dos seus trabalhos terem sido muito limitados, incentivou outros para esta área (Antunes, 2000). Em 1940, Carrington da Costa publicou sobre a tartaruga *Rosasia sotoi* do Cretácico de Agradas (Aveiro) (Carrington da Costa, 1940).

Em 1959, Walter Kühne (1911-1991), especialista em mamíferos primitivos, interessou-se pela Mina da Guimarães. Esta mina revelou ser rica em diversas espécies de animais e plantas levando ao interesse de paleontólogos estrangeiros de variadas especialidades. Assim, os Serviços Geológicos de Portugal autorizou que a maioria do espólio desta mina saísse do país com o objectivo de ser estudado e uma vez concluídos esses estudos, todo o material seria devolvido. Proveniente do Jurássico da Mina da Guimarães, Bräm (1973) reporta e figura fósseis de tartaruga Plesiochelyidae e Carettochelyidae e ainda alguns fragmentos de carapaça e de plastrão de família não identificada, sendo confirmada mais tarde por Gassner (2000), Lapparent de Broin (2001) e Scheyer (2007). Nesta mesma mina, em 1990, foram também encontrados ovos de tartaruga, descritos por Rolf Kohring (1959-2012) (Kohring, 1990).

A Universidade Nova de Lisboa implantou um núcleo particularmente produtivo no âmbito da Paleontologia, inicialmente integrado por paleontólogos de Lisboa, incluindo Miguel Telles Antunes (Antunes, 2000). Alguns dos estudos de Antunes incluem tartarugas fósseis portuguesas. Em 1975, foi encontrado fragmentos de uma tartaruga em Naia (Viseu), que Antunes (1977) classificou como *Cheirogaster* sp. Em 1988, Antunes *et al.*, (1988a) descreveu *Plesiochelys* de São Romão, reclassificada mais tarde, pelo mesmo, como *Craspedochelys cf. jaccardi*. O mesmo autor, em 2003, encontrou fragmentos da carapaça e do plastrão de uma tartaruga a qual classificou como *Neochelys* sp. (Lapparent de Broin, 2003).

A partir de 2008 até 2016, os estudos feitos em Portugal de tartarugas fósseis têm sido sobretudo realizados pelos espanhóis Adán Pérez-García e Francisco Ortega, que descreveram, classificaram e denominaram tartarugas como *Plesiochelys* sp., *Craspedochelys choffati*, *Selenemys lusitanica*, *Hylaeochelys kappa* e *Tropidemys* sp. (Pérez-García *et al.*, 2008; Pérez-García e Ortega,

2011; Pérez-García *et al.*, 2013; Pérez-García e Ortega, 2014; Pérez-García, 2015). Até ao momento, Pérez-García e Ortega foram os autores que descreveram mais tartarugas de Portugal.

Jurássico

O registo fóssil do Kimmeridgiano-Titoniano demonstra um dos momentos de maior expansão e diversidade das tartarugas portuguesas (Lapparent de Broin, 2001; Pérez-García *et al.*, 2008). Deste período, foram reconhecidas tartarugas Paracryptodira (Pleurosternidae), Eucryptodira basal (Plesiochelyidae e *Hylaeochelys*) e Pleurodira (Platychelyidae) (Fig. 6) (Pérez-García *et al.*, 2008; Ortega *et al.*, 2009).

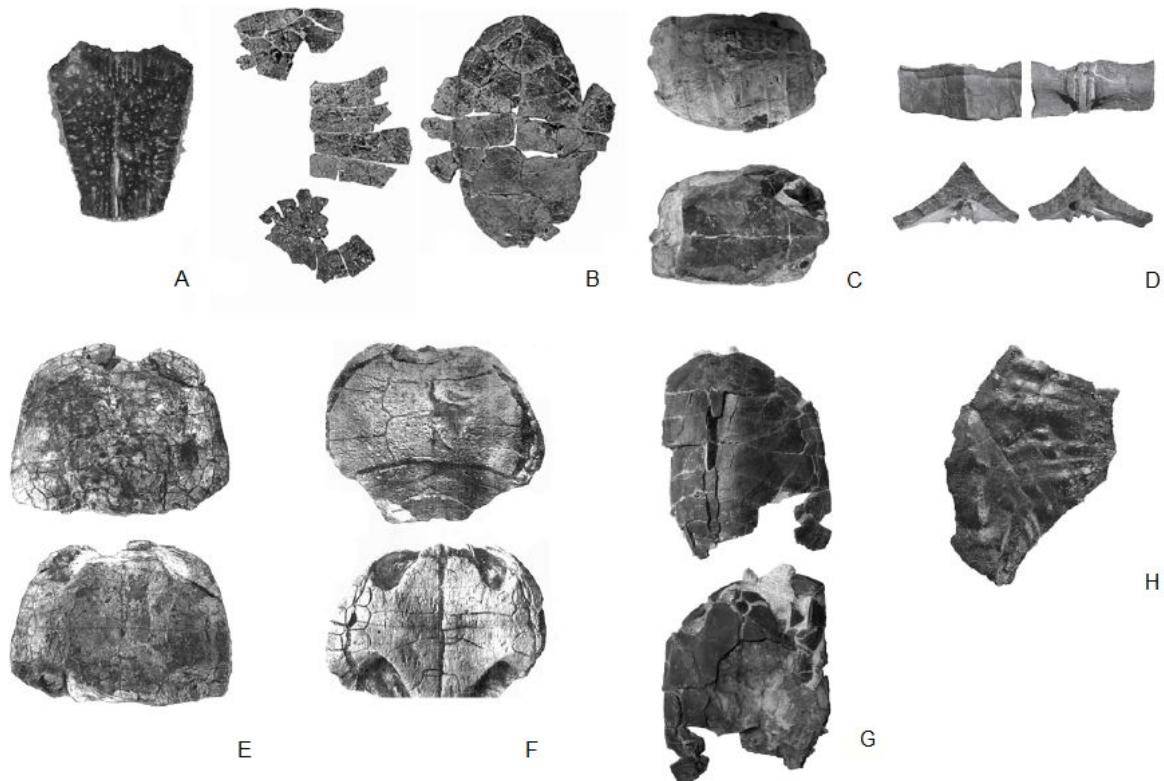


Fig. 6: Tartarugas do Jurássico Superior descobertas em Portugal. A: Neural da carapaça de uma tartaruga Pleurosternidae, MG (sem número na referência original), proveniente da Mina da Guimarota, Leiria (Portugal), Kimmeridgiano médio (Jurássico Superior) (Gassner, 2000); B: *Selenemys lusitanica*, ALTSHN.066, proveniente de Santa Rita, Torres Vedras (Portugal), Kimmeridgiano superior (Jurássico Superior) (Pérez-García e Ortega, 2011); C: *Plesiochelys* sp., ALTSHN.ULS.0016, proveniente de Ulsa, Torres Vedras (Portugal), Titoniano (Jurássico Superior) (Pérez-García *et al.*, 2008); D: Fragmento da carapaça de uma tartaruga *Tropidemys* sp., SHN.LPP 173, proveniente da Praia Azul, Torres Vedras (Portugal), Kimmeridgiano superior-Titoniano inferior (Jurássico Superior) (Pérez-García, 2015); E: *Craspedochelys* sp., MG (sem número na referência original), proveniente de São Romão, Alcobaça (Portugal), Kimmeridgiano superior (Jurássico Superior) (Antunes *et al.*, 1988a, Prancha I); F: *Craspedochelys choffati*, MG28, proveniente de Vila Franca do Rosário, Mafra (Portugal), Titoniano (Jurássico Superior) (Sauvage 1897-1898, Prancha VI); G: *Hylaeochelys kappa*, SHN.LPP 172, proveniente de Porto Barril, Mafra (Portugal), Titoniano médio-superior (Jurássico Superior) (Pérez-García e Ortega, 2014); H: Fragmento da carapaça de uma tartaruga Platychelyidae, MG (sem número na referência original), proveniente da Mina da Guimarota, Leiria (Portugal), Kimmeridgiano médio (Jurássico Superior) (Gassner, 2000). As imagens não estão à mesma escala. Vistas dorsais e ventrais.

Na revisão de fósseis da Mina da Guimarota (Leiria), incluindo os exemplares analisados por Gassner (2000), e dos depósitos aluviais de Porto das Barcas (Lourinhã, Kimmeridgiano-Titoniano) verificou-se a presença de placas isoladas atribuídas a Pleurosternidae (Lapparent de Broin 2001; Scheyer 2007; Scheyer e Anquetin, 2008, Pérez-García *et al.*, 2008). Recentemente, encontrou-se material bem preservado e mais completo de Pleurosternidae correspondente a uma carapaça e um

plastrão proveniente de Santa Rita (Torres Vedras), tal como uma carapaça e um plastrão fragmentado e elementos desarticulados provenientes de Peralta (Lourinhã), recolhidos dos níveis do Kimmeridgiano superior da Bacia Lusitaniana (Pérez-García e Ortega, 2011). A carapaça de Santa Rita (Torres Vedras) foi designada como holótipo de *Selenemys lusitanica* (Pérez-García e Ortega, 2011).

Os restos mais antigos de Plesiochelyidae identificados em Portugal são provenientes do Kimmeridgiano médio da Mina da Guimarota (Leiria) (Bräm, 1973; Antunes *et al.*, 1988a). Em 1988, foi encontrada uma carapaça proveniente de São Romão (camadas de Alcobaça, Kimmeridgiano superior) e classificada como pertencente a *Plesiochelys* Antunes *et al.*, 1988a. Posteriormente, esta mesma carapaça foi citada *Craspedochelys cf. jaccardi* (Antunes *et al.*, 1988a) e *Craspedochelys* sp. (Lapparent de Broin *et al.*, 1996). Em Vila Franca do Rosário (Mafra, Formação do Freixial, Titoniano), Sauvage (1897-1898) descreveu um exemplar *Plesiochelys choffati*, contudo Antunes *et al.*, (1988a) classificou-a como *Craspedochelys*. Pérez-García (2012b) refere-se a esta tartaruga sendo *Craspedochelys choffati*, mas não fornece qualquer diagnóstico. Pérez-García *et al.*, (2008) descreveu uma carapaça incompleta de *Plesiochelys* sp. da Formação do Freixial (Titoniano) em Ulsa, Torres Vedras. Na Praia Azul (Torres Vedras; Kimmeridgiano superior-Titoniano inferior), Pérez-García (2015) descreve fragmentos de carapaça de *Tropidemys* sp. Estas quatro tartarugas (*Craspedochelys* sp., *Craspedochelys choffati*, *Plesiochelys* sp. e *Tropidemys* sp.) são consideradas representantes de Plesiochelyidae e têm uma maior radiação durante o Jurássico Superior do que observado noutros taxónes (Ortega *et al.*, 2009).

Pérez-García e Ortega (2014) reportam uma carapaça de tartaruga de Porto Barril (Mafra; Formação do Freixial, Titoniano médio-superior), à qual denominaram *Hylaeochelys kappa*, uma Eucryptodira basal, não-Plesiochelyidae. Esta é a mais antiga ocorrência deste género no mundo (Pérez-García e Ortega, 2014).

Platycheilyidae foi reconhecida para a Mina da Guimarota (Leiria, Kimmeridgiano médio) (Bräm, 1973; Gassner, 2000; Pérez-García *et al.*, 2009).

Cretácico

Em Boca do Chapim (Sesimbra) foi descoberta uma carapaça do Cretácico Inferior de uma linhagem próxima de Chelidae (Broin, 1988). No Cretácico Superior, o registo das tartarugas descritas é mais reduzido que no Jurássico. O táxon mais representativo e conhecido é a pleurodira Bothremydidae, *Rosasia sotoi*, descrita por Carrington da Costa (1940), proveniente do Campaniano-Maastrichtiano de Agradas (Aveiro), sendo um táxon exclusivo de Portugal no estado actual do conhecimento (Fig. 7). Do Cenomaniano do Monte de Montachique (Mafra e Loures) provém um crânio de pleurodira (espécime inédito FCT-UNL; Octávio Mateus, verbatim).

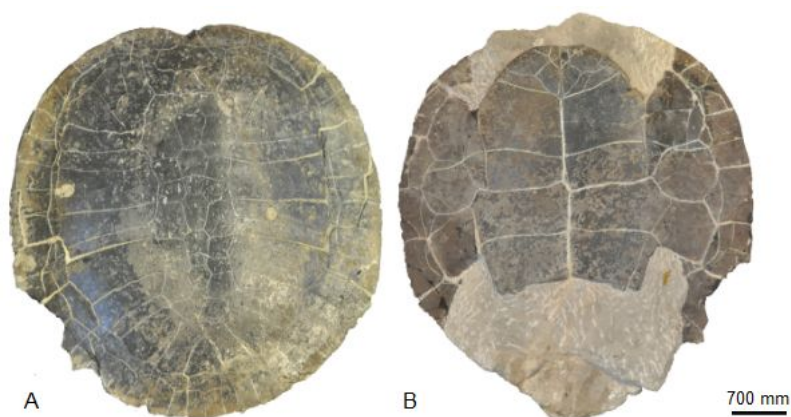


Fig. 7: Carapaça e plastrão, respectivamente, da tartaruga *Rosasia sotoi*, MG4880, proveniente de Agradas, Aveiro (Portugal), Campaniano-Maastrichtiano (Cretácico Superior) (fotografia de Octávio Mateus, 2015). A: Vista dorsal; B: Vista ventral.

Cenozóico

Para o Cenozóico, Antunes (1977) descreveu fragmentos da carapaça e ossos de *Cheirogaster* sp. (Testudinidae) do Eocénico Superior de Naia (Viseu) (Fig. 8A), e Lapparent de Broin (2003) descreveu fragmentos da carapaça de *Neochelys* sp., (Podocnemididae) do Eocénico Inferior de Silveirinha (Aveiro) (Fig. 8B). Do Cenozóico de Monte de Misericórdia, entre Aljustrel e Canhestros provém uma carapaça quase articulada de Trionychoidea com algumas afinidades com *Hutchemys* (não publicada, Octávio Mateus, verbatim). A tartaruga *Trionyx* é conhecida no Miocénico de Lisboa desde Torres (1947), sendo ulteriormente figurados exemplares por Zbyszewski (1949) em Jonet (1981). Na Quinta da Farinheira em Chelas (Lisboa), foi encontrado o húmero direito de *Titanochelon bolivari* do Miocénico Médio.

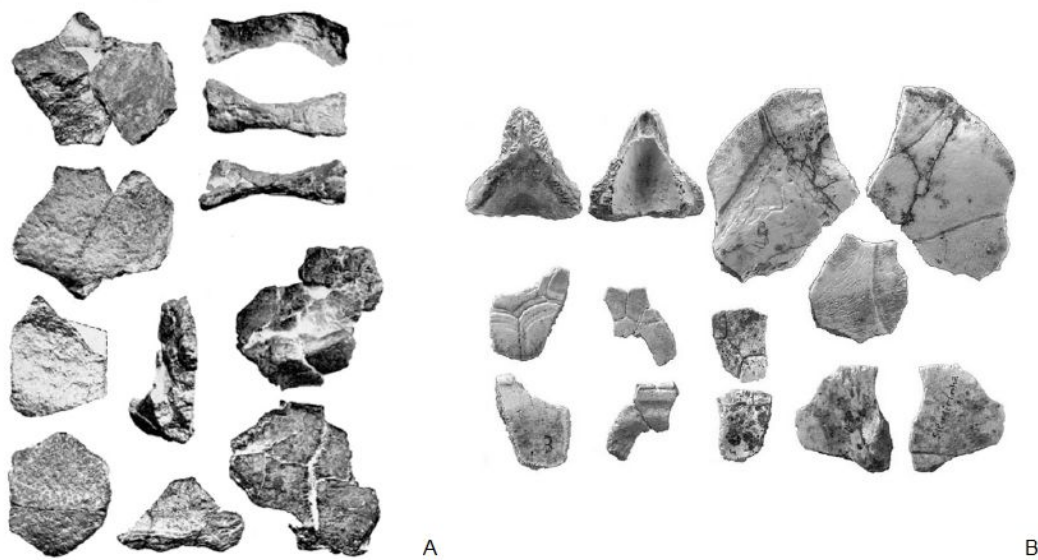


Fig. 8: Tartarugas do Cenozóico descobertas em Portugal. A: Fragmentos da tartaruga *Cheirogaster* sp., sem número na referência original, proveniente de Naia, Viseu (Portugal), Eocénico Superior (Paleogénico) (Antunes, 1977); B: Fragmentos da tartaruga *Neochelys* sp., sem número na referência original, proveniente de Silveirinha, Aveiro (Portugal), Eocénico Inferior (Paleogénico) (Lapparent de Broin, 2003). As fotografias não estão à mesma escala. Vistas dorsais e ventrais.

1.5 Semelhanças e diferenças entre Pleurosternidae, Plesiochelyidae, *Hylaeochelys* e Platycheilyidae

De forma a melhor e mais rápida compreensão entre os diferentes táxones de tartarugas do Jurássico Superior (Kimmeridgiano-Titoniano) português, construiu-se uma tabela (tabela 1).

Tabela 1. Principais semelhanças e diferenças entre Pleurosternidae, Plesiochelyidae, *Hylaeochelys* e Platycheilyidae (Gaffney, 1975; Lapparent de Broin *et al.*, 1996; Lapparent de Broin e Murelaga 1999; Brinkman, 2000; Gassner, 2000; De la Fuente e Iturralde-Vinent, 2001; Milner, 2004; Danilov, 2005; Pérez-García *et al.*, 2010a; Pérez-García e Ortega, 2011; Pérez-García *et al.*, 2011; Pérez-García, 2012a; Pérez-García, 2012b; Pérez-García *et al.*, 2013; Anquetin *et al.*, 2014a; Pérez-García e Ortega, 2014; Cadena e Joyce, 2015; Pérez-García *et al.*, 2015a; Pérez-García *et al.*, 2015b).

	Pleurosternidae	Plesiochelyidae	<i>Hylaeochelys</i>	Platycheilyidae
Ornamentação da superfície da carapaça	Pequenos sulcos, tubérculos ou covas produzindo um padrão vermiculado. Estrias perpendiculares às margens das placas	Sem ornamentação	Lisa ou estriada	Cumes mais ou menos distintos ou proeminências nas neurais e costais ou completamente lisa, sem protuberâncias ou fortes cristas radiais
Morfologia das neurais	Primeira rectangular e restantes hexagonais (<i>Glyptops</i> , <i>Selenemys</i> , <i>Riodevemys</i> , <i>Toremys</i> e alguns exemplares de <i>Pleurosternon</i>). Subrectangulares ou hexagonais (<i>Dinochelys</i>). Primeira variável e segunda rectangular ou primeira rectangular ou as duas primeiras subpentagonais (<i>Dorsetochelys</i>)	Primeira quadrangular e restantes hexagonais	Muito variável. Neurais hexagonais, pentagonais e heptagonais (<i>H. belli</i>) Primeira neural subrectangular e as restantes hexagonais (em <i>H. kappa</i>)	Todas elas com contorno irregular, e geralmente mais largas do que compridas
Série neural	Contínua	Contínua	Contínua ou descontínua	Contínua
Dimensão das escamas vertebrais em relação às pleurais	Mais largas ou mais estreitas	Mais largas	Mais largas	Mais largas
Número de escamas cervicais	0 ou 1	3	1	1
Supramarginal	Ausente	Ausente	Ausente	Presente ou Ausente
Mesoplastrão	Presente	Ausente	Ausente	Presente
Inframarginal	Presente	Presente	Presente	Ausente e presente
Fontanelas	Presente ou ausente	Presente ou ausente	Presente ou ausente	Presente

Pleurosternidae

Pleurosternidae Cope, 1868 são tartarugas Paracryptodira exclusivas da América do Norte (Jurássico Superior) e Europa (Jurássico Superior - Cretácico Inferior) (Fig. 9) (Joyce, 2004, 2007; Pérez-García e Ortega, 2011; Pérez-García *et al.*, 2015a).

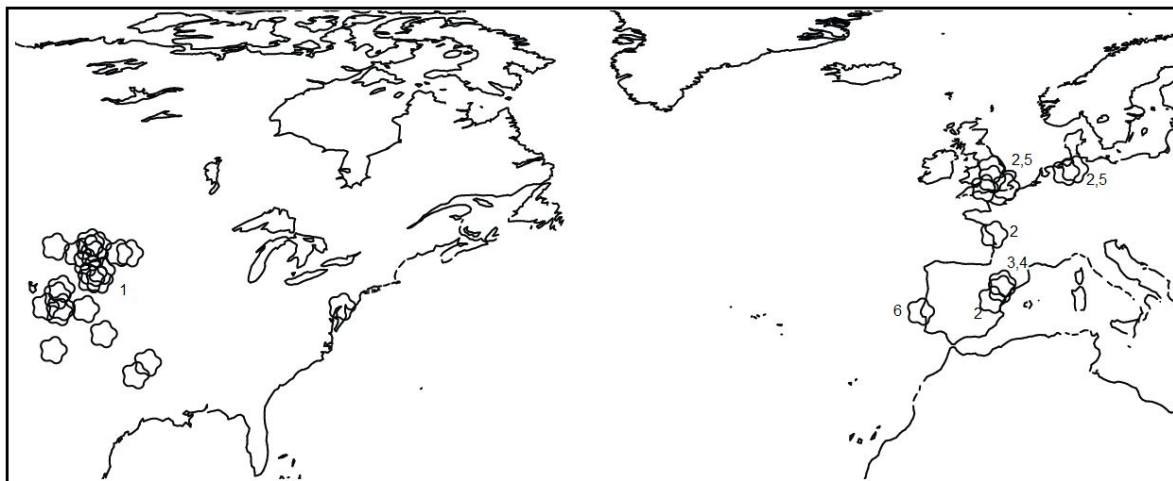


Fig. 9: Distribuição actual do táxon Pleurosternidae (Mapa B da Fig. 8). 1. *Dinochelys whitei* e *Glyptops plicatulus*, América do Norte, Kimmeridgiano superior-Titoniano inferior (Jurássico Superior). 2. *Pleurosternon bullockii*, França, Espanha, Alemanha e Inglaterra, Titoniano superior (Jurássico Superior)-Berriasiano (Cretácico Inferior); 3. *Toremys cassiopeia*, Espanha, Albiano inferior (Cretácico Inferior); 4. *Riodevemys inumbragigas*, Espanha, Titoniano médio a superior (Jurássico Superior); 5. *Dorsetochelys typocardium*, Inglaterra e Alemanha, Barriasiano (Cretácico Inferior); 6. *Selenemys lusitanica*, Portugal, Kimmeridgiano superior (Jurássico Superior). Mapa adaptado de fossilworks.org.

As placas de Pleurosternidae são morfologicamente caracterizadas por se parecerem com uma malha irregular de pequenos canais, que são ladeados por tubérculos (Gassner, 2000). Pérez-García e Ortega (2011) descrevem a superfície externa das placas, ornamentada por pequenas e regulares covas definidas claramente. Os canais estão dispostos em linhas paralelas perpendiculares às margens das placas em direcção à periferia (Lapparent de Broin e Murelaga, 1999; Gassner, 2000; Pérez-García e Ortega, 2011).

Como em todas as tartarugas Paracryptodiras, Pleurosternidae tem uma ponte de ligação entre a carapaça e o plastrão. Pleurosternidae apresenta as placas mais anteriores da série neural mais largas do que compridas; onze pares de periferais; presença ou ausência de escamas cervicais, sendo que na presença, estas podem variar na morfologia e na dimensão; o contacto entre a primeira e a segunda escama vertebral localiza-se na primeira neural, o contacto entre a segunda e a terceira escama vertebral localiza-se na terceira neural, o contacto entre a terceira e a quarta escama vertebral localiza-se na quinta neural, contudo o contacto entre a quarta e a quinta vertebral pode localizar-se tanto na oitava neural (como ocorre em *Glyptops*, *Dorsetochelys*, *Riodevemys* e *Pleurosternon*) como na primeira suprapigal (como ocorre em *Dinochelys*, *Selenemys* e *Toremys*); ausência de supramarginais; as últimas marginais são rectangulares, excepto em *Glyptops*, pois afunilam em direcção à linha média; a porção anterior do plastrão arredondada, excepto em *Dinochelys*; os pares do mesoplastrão contactam-se, excepto em *Riodevemys*; entre o hioplastrão e o hipoplastrão situa-se o mesoplastrão e as escamas anais estão integralmente situadas no xifiplastrão, excepto em *Dinochelys* (Gaffney, 1972, 1979; Gillham, 1994; Lapparent de Broin e Murelaga, 1999; Milner, 2004; Lyson e Joyce, 2011; Pérez-García e Ortega, 2011; Pérez-García *et al.*, 2015a).

Até ao presente, muitos têm sido os estudos feitos, embora não haja um consenso sobre a composição do grupo. Muitos autores (por exemplo, Brinkman *et al.*, 2000; Danilov, 2005; Gaffney, 1979; Hirayama *et al.*, 2000; Lapparent de Broin, 2001; Milner, 2004; Scheyer e Anquetin, 2008)

incluem cinco géneros em Pleurosternidae: *Glyptops* Marsh, 1890, *Dinochelys* Gaffney, 1979, *Desmemys* Wegner, 1911, *Pleurosternon* Owen, 1853 e *Compsemys* Leidy, 1856, sendo *Glyptops* e *Dinochelys* restritos à América do Norte, *Desmemys* e *Pleurosternon* restritos à Europa e *Compsemys* identificado nos dois continentes (Gaffney, 1979; Brinkman *et al.*, 2000; Lapparent de Broin, 2001; Hutchison e Holroyd, 2003; Milner, 2004; Danilov, 2005; Scheyer e Anquetin, 2008; Pérez-García e Ortega, 2011).

Posteriormente, Pérez-García e Ortega (2011) descrevem *Selenemys lusitanica* como novo Pleurosternidae encontrado em Portugal. Mais recentemente, as relações filogenéticas e revisão de Paracryptodira por Lyson e Joyce (2011) consideraram que Pleurosternidae eram apenas *Pleurosternon bullockii*, *Glyptops plicatulus* e '*Dorsetochelys delairi*'. Pérez-García *et al.*, 2015a e Pérez-García *et al.*, 2015b descrevem duas novas Pleurosternidae encontradas em Espanha: *Toremys cassiopeia* e *Riodevemys inumbragigas*. Com base nas matrizes de caracteres de Lyson e Joyce (2009) e Lyson e Joyce (2010), foi realizada uma análise filogenética na qual se incluiu todos os géneros de Pleurosternidae, sendo estes representados pelas espécies *Pleurosternon bullockii* Owen, 1842, *Dinochelys whitei* Gaffney, 1979, *Glyptops plicatulus* Cope, 1877, *Dorsetochelys typocardium* Seeley, 1869, *Selenemys lusitanica* Pérez-García e Ortega, 2011, *Toremys cassiopeia* Pérez-García *et al.*, 2015a e *Riodevemys inumbragigas* Pérez-García *et al.*, 2015b (Pérez-García *et al.*, 2015a).

A análise filogenética *op. cit.* (Fig. 10) divide Paracryptodira em Compsemydidae (composto pelos géneros *Compsemys* e *Berruchelus*) e Baenoidea (composto pelas famílias Baenidae e Pleurosternidae) (Lyson e Joyce, 2011). Pleurosternidae é composto pelos seguintes géneros: *Glyptops* Marsh, 1890, *Dinochelys* Gaffney, 1979, *Dorsetochelys* Evans e Kemp, 1976, *Toremys* Pérez-García *et al.*, 2015a, *Riodevemys* Pérez-García *et al.*, 2015b, *Selenemys* Pérez-García e Ortega, 2011 e *Pleurosternon* Owen, 1853 (Pérez-García *et al.*, 2015a).

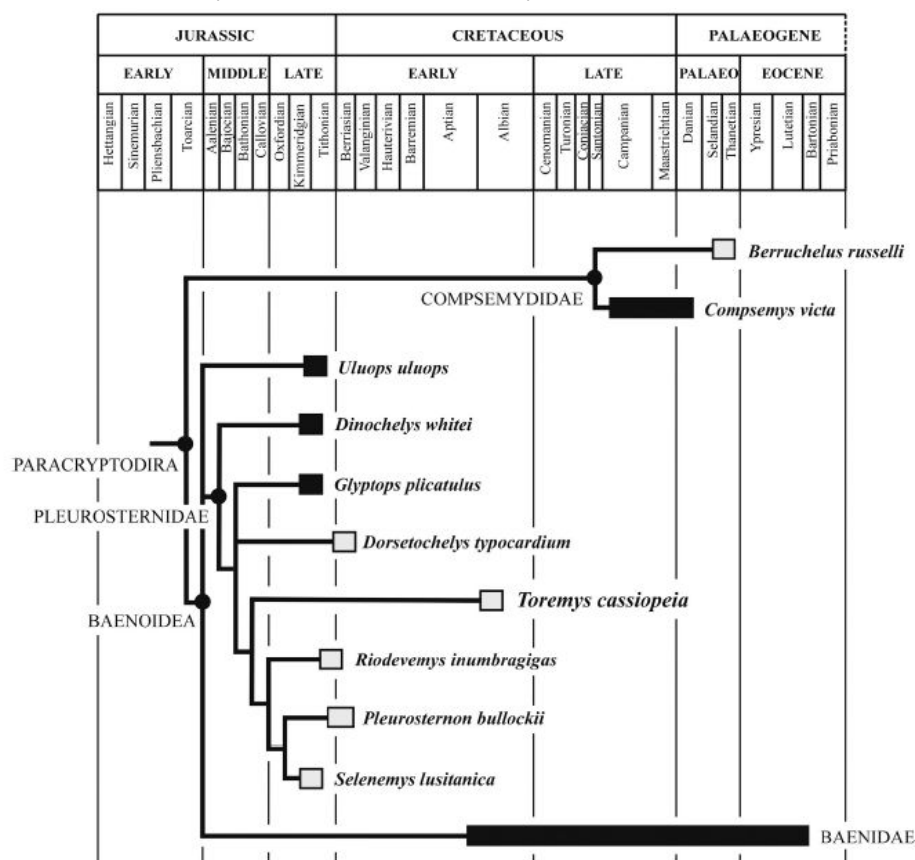


Fig. 10: Cladograma do táxon Paracryptodira. Os rectângulos a preto representam os táxones Norte Americanos e os rectângulos cinzentos representam os táxones Europeus (adaptada de Pérez-García *et al.*, 2015a).

No presente trabalho optámos por apresentar as principais diferenças entre os diferentes géneros de Pleurosternidae, segundo a classificação proposta por Pérez-García *et al.*, 2015a.

Os géneros *Dinochelys* e *Glyptops* estão bem representados no Kimmeridgiano superior-Titoniano inferior (Jurássico Superior) da Formação Morrison na América do Norte (Fig. 9), sendo conhecidas de maneira detalhada as carapaças de *Glyptops plicatulus* e *Dinochelys whitei* (Gaffney, 1979; Brinkman *et al.*, 2000; Pérez-García e Ortega, 2011).

O género *Dinochelys* (Fig. 11, A e B) apresenta a superfície externa da carapaça lisa e sem ornamentação (Gaffney, 1979; Brinkman *et al.*, 2000; Pérez-García *et al.*, 2013); o primeiro par de costais contacta com o primeiro e o segundo par de periferais (Gaffney, 1979; Milner, 2004); presença da escama cervical grande (Gaffney, 1979; Milner, 2004; Pérez-García e Ortega, 2011); as escamas vertebrais mais largas do que as pleurais, sendo maiores do que em *Glyptops* e *Pleurosternon* (Gaffney, 1979; Brinkman *et al.*, 2000; Joyce, 2007); o contacto entre a quarta e a quinta escama vertebral ocorre na primeira suprapigal (Pérez-García e Ortega, 2011); a maioria das escamas pleurais sobrepõem-se às placas periferais; as últimas escamas marginais são rectangulares (Pérez-García e Ortega, 2011); a porção anterior do plastrão não é arredondada (Gaffney, 1979; Lapparent de Broin e Murelaga, 1999); os pares do mesoplastrão contactam-se; a porção posterior do plastrão não tem a forma de “V” invertido, ou seja, é arredondado (Gaffney, 1979); a incisura do xifiplastrão ausente (Gaffney, 1979); a escama anal não está integralmente situada no xifiplastrão (Gaffney, 1979:fig. 5D; Brinkman *et al.*, 2000:fig. 3; Joyce, 2007); incisura anal ausente e o sulco sagital em linha recta paralelo ao eixo axial do plastrão.

O género *Glyptops* (Fig. 11, B e C) apresenta na superfície externa da carapaça pequenos sulcos e tubérculos levantados que ocasionalmente formam cristas baixas produzindo um padrão vermiculado (Gaffney, 1972, 1979; Brinkman, 2003; Scheyer e Anquetin, 2008); o primeiro par de costais contacta com o primeiro até ao terceiro par de periferais (Gaffney, 1979; Milner, 2004); presença da escama cervical (Gaffney, 1979; Milner, 2004; Pérez-García e Ortega, 2011); as escamas vertebrais mais largas (Pérez-García e Ortega, 2011) ou mais estreitas (Joyce, 2007) do que as pleurais; o contacto entre a quarta e a quinta escama vertebral ocorre na oitava neural; a maioria das escamas pleurais sobrepõem-se às placas periferais (Gaffney e Meylan, 1992); as últimas escamas marginais são rectangulares, mas afunilam em direcção à linha média (Gaffney, 1972, 1979; Milner, 2004); a porção anterior do plastrão arredondada; os pares do mesoplastrão contactam-se; a porção posterior do plastrão não tem a forma de “V” invertido, ou seja, é arredondado (Gaffney, 1979); a incisura do xifiplastrão ausente (Gaffney, 1979); a escama anal integralmente situada no xifiplastrão (Pérez-García e Ortega, 2011); incisura anal ausente e o sulco sagital em linha recta ou ligeiramente sinuoso paralelo ao eixo axial do plastrão (Pérez-García, 2014).

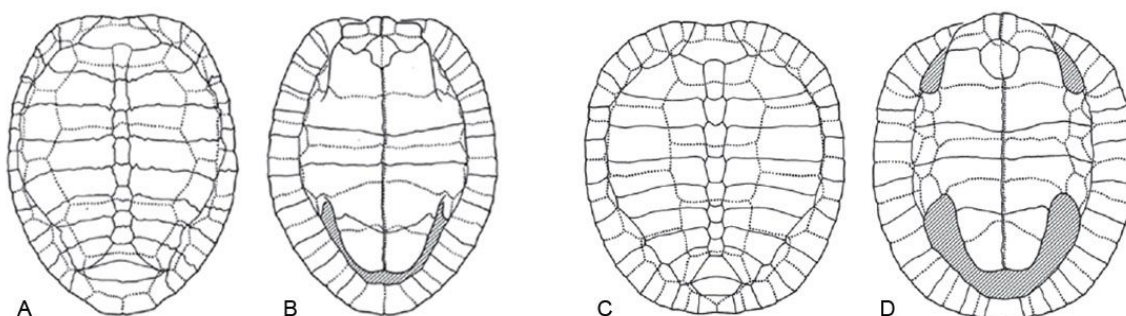


Fig. 11: Ilustração da carapaça das espécies de tartarugas Pleurosternidae do Norte da América. A e B: carapaça e plastrão, respectivamente, de *Dinochelys whitei*, DNM 986, proveniente de Dinosaur Monument Quarry, perto de Vernal, Utah (Estados Unidos), Kimmeridgiano superior-Titoniano inferior (Jurássico Superior); C e D: carapaça e plastrão, respectivamente, de *Glyptops plicatulus*, AMNH 336 e AMNH 5458, proveniente de Bone Cabin Quarry, Wyoming (Estados Unidos), Kimmeridgiano superior-Titoniano inferior (Jurássico Superior) (adaptada de Gaffney, 1979). As imagens não estão à mesma escala. A e C: Vista dorsal; B e D: Vista ventral.

Os géneros *Dorsetochelys*, *Toremys*, *Riodevemys*, *Pleurosternon* e *Selenemys* (Fig. 9) estão representados durante o Jurássico Superior-Cretácico Inferior da Europa (Pérez-García *et al.*, 2011; Pérez-García, 2014; Pérez-García *et al.*, 2015a; Pérez-García *et al.*, 2015b)

O género *Dorsetochelys* é representado no Barriasiano (Cretácico Inferior) do grupo calcário de Purbeck de Dorset (Inglaterra) e na Formação Bückeberg da Baixa Saxónia (Alemanha) (Fig. 9), sendo conhecida de maneira detalhada a carapaça e o crânio de *Dorsetochelys typocardium* (Evans e Kemp, 1976; Pérez-García, 2014).

O género *Dorsetochelys* (Fig. 12, A e B) apresenta na superfície externa da carapaça pequenos sulcos e tubérculos levantados que ocasionalmente formam cristas baixas produzindo um padrão vermiculado; o primeiro par de costais contacta com o primeiro até ao terceiro par de periferais; presença da escama cervical; as escamas vertebrais têm uma largura semelhante às escamas pleurais; o contacto entre a quarta e a quinta escama vertebral ocorre na oitava neural; a maioria das escamas pleurais sobrepõem-se às placas periferais; as últimas escamas marginais são rectangulares; a porção anterior do plastrão arredondada; os pares do mesoplastrão contactam-se; a porção posterior do plastrão tem a forma de “V” invertido; a incisura do xifiplastrão presente; a escama anal está integralmente situada no xifiplastrão (Pérez-García e Ortega, 2011) e o sulco sagital em linha recta ou ligeiramente sinuoso paralelo ao eixo axial do plastrão (Pérez-García, 2014).

O género *Toremys* é representado no Albiano inferior (Cretácico Inferior) de Espanha (Fig. 9). Foi encontrada uma tartaruga quase completa e fragmentos de outras duas tartarugas atribuídas a *Toremys cassiopeia* (Pérez-García *et al.*, 2015a).

O género *Toremys* (Fig. 12, C e D) apresenta na superfície externa da carapaça pequenos tubérculos produzindo um padrão vermiculado; o primeiro par de costais contacta com o primeiro até ao terceiro par de periferais; ausência da escama cervical; as escamas vertebrais mais estreitas do que as pleurais; o contacto entre a quarta e a quinta escama vertebral ocorre na primeira suprapigal; a maioria das escamas pleurais sobrepõem-se às placas periferais; as últimas escamas marginais são rectangulares; a porção anterior do plastrão arredondada; os pares do mesoplastrão contactam-se; a porção posterior do plastrão tem a forma de “V” invertido; a incisura do xifiplastrão presente; a escama anal está integralmente situada no xifiplastrão e o sulco sagital em linha recta (Pérez-García *et al.*, 2015a).

O género *Riodevemys* é representado no Titoniano médio a superior (Jurássico Superior) de Espanha (Fig. 9), sendo conhecida de maneira detalhada a carapaça de *Riodevemys inumbragigas* (Pérez-García *et al.*, 2015b).

O género *Riodevemys* (Fig. 12, E e F) apresenta na superfície externa da carapaça pequenos tubérculos levantados que ocasionalmente formam cristas baixas produzindo um padrão vermiculado; o primeiro par de costais contacta com o primeiro até ao terceiro par de periferais; presença da escama cervical; as escamas vertebrais mais largas do que as escamas pleurais, excepto a primeira vertebral que é mais pequena; o contacto entre a quarta e a quinta escama vertebral ocorre na oitava neural; todas as escamas pleurais sobrepõem-se às periferais; a maioria das escamas marginais são rectangulares; a porção anterior do plastrão é arredondada; os pares do mesoplastrão não se contactam; a porção posterior do plastrão não tem a forma de “V” invertido, ou seja, é arredondado; a incisura do xifiplastrão ausente; a escama anal integralmente situada no xifiplastrão e o sulco sagital é sinuoso entre a porção posterior do entoplastrão e a sutura hio-hipoplastrão (Pérez-García *et al.*, 2015b).

O género *Pleurosternon* é representado desde o Titoniano superior (Jurássico Superior)-Berriasiano (Cretácico Inferior). Em França e em Espanha foram encontrados fragmentos do Jurássico Superior, atribuídos a este género, contudo ainda são apresentadas dúvidas. Também foram referidos neste género alguns exemplares mais completos do Cretácico Inferior da Alemanha e do Jurássico Superior e Cretácico Inferior de Inglaterra (Fig. 9) (Broin *et al.*, 1991; Vignaud *et al.*, 1994; Lapparent de Broin, 2001; Karl *et al.*, 2007; Pérez García, 2009; Pérez-García e Ortega, 2011). A carapaça e o plastrão de *Pleurosternon* mais conhecidos de maneira detalhada são da espécie *Pleurosternon bullocki*.

O género *Pleurosternon* (Fig. 12, G e H) apresenta na superfície externa da carapaça pequenas e regulares covas definidas claramente (Pérez-García e Ortega, 2011); o primeiro par de costais contacta com o primeiro até ao terceiro par de periferais (Gaffney, 1979; Milner, 2004); a última neural e a primeira suprapigal são ocasionalmente fundidas num único elemento (Milner, 2004); ausência de escama cervical (Gaffney, 1979; Lapparent de Broin e Murelaga, 1999); as escamas vertebrais mais largas do que as pleurais (Joyce, 2007); o contacto entre a quarta e a quinta escama vertebral ocorre na oitava neural; a maioria das escamas pleurais sobrepõem-se às placas periferais; as últimas escamas marginais rectangulares (Pérez-García e Ortega, 2011); a porção anterior do plastrão arredondada; os pares do mesoplastrão contactam-se; a porção posterior do plastrão tem a forma de “V” invertido (Gaffney, 1979); a incisura do xifiplastrão presente; a escama anal integralmente situada no xifiplastrão (Pérez-García e Ortega, 2011) e o sulco sagital em linha recta ou ligeiramente sinuoso paralelo ao eixo axial do plastrão.

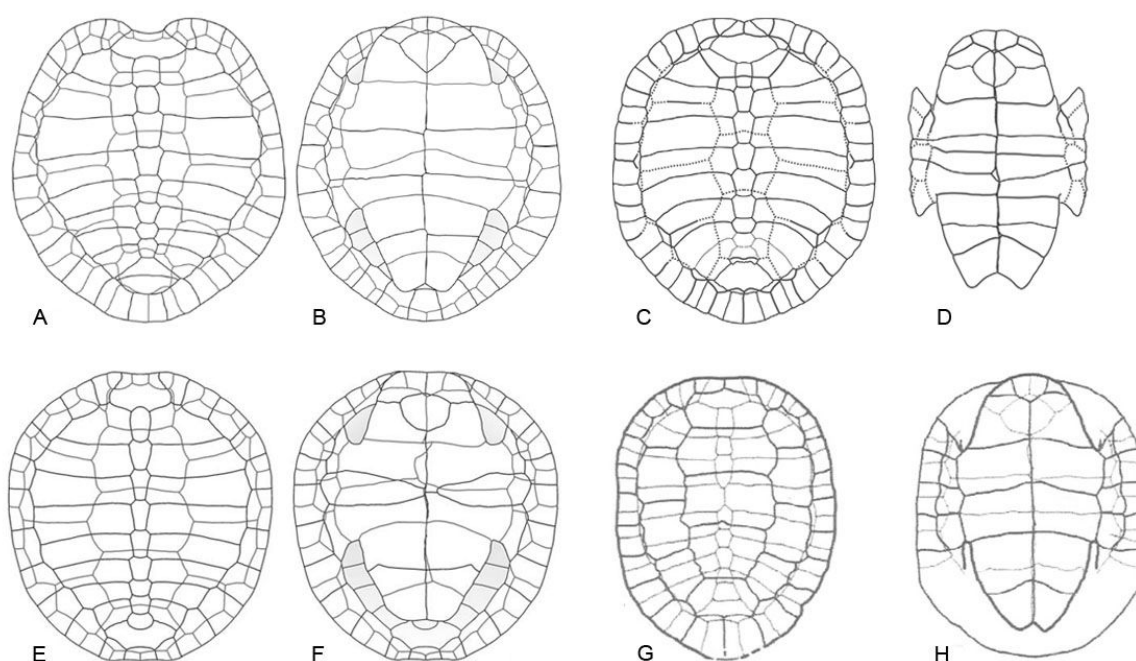


Fig. 12: Ilustração da carapaça das espécies de tartarugas Pleurosternidae da Europa. A e B: carapaça e plastrão, respectivamente, de *Dorsetochelys typocardium*, CAMSM J5329, proveniente de Swanage, Dorset (Inglaterra), Barriasiano (Cretácico Inferior); C e D: carapaça e plastrão, respectivamente, de *Toremys cassiopeia*, AR-1-4893, proveniente Ariño, Turuel (Espanha), Albiano inferior (Cretácico Inferior); E e F: carapaça e plastrão, respectivamente, de *Riodevemys inumbragigas*, CPT-1423, proveniente de Riodeva, Teruel (Espanha), Titoniano médio a superior (Jurássico Superior); G e H: carapaça e plastrão, respectivamente, de *Pleurosternon bullocki*, BMNH 28618, proveniente de Purbeck Limestone Group, Dorset (Inglaterra) (adaptada de Gaffney, 1979; Danilov, 2005; Pérez-García, 2014; Pérez-García *et al.*, 2015a; Pérez-García *et al.*, 2015b). A, C, E e G: Vista dorsal; B, D, F e H: Vista ventral. As imagens não estão à mesma escala.

O género *Selenemys* é representado no Kimmeridgiano superior (Jurássico Superior) de Portugal (Fig. 9), por uma carapaça e plastrão quase completos.

A espécie *Selenemys lusitanica* (Fig. 13) apresenta na superfície externa da carapaça pequenas e regulares covas definidas claramente; carapaça ligeiramente oval; o primeiro par de costais contacta com o segundo, terceiro e a porção anteromedial do quarto par de periferais; contacto medial entre o primeiro par de periferais; ausência da escama cervical; as escamas vertebrais mais largas do que as pleurais; o contacto entre a quarta e a quinta escama vertebral ocorre na primeira suprapigal; a maioria das pleurais sobrepõem-se às periferais; as últimas marginais rectangulares; a porção anterior

do plastrão arredondada; os pares do mesoplastrão contactam-se; a porção posterior do plastrão não tem a forma de “V” invertido, logo é arredondado; incisura no xifiplastrão ausente; a escama anal está integralmente situada no xifiplastrão e o sulco sagital é sinuoso (Pérez-García e Ortega, 2011).

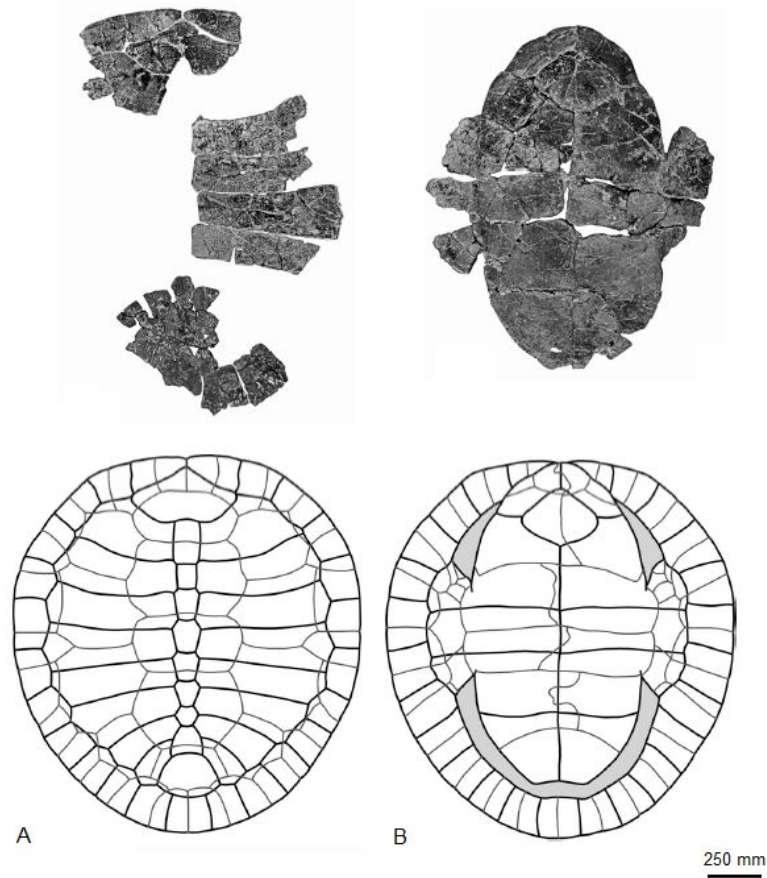


Fig. 13: Fotografia e ilustração da carapaça e do plastrão, respectivamente, de *Selenemys lusitanica*, ALTSHN.066, proveniente de Santa Rita, Torres Vedras (Portugal), Kimmeridgiano superior (Jurássico Superior) (adaptada de Pérez-García e Ortega, 2011). A: Vista dorsal; B: Vista ventral.

De forma a melhor e mais rápida compreensão entre os diferentes géneros de tartarugas Pleurosternidae, construiu-se uma tabela (tabela 2) com as principais semelhanças e diferenças.

Tabela 2. Principais semelhanças e diferenças entre Pleurosternidae (Gaffney, 1972, 1979; Gaffney e Meylan, 1992; Lapparent de Broin e Murelaga, 1999; Brinkman *et al.*, 2000; Brinkman, 2003; Hirayama *et al.*, 2000; Joyce, 2007; Milner, 2004; Scheyer e Anquetin, 2008; Pérez-García *et al.*, 2011; Pérez-García e Ortega, 2011; Pérez-García *et al.*, 2013; Pérez-García, 2014; Pérez-García *et al.*, 2015a; Pérez-García *et al.*, 2015b). A maioria das características presentes nesta tabela foram descritas e codificadas nas matrizes de Joyce, 2007 e Pérez-García *et al.*, 2015b.

	<i>Glyptops</i>	<i>Dinochelys</i>
Ornamentação da superfície da carapaça (Pérez-García <i>et al.</i> , 2015b, ch89 e 109)	Pequenos sulcos e tubérculos levantados que ocasionalmente formam cristas baixas produzindo um padrão vermiculado	Lisa e com falta de ornamentação
Nucal em contacto com a margem anterior da carapaça (Pérez-García <i>et al.</i> , 2015b, ch91)	Sim	Sim
Contacto entre o primeiro par de costais com as periferais	Primeiro até ao terceiro par de periferais	Primeiro e segundo par de periferais
Escama cervical (Joyce, 2007, ch70; Pérez-García <i>et al.</i> , 2015b, ch43)	Presente	Presente
Dimensão das escamas vertebrais em relação às pleurais (Joyce, 2007, ch73)	Mais largas (Pérez-García e Ortega, 2011) ou mais estreitas (Joyce, 2007)	Mais largas
Contacto entre a quarta e a quinta escama vertebral	Oitava neural	Primeira suprapigal
Escamas pleurais sobrepõem-se às periferais	A maioria	A maioria
Morfologia da porção anterior do plastrão	Arredondada	Não é arredondada
Morfologia da porção posterior do plastrão	Arredondado	Arredondado
Pares do mesoplastrão contactam-se (Pérez-García <i>et al.</i> , 2015b, ch42)	Sim	Sim
Incisura no xifiplastrão (Joyce, 2007, ch87; Pérez-García <i>et al.</i> , 2015b, ch92)	Ausente	Ausente
Escama anal integrada totalmente no xifiplastrão (Joyce, 2007, ch99; Pérez-García <i>et al.</i> , 2015b, ch54)	Sim	Não
Sulco sagital (Pérez-García <i>et al.</i> , 2015b, ch121)	Linha recta ou ligeiramente sinuoso	Linha recta

Tabela 1. Continuação.

	<i>Dorsetochelys</i>	<i>Toremys</i>	<i>Riodevemys</i>	<i>Pleurosternon</i>	<i>Selenemys</i>
Ornamentação da superfície da carapaça	Tubérculos levantados que ocasionalmente formam cristas baixas produzindo um padrão vermiculado	Tubérculos produzindo um padrão vermiculado	Tubérculos levantados que ocasionalmente formam cristas baixas produzindo um padrão vermiculado	Pequenas e regulares covas definidas claramente	Pequenas e regulares covas definidas claramente
Nucal em contacto com a margem anterior da carapaça	Sim	Sim	Sim	Sim	Não
Contacto entre o primeiro par de costais com as periferais	Primeiro até ao terceiro par de periferais	Primeiro até ao terceiro par de periferais	Primeiro até ao terceiro par de periferais	Primeiro até ao terceiro par de periferais	Segundo, terceiro e a porção antero-medial do quarto par de periferais
Escama cervical	Presente	Ausente	Presente	Ausente	Ausente
Dimensão das escamas vertebrais em relação às pleurais	Largura semelhante	Estreitas	Mais largas, excepto a primeira vertebral	Mais largas	Mais largas
Contacto entre a quarta e a quinta escama vertebral	Oitava neural	Primeira suprapigal	Oitava neural	Oitava neural	Primeira suprapigal
Escamas pleurais sobrepõem-se às periferais	A maioria	A maioria	Todas	A maioria	A maioria
Morfologia da porção anterior do plastrão	Arredondada	Arredondada	Arredondada	Arredondada	Arredondada
Morfologia da porção posterior do plastrão	Em forma de "V" invertido	Em forma de "V" invertido	Arredondado	Em forma de "V" invertido	Arredondado
Pares do mesoplastrão contactam-se	Sim	Sim	Não	Sim	Sim
Incisura no xifiplastrão	Presente	Presente	Ausente	Presente	Ausente
Escama anal integrada totalmente no xifiplastrão	Sim	Sim	Sim	Sim	Sim
Sulco sagital	Linha recta ou ligeiramente sinuoso	Linha recta	Sinuoso entre o entoplastrão e a sutura hio-hipoplastrão	Linha recta ou ligeiramente sinuoso	Sinuoso

Plesiochelyidae

Plesiochelyidae Baur, 1888, família de Eucryptodira basais, são representadas exclusivamente na Europa, estando todos os táxones restritos ao Jurássico Superior (Fig. 14) (Lapparent de Broin, 2001; Danilov, 2005; Pérez-García *et al.*, 2013; Anquetin *et al.*, 2014b). Plesiochelyidae apresenta ausência de ornamentação na carapaça; presença de uma incisura nugal superficial; três escamas cervicais; as escamas vertebrais são mais largas do que compridas; as escamas vertebrais são mais largas do que as pleurais; ausência de mesoplastrão; ausência de incisura anal; sulco sagital em linha recta e presença ou ausência de fontanelas no plastrão (Joyce, 2004; Pérez-García *et al.*, 2010b; Pérez-García e Murelaga, 2010; Pérez-García *et al.*, 2008; Pérez-García *et al.*, 2013; Püntener *et al.*, 2014). A característica mais evidente que distingue Plesiochelyidae dos outros táxones é o facto de possuir três escamas cervicais (Anquetin *et al.*, 2014a; Püntener *et al.*, 2014).

Até ao presente, são reconhecidos quatro géneros deste táxon: *Craspedochelys* Rütimeyer, 1873, *Plesiochelys* Rütimeyer, 1873, *Tholemys* Andrews, 1921, e *Tropidemys* Rütimeyer, 1873 (Lapparent de Broin *et al.*, 1996; Lapparent de Broin, 2001; Pérez-García *et al.*, 2013) (Fig. 14).

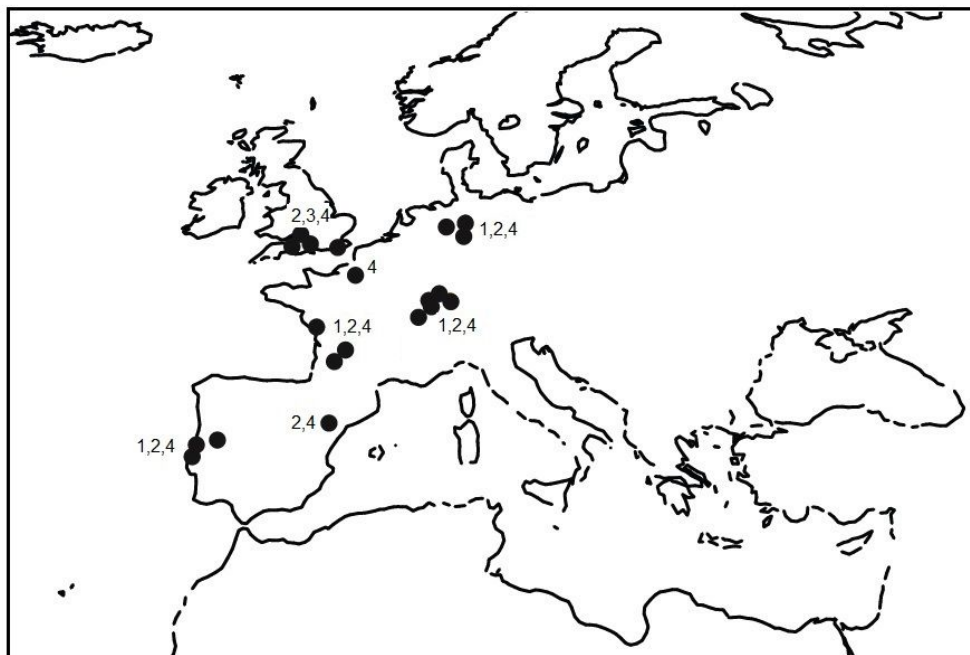


Fig. 14: Distribuição actual do táxon Plesiochelyidae (Mapa A da Fig. 8). 1. *Craspedochelys*, Suíça, França, Alemanha e Portugal, Kimmeridgiano e Titoniano (Jurássico Superior); 2. *Plesiochelys*, Suíça, França, Alemanha, Inglaterra, Espanha e Portugal, Kimmeridgiano-Titoniano (Jurássico Superior); 3. *Tholemys*, Inglaterra, Kimmeridgiano (Jurássico Superior); 4. *Tropidemys*, Suíça, Alemanha, Inglaterra, França, Espanha e Portugal, Jurássico Superior-Cretácico Inferior?. Mapa adaptado de fossilworks.org

O género *Craspedochelys* está bem representado, através de carapaças, no Kimmeridgiano e Titoniano (Jurássico Superior) da Suíça, França, Alemanha e Portugal (Fig. 14) (Lapparent de Broin, 2001).

O género *Craspedochelys* (Fig. 15, A e B) apresenta carapaça baixa, ampla, arredondada (geralmente tão larga como comprida) e sem ornamentação; a nugal é mais larga do que comprida, incisura pouco evidente e está restrita à placa da nugal; primeira neural quadrangular e as seguintes hexagonais; grande relação comprimento/largura da quarta costal, aproximadamente 43 a 48 mm; três escamas cervicais; as escamas vertebrais são mais largas do que as pleurais; todas as escamas pleurais sobrepõem-se às periferais; o plastrão em relação à carapaça é muito curto; ausência de mesoplastrão; sulco sagital em linha recta e presença de uma pequena fontanela no plastrão em indivíduos adultos (Antunes *et al.*, 1988a; Lapparent de Broin *et al.*, 1996; Anquetin *et al.*, 2014b).

O género *Plesiochelys* está bem representado, através de carapaças, no Kimmeridgiano-Titoniano (Jurássico Superior) da Suíça, França, Alemanha, Inglaterra, Espanha e Portugal (Fig. 14) (Lapparent de Broin, 2001; Pérez-García *et al.*, 2008).

O género *Plesiochelys* (Fig. 15, C e D) apresenta carapaça mais alongada e oval, sem ornamentação; a incisura da nugal bem pronunciada e estende-se lateralmente até ao meio da primeira periferal; primeira neural quadrangular e as restantes hexagonais; pequena relação comprimento/largura da quarta costal, aproximadamente 31 a 36 mm; onze pares de periferais; três escamas cervicais; a primeira escama vertebral é mais estreita e todas elas são mais largas do que compridas; as escamas vertebrais são mais largas do que as pleurais; todas as escamas pleurais sobrepõem-se às periferais; o plastrão em relação à carapaça é muito comprido; ausência de mesoplastrão; a porção anterior do plastrão é mais curta do que a posterior; o hioplastrão é mais comprido do que o hipoplastrão; a escama anal integralmente situada no xifiplastrão; sulco sagital em linha recta e os indivíduos juvenis têm uma fontanela no plastrão que vai reduzindo ao longo do desenvolvimento ontogenético, contudo em alguns adultos pode não chegar a fechar-se (Lapparent de Broin *et al.*, 1996; Pérez-García *et al.*, 2008; Anquetin *et al.*, 2014a;2014b).

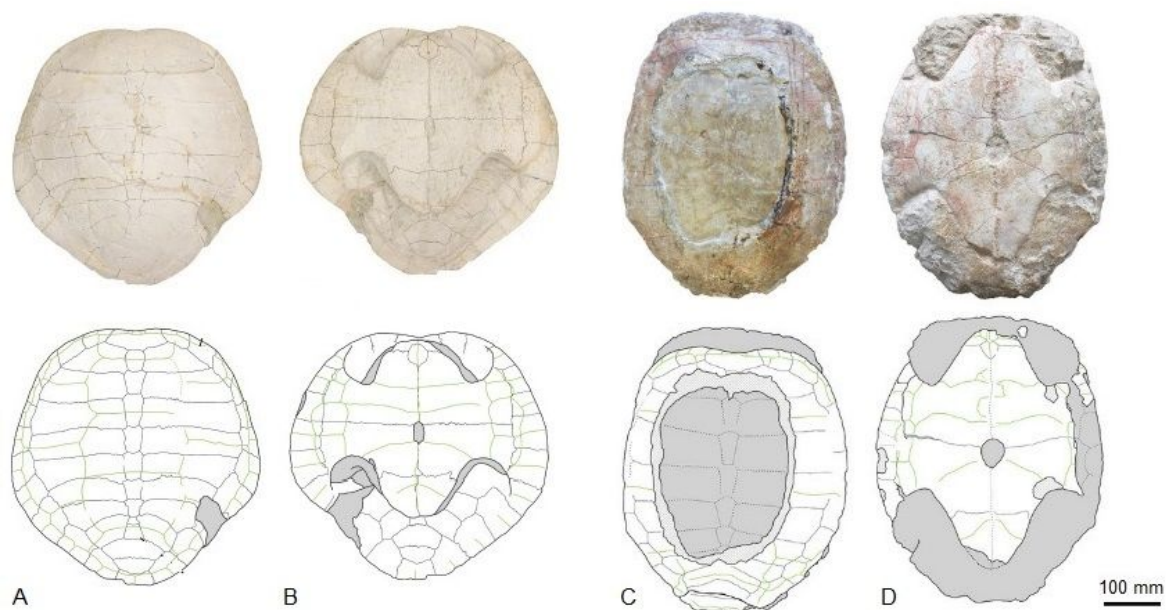


Fig. 15: A e B: Fotografia e ilustração da carapaça e do plastrão, respectivamente, de *Craspedochelys jaccardi*, NMS 673, proveniente de Les Hauts-Geneveys, Cantão of Neuchâtel (Suíça), Titoniano inferior (Jurássico Superior) (adaptada de Anquetin *et al.*, 2014b). C e D: Fotografia e ilustração da carapaça e do plastrão, respectivamente, de *Plesiochelys etalloni*, MAJ 2005-11-1, proveniente de Moirans-en-Montagne, Jura (França), Titoniano inferior (Jurássico Superior) (adaptada de Anquetin *et al.*, 2014b). A e C: Vista dorsal; B e D: Vista ventral.

O género *Tholemys* foi descrito através de uma carapaça e plastrão encontrados nos afloramentos do Kimmeridgiano (Jurássico Superior) de Swindon (Inglaterra) (Fig. 14) (Andrews, 1921; Lapparent de Broin, 2001).

O género *Tholemys* (Fig. 16 A e B) apresenta carapaça oval sem ornamentação; a nugal tem o bordo anterior côncavo e a sua largura é três vezes maior do que ao seu comprimento; sete neurais; a primeira neural é pequena e quadrangular e as restantes seis são hexagonais; as últimas seis neurais vão diminuindo de comprimento; não é possível determinar se a última neural contacta com a primeira suprapigal; a primeira suprapigal é triangular com os ângulos posterolaterais arredondados e mais larga do que comprida; a segunda suprapigal é mais larga do que comprida; uma única escama cervical; a primeira escama vertebral é mais larga do que comprida; da segunda à quinta escama vertebral são

muito mais largas e o seu comprimento é cerca de dois terços da sua largura; a última escama vertebral é praticamente semicircular; as escamas vertebrais são mais largas do que as escamas pleurais; o contacto entre a quarta e a quinta escama vertebral ocorre na primeira suprapigal; a porção anterior do plastrão é arredondada e a posterior é mais estreita do que a anterior; o entoplastrão e o epiplastrão são relativamente pequenos; ausência de mesoplastrão; o sulco abdominal-femoral apresenta uma curvatura côncava; a escama anal integralmente situada no xifiplastrão; o sulco sagital em linha recta e ausência de fontanela central no plastrão (Andrews, 1921).

O género *Tropidemys* está bem representado, através de carapaças, no Jurássico Superior-Cretácico Inferior? da Suíça, Alemanha, Inglaterra, França, Espanha e Portugal (Fig. 13) (Lapparent de Broin, 2001; Karl *et al.*, 2012; Pérez-García *et al.*, 2013; Anquetin *et al.*, 2014b; Püntener *et al.*, 2014; Pérez-García, 2015).

O género *Tropidemys* (Fig. 16, C e D) apresenta carapaça arredondada-oval, tectiforme na porção posterior e sem ornamentação; a nugal tem a forma trapezoidal com a porção posterior convexa; a incisura da nugal por vezes está presente; oito neurais hexagonais e largas; as neurais anteriores são mais compridas do que largas e as neurais posteriores são mais largas do que compridas; presença de uma quilha sagital bem desenvolvida na carapaça; três escamas cervicais; as escamas vertebrais são mais estreitas do que as pleurais; todas as pleurais sobrepõem-se às periferais; ausência de mesoplastrão e presença de uma pequena fontanela no plastrão em indivíduos adultos (Pérez-García *et al.*, 2013; Püntener *et al.*, 2014; Pérez-García, 2015).

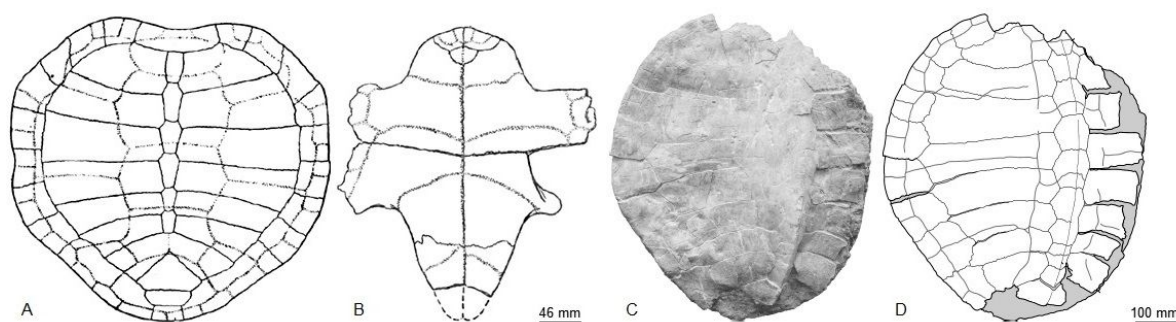


Fig. 16: A e B: Ilustração da carapaça e do plastrão, respectivamente, de *Tholemys passmori*, NHMUK, proveniente de Swindon, Wiltshire (Inglaterra), Kimmeridgiano (Jurássico Superior) (adaptada de Andrews, 1921). C e D: Fotografia e ilustração, respectivamente, da carapaça da tartaruga *Tropidemys langii*, NMS 15, proveniente de Solothurn, Cantão de Solothurn (Suíça), Kimmeridgiano (Jurássico Superior) (adaptada de Anquetin *et al.*, 2014b). A, C e D: Vista dorsal. B: Vista ventral.

Outros géneros, como *Brodiechelys* e *Hylaeochelys* foram incluídos neste táxon, mas a sua designação não foi confirmada (Lapparent de Broin, 2001). Pérez-García *et al.*, 2014 descrevem o género *Brodiechelys* e relacionam-o com o táxon Xinjiangchelyidae e Pérez-García e Ortega, 2014 interpretam o género *Hylaeochelys* relacionando-o com Plesiochelyidae, contudo a ausência de três escamas cervicais coloca-o fora deste clado.

Em Portugal, Plesiochelyidae são abundantes no Kimmeridgiano-Titoniano da Bacia Lusitaniana e foram descobertos os géneros *Plesiochelys*, *Craspedochelys* e *Tropidemys* (Fig. 17) (Antunes *et al.*, 1988a; Sauvage, 1898; Ortega *et al.*, 2009; Pérez-García *et al.*, 2008; 2010b; Pérez-García, 2015).

A espécie *Plesiochelys* sp. (Fig. 17, A) apresenta carapaça oval, não muito alta e externamente lisa; a nugal é mais larga do que comprida; oito neurais; primeira neural quadrangular e restantes hexagonais; a neural mais comprida é a segunda e vai diminuindo até à última; três placas cervicais; a primeira escama vertebral é mais estreita e todas elas são mais largas do que compridas; as escamas vertebrais são muito mais largas do que as pleurais; ausência de supramarginais; o contacto entre a carapaça e o plastrão é ósseo; o comprimento do hioplastrão é maior do que a do hipoplastrão e ambos

contactam-se através de uma sutura perpendicular à sagital que é ligeiramente côncava para a parte anterior na zona medial e ligeiramente convexa na zona lateral; ausência de mesoplastrão; a sutura entre o hipoplastrão e o xifiplastrão é ligeiramente sinuosa; as suturas entre as escamas pectorais, femorais e anais são muito sinuosas; o sulco abdomino-femoral é côncavo, portanto a escama abdominal é mais curta medialmente do que lateralmente; o sulco femoro-anal excede a sutura do hipoplastrão com o xifiplastrão; a maior parte da escama femoral está sobre o hipoplastrão, enquanto que a maioria da superfície da escama anal está sobre o xifiplastrão; ausência de incisura anal, sulco sagital em linha recta e ausência de fontanelas (Pérez-García *et al.*, 2008).

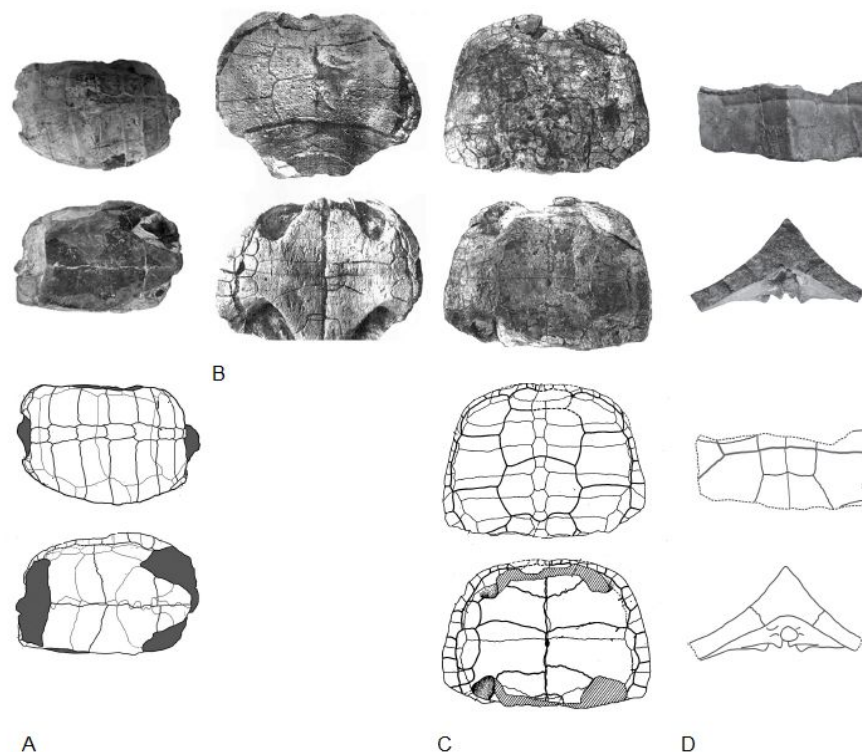


Fig. 17: A: Fotografia e ilustração da carapaça e do plastrão da tartaruga *Plesiochelys* sp., ALTSHN.ULS.0016, proveniente de Ulsa, Torres Vedras (Portugal), Titoniano (Jurássico Superior) (Pérez-García *et al.*, 2008). B: Fotografia da carapaça e do plastrão da tartaruga *Craspedochelys choffati*, MG28, proveniente de Vila Franca do Rosário, Mafra (Portugal), Titoniano (Jurássico Superior) (Sauvage 1897-1898, Prancha VI). C: Fotografia e ilustração da carapaça e do plastrão da tartaruga *Craspedochelys* sp., MG (sem número na referência original), proveniente de São Romão, Alcobaça (Portugal), Kimmeridgiano superior (Jurássico Superior) (Antunes *et al.*, 1988a; Prancha I). D: Fotografia e ilustração de dois fragmentos da carapaça de uma tartaruga *Tropidemys* sp., SHN.LPP 173, proveniente da Praia Azul, Torres Vedras (Portugal), Kimmeridgiano superior-Titoniano inferior (Jurássico Superior) (Pérez-García, 2015). Vistas dorsais e ventrais. As fotografias e ilustrações não estão à mesma escala.

A espécie *Craspedochelys choffati* (Fig. 17, B) apresenta carapaça cordiforme, mais larga do que comprida; a união da carapaça com o plastrão faz-se através de uma ponte cerca de um terço da sua largura; as escamas vertebrais são muito grandes; a primeira escama vertebral é mais pequena do que as outras, a terceira, quarta e quinta são sensivelmente do mesmo tamanho; a primeira pleural é mais comprida diminuindo o comprimento até à última placa; o hioplastrão é grande, aproximadamente tão largo quanto comprido; ausência de mesoplastrão; o hipoplastrão é mais largo do que comprido e é mais pequeno que o hioplastrão; a escama pectoral é duas vezes mais larga do que comprida e as

escamas femorais são mais estreitas que as abdominais e separam-se por um sulco muito oblíquo e presença de fontanelas na carapaça e no plastrão (Sauvage, 1897-1898).

A espécie *Craspedochelys* sp. (Fig. 17, C) apresenta carapaça larga e baixa, despromovida de saliências mas possui estrias radiais; a nugal é mais larga do que comprida; a primeira neural quadrangular e as seguintes hexagonais; da segunda à quinta ou sexta neurais são alongadas; as periferais anteriores são mais pequenas do que as posteriores; o contacto entre a terceira e a quarta escamas vertebrais situa-se na sexta neural; as escamas vertebrais são mais largas do que pleurais; todas as escamas pleurais sobrepõem-se às periferais; três placas cervicais; ausência de supramarginais; porção anterior e posterior do plastrão arredondada; ausência de mesoplastrão; o sulco femoro-anal avançou medialmente sob o hipoplastrão e presença de uma pequena fontanela no plastrão (Antunes *et al.*, 1988a).

Da espécie *Tropidemys* sp. (Fig. 17, D) só ficaram preservados alguns fragmentos da parte medial da carapaça, correspondendo à porção posterior de uma neural, à porção anterior de outra e à porção medial de um par de costais. Este género é caracterizado pelas neurais serem mais compridas do que largas e pela presença de uma marcada quilha sagital (Pérez-García, 2015).

Nas tabelas abaixo (tabela 3 e 4) apresentamos as principais semelhanças e diferenças entre os géneros de tartarugas Plesiochelyidae.

Tabela 3: Principais diferenças entre *Plesiochelys* e *Craspedochelys* (Anquetin *et al.*, 2014b).

	<i>Plesiochelys</i>	<i>Craspedochelys</i>
Morfologia da carapaça	Mais alongada e oval	Ampla, mais arredondada, geralmente tão larga como comprida
Incisura na nugal	Bem pronunciada e estende-se lateralmente até ao meio da primeira periferal	Pouco evidente e está restrita à placa da nugal
Relação comprimento/largura das costais (mm)	Menor (31 – 36 mm na quarta costal)	Maior (43 – 48 mm na quarta costal)
Dimensão do plastrão em relação à carapaça	Comprido (cerca de 85-90% do comprimento da carapaça)	Curto
Dimensão do hioplastrão	Mais comprido do que largo	Mais largo

Tabela 4: Principais semelhanças e diferenças entre *Plesiochelys*, *Craspedochelys* e *Tropidemys* (Anquetin *et al.*, 2014b; Püntener *et al.*, 2014).

	<i>Plesiochelys</i>	<i>Craspedochelys</i>	<i>Tropidemys</i>
Quilha neural	Ausente	Ausente	Presente
Morfologia das neurais	Alongadas	Alongadas	As neurais anteriores são mais compridas do que largas e as posteriores mais largas do que compridas
Dimensão das escamas vertebrais	Largas	Largas	Estreitas

Hylaeochelys

Hylaeochelys Lydekker, 1889b, Eucryptodira basal, está representado durante o Jurássico Superior (Titoniano médio-superior) em Portugal e o Cretácico Inferior (Berriasiano-Valanginiano) em Inglaterra (Fig. 18) (Pérez-García e Ortega, 2014).

Durante muito tempo, *Hylaeochelys* foi interpretada como um táxon de Plesiochelyidae, contudo pelo facto de *Hylaeochelys* apresentar apenas uma escama cervical, e não três como em Plesiochelyidae, coloca-o fora deste clado (Lapparent de Broin *et al.*, 1996; Pérez-García, 2012a; Pérez-García e Ortega, 2014). *Hylaeochelys* apresenta carapaça aproximadamente circular e lisa ou estriada; a espessura das placas da carapaça e do plastrão reduzida; a nugal tem uma ligeira incisura; o primeiro par de costais duas vezes mais largo do que comprido; a série neural pode ser contínua como descontínua, possuindo 7-9 placas neurais; se a série neural for descontínua, esta descontinuidade ocorre ou no sétimo ou no oitavo par de costais, separando a última neural das anteriores ou a última neural da primeira suprapigal; as neurais mais anteriores são mais compridas do que largas; morfologia das neurais variável (em *H. belli*) e a primeira neural subrectangular e as restantes hexagonais (em *H. kappa*); duas suprapigais; onze pares de periferais; as periferais são maiores posteriormente; a porção medial das placas periferais sinuosa; presença de uma única placa cervical, mais larga do que comprida; as escamas vertebrais mais largas do que as escamas pleurais; a primeira escama vertebral é rectangular, maior do que a placa nugal e apresenta uma largura semelhante à quinta escama vertebral, sendo esta última maior do que a segunda suprapigal; da segunda à quarta escamas vertebrais são semelhantes em largura, sendo maiores do que a primeira e a quinta escamas vertebrais; as escamas pleurais sobrepõem-se às periferais; ausência de mesoplastrão; presença de um par de gulares com as dimensões semelhantes aos extragulares; presença de cinco inframarginais; a escama anal integralmente situada no xifiplastrão; ausência de incisura anal; sulco sagital em linha recta ou sinuoso e a presença ou ausência de fontanelas (Pérez-García, 2012a; Pérez-García e Ortega, 2014).

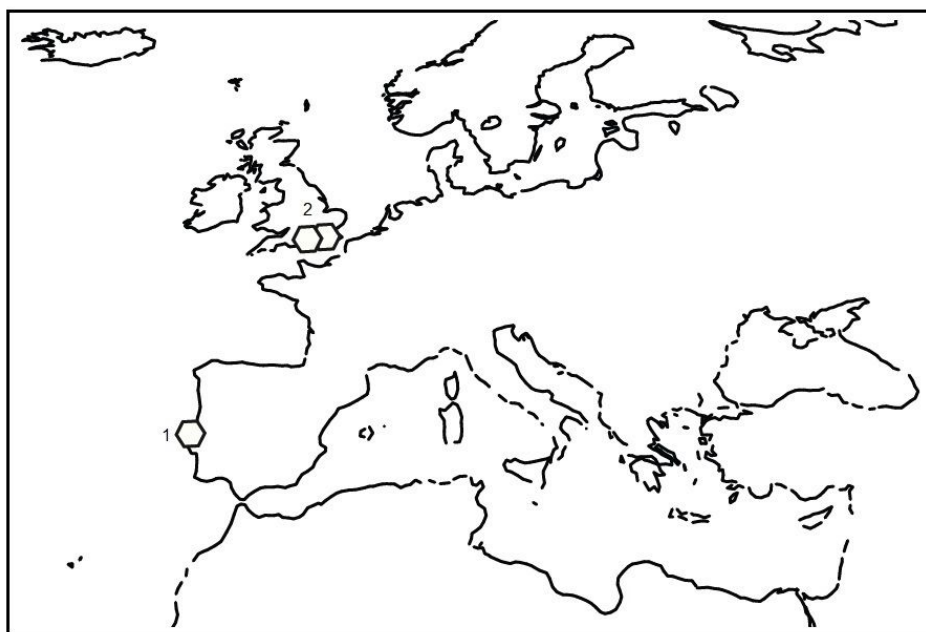


Fig. 18: Distribuição actual do táxon *Hylaeochelys* (Mapa A da Fig. 8). 1. *Hylaeochelys kappa*, Portugal, Titoniano médio ao superior (Jurássico Superior); 2. *Hylaeochelys belli*, Inglaterra, Berriasiano-Valanginiano (Cretácico Inferior). Mapa adaptado de fossilworks.org.

Durante algum tempo, muitas espécies foram consideradas *Hylaeochelys*: *Hylaeochelys latiscutata* Owen, 1583, “*Emys menkei*” Roemer, 1836, *Hylaeochelys belli* Mantell 1844 e *Hylaeochelys*

lata Owen, 1881 (Karl *et al.*, 2007; Lapparent de Broin, 2001; Milner, 2004; Pérez-García, 2012a; Pérez-García *et al.*, 2013), contudo Lydekker (1889c), Hirayama *et al.*, (2000) e Pérez-García (2012a) identificaram a *Hylaeochelys belli* como a única espécie válida para todos os espécimes de origem britânica que pertenciam a *Hylaeochelys*. Posteriormente, Pérez-García e Ortega (2014) identificaram uma nova espécie em Portugal, à qual denominaram *Hylaeochelys kappa*.

A espécie *Hylaeochelys belli* está bem representada, através de fósseis de carapaças fragmentadas, no Cretácico Inferior (Berriasiano-Valanginiano) de Purbeck Limestone Group de Dorset e Wealden de Sussex, Inglaterra (Fig. 18) (Pérez-García, 2012a).

A espécie *Hylaeochelys belli* (Fig. 19) apresenta carapaça ser lisa ou estriada; a largura da nugal excede duas vezes o comprimento; o número de neurais variável podendo ter entre 7-9 neurais; a morfologia das neurais também muito variável (hexagonais, pentagonais, heptagonais, trapezoidais, subrectangulares, subpentagonais, subtriangulares, subarredondadas); a série neural contínua ou descontínua; se for descontínua esta descontinuidade pode ocorrer no último par de costais, entre a oitava e nona neural ou a sétima e a primeira suprapigal; uma única escama cervical, muito curta principalmente na porção medial; a primeira escama vertebral rectangular e similar à quinta na largura, a segunda e quarta escamas vertebrais similares no tamanho, consideravelmente mais largas do que a primeira e a quinta vertebrais; a primeira escama vertebral é consideravelmente maior do que a placa nugal; tem um sulco ligeiramente convexo que corresponde ao limite entre a terceira e quarta escama vertebral, estando localizado, exclusivamente, no quinto par de costais e na quinta neural; as escamas vertebrais são mais largas do que as pleurais; o entoplastrão grande e mais largo do que comprido; a distância entre a porção posterior do entoplastrão e do sulco humeral-pectoral inferior à metade do comprimento do entoplastrão; ausência de mesoplastrão; as intergulares não sobrepõem-se à porção anterior do entoplastrão; o sulco pectoro-abdominal contacta com a porção posterior do segundo ou o terceiro par de inframarginais lateralmente; a escama anal integralmente situada no xifiplastrão; o sulco sagital em linha recta ou sinuoso e presença ou ausência de uma fontanela no plastrão (Milner, 2004; Pérez-García, 2012a; Pérez-García e Ortega, 2014).

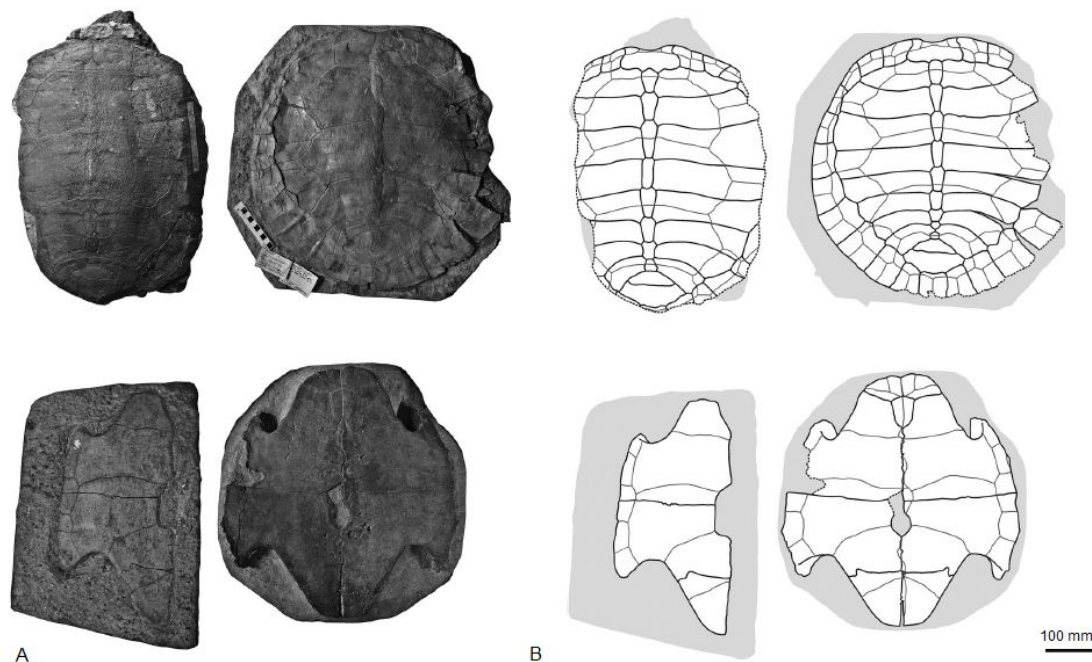


Fig. 19: A e B: Fotografias e ilustrações, respectivamente, da carapaça e do plastrão de *Hylaeochelys belli*, DORCM G20, OUM J13796, NHMUK R6882, NHMW 2011/0310/0001, proveniente de Purbeck of Swanage, Dorset (Inglaterra), Berriasiano-Valanginiano (Cretácico Inferior) (adaptada de Pérez-García, 2012a). Vistas dorsais e ventrais.

Em Portugal, foi descoberta uma tartaruga em Porto Barril (Mafra), denominada *Hylaeochelys kappa* (Pérez-García e Ortega, 2014). Esta é a única espécie de *Hylaeochelys* identificada no Jurássico Superior (Titoniano médio-superior) (Fig. 18) (Pérez-García e Ortega, 2014).

A espécie *Hylaeochelys kappa* (Fig. 20) apresenta carapaça aproximadamente circular e ornamentada por estrias superficiais; a largura da nugal excede duas vezes o comprimento; a primeira neural subrectangular e as restantes hexagonais; a série neural descontínua uma vez que existe um contacto medial do sétimo par de costais, entre a sétima e a oitava neural; oito neurais; uma única placa cervical, muito curta principalmente na porção medial; as escamas vertebrais amplas, sendo duas ou mais vezes maior do que o comprimento; a primeira escama vertebral rectangular e similar à quinta na largura, a segunda e quarta escamas vertebrais similares no tamanho, consideravelmente mais largas do que a primeira e a quinta vertebrais; a primeira escama vertebral consideravelmente maior do que a placa nugal; o contacto entre a primeira e segunda vertebral e a segunda e terceira vertebral subperpendiculares ao plano axial, o contacto entre a terceira e quarta vertebrais marcadamente convexo e este contacto ocorre lateralmente ao sexto par de costais; a forma ómega que delimita a terceira e quarta vertebral, é distinto deste género; as escamas vertebrais são mais largas do que as pleurais; o entoplastrão pequeno, subarredondado e tão largo como comprido; a distância entre a porção posterior do entoplastrão e do sulco humeral-pectoral superior ao comprimento total do entoplastrão; o epiplastrão mais largo do que comprido; o contacto entre o epiplastrão e o hioplastrão subperpendicular ao plano axial; ausência de mesoplastrão; as intergulares sobrepõem-se à porção anterior do entoplastrão; o sulco pectoro-abdominal contacta com a porção posterior do segundo par de inframarginais lateralmente; a escama anal integralmente situada no xifiplastrão; o sulco sagital sinuoso e não é possível afirmar a existência de fontanelas devido à fraca preservação do plastrão (Pérez-García e Ortega, 2014).

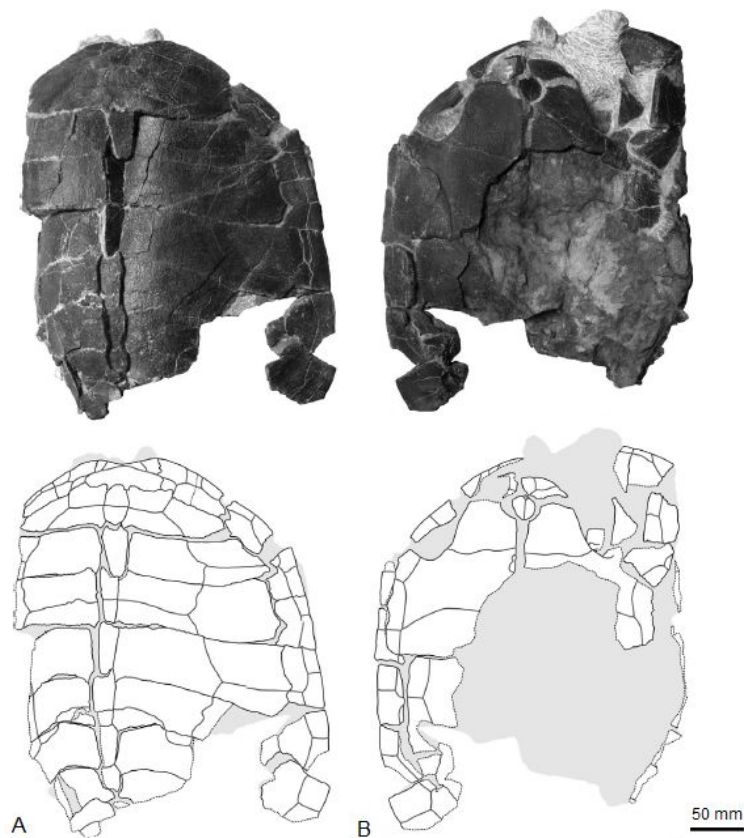


Fig. 20: Fotografia e ilustração da carapaça e do plastrão, respectivamente, de *Hylaeochelys kappa*, SHN.LPP 172, proveniente de Porto Barril, Mafra (Portugal), Titoniano médio-superior (Jurássico Superior) (adaptada de Pérez-García e Ortega, 2014). A: Vista dorsal; B: Vista ventral.

A tabela 5 apresenta as principais diferenças entre as espécies de tartarugas *Hylaeochelys* (*H. belli* e *H. kappa*).

Tabela 5: Principais diferenças entre *Hylaeochelys* (Pérez-García, 2012a; Pérez-García e Ortega, 2014).

	<i>Hylaeochelys belli</i>	<i>Hylaeochelys kappa</i>
Número de neurais	Variável 7-9	8
Série neural	Contínua ou descontínua	Descontínua
Sulco correspondente ao limite entre a terceira e a quarta escama vertebral	Sulco ligeiramente convexo localizado, exclusivamente, no quinto par de costais e na quinta neural	Sulco em forma de ómega localizado lateralmente no sexto par de costais e medialmente no quinto par de costais e na quinta neural
Entoplastrão	Grande, mais largo do que comprido	Pequeno, tão largo como comprido
Distância entre a margem posterior do entoplastrão e o sulco humeral-peitoral	Inferior à metade do comprimento do entoplastrão	Superior ao comprimento total do entoplastrão
Intergulares sobrepõem à porção anterior do entoplastrão	Não	Sim
Inframarginal em contacto com o sulco pectoral-abdominal	Segunda ou terceira	Segunda
Sulco sagital (Pérez-García <i>et al.</i> , 2015b, ch121)	Linha recta ou sinuoso	Sinuoso

Platychelyidae

Platychelyidae Bräm, 1965 é um grupo de tartarugas representado exclusivamente na Europa durante o Jurássico Superior (Kimmeridgiano superior-Titoniano inferior) e na América do Sul e Central durante o Jurássico Superior e o Cretácico Inferior (Oxfordiano-Valanginiano) (Fig. 21) (Lapparent de Broin, 2001; Rueda e Gaffney, 2005; Cadena e Joyce, 2015). Platychelyidae apresenta carapaça oval ou cordiforme, não muito grande, no máximo 300 mm de comprimento; a porção anterior desta é recta; pode apresentar uma série de cumes mais ou menos distintos ou proeminências nas neurais e costais como ser completamente lisa, sem protuberâncias ou fortes cristas radiais; oito neurais curtas, com contorno irregular e a largura geralmente superior ao comprimento; a segunda neural é mais pequena dos que as restantes; presença de escama cervical; as escamas vertebrais muito mais largas do que compridas; escamas vertebrais maiores do que as pleurais; presença ou ausência de supramarginais; a carapaça e o plastrão são proporcionais em tamanho e a margem anterior do plastrão sobressai além da margem anterior da carapaça; os ossos do mesoplastrão não se contactam na linha média; presença ou ausência de inframarginais; incisura no xifiplastrão presente; uma única escama gular; incisura anal e presença de fontanelas no plastrão (De la Fuente e Iturralde-Vinent, 2001; Danilov, 2005; Cadena e Joyce, 2015).

Até ao presente, são considerados apenas dois géneros Platychelyidae: *Platychelys* Wagner, 1853 e *Notoemys* Cattoi e Freiburg, 1961 (Wagner, 1853; Rueda e Gaffney, 2005).

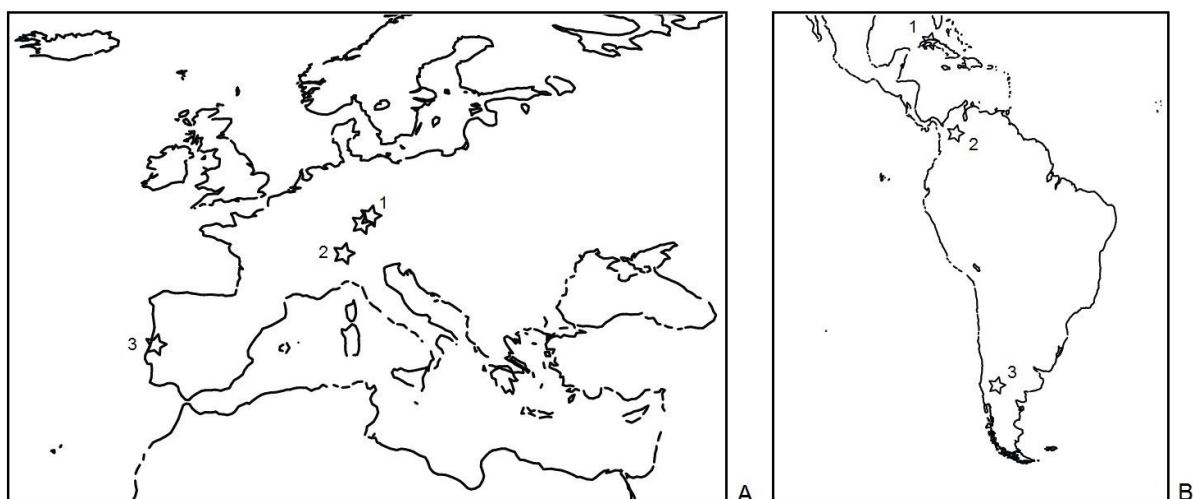


Fig. 21: Distribuição actual do táxon Platychelyidae (Mapa A e C da Fig. 8). A: 1. *Platychelys oberndorferi*, Alemanha, Titoniano inferior (Jurássico Superior); 2. *Platychelys oberndorferi*, Suíça, Kimmeridgiano superior (Jurássico Superior); 3. Platychelyidae ind., Portugal, Kimmeridgiano médio (Jurássico Superior). B: 1. *Notoemys oxfordiensis*, Cuba, Oxfordiano (Jurássico Superior); 2. *Notoemys zapatocaensis*, Colômbia, Valanginiano Superior (Cretácico Inferior); 3. *Notoemys laticentralis*, Argentina, Titoniano (Jurássico Superior). Mapa adaptado de fossilworks.org.

O género *Platychelys* está representado por uma única espécie, *P. oberndorferi*, na Alemanha (Titoniano inferior) e na Suíça (Kimmeridgiano superior) (Fig. 21) (Lapparent de Broin, 2001).

O género *Platychelys* (Fig. 22, A e B) apresenta carapaça oval, com uma série de cumes mais ou menos distintos ou proeminências nas neurais e costais; placa nugal presente; oito neurais curtas, com contorno irregular e a largura é geralmente superior ao comprimento; a primeira, terceira e sexta neurais muito maiores do que as outras; a primeira suprapigal é rectangular e estreita; escama cervical estreita; as escamas vertebrais muito mais largas do que compridas; a primeira escama vertebral é do mesmo tamanho do que as outras e a quarta escama vertebral na porção posterior faz uma curvatura côncava; as escamas vertebrais maiores do que as escamas pleurais; o contacto entre a quarta e a quinta escama vertebral ocorre entre a oitava e a primeira suprapigal; as escamas pleurais

sobrepõem-se às periferais; presença de supramarginais; porção anterior do plastrão trapezoidal; porção posterior do plastrão tem a forma de “V” invertido; os ossos do mesoplastrão não se contactam na linha média; ausência de inframarginais; a escama anal integralmente situada no xifiplastrão e presença de duas fontanelas no plastrão (Danilov, 2005; De la Fuente e Iturralde-Vinent, 2001; Rueda e Gaffney, 2005).

O género *Notoemys* é representado por três espécies: *N. zapatocaensis*, *N. laticentralis* e *N. oxfordiensis*, respectivamente, na Colômbia (Valanginiano superior), na Argentina (Titoniano) e em Cuba (Oxfordiano) (Fig. 21) (Rueda e Gaffney, 2005).

O género *Notoemys* (Fig. 22, C e D) apresenta carapaça cordiforme, lisa, sem protuberâncias ou fortes cristas radiais; placa nucal presente; oito neurais, todas elas mais largas do que compridas; a primeira suprapigal larga; escama cervical larga; as escamas vertebrais muito mais largas do que compridas; a primeira escama vertebral é mais pequena ou do mesmo tamanho do que as outras; as escamas vertebrais maiores do que as escamas pleurais; o contacto entre a quarta e a quinta escama vertebral ocorre na primeira suprapigal; as escamas pleurais sobrepõem-se às periferais; ausência de supramarginais; porção anterior do plastrão subquadrangular; porção posterior do plastrão tem a forma de “V” invertido; os ossos do mesoplastrão não se contactam na linha média; presença de inframarginais; a escama anal integralmente situada no xifiplastrão e presença de uma grande fontanela no plastrão (De la Fuente e Iturralde-Vinent, 2001; Rueda e Gaffney, 2005).

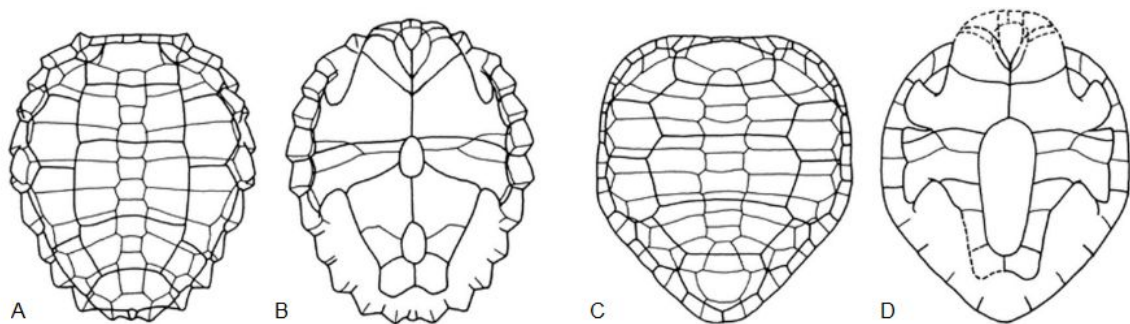


Fig. 22: A e B: Ilustração da carapaça e do plastrão, respectivamente, de *Platycheilus oberndorferi*, (SMSS 56), proveniente de Kehlheim (Alemanha), Jurássico Superior (adaptada de Danilov, 2005). C e D: Ilustração da carapaça e do plastrão, respectivamente, de *Notoemys laticentralis*, (MOZP 2487), proveniente (Argentina), Jurássico Superior (Titoniano) (adaptada de De la Fuente e Iturralde-Vinent, 2001). A e C: Vista dorsal; B e D: Vista ventral. Sem escala no original.

Em Portugal, foi encontrado na Mina da Guimarota (Leiria) (Kimmeridgiano médio) um fragmento da carapaça de uma tartaruga *Platycheilus* (Fig. 23), caracterizado por apresentar cumes levantados e ranhuras paralelas aos anéis de crescimento do osso, ou seja, têm um padrão irregular (Bräm, 1973; Gasser, 2000).

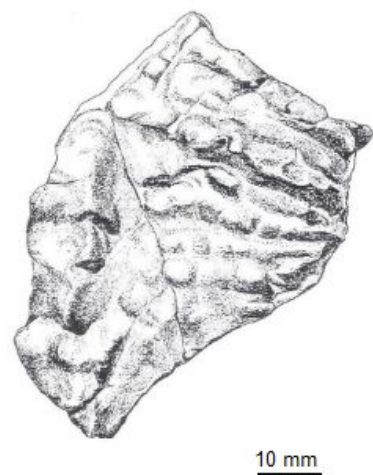


Fig. 23: Fragmento da carapaça de uma tartaruga *Platycheilus*, MG (sem número na referência original, contudo Gasser, 2000 apresenta como número de catálogo Gui Che 81 (T7)), proveniente da Mina da Guimarota, Leiria (Portugal), Kimmeridgiano médio (Jurássico Superior) (adaptada de Bräm, 1973). Vista dorsal.

Construiu-se uma tabela (tabela 6) com as principais diferenças entre os géneros de tartarugas *Platycheilidae* (*Platycheilus* e *Notoemys*).

Tabela 6: Principais diferenças entre *Platycheilus* e *Notoemys* (De la Fuente e Iturralde-Vinent, 2001; Danilov, 2005; Rueda e Gaffney, 2005).

	<i>Platycheilus</i>	<i>Notoemys</i>
Morfologia da carapaça	Oval	Cordiforme
Ornamentação da superfície da carapaça	Série de cumes mais ou menos distintos ou proeminências nas neurais e costais	Lisa, sem protuberâncias ou fortes cristas radiais
Tamanho das neurais	Algumas são mais largas do que compridas	Todas elas mais largas do que compridas
Suprapigais	Muito mais estreitas	Muito mais largas
Escama cervical	Estreita	Larga
Contacto entre a quarta e a quinta escama vertebral	Entre a oitava e a primeira suprapigal	Primeira suprapigal
Supramarginais	Presente	Ausente
Morfologia da porção anterior do plastrão	Trapezoidal	Subquadrangular
Fontanelas no plastrão	Duas	Uma

1.6 Outros vertebrados do Jurássico Superior de Portugal

Outros vertebrados descritos até ao momento no Jurássico Superior de Portugal inclui diápsidos não arcossáuros, dinossauros, crocodiloformos, lagartos, pterossauros, anfíbios, mamíferos e peixes (Antunes, 1998; Mateus, 1998; Bonaparte e Mateus, 1999; Antunes e Mateus, 2003; Mateus, 2006; Mateus e Milàn, 2009).

Os diápsidos não arcossáuros são representados por coristoderos, como *Cteniogenys* e lepidossauiromorfos, como *Paramacellodus* e *Dorsetisaurus*. O registo mais abundante de vertebrados conhecidos em Portugal, mais especificamente nos afloramentos na Formação da Lourinhã, é sem dúvida o de dinossauros. Além de material esquelético, também há pegadas de dinossauros (Milàn *et al.*, 2005; Mateus e Milàn, 2010), ovos e ninhos (Antunes *et al.*, 1988b; Mateus *et al.*, 1998a e 1998b; Cunha *et al.*, 2004). Conhecem-se restos de ornitíscios (ornitópodes, anquilossauros e estegossauros), saurópodes e terópodes (Antunes and Mateus, 2003).

Os ornitópodes são representados por *Camptosaurus* sp. (Galton, 1980b), *Draconyx loureiroi* (Mateus e Antunes, 2001), *Trimucrodon cuneatus* Thulborn, 1973, *Phyllodon henkeli* Thulborn, 1973, *Dryosaurus* sp. (indicado por (Mateus, 2007)) e *Alocodon kuehnei* Thulborn, 1973. O único anquilossauro representado nesta Formação é *Dracopelta zbyszewskii* Galton, 1980a. Os estegossauros são representados pelos seguintes táxones: *Stegosaurus* sp. Escaso *et al.*, 2007, *Dacentrurus armatus* Lapparent e Zbyszewski 1957 e *Miragaia longicollum* Mateus *et al.*, 2009.

Em relação aos saurópodes, até ao momento foram descritos quatro espécies, pertencentes todas elas a géneros diferentes: *Lourinhasaurus alenquerensis* (Lapparent e Zbyszewski, 1957), *Supersaurus lourinhanensis* (Bonaparte e Mateus, 1999), *Lusotitan atalaiensis* (Lapparent e Zbyszewski, 1957) e *Zby atlanticus* Mateus *et al.*, 2014.

As espécies de terópodes descritas correspondem a *Ceratosaurus* sp. (Mateus e Antunes, 2000), *Torvosaurus gurneyi* Hendrickx e Mateus, 2014, *Lourinhanosaurus antunesi* Mateus, 1998, *Allosaurus europaeus* Mateus *et al.*, 2006 e *Aviatyrannis jurassica* Rauhut, 2003. Além destes táxones, diversos exemplares foram descritos através de dentes isolados. Por exemplo, na Mina da Guimarota (Leiria) foram encontrados bastantes dentes isolados de Tyrannosauridae, Troodontidae, Velociraptorinae, Dromaeosauridae e Compsognathus, bem como de aves primitivas relacionadas com *Archaeopteryx* (Rauhut, 2000).

Além de serem descobertos esqueletos de dinossauros também encontraram-se várias pegadas dos mesmos (Antunes e Mateus, 2003; Milàn *et al.*, 2005; Mateus e Milàn, 2009; Mateus *et al.*, 2011) e ninhos de ovos de *Lourinhanosaurus* e *Torvosaurus* (Mateus *et al.*, 2012; Ribeiro *et al.*, 2014).

Em relação aos crocodilos estão presentes as seguintes espécies de crocodilomorfos: *Lusitanisuchus mitracostatus* (Schwarz e Fechner, 2004), *Theriosuchus guimarotae* (Schwarz e Salisbury, 2005), *Goniopholis baryglyphaeus* (Schwarz, 2002), *Machimosaurus hugii* von Meyer, 1837 e *Lisboasaurus estesi* Seiffert, 1973.

O registo de lagartos conhecido, até ao momento, consiste nas seguintes espécies: *Saurillodon proraformis* Seiffert, 1973 e *Saurillus henkeli* Seiffert, 1975.

Os pterossauros encontrados correspondem a material muito incompleto, sendo a maioria dentes, considerados Pterosauria indeterminado (Dantas, 1987), com a excepção de alguns exemplares da Mina da Guimarota (Leiria) que foram tentativamente classificados como *Rhamphorhynchus* sp. e *Pterodactylus* sp. (Wiechmann e Gloy, 2000; Mateus, 2006; Ortega *et al.*, 2009; Mateus e Milàn, 2010).

Os anfíbios representados por restos isolados provenientes da Mina da Guimarota (Leiria) e das Praias Porto das Barcas e Porto Dinheiro (Lourinhã) foram atribuídos ao género *Celtdens* (Wiechmann, 2000).

Até ao momento, os mamíferos primitivos conhecidos são provenientes da Mina da Guimarota (Leiria) e da Praia de Porto Dinheiro (Lourinhã). Os géneros identificados são Dryolestidae, como *Henkelotherium guimarotae* Krebs, 1991 (Kraus, 1979), contudo também foram identificados na

Lourinhã os mamíferos Paulchoffatiidae *Kuehneodon hahni* (Antunes, 1998) e Pinheirodontidae *Pinheirodon pygmaeus* (Hahn e Hahn, 1999).

Os fósseis de peixes mais frequentes são escamas ganóides de peixes semionotiformes (cf. *Lepidotes*) e, mais raramente, dentes de *Hybodus* (Octávio Mateus, verbatim).

1.7 Objectivos

Este trabalho tem como objectivo a identificação e classificação de quatro espécimes inéditos de tartarugas do Kimeridgiano superior (Jurássico Superior) da Bacia Lusitaniana, mais especificamente do Membro da Praia Azul da Formação da Lourinhã e respectivas implicações para a sua evolução, ecologia, estratigrafia, crono-paleogeografia, paleoambientes e paleobiologia.

2. Material e Métodos

Espécimes estudados

Este trabalho compreende o estudo clássico de quatro espécimes inéditos que fazem parte do espólio do Museu da Lourinhã e estão catalogados com os seguintes números: ML1247, ML2033, ML425, ML2164.

Notas de terminologia e medidas

Todas as dimensões das placas ósseas e das escamas da carapaça e do plastrão enunciadas no corpo da dissertação e nos anexos, a largura foi medida horizontalmente e o comprimento verticalmente, com a exceção da razão comprimento/largura da quarta costal em *Plesiochelys* e *Craspedochelys*, na qual a largura foi medida verticalmente e o comprimento horizontalmente, estando assim, de acordo com Anquetin *et al.*, (2014b).

A designação das escamas presentes no epiplastrão está conforme Hutchison e Bramble (1981).

A designação das placas ósseas e escamas da carapaça e do plastrão nas imagens dos espécimes novos está conforme Zangerl (1969).

Nas imagens dos espécimes novos presentes nesta dissertação as linhas pretas delimitam as placas ósseas e as cinzentas as escamas. As linhas que estão a tracejado significam que as placas estão partidas ou que a sutura ou o sulco passaria por aquele local.

Métodos

Procedeu-se à preparação laboratorial dos novos espécimes no laboratório de paleontologia do Museu da Lourinhã. Durante a preparação, utilizou-se o martelo pneumático air scribe para retirar o sedimento, e acetona, paralóide B-72 e pincel para colar ou descolar o material que fragmentou durante a preparação.

Na análise filogenética utilizou-se o programa Winclada (Nixon, 2002), usando uma análise heurística, para a realização da análise filogenética dos novos espécimes, com as opções de 70 replicações e manutenção de 100 de árvores em memória ("maximum trees to keep (hold)").

O trabalho de campo realizado na Praia do Caniçal, relativamente à estratigrafia, permitiu o registo esquemático do afloramento observado, tendo em conta a espessura das camadas, a sua composição e disposição umas em relação às outras.

3. Enquadramento geológico

3.1 O Jurássico da Bacia Lusitaniana

A Bacia Lusitaniana localiza-se na orla ocidental da Península Ibérica, tendo uma orientação NNE-SSW, com uma extensão aproximada de 300 km e 150 km de largura e limitada a leste pelo Maciço Hespérico e a oeste pelos horsts das Berlengas (Azerêdo *et al.*, 2003).

O desenvolvimento da Bacia Lusitaniana deu-se durante o Mesozóico, tendo início no Triásico Superior até ao Cretácico Inferior/Superior (Kullberg, 2000), um período marcado pela fragmentação da Pangeia e abertura do Atlântico Norte. Em consequência, a formação da bacia ocorre num contexto de estiramento crustal sob um regime distensivo e precedido por várias fases de *rifting* - fracturação, diapirismo, episódios de inversão tectónica precoce e um magmatismo muito ténue (Kullberg *et al.*, 2006).

O início da formação da Bacia Lusitaniana (Fig. 24) corresponde à primeira fase de *rifting*, tendo ocorrido desde o Triásico Superior ao Sinemuriano (Kullberg *et al.*, 2006). O processo de *rifting* abortou, não havendo geração de crosta oceânica. Nesta altura, a Bacia Lusitaniana é caracterizada por ter uma topografia irregular constituída por blocos, limitados por falhas normais, formados devido à reactivação de acidentes no soco. Os primeiros sedimentos a serem depositados pertencem ao “Grés de Silves”, são de natureza aluvio-fluvial, assentam sobre o soco varisco e têm uma espessura variável em toda a bacia, demonstrando a existência de tectónica activa, erosão de relevos e preenchimento de depressões (Azerêdo *et al.*, 2003). Posteriormente, este sistema de depósitos continentais passa progressivamente a depósitos de planície aluvial com a deposição de sedimentos pelítico-carbonatados e evaporitos, correspondente às “Margas de Dagorda”, e que abrangem a base do Jurássico. A Bacia Lusitaniana passa a constituir uma bacia interna (intracratónica) caracterizada pela baixa profundidade, sendo larga e extensa. A acumulação de importantes níveis de sal-gema, gesso e outros evaporitos testemunha o carácter litoral destas fáceis, num clima certamente quente e seco (Azerêdo *et al.*, 2003). Na base do Jurássico, no Sinemuriano, evidencia-se uma transgressão do nível do mar, depositando-se numa primeira fase dolomitos e calcários dolomíticos pouco fossilíferos, e numa segunda fase, calcários interestratificados com margas (Azerêdo *et al.*, 2003). Estes sedimentos denunciadores de condições marinhas pertencem à Formação de Coimbra e a diferença de litologia coincide com uma fase de afundamento na sedimentação, relacionada com o reajuste da subplaca ibérica à subplaca africana (Kullberg, 2000).

Durante o Pliensbaquiano-Oxfordiano ocorre a segunda fase de *rifting* na Bacia Lusitaniana (Kullberg *et al.*, 2006). Inicialmente, depositou-se a unidade denominada Formação de Brenha, constituída por, numa primeira fase, margas e calcários margosos e, numa segunda fase, os calcários margosos (Aaleniano) passam a calcários compactos (Bajociano) (Kullberg, 2000). Esta formação é caracterizada pela instalação de uma acentuada e drástica rampa carbonatada homoclinal inclinada para NW. Desde o limite inferior do Bajociano, na parte norte e central da bacia, diferenciou-se outra unidade – Formação de Candeeiros. A Formação de Brenha depositou-se em ambiente de rampa carbonatada externa de águas relativamente profundas, enquanto que a Formação de Candeeiros depositou-se numa rampa carbonatada interna de pequena profundidade, concluindo que a partir do Bajociano evidenciou-se uma restrição da circulação das águas no domínio oceânico da bacia. Estas condições mantiveram-se até à base do Caloviano e só a partir dessa altura é que voltou a haver um aumento da taxa de afundamento da bacia (Azerêdo *et al.*, 2003). A Formação Cabaços assenta sobre uma ligeira discordância angular sobre as Formações de Brenha e de Candeeiros, constituída por calcários betuminosos, por vezes com níveis abundantes de lignite, marcando o início da transgressão marinha. Posteriormente, depositou-se a Formação de Montejunto composta por calcários micríticos compactos, ocasionalmente com intercalações margosas. Corresponde a um ambiente marinho de plataforma carbonatada interna e de pequena profundidade. A base desta unidade data o Oxfordiano médio e o topo o Oxfordiano superior (Kullberg, 2000).

A transição Oxfordiano-Kimmeridgiano é marcada pela transição de sedimentação calcária para siliciclástica (Malafaia, 2011). Durante o Kimmeridgiano-Berriasiano ocorre a terceira fase de *rifting* (Kullberg *et al.*, 2006). No Kimmeridgiano, a Bacia Lusitaniana tornou-se geograficamente mais estreita e tectonicamente mais apertada entre o maciço que actualmente é representado pela ilha das Berlengas e o Maciço Hespérico. Numa primeira fase, foram depositados no sector Sul e grande parte do Central desta bacia margas com intercalações de arenitos grosseiros e por vezes conglomerados. Esta unidade siliciclástica corresponde à Formação Abadia. No sector Norte, a Formação Abadia é substituída pela Formação de Alcobaça, sendo constituída pela alternância de margas mais ou menos arenosas e margas e calcários detríticos. Esta unidade representa um ambiente de sedimentação de plataforma siliciclástica-carbonatada de pequena profundidade. Posteriormente, por cima da Formação Abadia e da Formação de Alcobaça, depositou-se a Formação Amaral, caracterizada por depósitos carbonatados (arenitos calcários oolíticos) de pequena profundidade (Kullberg *et al.*, 2006). Durante o Kimmeridgiano-Titoniano a Formação da Lourinhã foi depositada, constituída maioritariamente por unidades detríticas marinhas de pequena profundidade, apresentando algumas intercalações carbonatadas (Kullberg, 2000). A deposição desta formação expandiu-se para Sul de Torres Vedras e cobriu todo o sector Norte e grande parte do sector Central desta bacia.

Durante o Cretácico Inferior (Aptiano) ocorre a separação dos Grandes Bancos e da Ibérica e a formação da primeira crosta oceânica no Atlântico Norte (Malafaia, 2011).

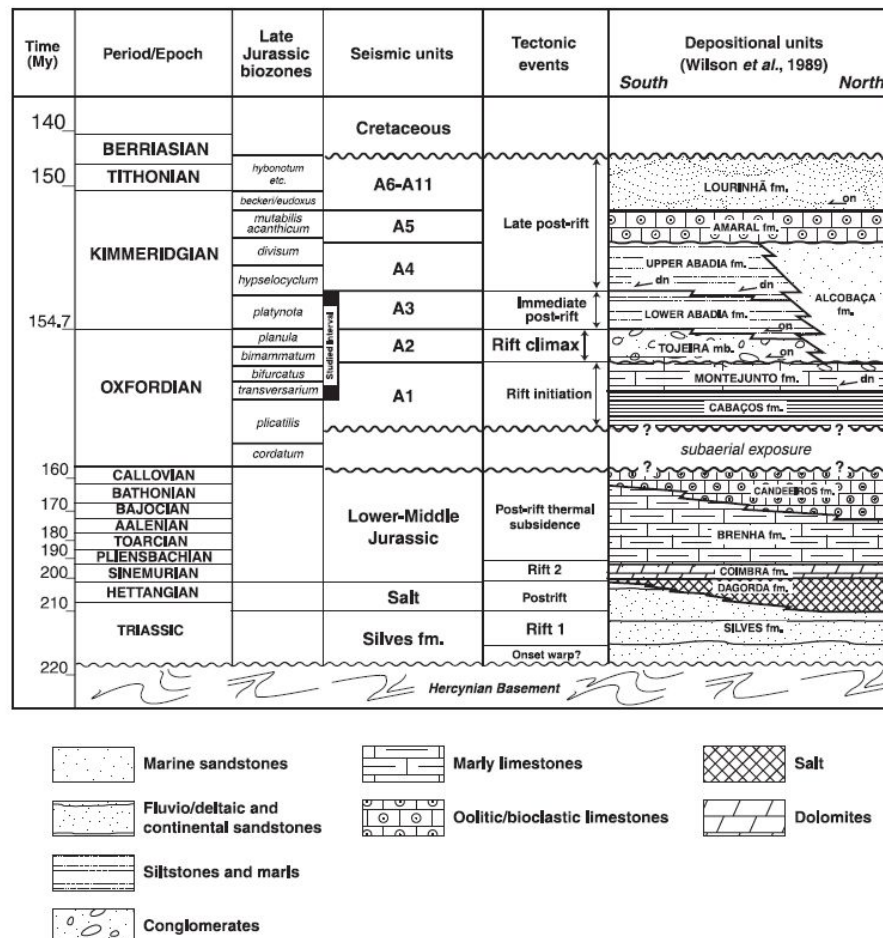


Fig. 24: Sequência simplificada das unidades litoestratigráficas e sismológicas da Bacia Lusitaniana (Alves *et al.*, 2003).

3.2 Formação da Lourinhã

Nomenclatura Estratigráfica

Muitos têm sido os estudos feitos sobre a litoestratigrafia da Formação da Lourinhã, contudo a opinião de diversos autores (por exemplo, Taylor *et al.*, 2013 e Mateus *et al.*, 2013) não é consensual relativamente às designações das diferentes Formações e Membros, como as respectivas idades e contexto paleoambiental (Kullberg, 2000).

Na Fig. 25 é possível verificar as subdivisões litoestratigráficas da Bacia Lusitaniana segundo as nomenclaturas adoptadas por diferentes autores.

Choffat (1901) foi o primeiro a propor uma organização estratigráfica para o Jurássico Superior da Bacia Lusitaniana. Distingue três unidades principais, da mais antiga para a mais recente: Camada de Cabaços e de Montejunto, Camada de Abadia e, por fim, Camada Lima. Em 1960, editou-se a carta geológica da área da Lourinhã, onde foram incluídas as seguintes unidades litoestratigráficas e cronoestratigráficas, da mais antiga para a mais recente: Camadas de Abadia, Pteroceriano e Portlandiano (França *et al.*, 1961). Esta tendência de organização da Formação da Lourinhã foi mais ou menos coerente até à década de 1980.

De acordo com Hill (1988), primeiro depositou-se a Formação da Abadia e posteriormente a Formação da Lourinhã. A Formação da Lourinhã é subdividida em cinco Membros: Membro da Praia da Amoreira, Membro da Praia de Porto Novo, Membro da Praia Azul, Membro da Assenta e Membro de Santa Rita.

Manuppella *et al.*, (1999) editaram a notícia explicativa da Lourinhã onde foram definidas as seguintes unidades, da mais antiga para a mais recente: Camadas de Alcobaça (Consolação, Praia da Amoreira-Porto Novo), Sobral e Bombarral.

Posteriormente, Leinfelder e Wilson (1998) e Schneider *et al.*, (2009) definiram as seguintes unidades, da mais antiga para a mais recente: Formação da Abadia e Formação de Alcobaça, sendo estas contemporâneas, Formação Amaral, Formação Sobral e, por fim, a Formação da Lourinhã, sendo também contemporânea da Formação Farta Pão.

Segundo Taylor *et al.*, (2013) primeiro depositou-se a Formação de Alcobaça e posteriormente a Formação da Lourinhã. A Formação da Lourinhã é subdividida em quatro Membros: São Bernadino, Porto das Barcas, Areia Branca e Ferrel.

O estudo mais recente sobre esta temática foi desenvolvido por Mateus *et al.*, (2013) defendendo que a Formação da Lourinhã é dividida em duas sub-bacias: Consolação (Membro Praia de Porto Novo-Praia da Amoreira, Praia Azul e Santa Rita) e Turcifal (Membro Assenta).

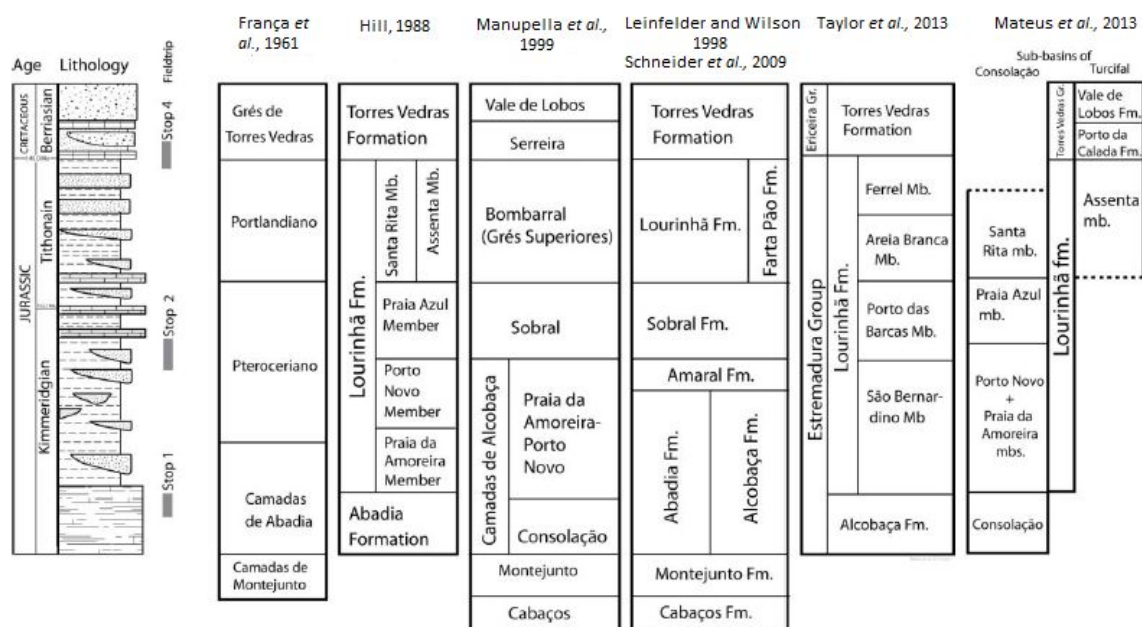


Fig. 25: Subdivisões litoestratigráficas da Bacia Lusitaniana, segundo as nomenclaturas adoptadas por diferentes autores (adaptada de Mateus *et al.*, 2013).

Membros da Formação da Lourinhã

No presente trabalho optou-se por seguir a proposta (Fig. 26) apresentada por Mateus *et al.*, (2013), uma vez que é um dos trabalhos mais recentes. Estes membros irão ser distinguidos através das diferenças na petrografia e tamanho do grão da fracção grosseira, da geometria e estruturas típicas dos canais arenosos.



Fig. 26: Membros da Formação da Lourinhã na sub-bacia Consolação, segundo Mateus *et al.*, (2013) (adaptada de Mateus *et al.*, 2013).

Membro Praia da Amoreira-Porto Novo

Esta unidade é denominada por dois termos: Praia da Amoreira e Praia de Porto Novo (Manuppella *et al.*, 1999). Manuppella *et al.*, (1999) incluiu este membro na Formação de Alcobaça, mas Mateus *et al.*, (2013) considerou que pertencia à Formação da Lourinhã. Este nível estratigráfico sobrepõem-se à unidade Consolação. A espessura deste membro parece variar muito ao longo dos estudos efectuados, por exemplo, Hill (1988) refere que o Membro da Praia da Amoreira tem 140 metros e o Membro Porto Novo 95 metros.

O Membro da Praia da Amoreira, descrito detalhadamente por Hill (1988), é caracterizado por arenitos de coloração branca ou acinzentada, devido à presença de abundante caulinite intergranular. Estes canais arenosos estão intercalados com sedimentos finos (argilas e siltes) com coloração escura, cinzenta e vermelha. Têm forma lenticular, granulometria grosseira a muito grosseira e grande extensão lateral, contudo são relativamente pouco espessos. A sedimentação corresponde a depósitos formados em cones aluvionares. O ambiente de deposição era caracterizado por períodos de inundações bruscas, que precediam a instalação de canais rapidamente preenchidos (Hill, 1988).

A passagem do Membro da Praia da Amoreira para o Membro de Porto Novo é caracterizada pela presença de nódulos carbonatados num horizonte de solo bem desenvolvido (Malafaia, 2011).

O Membro de Porto Novo é constituído por corpos arenosos com 3 a 7 metros de espessura e uma geometria tabular. Estes canais arenosos encontram-se intercalados com níveis de margas, argilas e siltes de cor cinzenta-esverdeada e, por vezes, avermelhada (Hill, 1988).

Deste modo, do Membro da Praia da Amoreira para o Membro de Porto Novo a granulometria fica mais fina e os solos carbonatados são menos desenvolvidos, uma vez que se passou de depósitos formados em cones aluvionares para sedimentos de ambiente fluvial meandriforme, incluído no Membro de Porto Novo (Hill, 1988).

Membro da Praia Azul

O Membro da Praia Azul é caracterizado por uma sequência dominada por margas cinzentas e níveis constituídos quase exclusivamente por restos de bivalves (géneros *Isognomon*, *Myophorella* e *Eomiodon*). Canais arenosos, com bases erosivas, geometria lenticular e laminação cruzada cortam a sequência. Bioturbação, geralmente do tipo thalassinoide, indicando a presença de crustáceos, é comum sobretudo nas litologias finas. A sedimentação corresponde a depósitos deltaicos e litorais de baixa energia (Hill, 1988).

Membro de Santa Rita

O Membro de Santa Rita tem os sedimentos mais grosseiros de todos os membros da Formação da Lourinhã. Este membro é constituído por conglomerados numa matriz de arenitos grosseiros a muito grosseiros. A sequência sedimentar está organizada em canais arenosos em forma tabular. Estas unidades correspondem a cerca de 60% da sequência, sendo a restante constituída por margas. A sedimentação corresponde a um sistema fluvial cascalhento (Hill, 1988).

4. Corte da Praia do Caniçal

Os exemplares ML1247 e ML2033 foram descobertos na Praia do Caniçal, Lourinhã (Lourinhã, Portugal), ML425 na Praia de Porto das Barcas, Lourinhã (Lourinhã, Portugal) e ML2164 na Praia Azul, Torres Vedras (Torres Vedras, Portugal) (Fig. 27). Inicialmente, era para ser feita a estratigrafia destas três praias, contudo o facto de não se saber a camada exacta onde se encontraram as tartarugas ML425 e ML2164 optou-se por fazer um estudo mais exaustivo sobre a estratificação da Praia do Caniçal, onde foi descoberta a tartaruga ML2033. A tartaruga ML1247 também foi encontrada nesta praia, contudo a camada também é desconhecida. A estratificação desta praia é inédita, não tendo sido feito nenhum estudo sobre a mesma, até ao momento.

Localização e Enquadramento Geológico

A Praia do Caniçal situa-se no concelho da Lourinhã, distrito de Lisboa. Tem como coordenadas GPS: N39°17'2.827"; 09°20'13.440. Litoestratigraficamente o local onde foi encontrado o exemplar ML2033, está na Bacia Lusitaniana, Membro da Praia Azul da Formação da Lourinhã e de idade Kimmeridgiano superior (Fig. 28 e 29) (Mateus *et al.*, 2013).

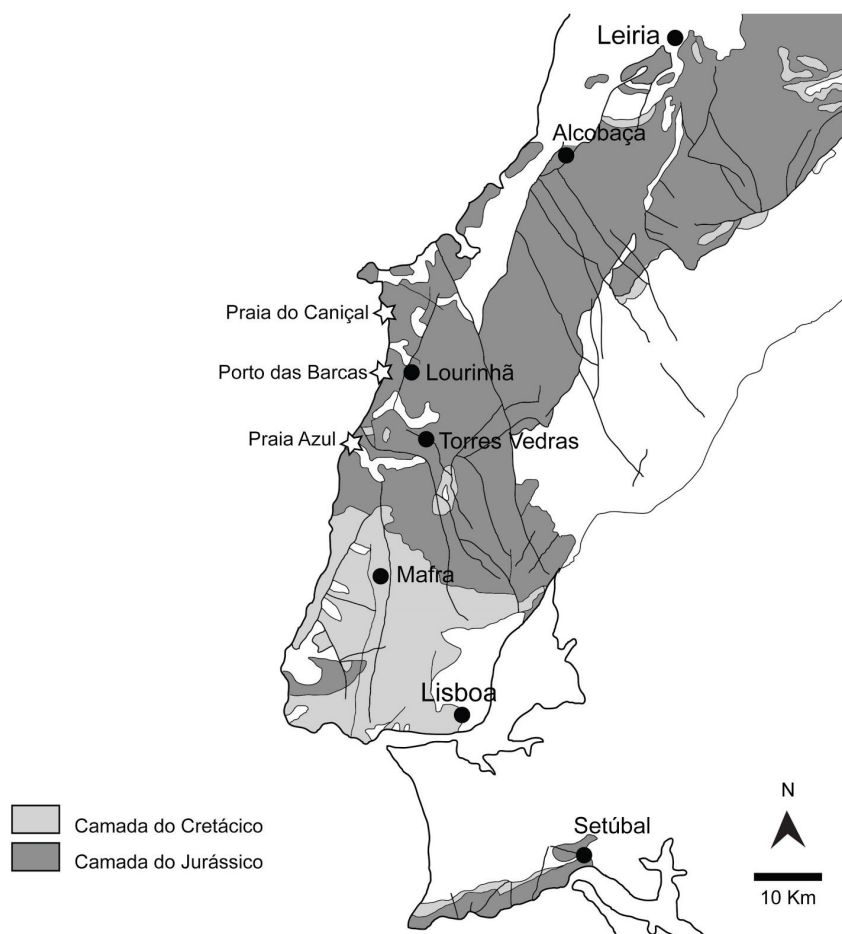


Fig. 27: Mapa geológico da parte central-oeste de Portugal que demonstra os locais onde foram encontrados os exemplares ML1247 e ML2033 (Praia do Caniçal), ML425 (Praia Porto das Barcas) e ML2164 (Praia Azul) (adaptada de Pérez-García e Ortega, 2011).



A



B



C

Fig. 28: A - Fotografia do panorama geral da Praia do Caniçal; B e C - Sequência das camadas mais a Sul da Praia do Caniçal; B1 - Local da Praia do Caniçal onde foi descoberta a tartaruga ML2033 (Fotografias da autoria de Octávio Mateus, 2011).



B1

Fig. 29: B1 - Local da Praia do Caniçal onde foi descoberta a tartaruga ML2033. 1 - Camada onde foi descoberta a tartaruga ML2033 (Camada número 24 da Fig. 30); 2 - Camada de arenito ligeiramente carbonatado (Camada número 6 da Fig. 30) (Fotografia da autoria de Octávio Mateus, 2011).

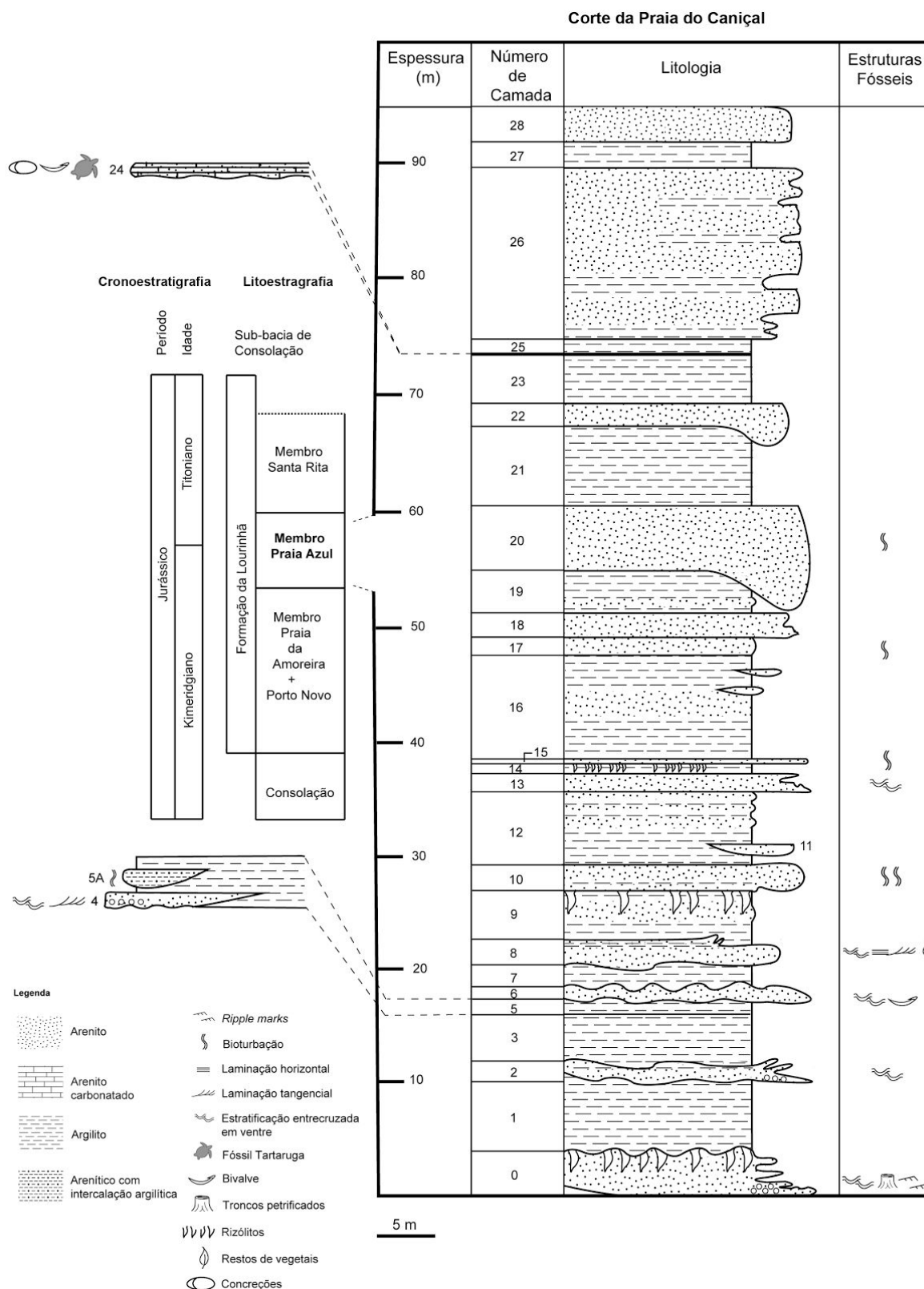


Fig. 30: Coluna e enquadramento litoestratigráfico da Praia do Caniçal, realizado no software Photoshop CS5 e Adobe Illustrator CC2015 com alguns elementos do software Sedlog. Do lado direito, são apresentadas as subdivisões litoestratigráficas da Formação da Lourinhã, segundo Mateus *et al.*, (2013) (adaptada de Mateus *et al.*, 2013). A camada 24 é a única que não está convertida à escala real, uma vez que, a sua espessura é de 3 cm na realidade e ficaria mais fina que, por exemplo, a camada 15. Posto isto, é possível fazer uma demonstração da composição desta camada.

Observando a sucessão litológica (Fig. 30) da base para o topo, podemos identificar facilmente as seguintes camadas:

- Camada 0 (4 m): Arenito médio, cinzento. Laminação entrecruzada. Base conglomerática com sedimentação de caliche. *Ripple marks*. Troncos petrificados e raízes (rizólitos). Alguma pirite. Superfície superior irregular. Forte variação lateral de espessura.
- Camada 1 (6 m): Argilito cinzento e avermelhado/marmoreado lateralmente. Argilito micáceo com algum enxofre e matéria orgânica. Lâminas de calcite.
- Camada 2 (0,5-1,8 m): Arenito médio-grosso, cinzento. Base irregular e conglomerática. Estratificação entrecruzada. Estratificação muito irregular.
- Camada 3 (4 m): Argilito igual à camada 1. Base irregular.
- Camada 4 (0,3-2 m): Arenito cinzento, laminado e micáceo. Estratificação entrecruzada. Laminação tangencial. Forte variação lateral (aumenta de espessura). Base irregular, conglomerática com caliche. Igual à camada 0 e 2.
- Camada 5 (1,3 m): Argilito igual ao anterior com intercalação arenítica (camada 4). Variação lateral.
- Camada 5A (0-1,5 m): Canal arenítico com intercalações argílicas assumindo uma cor mais avermelhada. Apresenta bioturbação.
- Camada 6 (1,1 m): Arenito ligeiramente mais carbonatado, com intercalação arenítica de 20 cm pelo meio. Estratificação entrecruzada. Topo e base irregular. Ganha expressão marinha para sul. Presença de *Isognomon rugosa*.
- Camada 7 (2,2 m): Argilito igual às camadas anteriores.
- Camada 8 (2 m): Arenito amarelo. Laminação fina, horizontal e planar oblíqua para a base. Estratificação entrecruzada. Laminação tangencial. Base irregular mas mais constante do que nos arenitos anteriores. Tem três intercalações de argilito mais fino com laminação horizontal que apresenta restos vegetais. A camada perde dispersão para sul, chegando a desaparecer a sul da estrada da Praia do Caniçal.
- Camada 9 (4,3 m): Argilito vermelho para a base na primeira metade, intercalado com arenito 20 cm. Apresenta uma banda cinzenta cerca de 30 cm e torna-se acastanhado na última metade. Topo com rizólitos e sinais de paleossolo incipiente.
- Camada 10 (2,5 m): Arenito fino, vermelho. Argiloso na base, tornando-se mais grosso a meio da camada. Apresenta bioturbação para o topo. Subcamadas bem definidas.
- Camada 11 (0-1,3 m): Arenito amarelo. Canal lenticular de expressão local.
- Camada 12 (6,5 m): Argilito vermelho com calcretos e três ou quatro intercalações areníticas com cerca de 0,3 m.
- Camada 13 (1,45 m): Arenito vermelho. Estratificação entrecruzada. Base regular mas gradual.
- Camada 14 (0,8 m): Argilito arenoso avermelhado com rizólitos de formação de paleossolos.
- Camada 15 (0,4 m): Arenito avermelhado, tornando-se acinzentado para o topo. Base com bioturbação vertical. Base e topo regulares.
- Camada 16 (9 m): Argilito avermelhado, com formação de paleossolo na base, ficando de seguida cinzento e de novo avermelhado para o topo. Intercalações areníticas frequentes no topo.
- Camada 17 (1,6 m): Arenito vermelho com pouca laminação visível intercalado com arenito fino. Apresenta bioturbação.
- Camada 18 (2 m): Arenito em que a base tem paleossolos.
- Camada 19 (3,5 m): Argilito arenoso com uma intercalação de arenito.
- Camada 20 (1,5-5 m): Arenito avermelhado lenticular com laminação e bioturbação.
- Camada 21 (7 m): Argilito cinzento e vermelho a arenoso.
- Camada 22 (1-2 m): Arenito lenticular.
- Camada 23 (5 m): Argilito vermelho na base e cinzento para o topo.

Camada 24 (3 m): Arenito carbonatado cinzento com bivalves (*Ostrea*), quelónios e escamas de *Lepidotes*. Concreções em nódulo. Base irregular.

Camada 25 (1,5 m): Igual à camada 23.

Camada 26 (15 m): Arenito vermelho com várias intercalações de argilito. Esta camada é dividida noutras, contudo por questões de acessibilidade é apenas dividida em uma na coluna estratigráfica.

Camada 27 (2 m): Argilito avermelhado.

Camada 28 (3 m): Arenito amarelo vivo.

5. Descrição de novos espécimes da Formação da Lourinhã

5.1 *Selenemys lusitanica* ML1247

Sistemática Paleontológica

TESTUDINES Batsch, 1788
PANCRIPTODIRA Joyce, Parham, e Gauthier, 2004
PARACRYPTODIRA Gaffney, 1975
PLEUROSTERNIDAE Cope, 1868
SELENEMYS Pérez-García e Ortega, 2011
SELENEMYS LUSITANICA Pérez-García e Ortega, 2011
(Figs. 31 e 32)

Material

ML1247: partes desarticuladas da carapaça e do plastrão de um indivíduo adulto, uma vez que estas encontram-se bem ossificadas. Preserva uma neural, costais e fragmentos destas, diversas periferais, fragmento do epiplastrão, mesoplastrão e hipoplastrão e xifiplastrão completo. Dimensões em anexo I.

Diagnose

Pleurosternidae com as seguintes autapomorfias: o terceiro par de costais muito mais estreito lateralmente do que medialmente (caracter 135 (Matriz Joyce, (2007)); caracter 124 (Matriz Pérez-García *et al.*, (2015b))) e a escama anal dividida em duas, logo o sulco sagital está presente até à margem posterior do plastrão e é sinuoso (caracter 136 (Matriz Joyce, (2007)); caracter 125 (Matriz Pérez-García *et al.*, (2015b))).

Este exemplar compartilha e difere os seguintes caracteres com restantes Pleurosternidae: superfície externa da carapaça e do plastrão ornamentada por covas pequenas e regulares (compartilhado com *Pleurosternon bullockii* e *Selenemys lusitanica*); finas estriações perpendiculares às margens das placas (compartilhado por Pleurosternidae à excepção de *Dinochelys whitei*); primeira neural rectangular e restantes hexagonais (compartilhado com *Glyptops plicatulus*, *Selenemys lusitanica*, *Riodevemys inumbragigas*, *Toremys cassiopeia* e alguns espécimes de *Pleurosternon bullockii* e *Dorsetochelys typocardium*); onze pares de periferais mais largos do que compridos (compartilhado por Pleurosternidae à excepção de *Riodevemys inumbragigas*); escamas vertebrais mais largas do que as pleurais (compartilhado com *Glyptops plicatulus* (segundo Pérez-García e Ortega, 2011), *Dinochelys whitei*, *Pleurosternon bullockii*, *Selenemys lusitanica* e *Riodevemys inumbragigas*); a maioria das escamas pleurais sobrepõem-se às periferais (compartilhado por Pleurosternidae à excepção de *Riodevemys inumbragigas*); porção anterior do plastrão arredondada (compartilhado por Pleurosternidae à excepção de *Dinochelys whitei*); comprimento máximo do plastrão duas ou menos vezes maior do que a largura máxima dos lóbulos do plastrão (compartilhado com *Pleurosternon bullockii*, *Selenemys lusitanica* e *Riodevemys inumbragigas*); pares do mesoplastrão contactam-se (compartilhado por Pleurosternidae à excepção de *Riodevemys inumbragigas*); escama anal integrada totalmente no xifiplastrão (compartilhado por Pleurosternidae à excepção de *Dinochelys whitei*); incisura anal ausente (compartilhado com *Glyptops plicatulus*, *Dinochelys whitei*, *Selenemys lusitanica* e *Riodevemys inumbragigas*); sulco sagital sinuoso (compartilhado com *Selenemys lusitanica* e *Riodevemys inumbragigas*).

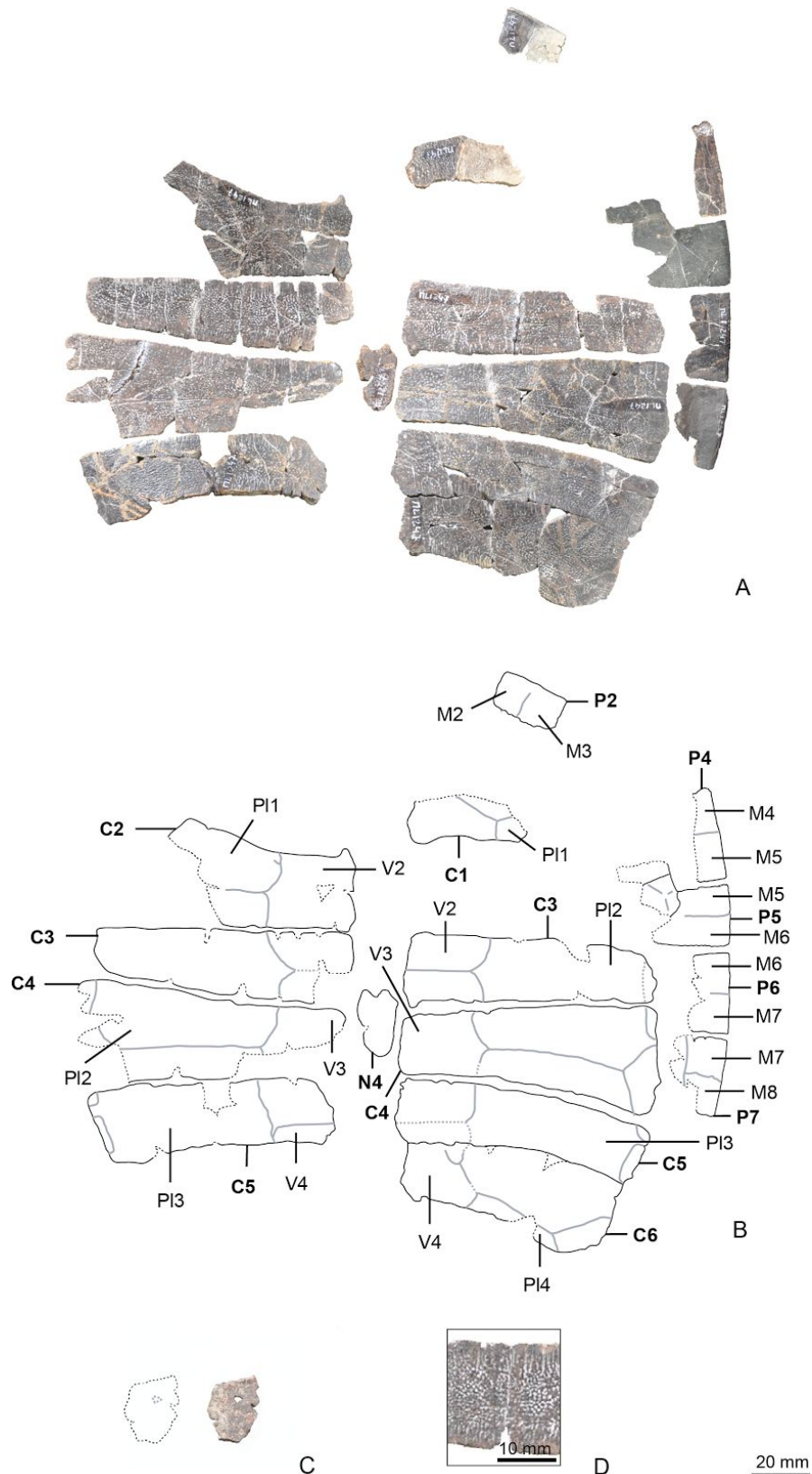


Fig. 31: A e B: Fotografia e ilustração da carapaça de *Selenemys lusitanica* ML1247, proveniente da Praia do Caniçal (Lourinhã, Portugal), Kimmeridgiano superior (Jurássico Superior). C: Fotografia e ilustração de um pequeno fragmento indeterminado desta carapaça. D: Detalhes da superfície externa da carapaça, neste caso da terceira costal esquerda. **Abreviações Anatômicas:** Placas ósseas: **C**, costal; **N**, neural; **P**, periferal. Escamas: **V**, vertebral; **PI**, pleural; **M**, marginal. Designação das placas ósseas e das escamas da carapaça e do plastrão conforme Zangerl (1969).

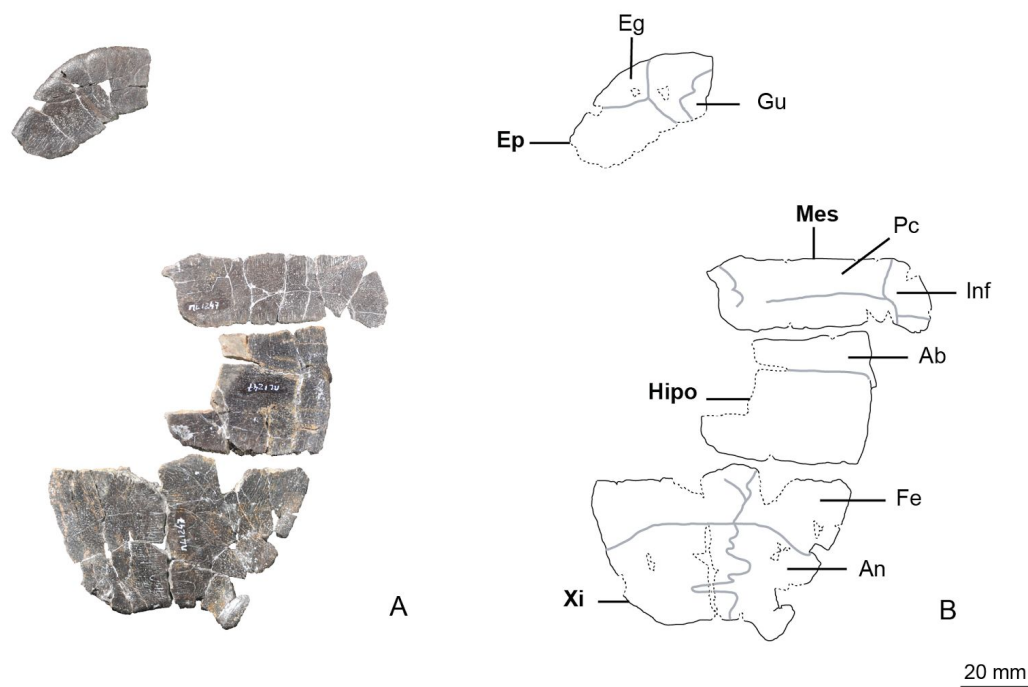


Fig. 32: A e B: Fotografia e ilustração do plastrão de *Selenemys lusitanica* ML1247, proveniente da Praia do Caniçal (Lourinhã, Portugal), Kimmeridgiano superior (Jurássico Superior). **Abreviações Anatômicas:** Placas ósseas: **Ep**, epiplastrão; **Hipo**, hipoplastrão; **Mes**, mesoplastrão; **Xi**, xifiplastrão. Escamas: **Gu**, gular; **Eg**: extragular; **Inf**, inframarginal; **Pc**, pectoral; **Ab**, abdominal; **Fe**, femoral; **An**, anal. Designação das placas ósseas e das escamas da carapaça e do plastrão conforme Zangerl (1969).

Descrição

Superfície externa da carapaça e do plastrão ornamentada por covas pequenas e regulares e finas estriações perpendiculares às margens das placas. Ponte de ligação entre a carapaça e o plastrão visível através das periferais. Placas finas. Carapaça oval, uma vez que as placas costais são mais largas lateralmente do que medialmente, diminuindo anterior e posteriormente desde o quarto par de costais. Plastrão apresenta bordos arredondados. Ausência de fontanelas na carapaça e no plastrão. O tamanho exacto não pode ser medido devido ao estado incompleto da carapaça, mas estima-se uma largura de 330 mm e 300 mm de comprimento. O plastrão é estimado para 170 mm de largura e 240 mm de comprimento.

Carapaça

Placas ósseas

A única neural preservada é estreita e alongada e não apresenta nenhuma sutura. Tem forma subhexagonal, sendo mais comprida do que larga e está um pouco fragmentada no lado esquerdo. Morfologicamente, esta neural apresenta margem posterior convexa e dois segmentos côncavos na aresta anterior que definem uma parte central, de modo a que a parte posterior da neural anterior encaixe nesta.

Ficaram preservadas nove placas costais completas ou fragmentadas.

Do lado esquerdo da carapaça ficaram preservadas quatro costais e todas elas estão fragmentadas. A segunda costal está fragmentada principalmente na porção lateral e um pouco na porção medial. Medialmente o comprimento é menor do que lateralmente, ou seja, esta costal faz uma ligeira curvatura para a porção anterior da carapaça, como é possível observar no lado mais anterior

desta placa. A terceira costal encontra-se fragmentada, principalmente na porção posteromedial. Apresenta características invulgares, uma vez que o seu comprimento é maior medialmente do que lateralmente. A quarta costal está fragmentada na porção posteromedial e lateral e a quinta costal na porção central anteriormente, apresentando ainda uma curvatura na direcção posterolateral.

Do lado direito da carapaça ficaram preservadas seis costais completas ou fragmentadas. A primeira costal é apenas um fragmento da porção posteromedial. A segunda costal é composta por dois fragmentos da porção lateral que contactam com a quinta periferal. A terceira costal também tem as mesmas características do que a terceira costal esquerda e está fragmentada anterior e posteriormente ao mesmo nível lateralmente. A quarta costal está totalmente completa e exhibe uma morfologia diferente de todas as outras costais, uma vez que o seu comprimento lateralmente é quase o dobro do que medialmente. A quinta costal está totalmente completa e apresenta uma curvatura na direcção posterolateral. A sexta costal está um pouco fragmentada anterior e posteriormente ao mesmo nível centro-lateralmente, apresentando ainda uma curvatura na direcção posterolateral.

Também ficaram preservadas cinco periferais do lado direito da carapaça e todas elas estão fragmentadas na zona de contacto periferal-costal. A segunda periferal tem a forma de um rectângulo, está fragmentada medialmente e possui bordo arredondado. A quarta periferal é mais larga do que a anterior, mas é menos comprida. A quinta periferal é mais comprida do que a quarta. A sexta periferal já tem um comprimento extremamente menor do que a anterior. A sétima periferal é mais larga do que a sexta.

Por fim, existe um fragmento da carapaça indeterminado.

Escamas

Apenas ficaram parcialmente preservadas a impressão dos sulcos inter-escamas da segunda à quarta escama vertebral. A morfologia das escamas vertebrais é subquadrangular e são mais largas do que compridas. Em comparação com as escamas pleurais, as escamas vertebrais são mais largas do que as pleurais. As escamas pleurais são mais largas do que compridas. Lateralmente, na maioria das costais é possível verificar que existe a impressão de dois sulcos que delimitam as escamas pleurais e estes só se unem nas periferais, como é visível na quinta costal esquerda e na quarta e quinta costal direita. Deste modo, a maioria das escamas pleurais sobrepõem-se ligeiramente sobre as periferais e a maioria das marginais são maiores do que as periferais sobrepondo-se às costais.

Cada placa periferal apresenta um sulco a meio que delimita as marginais. A segunda periferal delimita a segunda escama marginal posterior e a terceira escama marginal anterior, a terceira periferal delimita a terceira escama marginal posterior e a quarta escama marginal anterior, de modo que cada periferal delimita o mesmo número da escama marginal e da seguinte.

Plastrão

Placas ósseas

O epiplastrão ocupa todo o bordo anterior do plastrão, formando uma curvatura suave e convexa. O osso que ficou preservado é o da direita. O epiplastrão contactava com o osso equivalente anteromedialmente, o entoplastrão posteromedialmente e o hioplastrão posteriormente.

O mesoplastrão não está completo, o fragmento corresponde à margem esquerda do plastrão. Esta placa encontra-se um pouco fragmentada lateralmente e faz uma pequena inclinação lateralmente para a porção posterior, correspondendo à inframarginal. Se o mesoplastrão estivesse completo, ou seja, se o osso da direita tivesse ficado preservado, os pares do mesoplastrão contactavam-se.

O hipoplastrão não está completo, o fragmento corresponde à margem esquerda do plastrão. A borda medial está toda fragmentada, excepto posteriormente. O bordo posterior, ou seja, o contacto entre o hipoplastrão e o xifoplastrão é linear. O rebordo não é saliente mas é arredondado. Mais ou menos ao nível da sutura que divide a escama abdominal da femoral, na margem esquerda do hipoplastrão, existe um fragmento da inframarginal. O hipoplastrão contactava com o osso equivalente medialmente e com o mesoplastrão anteriormente.

O xifiplastrão está fragmentado e tem a forma de uma taça. Nota-se que é constituído por dois ossos pares, sendo a espessura medialmente maior do que lateralmente. O rebordo é mais saliente do que no hipoplastrão, elevando-se e ficando mais arredondado. Além disto, o xifiplastrão apresenta só do lado esquerdo uma pequena protuberância posterolateral. Esta simetria bilateral flutuante está muitas vezes associada a factores de stress ambiental.

O comprimento máximo do plastrão é duas ou menos vezes maior do que a largura máxima dos lóbulos do plastrão.

Escamas

No epiplastrão, sulcos marcam a separação da inserção das escamas gular e extragular. A escama extragular, de recorte triangular, está totalmente integrada na lateral do epiplastrão, enquanto que a gular situa-se na porção anteromedial do epiplastrão. O epiplastrão direito apresenta um sulco sinuoso medial, sagital, revelando que este passa mais no lado direito do epiplastrão do que no esquerdo. No mesoplastrão estão presentes dois sulcos: um que divide a escama pectoral e abdominal, outro sagital longitudinal ao longo de todo o plastrão. A escama abdominal no mesoplastrão é mais curta do que a escama pectoral. A inframarginal apresenta suturas que fazem a mesma inclinação do que a própria placa. O sulco sagital está presente na porção medial do mesoplastrão e é sinuoso.

No hipoplastrão está presente um sulco que divide a escama abdominal da femoral. É caracterizado por ser perpendicular à linha média e divide cerca de um quarto do hipoplastrão na escama abdominal e três quartos na escama femoral.

No xifiplastrão existe um sulco que divide a escama femoral da anal. É caracterizado por ser côncavo e direccionado para a porção posterior. Cerca de um quarto do xifiplastrão é sobreposto pela escama femoral e três quartos pela escama anal, assim, a escama anal situa-se inteiramente no xifiplastrão. O sulco sagital é sinuoso passando mais pelo lado esquerdo do que pelo direito do eixo axial.

Comparação

O exemplar ML1247 é aqui comparado com restantes Pleurosternidae, como os táxones norte americanos *Glyptops plicatulus* e *Dinochelys whitei*, e os táxones europeus *Pleurosternon bullockii*, *Selenemys lusitanica*, *Riodevemys inumbragigas*, *Dorsetochelys typocardium* e *Toremys cassiopeia*.

A superfície externa da carapaça e do plastrão é ornamentada por covas pequenas e regulares, como em *Selenemys lusitanica* e *Pleurosternon bullockii* (Pérez-García e Ortega, 2011) e finas estriações perpendiculares às margens das placas como em Pleurosternidae, à excepção de *Dinochelys whitei* (Lapparent de Broin e Murelaga, 1999; Pérez-García, 2014). As placas são finas, como em *Selenemys lusitanica*, *Glyptops plicatulus*, *Pleurosternon bullockii* e *Toremys cassiopeia* (Gaffney, 1979; Pérez-García e Ortega, 2011; Pérez-García *et al.*, 2015a). O plastrão é arredondado, como em Pleurosternidae, excepto *Dinochelys whitei* em que o bordo anterior do plastrão apresenta lóbulos (Gaffney, 1979). O exemplar ML1247 não apresenta fontanelas, como em *Selenemys lusitanica* e *Toremys cassiopeia*, revelando serem indivíduos adultos (Pérez-García e Ortega, 2011; Pérez-García *et al.*, 2015a).

As neurais têm uma morfologia única nas tartarugas Pleurosternidae. Em *Glyptops*, *Selenemys*, *Riodevemys*, *Toremys* e alguns espécimes de *Pleurosternon* a primeira neural é rectangular e as restantes hexagonais (Pérez-García e Ortega, 2011; Pérez-García *et al.*, 2015a; Pérez-García *et al.*, 2015b), contudo em *Dorsetochelys* a primeira neural é muito variável e a segunda rectangular ou a primeira neural rectangular ou as duas primeiras neurais subpentagonais (Pérez-García, 2014). As neurais hexagonais têm a margem posterior convexa e dois segmentos côncavos na aresta anterior que define uma parte central anteriormente direccionado para esta placa. Em Pleurosternidae, as placas neurais são relativamente largas em relação ao seu comprimento, contudo as mais anteriores são as mais compridas (Gillham, 1994). Neste exemplar, devido à morfologia subhexagonal e ao tamanho da neural, considera-se que seja a quarta neural.

O exemplar ML1247 tem oito pares de costais, característica comum em Pleurosternidae. O segundo par de costais apresenta uma ligeira curvatura anterior, aumentando o comprimento da porção medial para a lateral como em Pleurosternidae, excepto em *Dinochelys whitei*, *Dorsetochelys typocardium* e *Toremys cassiopeia* que só o primeiro par de costais é que apresenta essa curvatura (Gaffney, 1979; Pérez-García, 2014; Pérez-García *et al.*, 2015a). O terceiro e quarto par de costais são mais perpendiculares ao eixo axial e não apresentam nenhuma curvatura. Neste exemplar, o terceiro par de costais é mais estreito lateralmente do que medialmente, uma característica invulgar não evidenciada em Pleurosternidae uma vez que é mais estreito medialmente do que lateralmente. Em Pleurosternidae, a partir do quarto par as placas costais são cada vez menores em comprimento e largura, contudo neste exemplar o sexto par de costais do lado direito é mais comprido lateralmente do que o quinto par. A partir do quinto par de placas costais estas apresentam uma curvatura na direcção posterolateral como em Pleurosternidae (Pérez-García e Ortega, 2011; Pérez-García, 2014; Pérez-García *et al.*, 2015a; Pérez-García *et al.*, 2015b).

Relativamente às escamas da carapaça, no exemplar ML1247 existem cinco escamas vertebrais, como em Pleurosternidae, mas só ficaram preservadas as impressões da segunda à quarta. O contacto entre a primeira e segunda escamas vertebrais está localizado na primeira neural. O contacto entre a segunda e a terceira escamas vertebrais ocorre na terceira neural. O contacto entre a terceira e quarta escamas vertebrais ocorre na quinta neural. Todas estas características são comuns a Pleurosternidae (Pérez-García e Ortega, 2011), contudo o contacto entre a quarta e quinta escamas vertebrais não ficou preservado. A morfologia da segunda à quarta escamas vertebrais é subquadrangular, tal como em algumas espécies de *Glyptops plicatulus* que apresentam a terceira e a quarta escama vertebrais subquadrangulares (Gaffney, 1979) ou como em algumas espécies de *Dorsetochelys typocardium* que apresentam a segunda escama vertebral subquadrangular ou subhexagonal (Pérez-García, 2014).

As escamas vertebrais de ML1247 são mais largas do que as pleurais, como em *Dinochelys whitei*, *Glyptops plicatulus* (segundo Pérez-García e Ortega, 2011), *Pleurosternon bullockii*, *Selenemys lusitanica* e *Riodevemys inumbragigas* (Gaffney, 1979; Brinkman *et al.*, 2000; Pérez-García e Ortega, 2011; Pérez-García *et al.*, 2015b).

Embora a maioria das pleurais sobrepõem-se ligeiramente sobre as periferais, a maioria das marginais são maiores do que as periferais sobrepondo-se às costais. Em comparação com Pleurosternidae, em *Glyptops plicatulus*, *Dinochelys whitei*, *Pleurosternon bullockii*, *Selenemys lusitanica*, *Dorsetochelys typocardium* e *Toremys cassiopeia* também a maioria das pleurais sobrepõem-se ligeiramente sobre as periferais e em *Riodevemys inumbragigas* todas as pleurais sobrepõem-se às periferais (Gaffney, 1979; Pérez-García e Ortega, 2011; Pérez-García, 2014; Pérez-García *et al.*, 2015a; Pérez-García *et al.*, 2015b). Como em Pleurosternidae, o exemplar ML1247 não possui supramarginais.

Relativamente às placas ósseas do plastrão, o epiplastrão do exemplar ML1247 tem a porção anterior arredondada como em Pleurosternidae, excepto *Dinochelys* (Gaffney, 1979; Lapparent de Broin e Murelaga, 1999; Pérez-García e Ortega, 2011), contudo, em comparação com *Selenemys lusitanica*, neste exemplar o epiplastrão é ainda mais arredondado (Pérez-García e Ortega, 2011).

O mesoplastrão corresponde à linha média do plastrão e tem a forma rectangular como em Pleurosternidae, à excepção de *Riodevemys inumbragigas* em que os pares do mesoplastrão não se contactam (Pérez-García e Ortega, 2011; Pérez-García *et al.*, 2015b).

Na porção posterior do xifiplastrão, o bordo é arredondado e ligeiramente côncavo, tal como em *Selenemys lusitanica* (Pérez-García e Ortega, 2011). O xifiplastrão também é arredondado em *Glyptops plicatulus*, *Dinochelys whitei* e *Riodevemys inumbragigas*, com a excepção de *Pleurosternon bullockii*, *Dorsetochelys typocardium* e *Toremys cassiopeia* em que o bordo tem a forma em “V” invertido na região axial (Gaffney, 1979; Pérez-García, 2014; Pérez-García *et al.*, 2015a; Pérez-García *et al.*, 2015b). A incisura do xifiplastrão está ausente neste exemplar, tal como em *Glyptops plicatulus*, *Dinochelys whitei*, *Selenemys lusitanica* e *Riodevemys inumbragigas* (Gaffney, 1979; Pérez-García e

Ortega, 2011; Pérez-García *et al.*, 2015b). No lado esquerdo do xifiplastrão existe uma pequena projecção posterolateral, não sendo descrito, até ao momento, em Pleurosternidae.

O comprimento máximo do plastrão é duas ou menos vezes maior do que a largura máxima dos lóbulos do plastrão, como em *Pleurosternon bullockii*, *Selenemys lusitanica* e *Riodevemys inumbragigas* (Pérez-García, 2014).

Relativamente às escamas do plastrão, as escamas extragulares têm uma morfologia triangular, são mais largas do que compridas e estão situadas inteiramente no epiplastrão como em Pleurosternidae. A escama gular é mais pequena do que em *Selenemys lusitanica*, uma vez que o epiplastrão tem um bordo mais arredondado (Pérez-García e Ortega, 2011) e apresenta o sulco sagital bastante sinuoso separando as duas escamas gulares se a outra tivesse sido preservada.

Tanto o sulco pectoral-abdominal como o abdominal-femoral são perpendiculares ao eixo axial, como em *Glyptops plicatulus*, *Selenemys lusitanica* e *Toremys cassiopeia* (Gaffney, 1979; Pérez-García e Ortega, 2011; Pérez-García *et al.*, 2015a). Segundo Pérez-García *et al.*, 2015b, a família Pleurosternidae apresenta quatro inframarginais, contudo neste exemplar só ficou preservada a inframarginal que está localizada na porção lateral do mesoplastrão.

A concavidade do sulco femoral-anal é dirigida para a porção posterior, tal como em *Selenemys lusitanica*, *Dorsetochelys typocardium*, *Riodevemys inumbragigas* e *Toremys cassiopeia* (Pérez-García e Ortega, 2011; Pérez-García, 2014; Pérez-García *et al.*, 2015a; Pérez-García *et al.*, 2015b). Como em todas as tartarugas Pleurosternidae, excepto em *Dinochelys*, as escamas anais são situadas inteiramente no xifiplastrão (Gaffney, 1979; Brinkman *et al.*, 2000; Joyce, 2007; Pérez-García e Ortega, 2011). O exemplar ML1247 não apresenta incisura anal, característica compartilhada por *Glyptops plicatulus*, *Dinochelys whitei*, *Selenemys lusitanica* e *Riodevemys inumbragigas* (Gaffney, 1979; Pérez-García e Ortega, 2011; Pérez-García, 2014; Pérez-García *et al.*, 2015b).

No exemplar ML1247 o sulco sagital é sinuoso, como em *Selenemys lusitanica* (Pérez-García e Ortega, 2011), com excepção de *Dinochelys whitei* e *Toremys cassiopeia* em que o sulco sagital é uma linha recta (Gaffney, 1979; Pérez-García *et al.*, 2015a), *Glyptops plicatulus*, *Pleurosternon bullockii* e *Dorsetochelys typocardium* nos quais o sulco sagital é uma linha recta ou ligeiramente sinuoso (Gaffney, 1979; Pérez-García, 2014) e em *Riodevemys inumbragigas* em que o sulco sagital é sinuoso entre a porção posterior do entoplastrão e a sutura hioplastrão-hipoplastrão (Pérez-García *et al.*, 2015b). Além disto, o sulco sagital está presente na escama anal mais do lado esquerdo do que do direito, característica não evidenciada em mais nenhuma espécie de Pleurosternidae.

De forma a melhor e mais rápida compreensão das diferenças entre as espécies de Pleurosternidae encontradas em Portugal construiu-se uma tabela (tabela 7).

Tabela 7. Principais diferenças entre as espécies de Pleurosternidae encontradas em Portugal (Pérez-García e Ortega, 2011).

	<i>Selenemys lusitanica</i> (ALTSHN.066)	<i>Selenemys lusitanica</i> (ML1247)
Par de costais mais estreitos lateralmente do que medialmente	Ausente	Presente
Xifiplastrão com projecção latero-posterior	Ausente	Presente
Escama anal (Pérez-García <i>et al.</i> , 2015b, ch54; Joyce, 2007, ch99)	Única (não dividida), o sulco sagital apenas na parte anterior do xifiplastrão	Dividida em duas, o sulco sagital até à margem posterior do plastrão e é sinuoso

5.2 *Hylaeochelys kappa* ML2033

Sistemática Paleontológica

TESTUDINES Batsch, 1788
PANCRYPTODIRA Joyce *et al.*, 2004
EUCRYPTODIRA Gaffney, 1975
HYLAEOCHELYS Lydekker, 1889b
HYLAEOCHELYS KAPPA Pérez-García e Ortega, 2014
(Figs. 33 e 34)

Material

ML2033: partes desarticuladas da carapaça preservando a nugal, neurais, várias placas costais e fragmentos destas e algumas periferais. O plastrão está quase totalmente completo. Dimensões em anexo I.

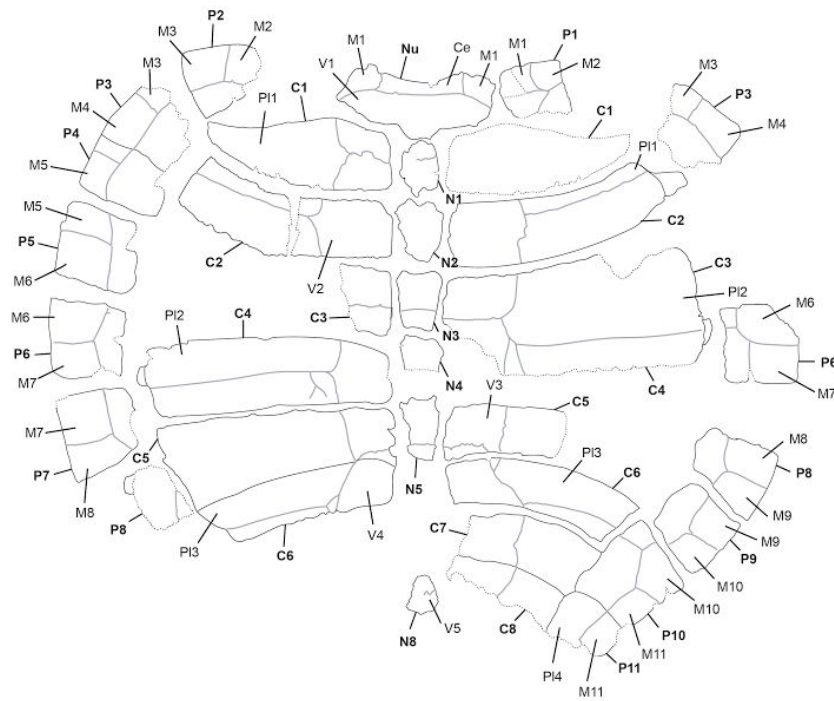
Diagnose

Hylaeochelys com as seguintes autapomorfias: ausência do entoplastrão (caracter 82) e do epiplastrão (caracter 138). Além disto, em comparação com as pleurais, da segunda à quarta escamas vertebrais apresentam-se significativamente mais estreitas (caracter 73), característica partilhada com Pleurosternidae mas uma autapomorfia dentro do género *Hylaeochelys*.

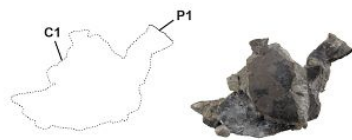
Este exemplar compartilha e difere os seguintes caracteres com restantes *Hylaeochelys*: carapaça aproximadamente circular e rasa (compartilhado com *H. kappa* e *H. belli*); superfície da carapaça lisa (compartilhado por alguns espécimes de *H. belli*); largura da nugal excede duas vezes o seu comprimento (compartilhado com *H. kappa* e *H. belli*); primeira neural subrectangular, as restantes hexagonais (compartilhado com *H. kappa* e por alguns espécimes de *H. belli*) e a última subpentagonal (compartilhado por alguns espécimes de *H. belli*); primeiro par de costais duas vezes mais largo do que comprido (compartilhado com *H. kappa* e *H. belli*); onze pares de periferais (compartilhado com *H. kappa* e *H. belli*); periferais posteriores mais compridas do que as anteriores (compartilhado com *H. kappa* e *H. belli*); uma única escama cervical, mais larga do que comprida (compartilhado com *H. kappa* e *H. belli*); primeira escama vertebral subrectangular (compartilhado com *H. kappa* e *H. belli*); sulcos em forma ómega correspondentes ao limite entre a terceira e a quarta escamas vertebrais, lateralmente localizada no sexto par de costais e medialmente no quinto par de costais e na quinta neural (compartilhado com *H. kappa*) (caracter 137); escamas pleurais sobrepõem-se às periferais (compartilhado com *H. kappa* e *H. belli*); todas as periferais são maiores do que as marginais (compartilhado com *H. kappa* e *H. belli*); conexão óssea entre a carapaça e o plastrão (compartilhado com *H. kappa* e *H. belli*); porção anterior do plastrão arredondada e a região distal da porção posterior subperpendicular ao eixo axial (compartilhado com *H. kappa* e *H. belli*); ausência de mesoplastrão (compartilhado com *H. kappa* e *H. belli*); cinco inframarginais (compartilhado com *H. kappa* e *H. belli*); o sulco pectoral-abdominal contacta lateralmente com a terceira inframarginal (compartilhado por alguns espécimes de *H. belli*); escama anal integrada totalmente no xifiplastrão (compartilhado com *H. kappa* e *H. belli*); incisura anal ausente (compartilhado com *H. kappa* e *H. belli*); sulco sagital em linha recta (compartilhado por alguns espécimes de *H. belli*); ausência de fontanela central no plastrão (compartilhado por alguns espécimes de *H. belli*).



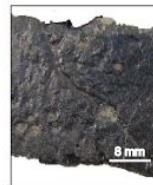
A



B



C



D

20 mm

Fig. 33: A e B: Fotografia e ilustração da carapaça de *Hylaeochelys kappa* ML2033, proveniente da Praia do Caniçal (Lourinhã, Portugal), Kimmeridgiano superior (Jurássico Superior). C: Primeira costal e primeira periferal direita; D: Detalhes da superfície externa da carapaça, neste caso da sexta costal direita. **Abreviações Anatômicas:** Placas ósseas: **C**, costal; **N**, neural; **Nu**, nugal; **P**, periferal. Escamas: **C**, cervical; **V**, vertebral; **PI**, pleural; **M**, marginal. Designação das placas ósseas e das escamas da carapaça e do plastrão conforme Zangerl (1969).

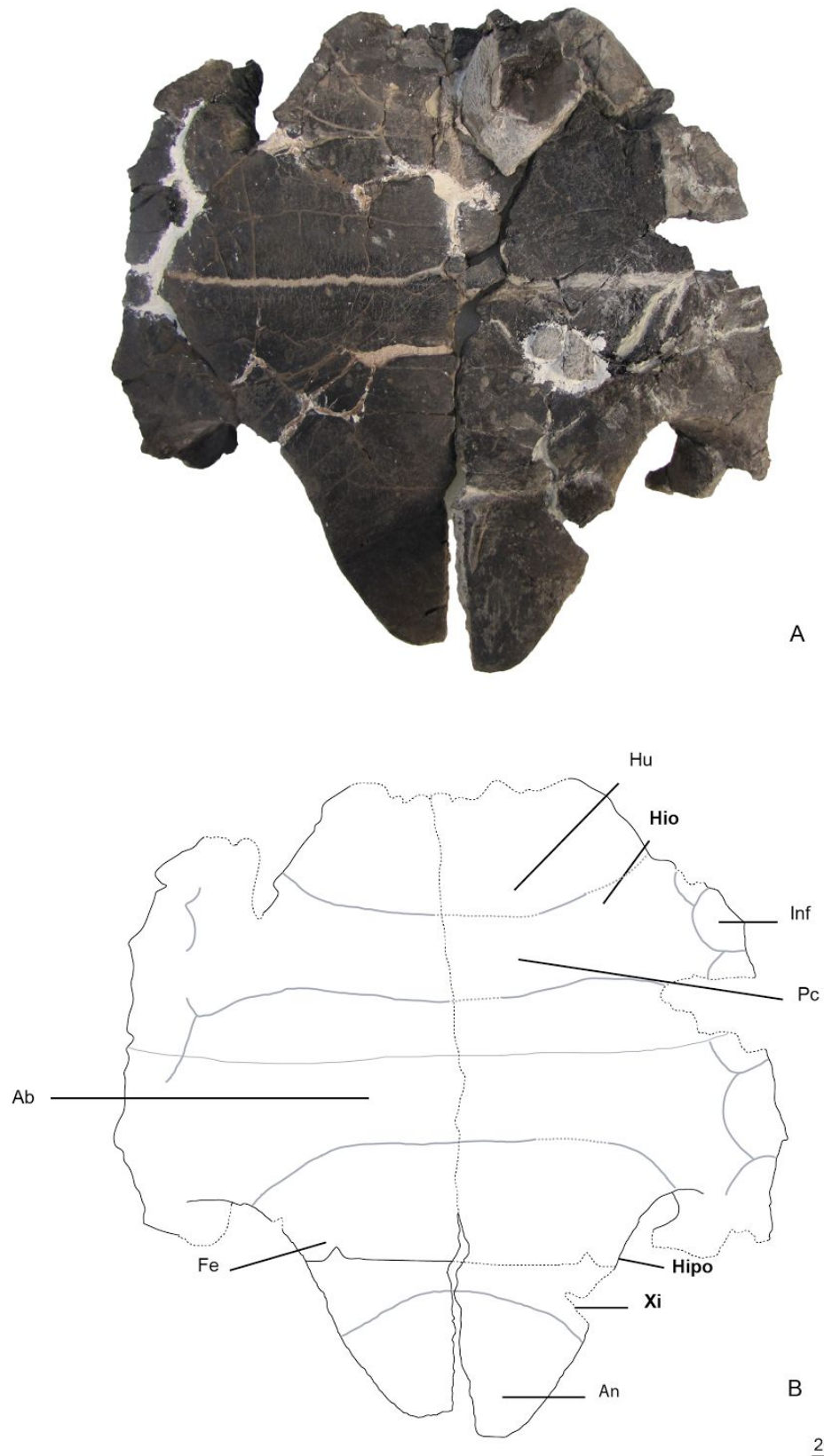


Fig. 34: A e B: Fotografia e ilustração do plastrão de *Hylaeochelys kappa* ML2033, proveniente da Praia Porto das Barcas (Lourinhã, Portugal), Kimmeridgiano superior (Jurássico Superior). **Abreviações Anatômicas:** Placas ósseas: **Hio**, hioplastrão; **Hipo**, hipoplastrão; **Xi**, xifiplastrão. Escamas: **Ab**, abdominal; **An**, anal; **Fe**, femoral; **Hu**, humeral; **Inf**, inframarginal; **Pc**, pectoral. Designação das placas ósseas e das escamas da carapaça e do plastrão conforme Zangerl (1969).

Descrição

Ausência de ornamentação na carapaça, contudo é possível visualizar pequenas covas arredondadas de diferentes dimensões com aproximadamente 10 a 40 mm de diâmetro - estas covas podem fazer parte da carapaça ou terem sido provocadas por fungos ou bactérias. Carapaça aproximadamente circular e rasa. Ponte de ligação óssea entre a carapaça e o plastrão. Placas grossas. Carapaça apresenta fontanelas entre as costais e periferais, contudo não existem fontanelas no plastrão. A carapaça total tinha aproximadamente 380 mm de largura e 330 mm de comprimento e o plastrão 240 mm de largura e 240 mm de comprimento.

Carapaça

Placas ósseas

A largura da nual excede duas vezes o seu comprimento e a porção anterior e posterior são convexas. Presença de uma incisura superficial na porção anterior.

Ficaram preservadas cinco neurais completas e uma fragmentada. A primeira neural é subrectangular, as restantes são subhexagonais, sendo mais compridas do que largas, e a última subpentagonal. A primeira neural, apesar de deformada, é possível visualizar que tem a forma subrectangular e apresenta uma sutura sinuosa na porção mais anterior. A segunda neural não está fragmentada e tem a forma subhexagonal, ou seja, morfologicamente esta neural tem a margem posterior convexa e tem dois segmentos côncavos na aresta anterior que definem uma parte central, de modo a que a parte posterior da neural anterior encaixe nesta. Não apresenta suturas. A terceira neural está completa e tem a forma subhexagonal. A quarta neural está fragmentada, ficando apenas preservada a parte anterior, tem forma subhexagonal e não apresenta nenhuma sutura. A quinta neural está completa, tem a forma subhexagonal e apresenta uma sutura quase em linha recta na porção posterior. A oitava neural é a mais pequena de todas da sequência das neurais, está completa e tem forma subpentagonal. Apresenta uma sutura sinuosa a meio da neural.

Também ficaram preservadas treze placas costais completas ou fragmentadas.

Do lado esquerdo da carapaça ficaram preservadas quatro costais completas e duas fragmentadas. A primeira costal tem uma morfologia totalmente diferente das outras, uma vez que medialmente apresenta um determinado comprimento, aumentando até ao comprimento máximo e diminuindo em seguida, fazendo uma ligeira curvatura para a porção anterior da carapaça e finalizando em bico lateralmente. Assim, a primeira costal é duas vezes mais larga do que comprida. A segunda costal está fragmentada a meio e lateralmente e apresenta uma ligeira curvatura para a porção anterior da carapaça. A terceira costal está quase totalmente fragmentada, ficando apenas preservada a porção mais medial da costal. A quarta costal está totalmente completa e é perpendicular ao eixo axial, ou seja, não apresenta nenhuma curvatura. Lateralmente é visível a costela, uma vez que esta é maior do que a costal. A partir do quinto par, as costais apresentam uma curvatura para a porção posterior da carapaça. A quinta costal está apenas um pouco fragmentada medialmente. A sexta costal encaixa perfeitamente na anterior, apresenta a mesma curvatura, contudo é mais pequena e está totalmente completa.

Do lado direito da carapaça ficaram preservadas sete costais, algumas estão completas, outras fragmentadas e uma completamente partida. A primeira costal está totalmente partida, mas pela forma revela ser muito parecida e tem as mesmas dimensões do que a primeira costal do lado esquerdo. Além disso, em vista ventral apresenta uma costela que faz a mesma curvatura do que a costela da primeira costal esquerda. A segunda costal está totalmente fossilizada e apresenta uma ligeira curvatura para a porção anterior da carapaça. Lateralmente é visível a costela, uma vez que esta é maior do que a costal. A terceira e a quarta costais estão fundidas completamente e não se evidencia a sutura que as separa. Posto isto, podemos considerar que seja um caso de peromorfismo. Estas duas costais estão fragmentadas posteromedialmente e anteriolateralmente. A partir do quinto par de costais, estas apresentam uma curvatura para a porção posterior da carapaça. A quinta costal está fragmentada,

ficando apenas fossilizada cerca de 50 por cento da costal, sendo que esta está situada numa posição mais medial da carapaça. A sexta costal está completa. A sétima costal está fragmentada medialmente. A oitava costal está fragmentada posteromedialmente.

O contacto entre algumas costais e periferais é bastante sinuoso e noutras esse contacto não existe, uma vez que evidencia-se a presença de fontanelas. Ficaram preservadas catorze periferais, algumas estão completas e outras fragmentadas, contudo todas têm forma rectangular e possuem bordo arredondado. As periferais posteriores são mais compridas do que as anteriores.

Escamas

Apresenta apenas uma única escama cervical e na porção medial esta escama é muito curta.

Existiam cinco escamas vertebrais, contudo ficaram apenas preservadas parcialmente da primeira à quarta escama vertebral. A primeira escama vertebral é subrectangular, a segunda e terceira subquadrangular e a quarta subhexagonal. A primeira escama vertebral não é maior que a nual. O contacto entre a primeira e segunda escamas vertebrais está localizado na primeira placa neural. O contacto entre a segunda e a terceira escamas vertebrais ocorre na terceira placa neural. O contacto entre a terceira e quarta escamas vertebrais ocorre na quinta placa neural. O contacto entre a quarta e quinta escamas vertebrais ocorre na oitava placa neural. A primeira escama vertebral é mais larga do que comprida. A segunda e terceira escama vertebral são mais compridas do que largas. Em comparação com as pleurais, as escamas vertebrais são mais estreitas do que as pleurais.

Nesta carapaça, é evidente a presença de algumas características invulgares, como: na quarta e quinta costal do lado esquerdo e na sexta costal do lado direito da carapaça existe um sulco que bifurca-se em dois; presença em um sulco em forma de ómega que corresponde ao limite entre a terceira e a quarta escamas vertebrais, lateralmente localizado no sexto par de costais e medialmente no quinto par de costais e na quinta neural; na sétima costal do lado direito, é visível um único sulco vertical, da quarta escama vertebral, e a meio da costal faz uma curva para a porção medial.

Todas as escamas pleurais sobrepõem-se às periferais e todas as escamas marginais são mais pequenas do que as periferais. As escamas marginais não têm todas a mesma morfologia, por exemplo, na nona marginal nota-se que a escama marginal poderá ser pentagonal. Durante a análise desta tartaruga reparamos que nas periferais, em vista ventral, o sulco das marginais apresenta uma ligeira curvatura para a porção anterior da carapaça.

Ausência de supramarginais.

Plastrão

Placas ósseas

Apesar do plastrão estar um pouco fragmentado na porção anterior, é visível que não apresenta entoplastrão e epiplastrão.

O hioplastrão está totalmente completo e contacta com o hipoplastrão, logo não apresenta mesoplastrão. Lateralmente o hioplastrão e o hipoplastrão contactam com as placas periferais, formando a ponte de ligação entre a carapaça e o plastrão. Esta conexão é óssea.

O xifiplastrão está totalmente completo e tem o bordo arredondado. Relativamente à sua morfologia, este apresenta a porção anterior perpendicular ao eixo axial, lateralmente evidencia-se um “V” invertido e a região distal da porção posterior é subperpendicular ao eixo axial.

Ausência de fontanela central no plastrão.

Escamas

No hioplastrão estão presentes dois sulcos que dividem a escama humeral da pectoral e a escama pectoral da abdominal. O sulco humeral-pectoral é caracterizado por ser convexo e direccionado para a porção anterior. O sulco pectoral-abdominal é caracterizado por lateralmente ser côncavo e medialmente convexo. Estão presentes cinco escamas inframarginais e o sulco pectoral-abdominal contacta lateralmente com a terceira inframarginal.

No hipoplastrão está presente um sulco que divide a escama abdominal da femoral. É caracterizado por ser côncavo e direccionado para a porção posterior.

No xifiplastrão existe um sulco que divide a escama femoral da anal. É caracterizado por ser côncavo e direccionado para a porção posterior. A escama anal situa-se inteiramente no xifiplastrão. No eixo axial, o sulco sagital é em linha recta.

Comparação

O exemplar ML2033 é aqui comparado com as espécies *Hylaeochelys belli* e *Hylaeochelys kappa*. A superfície externa da carapaça não possui qualquer ornamentação, enquanto que *H. belli* apresenta carapaça lisa ou estriada e *H. kappa* apresenta estrias superficiais (Pérez-García, 2012a; Pérez-García e Ortega, 2014).

Relativamente às placas ósseas da carapaça, a largura da nugal excede duas vezes o seu comprimento, como em *Hylaeochelys* (Pérez-García, 2012a; Pérez-García e Ortega, 2014).

O número e a morfologia das placas neurais é variável em *Hylaeochelys*. Em *H. belli* o número de placas neurais varia entre 7 a 9 e *H. kappa* tem 8 neurais. Em *H. belli* a morfologia das neurais é variável, podendo ser hexagonais, pentagonais, heptagonais, trapezoidais, subrectangulares, subpentagonais, subtriangulares, subarredondadas, enquanto que em *H. kappa* a primeira neural é subrectangular e as restantes hexagonais (Pérez-García, 2012a; Pérez-García e Ortega, 2014). Neste exemplar, só ficaram preservadas seis neurais, sendo a primeira subrectangular e as restantes subhexagonais, tal como em *H. kappa* (Pérez-García e Ortega, 2014), e a última subpentagonal. Em *H. belli* a série neural pode ser contínua ou descontínua e em *H. kappa* a série neural é descontínua (Pérez-García, 2012a; Pérez-García e Ortega, 2014). No exemplar ML2033, não é possível afirmar se a série neural é descontínua, uma vez que não ficaram todas as neurais preservadas.

O exemplar ML2033 tem oito pares de costais, característica comum em *Hylaeochelys*. O primeiro par de costais é duas vezes mais largo do que comprido, característica semelhante em *H. belli* e *H. kappa* (Pérez-García, 2012a; Pérez-García e Ortega, 2014). No exemplar ML2033, o contacto entre algumas costais e periferais é bastante sinuoso, noutras esse contacto não existe, uma vez que evidencia-se a presença de fontanelas. Em *H. belli* e em *H. kappa* o contacto entre as costais e as periferais é bastante sinuoso e não existe fontanelas na carapaça (Pérez-García, 2012a; Pérez-García e Ortega, 2014).

Relativamente às escamas da carapaça, o exemplar ML2033 apresenta apenas uma escama cervical, sendo esta a característica principal que distingue *Hylaeochelys* de todos os outros táxones (Pérez-García e Ortega, 2014).

Tanto *H. belli* como *H. kappa* apresentam escamas vertebrais amplas, sendo a sua largura duas ou mais vezes maior do que o comprimento. A primeira escama vertebral é rectangular e similar à quinta na largura. Da segunda à quarta escamas vertebrais são hexagonais e similares no tamanho, consideravelmente mais largas do que as primeiras e as últimas vertebrais (Pérez-García, 2012a; Pérez-García e Ortega, 2014). O exemplar ML2033 apresenta a primeira escama vertebral subrectangular, a segunda e terceira subquadrangulares e a quarta subhexagonal. A segunda e terceira escama vertebral são mais compridas do que largas. Ao contrário do que acontece em *H. belli* e em *H. kappa*, neste exemplar a primeira vertebral não é maior que a nugal (Pérez-García, 2012a; Pérez-García e Ortega, 2014). *H. belli* e *H. kappa* apresentam escamas vertebrais mais largas do que as pleurais (Pérez-García, 2012a; Pérez-García e Ortega, 2014), contudo neste exemplar as escamas vertebrais são mais estreitas do que as pleurais.

A maior característica que diferencia *H. belli* de *H. kappa* é o facto de a primeira apresentar um sulco ligeiramente convexo, que correspondente ao limite entre a terceira e quarta escama vertebrais, estando localizado, exclusivamente, no quinto par de costais e na quinta neural, e a segunda apresentar um sulco em forma ómega, correspondente ao limite entre a terceira e a quarta escamas vertebrais, lateralmente localizado no sexto par de costais e medialmente no quinto par de costais e na quinta

neural (Pérez-García, 2012a; Pérez-García e Ortega, 2014). O exemplar ML2033 compartilha com *H. kappa* o facto de o sulco que limita a terceira e a quarta escamas vertebrais ser em forma de ómega.

Em *H. belli*, *H. kappa* e no exemplar ML2033 as escamas pleurais sobrepõem-se às periferais, deste modo todas as escamas marginais são mais pequenas do que as periferais (Pérez-García, 2012a; Pérez-García e Ortega, 2014).

Relativamente às placas ósseas do plastrão, neste exemplar o entoplastrão e o epiplastrão estão ausentes, característica não evidenciada em *Hylaeochelys*. A ausência de mesoplastrão é uma característica presente em *Hylaeochelys*, tal como neste exemplar.

Relativamente à morfologia do xifiplastrão, este apresenta a porção anterior perpendicular ao eixo axial, lateralmente evidencia-se um “V” invertido e a região distal da porção posterior é subperpendicular ao eixo axial, como em *Hylaeochelys* (Pérez-García, 2012a; Pérez-García e Ortega, 2014).

Relativamente às escamas do plastrão, neste exemplar o sulco humeral-pectoral é caracterizado por ser convexo e direccionado para a porção anterior, contudo tanto *H. belli* como *H. kappa* apresentam o sulco humeral-pectoral subperpendicular ao eixo axial (Pérez-García, 2012a; Pérez-García e Ortega, 2014).

Apresenta cinco inframarginais como todas as espécies de *Hylaeochelys*. O sulco pectoral-abdominal contacta lateralmente com a terceira inframarginal, como ocorre em alguns espécimes de *H. belli*, enquanto que noutros este contacto ocorre na segunda inframarginal (Pérez-García, 2012a) e em *H. kappa* ocorre na segunda inframarginal (Pérez-García e Ortega, 2014).

A escama anal situa-se inteiramente no xifiplastrão como em *H. belli* e em *H. kappa* (Pérez-García, 2012a; Pérez-García e Ortega, 2014).

Em *H. belli*, os espécimes apresentam o sulco sagital em linha recta, ligeiramente ou marcadamente sinuoso (Pérez-García, 2012a). Em *H. kappa* o sulco sagital é sinuoso (Pérez-García e Ortega, 2014). No exemplar ML2033 o sulco sagital é em linha recta.

Em *H. belli* a fontanela central no plastrão pode diminuir significativamente ou até mesmo desaparecer ou ser bem desenvolvida durante a ontogenia (Pérez-García, 2012a). Em *H. kappa* não é possível afirmar a existência de fontanela devido à fraca preservação do plastrão (Pérez-García e Ortega, 2014). O exemplar ML2033 não apresenta uma fontanela central no plastrão.

Construiu-se uma tabela (tabela 8) para a compreensão das principais diferenças entre as espécies de *Hylaeochelys* encontradas em Portugal.

Tabela 8. Principais diferenças entre as espécies de *Hylaeochelys* encontradas em Portugal (Pérez-García, 2012a).

	<i>Hylaeochelys kappa</i> (SHN.LPP 172)	<i>Hylaeochelys kappa</i> (ML2033)
Ornamentação da superfície da carapaça	Estrias superficiais	Lisa
Dimensão das escamas vertebrais	Amplas	Estreitas
Fontanelas na carapaça	Ausente	Presente
Inframarginal em contacto com o sulco pectoral-abdominal	Segunda inframarginal	Terceira inframarginal
Sulco sagital	Sinuoso	Linha recta

5.3 *Plesiochelys* sp. ML425

Sistemática Paleontológica

TESTUDINES Batsch, 1788
PANCRIPTODIRA Joyce *et al.*, 2004
EUCRYPTODIRA Gaffney, 1975 (sensu Joyce 2004)
PLESIOCHELYIDAE Baur, 1888
PLESIOCHELYS Rütimeyer, 1873
PLESIOCHELYS SP.
(Fig. 35)

Diagnose

Caracteres diagnósticos de *Plesiochelys* (conforme Anquetin *et al.*, 2014a; Anquetin *et al.*, 2014b) úteis na classificação de ML425: carapaça mais alongada e oval, completamente ossificada; pequena relação comprimento/largura da quarta costal, aproximadamente 31 a 36 mm; as escamas vertebrais hexagonais mais largas do que compridas; as escamas vertebrais são mais largas do que as pleurais e as marginais são mais pequenas do que as periferais.

Material

ML425: partes desarticuladas da carapaça. Preserva neurais, várias placas costais e fragmentos destas e algumas periferais. Dimensões em anexo I.

Descrição

Ausência de ornamentação na superfície externa da carapaça, embora sejam visíveis pequenas covas arredondadas, distribuídas de maneira irregular, com aproximadamente 10 a 30 mm de diâmetro. Estas covas podem fazer parte da carapaça ou terem sido provocadas por fungos. Carapaça oval e placas grossas. Sulcos que delimitam as escamas bem definidos. Carapaça completamente ossificada, sem apresentar fontanelas. Ponte de ligação óssea entre a carapaça e o plastrão visível através das periferais. A carapaça total tinha aproximadamente 500 mm de largura e 400 mm de comprimento.

Carapaça

Placas ósseas

Ficaram preservadas cinco neurais completas e uma fragmentada. A primeira neural é subrectangular e da segunda à sétima são subhexagonais, sendo mais compridas do que largas. A primeira neural está completa e apresenta uma sutura sinuosa a meio desta placa. A segunda neural é subhexagonal, ou seja, morfologicamente esta neural tem a margem posterior convexa e dois segmentos côncavos na aresta anterior que definem uma parte central de modo a que a parte posterior da neural anterior encaixe nesta. Não apresenta suturas. A terceira neural está fragmentada anterolateralmente, contudo ainda é possível notar que tem morfologia subhexagonal. Esta placa apresenta uma sutura. Da série neural, esta neural é a mais comprida. A quarta neural está totalmente completa e apresenta uma morfologia subhexagonal. Não é visível nenhuma sutura. A quinta neural está totalmente completa, é subhexagonal e apresenta uma sutura na porção posterior desta placa. Esta sutura é sinuosa. Em relação às dimensões é a neural mais larga da série neural. A sétima neural é subhexagonal e é mais pequena do que as neurais anteriores. Não é visível nenhuma sutura.

Ficaram preservadas oito placas costais completas ou fragmentadas. Todas as costais são do lado direito da carapaça. A primeira costal está fragmentada anteromedialmente e apresenta uma

morfologia totalmente diferente das outras, uma vez que medialmente apresenta um determinado comprimento, aumentando até ao comprimento máximo e depois começa a diminuir, fazendo uma ligeira curvatura para a porção anterior da carapaça e finalizando em bico lateralmente. Esta costal contacta com o primeiro e o segundo par de periferais.

A segunda costal também está fragmentada medialmente. Apresenta uma ligeira curvatura para a porção anterior da carapaça contactando com o terceiro e a porção anteromedial do quarto par de periferais, contudo a quarta e a quinta periferais não ficaram preservadas. A terceira costal está fragmentada em algumas partes e é a costal mais comprida. A quarta costal está totalmente completa e é perpendicular ao eixo axial, ou seja, não apresenta nenhuma curvatura. Esta costal contacta com o sexto e o sétimo par de periferais, contudo só a sétima periferal é que ficou preservada. A partir do quinto par de costais, estes apresentam uma curvatura para a porção posterior da carapaça. A quinta costal está completa e contacta com a sétima e a oitava periferais. A sexta costal está fragmentada, ficando apenas preservada lateralmente. Esta costal contacta com a oitava e nona periferal. Apenas ficou preservado um fragmento lateral da sétima costal. Este pequeno fragmento contacta unicamente com a nona periferal, contudo se estivesse completo contactava também com a décima periferal. Por fim, é visível por cima da sexta e sétima costal outro fragmento de uma costal indeterminada.

Existem nove periferais, sendo duas do lado esquerdo e sete do lado direito. Do lado esquerdo, ficou preservada a primeira e a segunda periferal. Do lado direito, ficaram preservadas da primeira à terceira e da sétima à décima periferal. As periferais ficam cada vez mais compridas posteriormente.

Ausência de supramarginais.

Escamas

Existiam cinco escamas vertebrais, contudo apenas ficaram preservadas parcialmente e só do lado direito as três primeiras e um fragmento da quarta escama vertebral. A morfologia das escamas vertebrais é subhexagonal. A primeira escama vertebral apresenta a mesma largura do que as restantes. O contacto entre a primeira e segunda escama vertebral está localizado na primeira neural. O contacto entre a segunda e a terceira escamas vertebrais ocorre na terceira neural. O contacto entre a terceira e quarta escamas vertebrais ocorre na quinta neural. As escamas vertebrais são mais largas do que compridas. Em comparação com as pleurais, as escamas vertebrais são mais largas e todas as pleurais sobrepõem-se às periferais. Preserva-se as três primeiras e um fragmento da quarta escamas pleurais. As pleurais são mais compridas lateralmente do que medialmente.

Cada placa periferal apresenta um sulco a meio que delimita as marginais. A segunda periferal delimita a segunda escama marginal posterior e a terceira escama marginal anterior, a terceira periferal delimita a terceira escama marginal posterior e a quarta escama marginal anterior, repetindo este padrão com o resto da série. Todas as escamas marginais são rectangulares.

Comparação

O exemplar ML425 compartilha com Eucryptodira basais a ausência de escamas supramarginais (Gaffney 1975, Lapparent de Broin *et al.*, 1996; Pérez-García *et al.*, 2008). Por sua vez, também compartilha com Plesiochelyidae o facto de a superfície externa da carapaça não possuir qualquer ornamentação; das placas serem grossas; as escamas vertebrais mais largas do que compridas e as escamas vertebrais mais largas do que as pleurais (Pérez-García *et al.*, 2008; Pérez-García *et al.*, 2010b; Pérez-García *et al.*, 2013; Anquetin *et al.*, 2014a; Püntener *et al.*, 2014).

O exemplar ML425 é aqui comparado com Plesiochelyidae portuguesas, como *Craspedochelys* sp. (MG-), *Craspedochelys choffati* (MG28), *Plesiochelys* sp. (ALTSHN.ULS.0016) e *Tropidemys* sp. (SHN.LPP 173).

O exemplar ML425 apresenta carapaça oval como em *Plesiochelys* sp. (ALTSHN.ULS.0016) (Pérez-García *et al.*, 2008). Pelo contrário, *Craspedochelys choffati* (MG28) têm a carapaça cordiforme (Sauvage, 1897-1898). A carapaça desta tartaruga (ML425) corresponde a um indivíduo adulto uma vez que está bem ossificada, tal como *Plesiochelys* sp. (ALTSHN.ULS.0016) (Pérez-García *et al.*, 2008). Pelo contrário, *Craspedochelys choffati* (MG28) é provavelmente de um indivíduo juvenil, uma vez que apresenta as placas periferais incompletamente ossificadas, fontanelas e suturas abertas (Sauvage, 1897-1898; Pérez-García *et al.*, 2008).

Relativamente às placas ósseas da carapaça, as placas neurais têm uma morfologia única nas tartarugas Eucryptodira basais, visto que a primeira é quadrangular e as restantes hexagonais (Gaffney 1975; Lapparent de Broin *et al.*, 1996), contudo o exemplar ML425 apresenta a primeira neural subrectangular e as restantes subhexagonais. Além disso, não apresenta uma marcada quilha sagital na carapaça como é evidenciado nos fragmentos de *Tropidemys* sp. (SHN.LPP 173) encontrados em Portugal (Pérez-García, 2015).

As supramarginais estão ausentes neste exemplar como em Plesiochelyidae (Gaffney, 1975; Lapparent de Broin *et al.*, 1996).

O número de escamas cervicais é a característica mais evidente que distingue Plesiochelyidae dos outros táxones, uma vez que apresenta três escamas cervicais, contudo neste exemplar não ficou preservada a escama cervical (Lapparent de Broin *et al.*, 1996; Danilov, 2005; Anquetin *et al.*, 2014a).

A primeira escama vertebral é do mesmo tamanho do que as restantes, característica invulgar em Plesiochelyidae. Plesiochelyidae apresenta as escamas vertebrais mais largas do que compridas e, por sua vez, são mais largas do que as pleurais, tal como é evidente neste exemplar (Pérez-García *et al.*, 2010a). Ao contrário do que acontece em *Craspedochelys choffati* (MG28), as bordas laterais das placas vertebrais deste exemplar são regulares (Sauvage, 1897-1898). Na tartaruga *Craspedochelys* sp. (MG-) o contacto entre a terceira e a quarta escamas vertebrais ocorre na sexta neural (Antunes *et al.*, 1988a). Em *Plesiochelys* sp. (ALTSHN.ULS.0016) esse mesmo contacto ocorre na quinta neural (Pérez-García *et al.*, 2008). No exemplar ML425 o contacto entre a terceira e a quarta escamas vertebrais ocorre na quinta neural.

Em Plesiochelyidae as marginais são mais pequenas do que as periferais, ou seja, o contacto entre as pleurais e as marginais ocorre nas placas periferais, tal como acontece neste exemplar.

De uma maneira geral, o exemplar ML425 apresenta a carapaça mais alongada e oval, completamente ossificada; as neurais compridas; as escamas vertebrais hexagonais, sendo estas mais largas do que compridas; as vertebrais são mais largas do que as pleurais e as marginais são mais pequenas do que as periferais. Estas características são compartilhadas por *Plesiochelys* (Anquetin *et al.*, 2014a; Anquetin *et al.*, 2014b). Por outro lado, difere de *Craspedochelys* por não apresentar carapaça ampla e arredondada (Anquetin *et al.*, 2014b). Por fim, difere de *Tropidemys* por não apresentar quilha sagital (Anquetin *et al.*, 2014b). Deste modo, podemos concluir que o exemplar ML425 é uma tartaruga *Plesiochelys*. Uma das características referidas por Anquetin *et al.*, (2014b) para diferenciar *Plesiochelys* de *Craspedochelys* é o facto das primeiras apresentarem uma pequena relação comprimento/largura da quarta costal (aproximadamente 31 a 36 mm) e nas últimas essa

mesma relação ser maior (entre 43 a 48 mm ou mais). Neste exemplar a relação comprimento/largura da quarta costal é aproximadamente 43 a 50 mm. Deste modo, todas as características deste exemplar são semelhantes às evidenciadas em *Plesiochelys* à excepção desta última, visto que é uma característica compartilhada com *Craspedochelys*. Por esta razão é que, de acordo com os nossos dados, alertamos para que o carácter da relação comprimento/largura da quarta costal seja utilizado com alguma cautela.

Quando comparamos o exemplar ML425 com o holótipo *Plesiochelys etalloni* (MAJ 2005-11-1) estes apresentam: carapaça oval e larga; a porção anterior da carapaça apresenta uma angulação ao nível da sutura entre a segunda e terceira periferal; primeira neural rectangular e as restantes hexagonais; sétima neural pequena e apresenta uma morfologia hexagonal completamente diferente das anteriores; as periferais são mais compridas do que largas e apresentam uma morfologia rectangular; a primeira escama vertebral é larga, mas mais larga anteriormente do que posteriormente; as margens laterais da primeira escama vertebral contacta com a primeira costal e periferal, mas não com a nuchal, se estivesse presente; a segunda e a terceira escama vertebral são largas e hexagonais; a primeira escama pleural contacta com a primeira à quarta escamas marginais e é mais pequena do que a segunda e a terceira pleurais; os sulcos pleural-marginal contacta com as periferais e nunca com as costais, ou seja, todas as marginais são mais pequenas do que as periferais (Anquetin *et al.*, 2014a; Anquetin *et al.*, 2014b).

Devido à incompleta preservação da carapaça e do plastrão do exemplar ML425 e, consequentemente, à reduzida quantidade de caracteres, não podemos afirmar que é uma tartaruga *Plesiochelys etalloni*, sendo classificada apenas como *Plesiochelys* sp.

As principais diferenças entre *Plesiochelys* encontradas em Portugal encontra-se na seguinte tabela (tabela 9).

Tabela 9. Principais diferenças entre *Plesiochelys* encontradas em Portugal (Pérez-García *et al.*, 2008).

	<i>Plesiochelys</i> sp. (ALTSHN.ULS.0016)	<i>Plesiochelys</i> sp. (ML425)
Morfologia das neurais	Primeira quadrangular e restantes hexagonais	Primeira subrectangular e restantes subhexagonais
Primeiro e segundo par de costais que apresentam curvatura para a porção anterior da carapaça	Não	Sim

5.4 *Craspedochelys* sp. ML2164

Sistemática Paleontológica

TESTUDINES Batsch, 1788
PANCRYPTODIRA Joyce *et al.*, 2004
EUCRYPTODIRA Gaffney, 1975 (sensu Joyce 2004)
PLESIOCHELYIDAE Baur, 1888
CRASPEDOCHELYS Rüttimeyer, 1873
CRASPEDOCHELYS SP.
(Figs. 36, 37 e 38)

Material

ML2164: carapaça com fragmento da nugal, quatro neurais, costais e fragmentos destas e diversas periferais e plastrão que inclui hioplastrão e o hipoplastrão. Dimensões em anexo I.

Diagnose

Caracteres diagnósticos de *Craspedochelys* (Anquetin *et al.*, 2014b) úteis na classificação de ML2164: carapaça ampla e arredondada; grande relação comprimento/largura da quarta costal, aproximadamente 43 mm a 48 mm; escamas vertebrais hexagonais, mais largas do que compridas; escamas vertebrais são mais largas do que as pleurais; marginais mais pequenas do que as periferais; o plastrão em relação à carapaça é curto e o hioplastrão mais largo do que comprido.

Caracteres diagnósticos únicos presentes em *Craspedochelys* (ML2164): superfície da carapaça não é completamente lisa, apresenta foveas arredondadas, distribuídas de maneira irregular e estrias concêntricas nas costais e periferais; a carapaça mais larga do que comprida; a primeira escama vertebral do mesmo tamanho das restantes; o contacto do hioplastrão com o epiplastrão é largo (cerca de um quarto da largura total) e o rebordo anterolateral do hioplastrão é rectangular.

Este exemplar compartilha e difere os seguintes caracteres com restantes *Craspedochelys*: a carapaça é mais arredondada e é mais arredondada uniformemente anteriormente (compartilhado com *C. jaccardi*); tem 400 mm de comprimento aproximadamente (compartilhado com *C. jaccardi*); a razão comprimento/largura da 4ª costal é aproximadamente 43 mm (compartilhado com *C. picteti*); escamas vertebrais mais largas do que compridas (compartilhado com *C. picteti* e *C. jaccardi*); as escamas vertebrais mais largas do que as pleurais (compartilhado com *C. picteti* e *C. jaccardi*); ausência de escamas supramarginais (compartilhado com *C. picteti* e *C. jaccardi*); ponte de ligação entre a carapaça e plastrão óssea (compartilhado com *C. picteti* e *C. jaccardi*); hioplastrão mais largo do que comprido (compartilhado com *C. jaccardi*) e ausência de mesoplastrão (compartilhado com *C. picteti* e *C. jaccardi*).

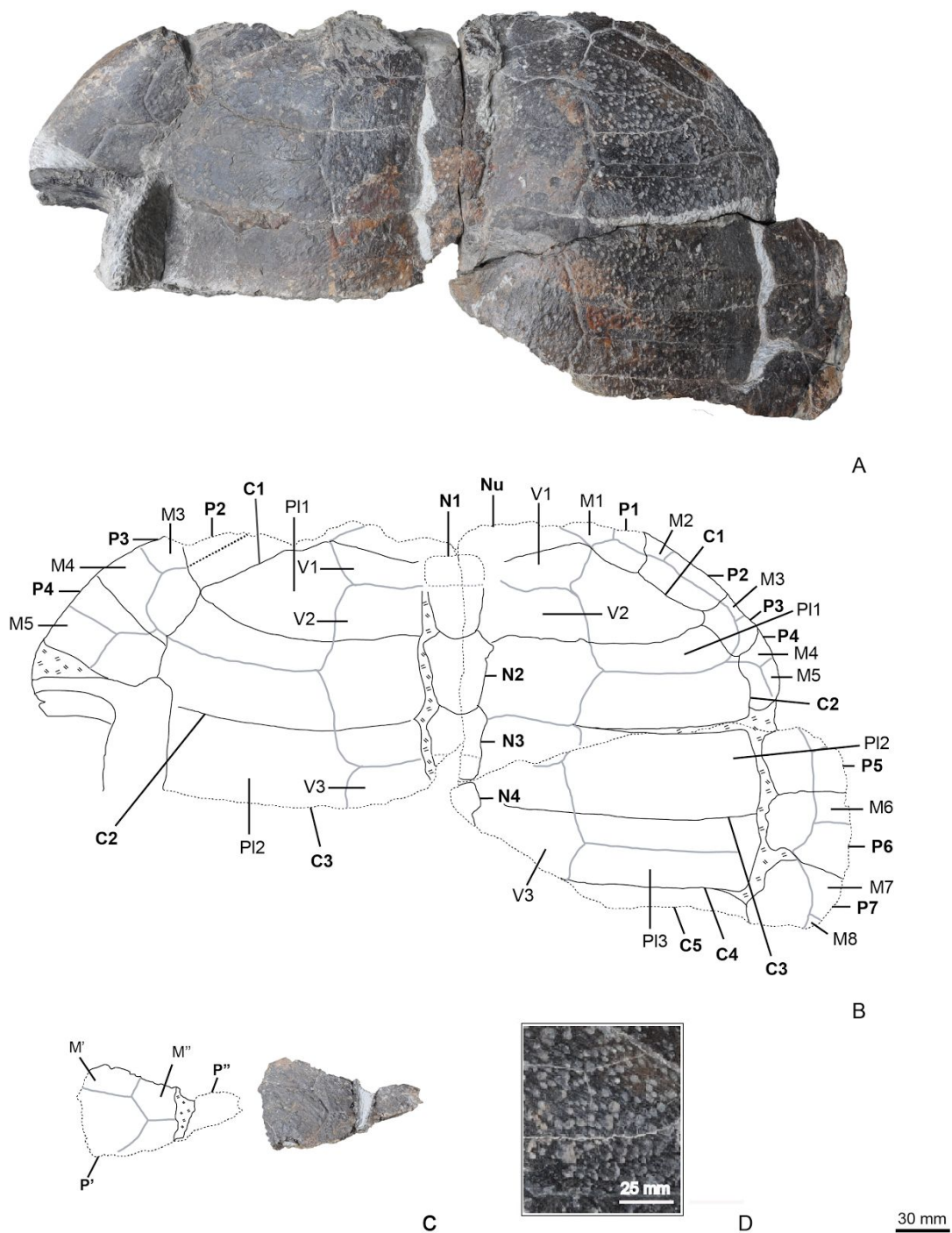
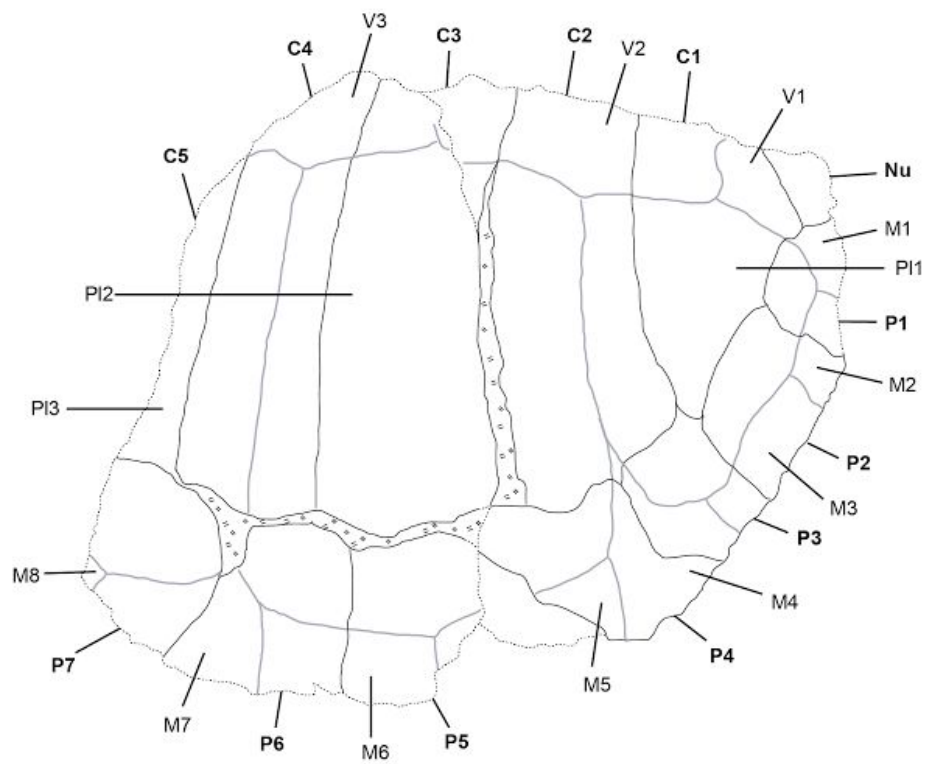


Fig. 36: A e B: Fotografia e ilustração da carapaça de *Craspedochelys* sp. ML2164, proveniente da Praia Azul (Torres Vedras, Portugal), Kimmeridgiano superior (Jurássico Superior). C: Fotografia e ilustração de um pequeno fragmento indeterminado desta carapaça. D: Detalhes da superfície externa da carapaça, neste caso da primeira costal direita. **Abreviações Anatômicas:** Placas ósseas: **Nu**, nuchal; **C**, costal; **N**, neural; **P**, periferal. Escamas: **V**, vertebral; **PI**, pleural; **M**, marginal. Designação das placas ósseas e das escamas da carapaça e do plastrão conforme Zangerl (1969).



A



B

30 mm

Fig. 37: A e B: Fotografia e ilustração da carapaça de *Craspedochelys* sp. ML2164 em vista lateral, proveniente da Praia Azul (Torres Vedras, Portugal), Kimmeridgiano superior (Jurássico Superior). **Abreviações Anatômicas:** Placas ósseas: **Nu**, nugal; **C**, costal; **P**, periferal. Escamas: **V**, vertebral; **PI**, pleural; **M**, marginal. Designação das placas ósseas e das escamas da carapaça e do plastrão conforme Zangerl (1969).

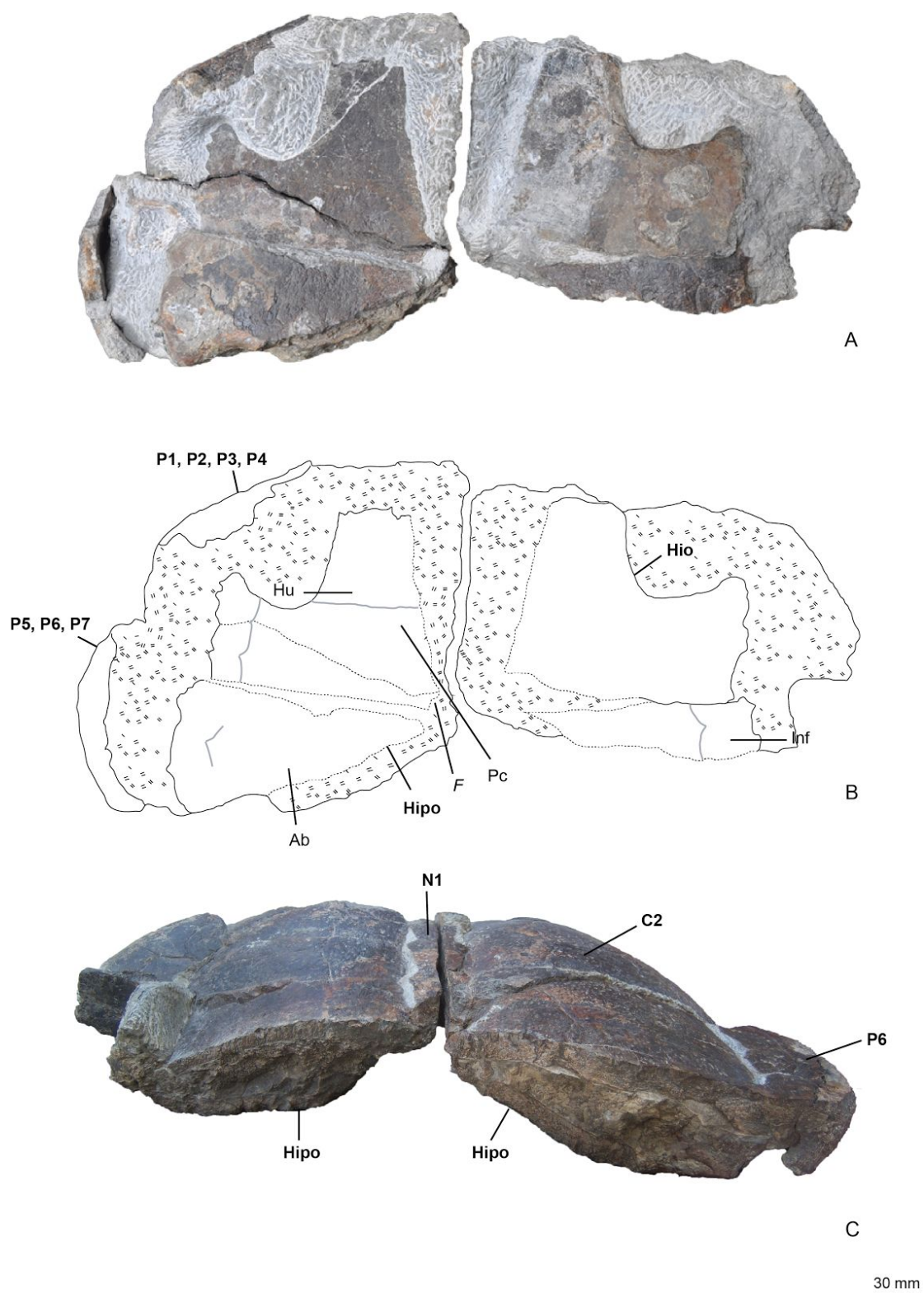


Fig. 38: A e B: Fotografia e ilustração do plastrão de *Craspedochelys* sp. ML2164, proveniente da Praia Azul (Torres Vedras, Portugal), Kimmeridgiano superior (Jurássico Superior). C: Fotografia da carapaça de *Craspedochelys* sp. ML2164 em vista posterodorsal. É de notar a espessura das placas da carapaça e do plastrão. **Abreviações Anatômicas:** Placas ósseas: **C**, costal; **N**, nucal; **Hio**, hioplastrão; **Hipo**, hipoplastrão; **P**, periferal. Escamas: **Ab**, abdominal; **Inf**, inframarginal; **Hu**, humeral; **Pc**, pectoral. Designação das placas ósseas e das escamas da carapaça e do plastrão conforme Zangerl (1969). **Abreviações adicionais:** **F**, fontanela.

Descrição

Superfície externa da carapaça apresenta fôveas arredondadas, distribuídas de maneira irregular, aproximadamente 10 fôveas por cada 2 cm² da carapaça. Estas fôveas têm uma direcção anterolateral em direcção às neurais. Superfície externa do plastrão não possui qualquer ornamentação. Carapaça baixa, mais larga do que comprida, tendo aproximadamente 530 mm de largura e 400 mm de comprimento e o plastrão aproximadamente 300 mm de largura e 285 mm de comprimento. Placas são grossas. Presença de uma pequena fontanela no plastrão. Ponte de ligação óssea entre a carapaça e o plastrão visível através das periferais.

Carapaça

Placas ósseas

A nugal é mais larga do que comprida e contacta com o bordo anterior da primeira neural. Ficou apenas preservada a porção posterior da nugal.

Existem quatro neurais, sendo duas delas completas e as outras duas fragmentadas. A primeira neural é subrectangular. As restantes neurais preservadas são a segunda, a terceira e a quarta, sendo estas subhexagonais, ou seja, morfologicamente estas neurais têm a margem posterior convexa e tem dois segmentos côncavos na aresta anterior que define uma parte central de modo a que a parte superior da neural anterior encaixe nesta. As neurais subhexagonais são mais compridas do que largas.

Ficaram preservadas sete costais completas e uma fragmentada.

Do lado esquerdo da carapaça ficaram preservadas as três primeiras costais e do lado direito as cinco primeiras costais completas e fragmentos destas. O primeiro par de costais apresenta uma morfologia totalmente diferente das outras, uma vez que medialmente apresenta um determinado comprimento, aumentando até ao comprimento máximo, começando em seguida a diminuir, fazendo uma ligeira curvatura para a porção anterior da carapaça e finalizando em bico lateralmente.

O segundo par de costais apresenta uma ligeira curvatura para a porção anterior da carapaça. O terceiro e o quarto par de costais são perpendiculares ao eixo axial. A quarta costal direita está fragmentada medialmente e apresenta o comprimento lateralmente menor do que as costais anteriores, contudo esta costal é mais larga do que as restantes. O quinto par de costais está fragmentado mediolateroposteriormente.

Do lado esquerdo da carapaça ficaram preservadas três periferais (a segunda, terceira e a quarta) e do lado direito as sete primeiras periferais, contudo também ficaram preservadas duas periferais indeterminadas.

Escamas

Existiam cinco escamas vertebrais, mas apenas ficaram preservadas da primeira à terceira, sendo que a segunda escama vertebral é a única que está completa. A morfologia das escamas vertebrais é subquadrangular. O contacto entre a primeira e a segunda escamas vertebrais ocorre na primeira neural. O contacto entre a segunda e a terceira escamas vertebrais ocorre na terceira neural. A primeira escama vertebral tem a mesma largura do que as restantes escamas vertebrais. As escamas vertebrais são mais largas do que compridas.

Ficaram fossilizadas cinco escamas pleurais, sendo que três delas estão totalmente completas e duas incompletas. As primeiras escamas pleurais são mais pequenas do que as restantes. As escamas vertebrais são mais largas do que as pleurais.

As escamas pleurais sobrepõem-se às periferais, logo as escamas marginais são mais pequenas do que as periferais. Ausência de supramarginais.

Plastrão

Placas ósseas

A porção anterior do plastrão correspondia à sutura entre o entoplastrão, epiplastrão e o hioplastrão. Esta sutura é uma linha recta, contudo é possível visualizar no hioplastrão que a porção mais medial do lado direito faz uma pequena curvatura convexa que permitia o contacto com o entoplastrão. O entoplastrão e o epiplastrão estão ausentes e a margem do hioplastrão não está quebrada. Posto isto, sugerimos que o osso do entoplastrão e do epiplastrão apenas existiram em versão cartilaginosa e nunca ossificaram. Por esta razão é que estes dois ossos não aparecem preservados no exemplar. A porção posterior do plastrão está fragmentada. O osso do hipoplastrão do lado direito que ficou preservado é maior do que do lado esquerdo.

É visível a presença de uma pequena fontanela no eixo axial do plastrão.

Escamas

Apesar os sulcos entre as escamas do plastrão serem bastante ténues ainda é possível observar no osso do hipoplastrão do lado esquerdo e no osso do hioplastrão e do hipoplastrão do lado direito os sulcos que delimitam as inframarginais. Além disso, no osso do hioplastrão do lado direito é visível o sulco que delimita a escama humeral da pectoral.

Comparação

De uma maneira geral, o exemplar ML2164 compartilha com Eucryptodira basais a ausência de mesoplastrão e de escamas supramarginais (Gaffney 1975, Lapparent de Broin *et al.*, 1996; Pérez-García *et al.*, 2008). Por sua vez, também compartilha com Plesiochelyidae o facto das placas serem grossas; as escamas vertebrais mais largas do que compridas; as escamas vertebrais mais largas do que as pleurais e a ponte de ligação entre a carapaça e o plastrão ser óssea (Pérez-García *et al.*, 2008; Pérez-García *et al.*, 2010b; Pérez-García *et al.*, 2013; Anquetin *et al.*, 2014a; Püntener *et al.*, 2014).

O exemplar ML2164 irá ser comparado com Plesiochelyidae portuguesas, como *Craspedochelys* sp. (MG-), *Craspedochelys choffati* (MG28), *Plesiochelys* sp. (ALTSHN.ULS.0016) e *Tropidemys* sp. (SHN.LPP 173).

A carapaça é mais larga do que comprida, sendo esta característica compartilhada por *Craspedochelys choffati* (MG28) e *Craspedochelys* sp. (MG-) (Sauvage, 1897-1898; Antunes *et al.*, 1988a). Tal como *Plesiochelys* sp. (ALTSHN.ULS.0016) e *Craspedochelys* sp. (MG-), a carapaça desta tartaruga corresponde a um indivíduo adulto (Pérez-García *et al.*, 2008; Antunes *et al.*, 1988a).

Relativamente às placas ósseas da carapaça, a nugal é mais larga do que comprida e contacta com o bordo anterior da primeira neural, característica compartilhada por *Craspedochelys* sp. (MG-) e *Plesiochelys* sp. (ALTSHN.ULS.0016) (Antunes *et al.*, 1988a; Pérez-García *et al.*, 2008).

Neste exemplar a primeira neural é subrectangular e as restantes subhexagonais, sendo uma característica invulgar, uma vez que Eucryptodira basais apresentam a primeira neural quadrangular e as restantes hexagonais (Gaffney 1975, Lapparent de Broin *et al.*, 1996; Pérez-García *et al.*, 2008). A série neural não apresenta nenhuma quilha sagital, como ocorre em *Tropidemys* sp. (SHN.LPP 173) (Pérez-García, 2015).

Relativamente às escamas da carapaça, a escama cervical não ficou preservada, sendo a característica crucial para determinar com toda a certeza se é uma tartaruga Plesiochelyidae, uma vez que estas apresentam três escamas cervicais (Lapparent de Broin *et al.*, 1996; Danilov, 2005; Anquetin *et al.*, 2014a).

A primeira escama vertebral é mais pequena do que as restantes, característica não evidenciada em *Plesiochelys* nem *Craspedochelys* encontradas em Portugal. Todas as escamas vertebrais são mais largas do que compridas, característica compartilhada por *Craspedochelys* sp.

(MG-), *Craspedochelys choffati* (MG28) e *Plesiochelys* sp. (ALTSHN.ULS.0016) (Antunes *et al.*, 1988a; Sauvage, 1897-1898; Pérez-García *et al.*, 2008). A segunda escama vertebral deste exemplar tem uma morfologia muito parecida com a segunda escama vertebral de *Craspedochelys* sp. (MG-) (Antunes *et al.*, 1988a). O contacto entre a terceira e a quarta escama vertebral em *Craspedochelys* sp. (MG-) ocorre na sexta neural, sendo esta uma das características que a diferencia de *Plesiochelyidae* encontradas em Portugal. Neste exemplar não ficou preservado esse contacto para concluirmos que é o mesmo género.

Tal como em *Plesiochelyidae*, as escamas vertebrais deste exemplar são mais largas do que as pleurais e a segunda escama pleural é a mais comprida como em *Plesiochelys* sp. (ALTSHN.ULS.0016) (Pérez-García *et al.*, 2008).

Em *Plesiochelyidae* as marginais são mais pequenas do que as periferais, ou seja, o contacto entre as pleurais e as marginais ocorre nas placas periferais, como ocorre neste exemplar.

O exemplar ML2164 apresenta uma pequena fontanela no plastrão, tal como em *Craspedochelys* sp. (MG-) (Antunes *et al.*, 1988a).

De uma forma geral, o exemplar ML2164 apresenta carapaça ampla, arredondada, baixa, completamente ossificada; grande relação comprimento/largura da quarta costal, aproximadamente 43 mm; as vertebrais são mais largas do que as pleurais; o plastrão em relação à carapaça é muito curto e o hioplastrão mais largo. Estas características são compartilhadas por *Craspedochelys* (Antunes *et al.*, 1988a; Pérez-García *et al.*, 2008; Anquetin *et al.*, 2014b). Por outro lado, difere de *Plesiochelys* por não apresentar carapaça oval e mais alongada, a relação comprimento/largura das costais é muito menor, o plastrão em relação à carapaça é comprido e o hioplastrão é mais comprido do que largo (Anquetin *et al.*, 2014b). Por fim, difere de *Tropidemys* por não apresentar quilha sagital (Anquetin *et al.*, 2014b). Posto isto, podemos concluir que o exemplar ML2164 é uma tartaruga *Craspedochelys*.

O exemplar ML2164 irá ser comparado com outras espécies de *Craspedochelys*: *Craspedochelys picteti* (NMS 129, NMS 608) e *Craspedochelys jaccardi* (MHNN FOS977, NMS 673). Em *C. picteti* (NMS 129, NMS 608) a carapaça tem forma heráldica e é mais quadrangular anteriormente, enquanto que em *C. jaccardi* (MHNN FOS977, NMS 673) a carapaça é mais arredondada e é mais arredondada uniformemente anteriormente (Anquetin *et al.*, 2014b), como no exemplar ML2164. *C. jaccardi* (MHNN FOS977, NMS 673) apresenta o comprimento da carapaça mais pequeno (365 e 411 mm de comprimento, respectivamente) do que *C. picteti* (NMS 608) (540 mm de comprimento) (Anquetin *et al.*, 2014b). A carapaça do exemplar ML2164 tem 400 mm de comprimento, aproximadamente. A razão comprimento/largura da 4ª costal é aproximadamente 43 mm, igual em *C. picteti* (NMS 608), enquanto que em *C. jaccardi* (NMS 673) esta relação é de, aproximadamente, 48 mm (Anquetin *et al.*, 2014b). Esta razão é considerada útil na diagnose das espécies de *Craspedochelys*, segundo Anquetin *et al.*, 2014b. *C. picteti* (NMS 129, NMS 608) apresenta o hioplastrão ligeiramente mais comprido do que largo, enquanto que *C. jaccardi* (MHNN FOS977, NMS 673) apresenta o hioplastrão mais largo do que comprido (Anquetin *et al.*, 2014b). O hioplastrão no exemplar ML2164 é mais largo do que comprido. Lapparent de Broin *et al.*, (1996) consideram que *C. jaccardi* (MHNN FOS977, NMS 673) apresenta as placas mais finas do que *C. picteti* (NMS 129, NMS 608), contudo estes autores não apresentam dados reais, não sendo possível comparar as dimensões da espessura da carapaça destas tartarugas com o exemplar ML2164. No entanto, é possível verificar que entre as quatro tartarugas aqui estudadas, a ML2164 apresenta as placas mais grossas, com 20 a 23 mm de espessura, enquanto que a ML1247 4 a 7 mm de espessura, a ML2033 5 a 13 mm de espessura e a ML425 10 mm de espessura. Ainda assim, ao compararmos a ML425 classificada como *Plesiochelys* sp. e a ML2164 classificada como *Craspedochelys* sp. podemos concluir que em *Craspedochelys* as placas são mais espessas do que em *Plesiochelys*. Por fim, o exemplar ML2164 também foi comparado com as outras tartarugas encontradas no Jurássico Superior de Portugal e mais nenhuma apresenta as placas tão espessas.

Além disto, o exemplar ML2164 apresenta algumas características que o distinguem das outras espécies de *Craspedochelys*, como: a superfície da carapaça não é completamente lisa, apresenta fóveas arredondadas, distribuídas de maneira irregular e estrias concêntricas nas costais e periferais,

enquanto que *C. picteti* (NMS 129, NMS 608) e *C. jaccardi* (MHNN FOS977, NMS 673) apresentam carapaça lisa; a carapaça é mais larga do que comprida, enquanto que em *C. picteti* (NMS 608) e em *C. jaccardi* (MHNN FOS977, NMS 673) a carapaça é tão larga como comprida; a primeira escama vertebral do mesmo tamanho das restantes, enquanto que *C. picteti* (NMS 129, NMS 608) e alguns espécimes de *C. jaccardi* (MHNN FOS977, NMS 673) apresentam a primeira escama vertebral mais pequena do que as restantes; o contacto do hioplastrão com o epiplastrão é largo (cerca de um quarto da largura total), enquanto que em *C. picteti* (NMS 608) e em *C. jaccardi* (MHNN FOS977, NMS 673) este contacto é muito menor (cerca de um terço, em *C. jaccardi*, ou menos, em *C. picteti*, da largura total); o rebordo anterolateral do hioplastrão é rectangular, enquanto que em *C. picteti* (NMS 608) e em *C. jaccardi* (MHNN FOS977, NMS 673) este rebordo é arredondado e a distância entre rebordo inguinal e margem anterior do hipoplastrão em comparação com a sua largura é maior do que 70%, enquanto que em *C. jaccardi* (MHNN FOS977, NMS 673) esta distância é menor do que 60% (Anquetin *et al.*, 2014b).

Construíram-se duas tabelas (tabelas 10 e 11, respectivamente) com as principais semelhanças e diferenças entre *Craspedochelys* encontradas em Portugal e entre *Craspedochelys picteti* (NMS 129, NMS 608), *Craspedochelys jaccardi* (MHNN FOS977, NMS 673) e *Craspedochelys* sp. (ML2164).

Tabela 10. Principais semelhanças e diferenças entre *Craspedochelys* encontradas em Portugal (Sauvage, 1897-1898; Antunes *et al.*, 1988a).

	<i>Craspedochelys</i> sp. (MG-)	<i>Craspedochelys choffati</i> (MG28)	<i>Craspedochelys</i> sp. (ML2164)
Relação largura/comprimento da carapaça	Mais larga do que comprida	Mais larga do que comprida	Mais larga do que comprida
Ossificação da carapaça	Bem ossificada	Fontanelas entre costais-periferais	Bem ossificada
Dimensão das escamas vertebrais em relação às pleurais	Mais largas	Mais largas	Mais largas
Fontanela no plastrão	Presente	Presente	Presente

Tabela 11. Principais diferenças entre *Craspedochelys picteti* (NMS 129, NMS 608), *Craspedochelys jaccardi* (MHNN FOS977, NMS 673) e *Craspedochelys* sp. (ML2164) (Anquetin *et al.*, 2014b).

	<i>Craspedochelys picteti</i> (NMS 129, NMS 608)	<i>Craspedochelys jaccardi</i> (MHNN FOS977, NMS 673)	<i>Craspedochelys</i> sp. (ML2164)
Morfologia da carapaça	Forma heráldica	Arredondada	Arredondada
Ornamentação da superfície da carapaça	Lisa	Lisa	Fóveas arredondadas, distribuídas de maneira irregular e estrias concêntricas nas costais e periferais
Comprimento da carapaça	540 mm	365 e 411 mm	400 mm
Relação largura/comprimento da carapaça	Tão larga como comprida	Tão larga como comprida	Mais larga do que comprida
Razão comprimento/largura da 4ª costal (mm)	43 mm	48 mm	43 mm
Tamanho da primeira vertebral	Mais pequena do que as restantes	Mais pequena do que as restantes (em alguns espécimes)	Do mesmo tamanho do que as restantes
Contacto do hioplastrão com o epiplastrão	Pequeno (menos do que cerca de um terço da largura total)	Pequeno (cerca de um terço da largura total)	Grande (cerca de um quarto da largura total)
Rebordo anterolateral do hioplastrão	Arredondado	Arredondado	Rectangular
Dimensões do hioplastrão	Ligeiramente mais comprido do que largo	Mais largo do que comprido	Mais largo do que comprido

6. Classificação filogenética

Métodos

Foram realizadas quatro análises filogenéticas com o objectivo de estabelecer uma relação de parentesco entre as tartarugas ML1247, ML2033, ML425 e ML2164 com outros exemplares. De uma forma geral, as matrizes são constituídas por quatro espécies de Testudinata basais (*Proganochelys quenstedti*, *Kayentachelys aprix*, *Palaeochersis talampayensis* e *Meiolania platyceps*), onze Paracryptodira, subdividido em dois clados: Compsemysidae (composto pelos géneros *Compsemys* e *Berruchelus*) e Baenoidea (composto pelas famílias Baenidae (*Boremys pulchra*) e Pleurosternidae (*Dinochelys whitei*, *Glyptops plicatulus*, *Dorsetochelys typocardium*, *Toremys cassiopeia*, *Riodevemys inumbraigas*, *Pleurosternon bullockii*, *Selenemys lusitanica*) e a espécie *Uluops uluops*) e nove espécies que são Eucryptodira basais (*Plesiochelys* sp. (ALTSHN.ULS.0016), *Hylaeochelys belli*, *Hylaeochelys kappa*, *Thalassemys moseri*, *Plesiochelys solodurensis*, *Solnhofia parsonsi* e *Xinjiangchelys latimarginalis*), sendo duas delas Cryptodira (*Carreta carreta* e *Chelydra serpentina*).

Estas matrizes foram processadas pelo software de análises filogenéticas Winclada (Nixon, 2002).

Em todas as análises filogenéticas irão ser apresentadas as árvores de Consensus Compromise: Nelsen (collapse + consensus) e Majority Fools, uma vez que estas têm os táxones melhor definidos e são coincidentes com as seguintes propostas: Joyce (2007), Pérez-García e Ortega (2011), Pérez-García (2012a), Pérez-García e Ortega (2014), Pérez-García *et al.*, (2015a) e Pérez-García *et al.*, (2015b). As árvores de Consensus Compromise: Nelsen (collapse + consensus) com os respectivos caracteres estão presentes em anexo V.

Análise filogenética com base em Joyce (2007) modificada

Nesta primeira análise filogenética foi utilizada a matriz proposta por Joyce (2007), que originalmente compreende 136 caracteres e 68 taxa (anexo II e IV), com modificações de Pérez-García e Ortega (2011) e o autor deste trabalho ainda acrescentou mais dois caracteres.

Sobre a matriz inicial, foram feitas as seguintes alterações:

Na matriz proposta por Joyce (2007) foram excluídos os caracteres 127 (ílio B) e 128 (ílio C), uma vez que quando se fazia a análise filogenética no programa Winclada este dava erro para estes caracteres. Como em todos os táxones estes caracteres são codificados com ? (desconhecido ou não aplicável), optámos por retirá-lo da matriz.

As modificações da matriz de Joyce (2007) feitas por Pérez-García e Ortega (2011) são as seguintes:

Pleurosternon bullockii: Caracter 70 (Cervical A) = 1; Caracter 79 (Entoplastrão B) = 1; Caracter 80 (Entoplastrão C) = 1; Caracter 84 (Hioplastrão A) = 1; Caracter 87 (Xifiplastrão A) = 1; Caracter 91 (Gular A) = 0.

Dinochelys whitei: Caracter 74 (Vertebral C) = 1.

Glyptops plicatulus: Caracter 73 (Vertebral B) = 0.

O autor deste trabalho ainda acrescentou mais dois caracteres à matriz:

Caracter 135: Proporção do terceiro par de costais: mais longos lateralmente que medialmente (0); muito mais curtos lateralmente do que medialmente (1)

ML1247: 1

Caracter 136: Escama anal: (0) única (não dividida), logo o sulco sagital apenas na parte anterior do xifiplastrão; (1) dividida em duas, logo o sulco sagital está presente até à margem posterior do plastrão e é sinuoso.

ML1247: 1

A matriz resultante com as alterações propostas tem 136 caracteres e 13 táxones. Os caracteres usados na matriz para caracterizar o exemplar ML1247 foram 26, que reflectem as

características da carapaça e do plastrão. O espécime ML1247 foi introduzido na matriz com a seguinte codificação (anexo IV):

?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? 0?0??0??0?
2?0?0?01?? ?0?0?0001 00010?000? ?????????? ?????????? ?????????? ?????11

O resultado desta análise filogenética são quatro árvores filogenéticas com 141 passos evolutivos. O exemplar ML1247 encontra-se dentro do táxon Pleurosternidae, formando um grupo monofilético com *Selenemys lusitanica*.

Análise filogenética com base na matriz Pérez-García *et al.*, (2015b) modificada

Os caracteres utilizados para esta segunda análise filogenética da tartaruga ML1247 são baseados na filogenia proposta por Pérez-García *et al.*, (2015b), que originalmente compreende 123 caracteres e 68 taxa (anexo III e IV), e o autor deste trabalho ainda acrescentou mais dois caracteres à matriz:

Character 124: Proporção do terceiro par de costais: mais longos lateralmente que medialmente (0); muito mais curtos lateralmente do que medialmente (1)

ML1247: 1

Character 125: Escama anal: (0) única (não dividida), logo o sulco sagital apenas na parte anterior do xifiplastrão; (1) dividida em duas, logo o sulco sagital está presente até à margem posterior do plastrão e é sinuoso.

ML1247: 1

A matriz resultante com as alterações propostas tem 125 caracteres e 14 táxones. Os caracteres usados na matriz para caracterizar o exemplar ML1247 foram 22, que reflectem as características da carapaça e do plastrão. Assim, o espécime ML1247 foi introduzido na matriz com a seguinte codificação (anexo IV):

?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?0?0???1?0 ?000?0?1?? ??????????
?????????? ??????????30 ?0????????? ?????11?1? ?????1?1? 1??11

O resultado desta análise filogenética são seis árvores filogenéticas com 160 passos evolutivos. O exemplar ML1247 encontra-se dentro do táxon Pleurosternidae, formando um grupo monofilético com *Selenemys lusitanica*.

Análise filogenética da matriz Joyce (2007) modificada

Os caracteres utilizados para a análise filogenética da tartaruga ML2033 são baseados na filogenia proposta por Joyce (2007), que originalmente compreende 136 caracteres e 68 taxa (anexo II e IV), com modificações propostas por Pérez-García e Ortega (2011), mais os seguintes caracteres definidos pelo autor deste trabalho:

Character 137: Forma dos sulcos correspondentes ao limite entre a terceira e a quarta escamas vertebrais: perpendicular ao eixo axial (0); ligeiramente convexo (1); em forma de ómega (2).

ML2033: 2

Character 138: Epiplastrão: presente (0); ausente (1).

ML2033: 1

A matriz resultante com as alterações propostas tem 138 caracteres e 13 táxones. Os caracteres usados da matriz Joyce (2007) para caracterizar o exemplar ML2033 foram 29, que reflectem as características da carapaça e do plastrão. Assim, o espécime ML2033 foi introduzido na matriz com a seguinte codificação (anexo IV):

?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? 0?00?00?00
2?11000??? ?1?1220000 ?????00000 ?????????? ?????????? ?????????? ?????????21.

Pérez-García e Ortega (2014) não propuseram nenhuma análise filogenética para *Hylaeochelys kappa* (SHN.LPP 172). Assim, a tartaruga *H. kappa* (SHN.LPP 172) foi também aqui codificada para que haja uma comparação entre esta e *Hylaeochelys kappa* (ML2033), duas tartarugas *Hylaeochelys* encontradas em Portugal. Contudo, esta codificação poderá ser sujeita a uma revisão mais aprofundada e de uma maneira mais assertiva, até mesmo pelos próprios autores, uma vez que nunca tivemos em contacto directo com este espécime e só conseguimos codificar os caracteres que são descritos e caracterizados na bibliografia.

Assim, o espécime *H. kappa* (SHN.LPP 172) foi introduzido na matriz com a seguinte codificação (anexo IV):

?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? 0??0??0100
2?010?0111 00012???01 0001000??0 ?????????? ?????????? ?????????? ?????????20

O resultado da terceira análise é apenas uma árvore filogenética com 135 passos evolutivos. O exemplar ML2033 encontra-se dentro do género *Hylaeochelys* e, mais especificamente, forma um grupo monofilético com *H. kappa* (SHN.LPP 172).

Análise filogenética da matriz Joyce (2007)

Os caracteres utilizados para a análise filogenética das tartarugas ML425 e ML2164 são baseados na filogenia proposta por Joyce (2007), que originalmente compreende 136 caracteres e 68 taxa (anexo II e IV).

A matriz resultante com as alterações propostas tem 136 caracteres e 13 táxones. Os caracteres usados da matriz Joyce (2007) para caracterizar o exemplar ML425 foram 9 e o exemplar ML2164 10, que reflectem as características da carapaça e do plastrão. Assim, os espécimes ML425 e ML2164 foram introduzidos na matriz, com a seguinte codificação, respectivamente (anexo IV):

?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? 0??0?00?0?
2?010????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ???????

?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? 0?00?00?0?
2?0?010??? ?????2???00 ?????0???0 ?????????? ?????????? ?????????? ???????

Pérez-García *et al.*, (2008) não propuseram nenhuma análise filogenética para *Plesiochelys* sp. (ALTSHN.ULS.0016). Assim, a tartaruga *Plesiochelys* sp. (ALTSHN.ULS.0016) foi também aqui codificada para que haja uma comparação entre esta e *Plesiochelys* sp. (ML425), duas tartarugas *Plesiochelys* encontradas em Portugal. Mais uma vez, voltamos a frisar que esta codificação poderá ser sujeita a uma revisão mais aprofundada e de uma maneira mais assertiva, até mesmo pelos próprios autores, uma vez que nunca tivemos em contacto directo com este espécime e só conseguimos codificar os caracteres que são descritos e caracterizados na bibliografia.

Assim, o espécime *Plesiochelys* sp. (ALTSHN.ULS.0016) foi introduzido na matriz com a seguinte codificação (anexo IV):

?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? 0??0?0000?
2101000??? ?????2?0000 ??????0010 ?????????? ?????????? ?????????? ???????

O resultado da análise são 29 árvores filogenéticas com 120 passos evolutivos. Os exemplares ML425 e ML2164 encontram-se dentro do táxon Eucryptodira basal.

Discussão sobre a posição filogenética

No cladograma (Fig. 39, A e B), baseado na matriz proposta por Joyce (2007), Pancryptodira diferencia-se em Paracryptodira e Eucryptodira.

Segundo a matriz e análise de Pérez-García *et al.*, (2015), Paracryptodira (Fig. 39, C e D) é um grupo extinto de tartarugas subdividido em Compsemeydidae (composto pelos géneros *Berruchelus* e *Compsemys*) e Baenoidea (composto pelas famílias Baenidae (*Boremys pulchra*) e Pleurosternidae (*Dinochelys whitei*, *Glyptops plicatulus*, *Dorsetochelys typocardium*, *Toremys cassiopeia*, *Riodevemys inumbragigas*, *Pleurosternon bullockii*, *Selenemys lusitanica*) e a espécie *Uluops uluops*). O táxon Paracryptodira é suportado pelos seguintes caracteres: 9, 28, 44, 72, 73, 76, 88, 89, 93, 95, 96, 102, 108, 11, 112, 119. É de notar que, feita esta análise o resultado é uma politomia das famílias Baenidae e Pleurosternidae (Fig. 39, C).

Na análise segundo a matriz de Pérez-García *et al.*, 2015b, o táxon Pleurosternidae é composto pelos géneros: *Dinochelys whitei*, *Glyptops plicatulus*, *Dorsetochelys typocardium*, *Toremys cassiopeia*, *Riodevemys inumbragigas* e um nó que agrupa *Pleurosternon bullockii* + (*Selenemys lusitanica* + exemplar ML1247) (Fig. 39, C). *Pleurosternon*, *Selenemys* e o exemplar ML1247 são caracterizados pela ausência de escama cervical (Pérez-García *et al.*, 2015b: ch43:2), por terem a carapaça ornamentada por pequenas covas definidas claramente (Pérez-García *et al.*, 2015b: ch89:3), o comprimento máximo do plastrão é menos do que ou igual a duas vezes a largura máxima dos lóbulos do plastrão (Pérez-García *et al.*, 2015b: ch108:0) e o segundo par de marginais sobrepõem-se no primeiro par de costais (Pérez-García *et al.*, 2015b: ch118:1). *Pleurosternon bullockii* apresenta uma incisura no xifiplastrão (PérezGarcía *et al.*, 2015b: ch92:1). A nugal de *Selenemys lusitanica* não contacta com a margem anterior da carapaça, mas sim as periferais encontram-se anteriormente (Pérez-García *et al.*, 2015b: ch91:1). *Selenemys lusitanica* e o exemplar ML1247 compartilham os seguintes caracteres: a superfície externa da carapaça apresenta finas estriações perpendiculares às margens das placas (PérezGarcía *et al.*, 2015b: ch109:1); a segunda à quarta escamas vertebrais são mais largas do que as pleurais (Joyce, 2007: ch73:0); incisura do xifiplastrão ausente (Joyce, 2007: ch87:0; Pérez-García *et al.*, 2015b: ch92:0); a escama anal está totalmente integrada no xifiplastrão (Joyce, 2007: ch99:0; Pérez-García *et al.*, 2015b: ch54:0) e sulco sagital do plastrão sinuoso (Joyce, 2007: ch90:1; Pérez-García *et al.*, 2015b: ch121:1). Contudo, o exemplar ML1247 também apresenta autapomorfias, como por exemplo o terceiro par de costais muito mais curtos lateralmente do que medialmente (novo caracter: ch135:1 (Matriz Joyce, (2007)); ch124:1 (Matriz Pérez-García *et al.*, (2015b))) e o facto de a escama anal ser dividida em duas, logo o sulco sagital está presente até à margem posterior do plastrão e é sinuoso (novo caracter: ch136:1 (Matriz Joyce, (2007)); ch125:1 (Matriz PérezGarcía *et al.*, (2015b))) (Fig. 39, A e C).

Eucryptodira basais (Fig. 40, C e D) normalmente carecem de mesoplastrão (Joyce, 2007: ch85:2).

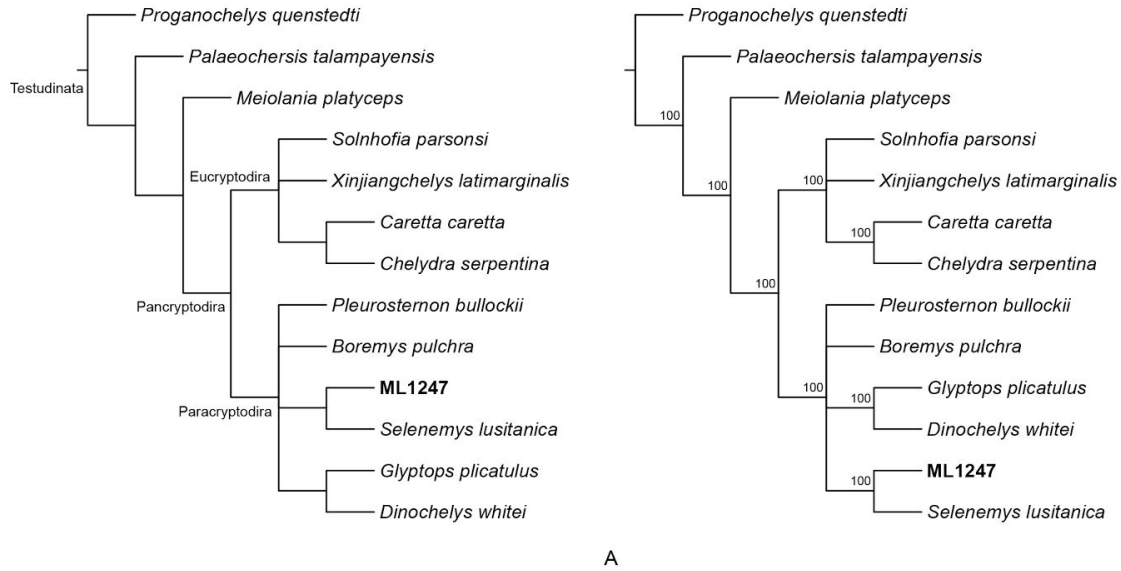
O primeiro nó de Eucryptodira (Fig. 40, A e B) é caracterizado pelo género *Hylaeochelys*. Neste nó primeiro diferencia-se *H. belli* e, depois *H. kappa* e o exemplar ML2033 formam um grupo monofilético. O exemplar ML2033 e *H. kappa* apresentam um sulco em forma ómega (Joyce, 2007: ch137:2), correspondente ao limite entre a terceira e a quarta escamas vertebrais, lateralmente localizado no sexto par de costais e medialmente no quinto par de costais e na quinta neural. Contudo, o exemplar ML2033 apresenta as escamas vertebrais mais estreitas do que as pleurais (Joyce, 2007: ch73:1) e ausência de entoplastrão e epiplastrão (Joyce, 2007 e novo caracter: ch82/138:1/1), características que não são evidenciada em *H. kappa*, uma vez, que da segunda à quarta escamas vertebrais são muito mais largas do que as pleurais (Joyce, 2007: ch73:0) e apresenta entoplastrão e epiplastrão (Joyce, 2007 e novo caracter: ch82/138:0/0). O exemplar ML2033 compartilha com *H. belli*: ligação entre a carapaça e o plastrão óssea (Joyce, 2007: ch75:0) e ausência de mesoplastrão (Joyce, 2007: ch85:2) e de incisura anal (Joyce, 2007: ch87:0). Contudo, a *H. belli* difere do exemplar em apresentar escamas vertebrais mais largas do que as pleurais e não ter sulco em forma de ómega,

correspondente ao limite entre a terceira e a quarta escamas vertebrais, mas sim ligeiramente convexo (novo caracter: ch137:1).

No último cladograma, o resultado consensus do táxon Pancryptodira é uma politomia dos táxones Pleurosternidae e Eucryptodira basal (Fig. 40, C). Enquanto que, no resultado majority fools, o exemplar ML425 ficou numa tricotomia com os dois clados: (*Pleurosternon bullockii* + (*Glyptops plicatulus* + *Dinochelys whitei*)) e os *Plesiochelys solodurensis* + tartarugas derivadas, e o exemplar ML2164 ficou numa posição como grupo irmão do clado que consiste em *Plesiochelys solodurensis* + tartarugas derivadas (Fig. 40, D). *Plesiochelys* sp. (ALTSHN.ULS.0016) e o exemplar ML425 compartilham os seguintes caracteres: carapaça totalmente ossificada (Joyce, 2007: ch69:0), ausência de supramarginais (Joyce, 2007: ch71:2), da segunda à quarta as escamas vertebrais são mais largas do que as escamas pleurais (Joyce, 2007: ch73:0) e ligação entre a carapaça e o plastrão óssea (Joyce, 2007: ch75:0). Em *Plesiochelys* sp. (ALTSHN.ULS.0016) a escama anal não está situada inteiramente no xifiplastrão, ou seja, contacta também com o hipoplastrão (Joyce, 2007: ch99:1). O exemplar ML2164 apresenta uma fontanela no plastrão (Joyce, 2007: ch76:1).

Concluindo, o exemplar ML1247 é uma tartaruga Pleurosternidae, mais especificamente *Selenemys lusitanica*. O exemplar ML2033 apresenta características muito parecidas com *Hylaeochelys*, sendo considerada *H. kappa*. Os exemplares ML425 e ML2164 são Eucryptodira basais, mais especificamente, *Plesiochelys* e *Craspedochelys*, respectivamente.

Matriz Joyce (2007)



Matriz Pérez-García et al., (2015b)

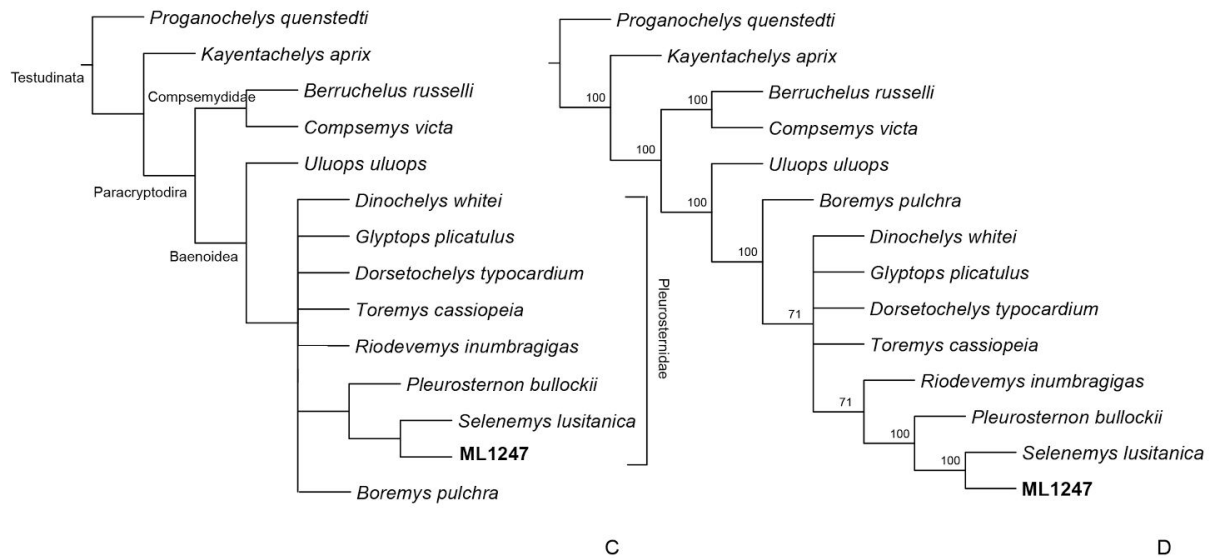
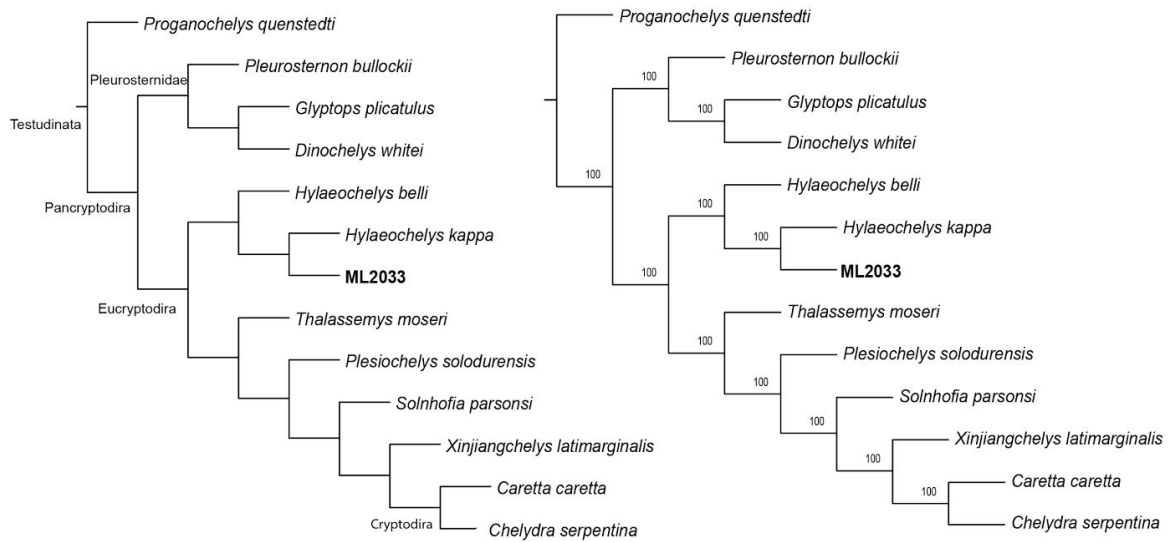


Fig. 39: Cladogramas das Testudinata incluindo o exemplar ML1247. Primeira análise filogenética: matriz de caracteres proposta por Joyce (2007). A - Consensus Compromise: Nelsen (collapse + consensus); B - Majority Fools. Índice de Consistência (CI) = 0,79 e Índice de Retenção (IR) = 0,74. Segunda análise filogenética: matriz de caracteres proposta por Pérez-García et al., (2015b). C - Consensus Compromise: Nelsen (collapse + consensus); D - Majority Fools. Consensus: Índice de Consistência (CI) = 0,60 e Índice de Retenção (IR) = 0,49. Majority Fools: Índice de Consistência (CI) = 0,64 e Índice de Retenção (IR) = 0,57. Estas duas matrizes foram processadas pelo software de análises filogenéticas Winclada (Nixon, 2002).

Matriz Joyce (2007)



Matriz Joyce (2007)

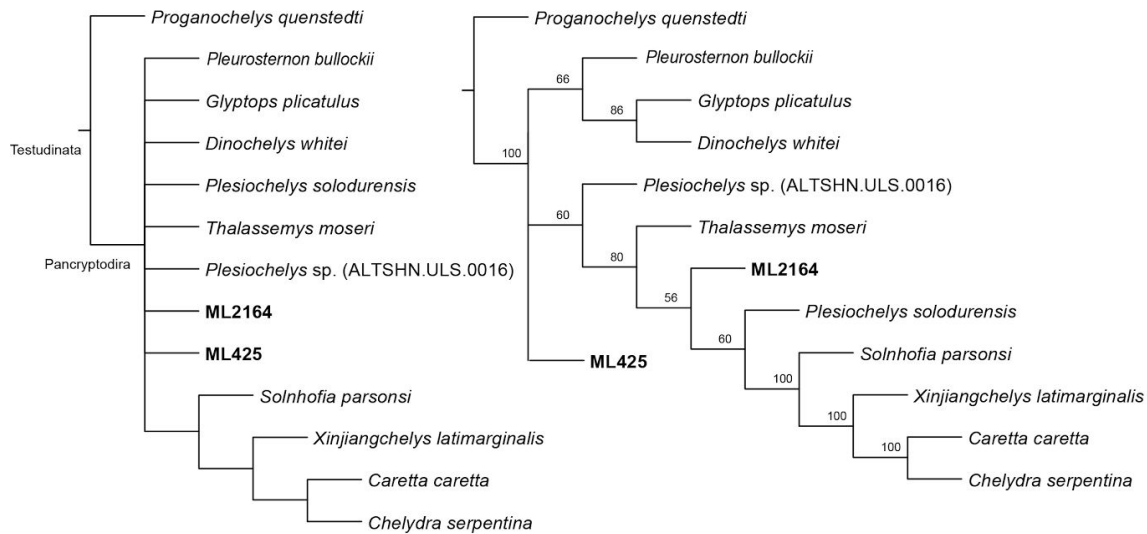


Fig. 40: Cladogramas das Testudinata incluindo os exemplares ML2033, ML425 e ML2064. Terceira análise filogenética: matriz de caracteres proposta por Joyce (2007). A - Consensus Compromise: Nelsen (collapse + consensus); B - Majority Fools. Índice de Consistência (CI) = 0,84 e Índice de Retenção (IR) = 0,73. Quarta análise filogenética: matriz de caracteres proposta por Joyce (2007). C - Consensus Compromise: Nelsen (collapse + consensus); D - Majority Fools. Consensus: Índice de Consistência (CI) = 0,72 e Índice de Retenção (IR) = 0,42. Majority Fools: Índice de Consistência (CI) = 0,85 e Índice de Retenção (IR) = 0,72. Estas duas matrizes foram processadas pelo software de análises filogenéticas Winclada (Nixon, 2002).

7. Discussão: cronologia, paleogeografia, paleoambientes e paleobiologia

Cronologia e paleogeografia

As tartarugas aqui estudadas têm idades consistentes com o que é conhecido para a taxonomia que lhes foi atribuída.

A presença de Pleurosternidae Norte Americanos (*Glyptops* e *Dinochelys*) e Europeus (*Dorsetochelys*, *Riodevemys*, *Selenemys*, *Pleurosternon* e *Toremys*) demonstra uma grande distribuição biogeográfica de pleurosternídeos no Atlântico Norte durante o Jurássico Superior-Cretácico Inferior (Pérez-García e Ortega, 2011; Lyson e Joyce, 2011, Pérez-García *et al.*, 2015a; Pérez-García *et al.*, 2015b). Contudo, a América do Norte tem um registo apenas Jurássico, enquanto que as espécies europeias ocorrem até ao Cretácico Inferior (Joyce, 2004, 2007; Pérez-García e Ortega, 2011; Pérez-García *et al.*, 2015a). O holótipo de *Selenemys lusitanica* (ALTSHN.066) provém de sedimentos do Kimmeridgiano superior, Membro Amoreira-Porto Novo (Pérez-García e Ortega, 2011), enquanto que o espécime aqui reportado (ML1247) foi descoberto no Membro Praia Azul, mais próximo da transição Kimmeridgiano-Titoniano.

O género *Hylaeochelys* era conhecido exclusivamente do Cretácico europeu, nomeadamente do Berriasiano-Valangiano de Inglaterra, até à identificação de *H. kappa* do Titoniano médio ao superior de Portugal (Pérez-García, 2012a; Pérez-García e Ortega, 2014). O espécime ML2033 de Portugal corrobora a identificação e idade dados por Pérez-García e Ortega (2014) para *H. kappa* (SHN.LPP 172) e estende a ocorrência para uma idade próxima da transição Kimmeridgiano-Titoniano, aproximadamente com 152 M.a.. Esta é a ocorrência de *Hylaeochelys* mais antiga conhecida, sugerindo que a origem do género poderá ser ibérica.

Plesiochelys e *Craspedochelys* são dois géneros de Plesiochelyidae identificados no Jurássico Superior (Kimmeridgiano-Titoniano) na Europa, sobretudo conhecidos em França, Suíça e Inglaterra (Lapparent de Broin, 2001). Em Portugal, *Plesiochelys* sp. (ALTSHN.ULS.0016) descrita por Pérez-García *et al.*, (2008) é do Titoniano de Ulsa (Torres Vedras, Portugal), enquanto que *Plesiochelys* sp. (ML425) e *Craspedochelys* sp. (ML2164) são do Kimmeridgiano superior. Deste modo, estas tartarugas são mais antigas do que a descrita por Pérez-García *et al.*, (2008).

Paleoambientes e paleobiologia

Todos os espécimes aqui estudados (*Selenemys lusitanica* ML1247, *H. kappa* ML2033, *Plesiochelys* sp. ML425 e *Craspedochelys* sp. ML2164) foram encontrados em camadas transgressivas do Membro da Praia Azul, as de maior influência marinha em toda a Formação da Lourinhã. O carácter marinho e estuarino é confirmado a partir da existência da *Isognomon rugosa*, *Eomiodon*, *Myophorela*, *Corbula*, ostreídeos, ouriços-do-mar cidaróides, talatossuquianos *Machimosaurus*, raras belemnites e amonites (Leinfelder *et al.*, 2004; Malafaia, 2011; Mateus *et al.*, 2013). Durante o Jurássico Superior na região da Lourinhã e Torres Vedras não havia mar aberto mas uma área estuarina e deltaica com evidências de três relevantes transgressões marinhas do Membro Praia Azul (Kullberg *et al.*, 2006; Leinfelder *et al.*, 2004; Mateus *et al.*, 2013). As ocorrências de plesioquelídeos na Formação da Lourinhã estão quase sempre correlacionadas com estes sedimentos salobros e estuarinos, nomeadamente nas três transgressões marinhas (Leinfelder *et al.*, 2004; Mateus *et al.*, 2013; Pérez-García, 2015). Por contraste, estas tartarugas são mais raras em ambientes mais terrestres com sedimentos pelíticos e fósseis de dinossauros. Na Europa, nomeadamente em Solothurn e Jura, *Plesiochelys* ocorrem em ambientes marinhos (Anquetin *et al.*, 2014a), enquanto estão ausentes na Formação de Morrison, que é exclusivamente continental (Kowallis *et al.*, 1997). Vários autores apoiam a hipótese dos hábitos marinhos para plesioquelídeos com base nas ocorrências marinhas em França e Suíça (Broin, 1994, Buffetaut, 1994; Bardet, 1995, Carabajal *et al.*, 2013) ou na assinatura isotópica marinha (Billon-Bruyat *et al.*, 2005). Podemos sugerir que a família Plesiochelyidae seja o primeiro grupo de tartarugas com

hábitos verdadeiramente marinhos. A confirmar esta correlação, Plesiochelyidae são, de facto, as primeiras tartarugas marinhas.

Apesar disso, títulos continuam a sugerir uma origem cretácica das tartarugas marinhas, como o recente “*Oldest known marine turtle? A new protostegid from the Lower Cretaceous of Colombia*” (Cadena e Parham, 2015) ou o “*Oldest known sea turtle*” (Hirayama, 1998, publicado na revista Nature), dando a percepção de que os primeiros hábitos marinhos das tartarugas sejam cretácicos. A linhagem marinha de plesioquelídeos não deu origem a nenhum grupo cretácico e porventura este grupo pequeno é um beco sem saída evolutivo e uma perspectiva demasiado centrada nas ocorrências norte-americanas faz com que a datação jurássica e o contexto europeu para as primeiras tartarugas marinhas seja muitas vezes descartada e ignorada.

A espessura das carapaças e plastrão dos quatro exemplares estudados poderá mostrar o tipo de ambiente que estas tartarugas habitavam. Por exemplo, *Craspedochelys* sp. (ML2164) apresenta uma carapaça invulgarmente espessa, que chega a ser de 23 mm (o comprimento é de apenas 400 mm). *Plesiochelys* sp. (ML425) tem também uma carapaça espessa, embora não tão expressiva. A paquiostose, ossos espessos e densos, é uma das adaptações mais bem conhecidas para a conquista secundária do ambiente marinho pelos amniotas (Housasye, 2009), devido à sua função de lastro. Por outro lado, uma carapaça resistente poderia servir para uma protecção de ambientes marinho agitados da ondulação costeira. A maior espessura da carapaça e conchas em ouriços, bivalves e gastrópodes é indicador de paleoambientes marinhos litorais energéticos (com forte ondulação). Esta observação leva a crer que Plesiochelyidae habitavam ambientes com uma tendência marinha mais acentuada e, por isso, possuíam uma carapaça mais robusta. A espessura da carapaça e o paleoambiente no Jurássico não está estudada e correlacionada, mas sugerimos que haja uma correlação semelhante à que existe nos invertebrados acima referidos, em que uma carapaça mais espessa representa espécies mais marinhas, sobretudo em faunas litorais.

Em tartarugas Cretácicas e Cenozóicas marinhas pelágicas observa-se uma abertura da carapaça e do plastrão por fontanelas várias (Wyneken e Witherington, 2001). A arquitectura fenestrada da carapaça e plastrão das tartarugas marinhas cretácicas, cenozóicas e actuais é distinta de Plesiochelyidae, que tendencialmente têm carapaças mais espessas e não fenestradas (Anquetin *et al.*, 2014a; Anquetin *et al.*, 2014b), porventura para uma estratégia evolutiva distinta e sem descendência, adaptada a ambientes litorais jurássicos. Trabalho posterior como uma correlação mais detalhada e pormenorizada de todas as ocorrências, comparação dos membros, análises de isótopos e terras raras poderá resolver esta questão sobre os hábitos marinhos de Plesiochelyidae.

8. Conclusão

As quatro tartarugas estudadas são atribuídas a Pleurosternidae *Selenemys lusitanica*, a Plesiochelyidae *Plesiochelys* e *Craspedochelys* e a Eucryptodira basal *Hylaeochelys kappa*, sendo coerente com o já previamente reportado para a Bacia Lusitaniana.

Selenemys lusitanica (ML1247) e *Selenemys lusitanica* (ALTSHN.066) são os únicos espécimes de Pleurosternidae identificados no registo europeu do Kimmeridgiano superior (Jurássico Superior). O exemplar ML1247 apresenta algumas características que são exclusivas, tais como: o terceiro par de costais são mais curtos lateralmente do que medialmente e a escama anal é dividida em duas, logo o sulco sagital está presente até à margem posterior do plastrão e é sinuoso. O resultado da análise filogenética é coerente com as propostas de Joyce (2007), Pérez-García e Ortega (2011) e Pérez-García *et al.*, (2015b). O exemplar ML1247 é colocado entre Pleurosternidae e constitui um taxón-irmão de *Selenemys lusitanica* (ALTSHN.066).

O espécime ML2033 é classificado como *Hylaeochelys kappa* pelo facto de apresentar uma única escama cervical. Além disso, apresenta sulcos em forma ómega correspondentes ao limite entre a terceira e a quarta escamas vertebrais, lateralmente localizada no sexto par de costais e medialmente no quinto par de costais e na quinta neural tal como *H. kappa* (SHN.LPP 172). As escamas vertebrais mais estreitas do que as pleurais e ausência de epiplastrão e entoplastrão são caracteres únicos. O resultado da análise filogenética coincide com a proposta de Joyce (2007) e Pérez-García (2012a). O exemplar ML2033 aparece entre *Hylaeochelys* e constitui um táxon-irmão com *H. kappa* (SHN.LPP 172). Esta é a ocorrência de *Hylaeochelys* mais antiga conhecida, sugerindo que a origem do género poderá ser ibérica.

Os exemplares ML425 e ML2164 são Plesiochelyidae classificados como *Plesiochelys* sp. e *Craspedochelys* sp., respectivamente. Esta classificação é suportada pelas carapaças serem espessas, ausência de supramarginais, escamas vertebrais mais largas do que compridas e, por sua vez, mais largas do que as pleurais e pela ausência de mesoplastrão (Pérez-García *et al.*, 2008; Pérez-García *et al.*, 2010b; Pérez-García *et al.*, 2013; Anquetin *et al.*, 2014a; Püntener *et al.*, 2014). A carapaça do exemplar ML425 é mais alongada e oval, sem fontanelas; apresenta neurais compridas; escamas vertebrais hexagonais, mais largas do que compridas; vertebrais mais largas do que as pleurais e marginais mais pequenas do que as periferais, características que determinam ser *Plesiochelys* sp. O exemplar ML2164 apresenta as seguintes características que o diferencia do exemplar anterior e classificam-no como *Craspedochelys* sp.: carapaça ampla, arredondada, baixa, completamente ossificada; grande relação comprimento/largura da quarta costal, aproximadamente 43 mm; vertebrais mais largas do que as pleurais; o plastrão em relação à carapaça é muito curto e o hioplastrão mais largo (Antunes *et al.*, 1988a; Pérez-García *et al.*, 2008; Anquetin *et al.*, 2014b). Contudo, não é possível determinar as espécies destes exemplares, devido à insuficiência de caracteres.

Os espécimes de Plesiochelyidae estudados têm os ossos da carapaça e plastrão invulgarmente espessos. A família Plesiochelyidae poderá representar as primeiras tartarugas marinhas, o que é sugerido pela carapaça, isótopos e paleoambientes.

Referências citadas

- Agassiz, L. (1857). *Contributions to the Natural History of the United States of America: First monograph: in three parts* (Vol. 1). Little, Brown and Company.
- Alves, T. M., Manuppella, G., Gawthorpe, R. L., Hunt, D. W., & Monteiro, J. H. (2003). The depositional evolution of diapir-and fault-bounded rift basins: examples from the Lusitanian Basin of West Iberia. *Sedimentary Geology*, 162(3), 273-303.
- Andrews, C. W. (1921). XIII. On a new Chelonian from the Kimmeridge Clay of Swindon. *Journal of Natural History*, 7(38), 145-153.
- Anquetin, J., & Claude, J. (2008). Reassessment of the oldest British turtle: *Protochelys* from the Middle Jurassic Stonesfield Slate of Stonesfield, Oxfordshire, UK. *Geodiversitas*, 30(2), 331-344.
- Anquetin, J., Deschamps, S., & Claude, J. (2014a). The rediscovery and redescription of the holotype of the Late Jurassic turtle *Plesiochelys etalloni*. *PeerJ*, 2, e258.
- Anquetin, J., Püntener, C., & Billon-Bruyat, J. P. (2014b). A taxonomic review of the Late Jurassic eucryptodiran turtles from the Jura Mountains (Switzerland and France). *PeerJ*, 2, e369.
- Antunes, M. T., & De Broin, F. (1977). ? *Cheirogaster* sp. (O. Testudines, fam. Testudinidae, Geochelone sl.) du Paléogène de Naia, Tondela et l'âge du gisement. *Ciências da Terra*, 3, 179-195.
- Antunes, M.T. (1998). A new Upper Jurassic Paulchoffatiid Multituberculate (Mammalia) from Paimogo, Portugal and a few comments on Walter Georg Kühne. *Memórias da Academia de Ciências de Lisboa*, 37, 125-153.
- Antunes, M. T., Becquart, D., & de Broin, F. (1988a). Découverte de «*Plesiochelys*», Chélonien marin-littoral, dans le Kimméridgien d'Alcobaça, Portugal. *Ciências da Terra*, 9, 141-152.
- Antunes, M. T., Taquet, P., & Ribeiro, V. (1998b). Upper Jurassic dinosaur and crocodile eggs from Paimogo nesting site (Lourinhã-Portugal). *Memórias da Academia de Ciências de Lisboa*, 37, 83-100.
- Antunes, M. T. (2000). Paleontologia e Portugal. *Colóquio/Ciência/Revista de Cultura Científica, Fundação Calouste Gulbenkian*, Lisboa, Portugal, 25, 54-75.
- Antunes, M. T., & Mateus, O. (2003). Dinosaurs of Portugal. *Comptes Rendus Palevol*, 2(1), 77-95.
- Azerêdo, A. C., Duarte, L. V., Henriques, M. H., & Manuppella, G. (2003). Da dinâmica continental no Triásico aos mares no Jurássico Inferior e Médio. *Cadernos de Geologia de Portugal, Instituto Geológico e Mineiro, Lisboa*, 43 pp.
- Bardet, N. (1995). *Evolution et extinction des reptiles marins au cours du Mésozoïque*. Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes.
- Batsch, A. J. G. C. (1788). Versuch einer Anleitung, zur Kennnisch und Geschichte der Thiere und Mineralien. *Akademische Buchhandlung, Jena*, 528 pp.
- Baur, G (1887). Über den Ursprung der Extremitäten der Ichthyopterygia. *Berichte über de Versammlungen des Oberrheinischen Vereines*, 20,17-20
- Baur, G. (1888). Osteologische Notizen über Reptilien (Fortsetzung II). *Zoologischer Anzeiger*, 11, 417-424.
- Benton, M. (2005). *Vertebrate Paleontology*. Department of Earth Sciences University of Bristol Bristol, UK, pp. 229-232.
- Billon-Bruyat, J. P., Lécuyer, C., Martineau, F., & Mazin, J. M. (2005). Oxygen isotope compositions of Late Jurassic vertebrate remains from lithographic limestones of western Europe: implications for the ecology of fish, turtles, and crocodilians. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 216(3), 359-375.
- Bonaparte, J. F., & Mateus, O. (1999). A new diplodocid, *Dinheirosaurus lourinhanensis* gen. et sp. nov., from the Late Jurassic beds of Portugal. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 5(2), 13-29.

- Bräm, H. (1965). Die Schildkröten aus dem oberen Jura (Malm) der Gegend von Solothurn. *Schweizerische Paläontologische Abhandlungen*, 83, 1-190.
- Bräm, H. (1973). Chelonia from the Upper Jurassic of Guimarota mine (Portugal). Contribuição para o conhecimento da Fauna do Kimeridgiano da Mina de Lignito Guimarota (Leiria, Portugal). *Memórias dos Serviços geológicos de Portugal*, 22, 135-141.
- Brinkman, D. B., Stadtman, K., & Smith, D. (2000). New material of *Dinochelys whitei* Gaffney, 1979, from the Dry Mesa Quarry (Morrison Formation, Jurassic) of Colorado. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 20(2), 269-274.
- Brinkman, D. B. (2003). A review of nonmarine turtles from the Late Cretaceous of Alberta. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 40(4), 557-571.
- Broin, F. D. (1977). *Contribution à l'étude des chéloniens. Chéloniens continentaux du crétacé supérieur et du tertiaire de France*. PhD Thesis. Ed. du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France, 38, 1-366.
- Broin, F. D. (1988). Les tortues et le Gondwana. Examen des rapports entre le fractionnement du Gondwana au Crétacé et la dispersion géographique des tortues pleurodires à partir du Crétacé. *Studia Geológica Salmanticensia. Studia Palaeocheloniologica*, 2, 103-142.
- Broin, F., Barta-Calmus, S., Beauvais, L., Camoin, G., Dejax, J., Gayet, M., Michard, J., Olivaux, T., Roman, J., Sigogneau-Russell, D., Taquet, P. & Wenz, S. (1991). Paleobiogeographie de la Tethys; apports de la paleontologie a la localisation des rivages, des aires emergees et des plates-formes au Jurassique et au Cretace. *Bulletin de la Société géologique de France*, 162(1), 13-26.
- Broin, F. (1994). Données préliminaires sur les chéloniens du Tithonien inférieur des calcaires lithographiques de Canjuers (Var, France). *Geobios*, 16, 167-175.
- Buffetaut, E. (1994). Tetrapods from the Late Jurassic and Early Cretaceous lithographic limestones of Europe: a comparative review. *Geobios*, 27, 259-265.
- Cadena, E., & Joyce, W. G. (2015). A Review of the Fossil Record of Turtles of the Clades Platycheilyidae and Dorocheilyidae. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, 56(1), 3-20.
- Cadena, E. A., & Parham, J. F. (2015). Oldest known marine turtle? A new protostegid from the Lower Cretaceous of Colombia. *PaleoBios*, 32(1).
- Carabajal, A. P., Sterli, J., Müller, J., & Hilger, A. (2013). Neuroanatomy of the marine Jurassic turtle *Plesiochelys etalloni* (Testudinata, Plesiochelyidae). *PloS one*, 8(7), e69264.
- Carrington da Costa, J. (1940). Um novo quelônio fóssil. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, 21, 105-125.
- Choffat, P. (1901). Notice préliminaire sur la limite entre le Jurassique et le Crétacique en Portugal. Hayez imprimeur. *Bulletin de la Société Belge de Géologie de Paléontologie et d'Hydrologie*, XV, 111-140.
- Cope, E. D. (1868). On the origin of genera. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 20, 242-300.
- Cunha, P. P., Mateus, O., & Antunes, M. T. (2004). The sedimentology of the Paimogo dinosaur nest site (Portugal, Upper Jurassic). *23 rd IAS Meeting of Sedimentology*.
- Danilov, I. G. (2005). Die fossilen Schildkröten Europas. *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*, 3, 329-441.
- Dantas, P. (1987). *Contribuição ao estudo da macrofauna de vertebrados do Jurássico Superior português. O corte de Paimogo*. Faculdade de Ciências de Lisboa (Estágio Científico. Licenciatura em Geologia), Lisboa, Portugal, 287 pp. (Unpublished).
- De la Fuente, M. S., & Iturralde-Vinent, M. (2001). A new pleurodiran turtle from the Jagua Formation (Oxfordian) of western Cuba. *Journal of Paleontology*, 75(4).
- Dubois, A., & Bour, R. (2010). The distinction between family-series and class-series nomina in zoological nomenclature, with emphasis on the nomina created by Batsch (1788, 1789) and on the higher nomenclature of turtles. *Bonn Zoological Bulletin*, 57(2), 149-171.

- Escaso, F., Ortega, F., Dantas, P., Malafaia, E., Pimentel, N. L., Pereda-Suberbiola, X., Sanz, J. L., Kullberg, J. C., Kullberg M. C. & Barriga, F. (2007). New evidence of shared dinosaur across Upper Jurassic proto-North Atlantic: *Stegosaurus* from Portugal. *Naturwissenschaften*, 94(5), 367-374.
- Evans, E., & Kemp, T. S. (1976). A new turtle skull from the Purbeckian of England and a note on the early dichotomies of cryptodire turtles. *Palaeontology* 19, 317-324.
- França, J. C., Zbyszewski, G., & Almeida, F. M. (1961). Notícia explicativa da folha 30-A (Lourinhã). Carta Geológica de Portugal, escala, 1, 50000. *Serviços Geológicos de Portugal*, Lisbon, 27 pp.
- Gaffney, E. S. (1972). The systematics of the North American family Baenidae (Reptilia, Cryptodira). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 147, 241-320.
- Gaffney, E. S. (1975). A phylogeny and classification of the higher categories of turtles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 155, 387-436.
- Gaffney, E. S. (1979). The Jurassic turtles of North America. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 162, 93-135.
- Gaffney, E.S. (1990). The comparative osteology of the Triassic Turtle Proganochelys. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 194, 1-263.
- Gaffney, E. S., & Meylan, P. A. (1992). The Transylvanian turtle, *Kallokibotion*, a primitive cryptodire of Cretaceous Age. *American Museum novitates*; no. 3040.
- Galton, P. M. (1980a). Partial skeleton of *Dracopelta zbyszewskii* n. gen. and n. sp., an ankylosaurian dinosaur from the Upper Jurassic of Portugal. *Geobios*, 13(3), 451-457.
- Galton P. M. (1980b). European Jurassic ornithomimid dinosaurs of the families Hypsilophodontidae and Camptosauridae. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 160(1), 73-95.
- Gassner, T. (2000). The turtles from the Guimarota mine. Guimarota: A Jurassic Ecosystems. *Dr. Friedrich Pfeil, München, Germany*. pp. 55-58.
- Gillham, C. (1994). A fossil turtle (Reptilia: Chelonia) from the Middle Jurassic of Oxfordshire, England. *Neues Jahrbuch der Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 10, 581-596.
- Hahn, G., & Hahn, R. (1999). Pinheirodontidae n. fam. (Multituberculata) (Mammalia) aus der tiefen Unter-Kreide Portugals. *Palaeontographica Abteilung A*, 77-222.
- Hendrickx, C., & Mateus, O. (2014). *Torvosaurus gurneyi* n. sp., the largest terrestrial predator from Europe, and a proposed terminology of the maxilla anatomy in nonavian theropods. *PloS one*, 9(3), e88905.
- Hervet, S. (2003). *Le groupe "Palaeochelys sensu lato-Mauremys" dans le contexte systématique des Testudinoidea aquatiques du Tertiaire d'Europe occidentale: Apports à la biostratigraphie et à la paléobiogéographie*. PhD Thesis. Muséum national d'histoire naturelle, Paris, France.
- Hill, G. (1988). *The sedimentology and lithostratigraphy of the Upper Jurassic Lourinha formation, Lusitanian Basin, Portugal*. PhD Thesis . The Open University, UK. 290 pp. (Unpublished).
- Hirayama, R. (1998). Oldest known sea turtle. *Nature*, 392(6677), 705-708.
- Hirayama, R., Brinkman, D. B., & Danilov, I. G. (2000). Distribution and biogeography of non-marine Cretaceous turtles. *Russian Journal of Herpetology*, 7(3), 181-198.
- Hooley, R. W. (1900). VII - Note on a Tortoise from the Wealden of the Isle of Wight. *Geological Magazine (Decade IV)*, 7(06), 263-265.
- Houssaye, A. (2009). "Pachyostosis" in aquatic amniotes: a review. *Integrative zoology*, 4(4), 325-340.
- Hutchison, J. H., & Bramble, D. M. (1981). Homology of the plastral scales of the Kinosternidae and related turtles. *Herpetologica*, 73-85.
- Hutchison, J. H., & Holroyd, P. A. (2003). Late Cretaceous and early Paleocene turtles of the Denver Basin, Colorado. *Rocky Mountain Geology*, 38(1), 121-142.
- Jonet, S. (1981). Vertébrés remaniés dans l'Helvetien V-c des environs de Lisbonne. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, 67(1), 47-51
- Joyce, W. G. (2004). *Phylogeny, nomenclature, and ecology of Mesozoic turtles*. PhD Thesis. Yale University, New Haven, Connecticut, USA, 470 pp.

- Joyce, W. G., & Norell, M. Parham, J. F. and Gauthier, J. A. (2004). Developing a protocol for the conversion of rank-based taxon names to phylogenetically defined clade names, as exemplified by turtles. *Journal of Paleontology*, 78, 989-1013.
- Joyce, W. G. (2007). Phylogenetic relationships of Mesozoic turtles. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, 48(1), 3-102.
- Joyce, W. G. (2015). The origin of turtles: a paleontological perspective. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 324(3), 181-193.
- Karl, H. V., Staesche, U., Tichy, G., Lehmann, J., & Peitz, S. (2007). Systematik der Schildkröten (Anapsida: Chelonii) aus Oberjura und Unterkreide von Nordwestdeutschland. *Geologisches Jahrbuch*, 98, 5-89.
- Karl, H. V., Gröning, E., & Brauckmann, C. (2012). Revisión de «*Tropidemys seebachi*» Portis, 1878 (Testudines; Eucryptodira) del Jurásico Superior (Kimmeridgiense) de Hanover (NO de Alemania). *Studia Palaeocheloniologica Salmanticensia*, 9, 11-24.
- Klein, I. T. (1760). Klassifikation und kurze Geschichte der Vierfüßigen Thiere. Jonas Schmidt, Lübeck, 381 pp.
- Kohring, R. (1990). Upper jurassic chelonian eggshell fragments from the Guimarota mine (central Portugal). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 10(1), 128-130.
- Kowallis, B. J., Christiansen, E. H., Deino, A. L., Peterson, F., Turner, C. E., Kunk, M. J., & Obradovich, J. D. (1998). The age of the Morrison Formation. *Modern Geology*, 22(1-4), 235-260.
- Kraus, M.J. (1979). Eupantotheria. *Lillegraven, J.A.; Kielar-Jaworowska, Z. & Clemens, W.A. Mesozoic Mammals, the first two-thirds of mammalian history. University of California Press*: 162-171.
- Krebs, B. (1991). Das Skelett von Henkelotherium guimarotae gen. et sp. nov.(Eupantotheria, Mammalia) aus dem Oberen Jura von Portugal (Vol. 133). *Selbstverlag Fachbereich Geowissenschaften, FU Berlin*.
- Kullberg, J. C. (2000). *Evolução tectónica mesozóica da Bacia Lusitaniana*. PhD Thesis. Universidade Nova de Lisboa, Lisboa, Portugal. 361 pp. (Unpublished).
- Kullberg, J. C., Rocha, R. B., Soares, A. F., Rey, J., Terrinha, P., Callapez, P. e Martins, L. (2006). A Bacia Lusitaniana: estratigrafia, paleogeografia e tectónica. *Dias, R., Araújo, A., Terrinha, P & Kullberg, J. C., Geologia de Portugal no contexto da Ibéria. Universidade de Évora*, 317-368.
- Lapparent, A. F. & Zbyszewski, G. (1957). Les dinosauriens du Portugal. *Memórias dos Serviços Geológicos de Portugal*, 2, 1-63.
- Lapparent de Broin, F., Lange-Badre, B., Dutrieux, M. (1996). Nouvelles découvertes de tortues dans le Jurassique supérieur du Lot (France) et examen du taxon Plesiochelyidae. *Rev. Paleobiol*, 15, 533-570.
- Lapparent de Broin, F. & Murelaga, X. (1999). Turtles from the Upper Cretaceous of Lano (Iberian peninsula). *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava*, 14, 135-211.
- Lapparent de Broin, F. (2001). The European turtle fauna from the Triassic to the Present. *Dumerilia*, 4(3), 155-217.
- Lapparent de Broin, F. (2003). *Neochelys* sp. (Chelonii, Erymnochelyinae), from Silveirinha, early Eocene, Portugal. *Ciências da Terra (UNL), Lisboa*, 15, 117-132.
- Latreille, P. A. (1800). *Histoire naturelle des salamandres de France: précédée d'un tableau méthodique des autres reptiles indigènes*. Chez Villier.
- Laurenti, J. N. (1768). *Specimen medicum, exhibens synopin reptilium emendatam cum experimentis circa venena et antidota reptilium Austriacorum*. Viennae, Trattner 1768. Trattner.
- Leidy, J. (1856). Notices of extinct Vertebrata, collected by Dr. F. V. Hayden, during the expedition to the Sioux country under the command of Lieut. G. K. Warren. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 8, 311-312.
- Leinfelder, R. R & Wilson, R. C. L. (1998). Third order Sequences in an Upper Jurassic Rift-Related Second Order Sequence, Central Lusitanian Basin, Portugal. *P.-C. de Graciansky, J. Hardenbol, T. Jacquin & P. Vail (Eds.) Mesozoic and Cenozoic Sequence Stratigraphy of European Basins. SEPM (Society for Sedimentary Geology) Special Publication*, 60, 507-525.

- Leinfelder, R. R., Nose, M., Schmid, D. U., & Werner, W. (2004). Reefs and carbonate platforms in a mixed carbonate-siliciclastic setting. Examples from the Upper Jurassic (Kimmeridgian to Tithonian) of west-central Portugal. *Carboniferous and Jurassic Carbonate Platforms of Iberia. Field Trip Guidebook*, 1, 95-123.
- 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(7221), 497-501.
- Lydekker, R. (1889a). Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British museum (Natural history): part III—containing the order chelonina. *The British Museum (Natural History) by order of the Trustees*, London.
- Lydekker, R. (1889b). On certain chelonian remains from the Wealden and Purbeck. *Quarterly Journal of the Geological Society*, 45, 511-518.
- Lydekker, R. (1889c). Chelonina, *Trustees of the British Museum (Natural History)*, xviii. 239 pp.
- Lyson, T. R., & Joyce, W. G. (2009). A new species of *Palatobaena* (Testudines: Baenidae) and a maximum parsimony and Bayesian phylogenetic analysis of Baenidae. *Journal of Paleontology*, 83(3): 457-470.
- Lyson, T. R., & Joyce, W. G. (2010). A new baenid turtle from the Upper Cretaceous (Maastrichtian) Hell Creek Formation of North Dakota and a preliminary taxonomic review of Cretaceous Baenidae. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30(2), 394-402.
- Lyson, T. R., & Joyce, W. G. (2011). Cranial anatomy and phylogenetic placement of the enigmatic turtle *Compsemys victa* Leidy, 1856. *Journal of Paleontology*, 85(4), 789-801.
- Lyson, T. R., Bever, G. S., Scheyer, T. M., Hsiang, A. Y., & Gauthier, J. A. (2013). Evolutionary origin of the turtle shell. *Current Biology*, 23(12), 1113-1119.
- Malafaia, E. F. D. A. (2011). *Interpretação filogenética, tafonómica e paleoambiental de restos de dinossáurios terópodes da jazida de Valmitão (Jurássico Superior, Formação da Lourinhã)*. Tese de Mestrado. Departamento de Geologia. Universidade de Lisboa, Lisboa, Portugal. 105 pp.
- Mantell, G.A., (1844). The Medals of Creation: or First Lessons in Geology and in the Study of Organic Remains. *Private edition II, London*, pp. 587-876.
- Manuppella, G., Antunes, M. T., Pais, J., Ramalho, M. M. & Rey, J. (1999). Notícia explicativa da Folha 30-A Lourinhã. *Instituto Geológico e Mineiro*, Lisboa, 83 pp.
- Marsh, O. C. (1890). Notice of some extinct Testudinata. *American Journal of Science*, 236, 177-179.
- Mateus, O. (1998). *Lourinhanosaurus antunesi*, a new upper Jurassic allosauroid (Dinosauria: Theropoda) from Lourinhã, Portugal. *Memórias da Academia de Ciências de Lisboa*, 37, 111-124.
- Mateus I., Mateus H., Antunes M.T., Mateus O., Taquet P., Ribeiro V. & Manuppella G. (1998a). Upper Jurassic theropod dinosaur embryos from Lourinhã (Portugal). *Upper Jurassic paleoenvironments in Portugal, Mem. Acad. Ciências de Lisboa*, 37: 101-110.
- Mateus, O., Taquet, P., Antunes, M. T., Mateus, H., & Ribeiro, V. (1998b). Theropod dinosaur nest from Lourinhã, Portugal. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18: 61.
- Mateus, O., & Antunes, M. T. (2000). *Ceratosaurus* sp. (Dinosauria: Theropoda) in the late Jurassic of Portugal. *Abstracts, 31st International Geological Congress*. Rio de Janeiro, Brazil.
- Mateus, O., & Antunes, M. T. (2001). *Draconyx loureiroi*, a new camptosauridae (Dinosauria, Ornithopoda) from the Late Jurassic of Lourinhã, Portugal. *Annales de paléontologie*, 87, 61-73.
- Mateus, O. (2006). Late Jurassic dinosaurs from the Morrison formation (USA), the Lourinhã and Alcobaça Formations (Portugal), and the Tendaguru Beds (Tanzania): a comparison. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 36, 223-231.
- Mateus, O., Walen, A., & Antunes, M. T. (2006). The large theropod fauna of the Lourinhã Formation (Portugal) and its similarity to the Morrison Formation, with a description of a new species of *Allosaurus*. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 36, 123-129.

- Mateus, O., Maidment, S.C.R. & Christiansen, N.A. (2008). A New Specimen aff. *Dacentrurus armatus* (Dinosauria: Stegosauridae) From The Late Jurassic of Portugal. *Tercer Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados*, Neuquén, Argentina. 157 pp.
- Mateus, O. & Milàn, J., (2009). A diverse Upper Jurassic dinosaur ichnofauna from central-west Portugal. *Lethaia*, 43(2), 245-257.
- Mateus, O., Maidment, S.C.R. & Christiansen, N.A. (2009). A new long-necked 'sauropod-mimic' stegosaur and the evolution of the plated dinosaurs. *Proceedings of the Royal Society B*. Published online.
- Mateus, O & Milàn, J. (2010). First records of crocodile and pterosaur tracks in the Upper Jurassic of Portugal. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 51, 83-87.
- Mateus, O., Milàn, J., Romano, M., & Whyte, M. A. (2011). New finds of stegosaur tracks from the Upper Jurassic Lourinhã Formation, Portugal. *Acta Palaeontologica Polonica*, 56(3), 651-658.
- Mateus, O., Carrano, M. T., & Taquet, P. (2012). Osteology of the embryonic theropods from the Late Jurassic of Paimogo, Portugal. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32, 137-137.
- Mateus, O., Dinis, J., & Cunha, P. P. (2013). Upper Jurassic to Lowermost Cretaceous of the Lusitanian Basin, Portugal-landscapes where dinosaurs walked. *Ciências da Terra special no. VIII*.
- Mateus, O., Mannion, P. D., & Upchurch, P. (2014). *Zby atlanticus*, a new turiasaurian sauropod (Dinosauria, Eusauropoda) from the Late Jurassic of Portugal. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34(3), 618-634.
- Mateus, O. (2015). Notes and review of the ornithischian dinosaurs of Portugal. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 27.
- Meyer, H. von, (1837). Mittheilungen, an Professor Bronn gerichtet. Neues Jahrbuch fr Mineralogie, Geognosie, *Geologie und Petrefakten-Kunde*, 557-562.
- Milàn, J., Christiansen, P., & Mateus, O. (2005). A three-dimensionally preserved sauropod manus impression from the Upper Jurassic of Portugal: implications for sauropod manus shape and locomotor mechanics. *Kaupia*, 14, 47-52.
- Milner, A. R. (2004). The turtles of the Purbeck limestone group of Dorset, Southern England. *Palaeontology*, 47(6), 1441-1467.
- Nixon, K. C. (2002). WinClada, version 1.00. 08. *Published by the author, Ithaca, New York*.
- Ortega, F., Malafaia, E., Escaso, F., García, A. P., & Dantas, P. (2009). Faunas de répteis do Jurássico Superior de Portugal. *Paleolusitana*, 1, 43-56.
- Osborn, H. F. (1903). *The reptilian subclasses Diapsida and Synapsida and the early history of the Diaptosauria* (Vol. 1). Mem Am Mus Nat Hist 1:265-270.
- Owen, R. (1842). Report on British fossil reptiles. Part II. *Report of the British Association for the Advancement of Science*, 11, 60-204.
- Owen, R. (1853). Monograph on the fossil Reptilia of the Wealden and Purbeck formations. I, Chelonia. *Palaeontographical Society Monograph*, 7, 1-12.
- Owen, R. (1881). A monograph of the fossil Reptilia of the Liassic formations (Vol. 1). *Palaeontographical Society*.
- Pérez-García, A., Ortega, F., Murelaga, X. & Dantas, P. (2008). *Plesiochelys* sp. (Testudines; Eucryptodira) de la Fm. Freixial (Jurásico Superior) en Ulsa (Torres Vedras, Portugal). *Palaeontologia Nova. Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza*, 8, 331-344.
- Pérez-García, A. (2009a). Revisión histórica y sistemática de las primeras citas de quelonios del Cretácico español. *Revista Española de Paleontología*, 24(1), 93-104.
- Pérez-García, A. (2009b). Historia evolutiva de las tortugas del Mesozoico de la Península Ibérica. *Evolución y Adaptación*, 150, 424-431.
- Pérez-García, A. & Murelaga, X. (2010). Análisis preliminar de los quelonios de la Formación Villar del Arzobispo de Galve (Teruel, España). *Comunicaciones del V Congreso del Jurásico de España. Museo del Jurásico de Asturias (MUJA)*, Colunga. 191 pp.
- Pérez-García, A., Ortega, F., & Silva, B. (2010a). Análisis preliminar de la diversidad de quelonios del Jurásico Superior de Torres Vedras (Portugal). *III Congresso Ibérico de Paleontologia. XXVI*

- Jornadas da Sociedade Espanhola de Paleontologia*, Lisboa. *Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza*, 9, 235-238.
- Pérez-García, A., Murelaga, X., García-Ramos, J.C., Piñuela, L. & Ruiz-Omenaca, J.I. (2010b). Las tortugas del Kimmeridgiense (Jurásico Superior) de Asturias (España). *Comunicaciones del V Congreso del Jurásico de España. Museo del Jurásico de Asturias (MUJA)*, Colunga. 192 pp.
- Pérez-García, A., & Ortega, F. (2011). *Selenemys lusitanica*, gen. et sp. nov., a new pleurosternid turtle (Testudines: Paracryptodira) from the Upper Jurassic of Portugal. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31(1), 60-69.
- Pérez-García, A., Gromicho, I. & Ortega, F. (2011). Reviviendo pleurosternidos: del hallazgo a la reconstrucción de la tortuga *Selenemys lusitanica*. pp. 223-233.
- Pérez-García, A. (2012a). High diversity of pancryptodiran turtles in the Lower Cretaceous of Europe. *Cretaceous Research*, 36, 67-82.
- Pérez-García, A. (2012b). *Las tortugas mesozoicas de la Península Ibérica*. PhD Thesis. Departamento de Paleontología. Universidad Complutense de Madrid, Madrid, Espanha. 411 pp.
- Pérez-García, A., Scheyer, T.M., Murelaga, X. (2013). The turtles from the Uppermost Jurassic and Early Cretaceous of Galve (Iberian Range, Spain): anatomical, systematic, biostratigraphic and palaeobiogeographical implications. *Cretaceous Research*, 44, 64-82.
- Pérez-García, A. (2014). Revision of the poorly known *Dorsetochelys typocardium*, a relatively abundant pleurosternid turtle (Paracryptodira) in the Early Cretaceous of Europe. *Cretaceous Research*, 49, 152-162.
- Pérez-García, A., & Ortega, F. (2014). A new species of the turtle *Hylaeochelys* (Eucryptodira) outside its known geographic and stratigraphic ranges of distribution. *Comptes Rendus Palevol*, 13(3), 183-188.
- Pérez-García, A., Gasulla, J. M., & Ortega, F. (2014). A new turtle species of *Brodiechelys* from the Early Cretaceous of Spain: Systematic and palaeobiogeographic implications. *Acta Palaeontologica Polonica*, 59(2), 333-342.
- Pérez-García, A. (2015). Revision of British record of *Tropidemys* (Testudines, Plesiochelyidae) and recognition of its presence in the Late Jurassic of Portugal. *Journal of Iberian Geology*, 41(1), 11-20.
- Pérez-García, A., Espílez, E., Mampel, L., & Alcalá, L. (2015a). A new Albian turtle that extends the known stratigraphic range of the Pleurosternidae (Paracryptodira). *Cretaceous Research*, 55, 74-83.
- Pérez-García, A., Royo-Torres, R. & Cobos, A. (2015b). A new European Late Jurassic pleurosternid (Testudines, Paracryptodira) and a new hypothesis of paracryptodira phylogeny. *Journal of Systematic Palaeontology*, 13(4), 351-369.
- Pough, F.H., Janis, C.M. & Heiser, J.B. (2008). *A vida dos vertebrados*. São Paulo: Editora Atheneu, pp. 303-326.
- Püntener, C., Billon-Bruyat, J. P., Bocat, L., Berger, J. P., & Joyce, W. G. (2014). Taxonomy and phylogeny of the turtle *Tropidemys langii* Rütimeyer, 1873, based on new specimens from the Kimmeridgian of the Swiss Jura Mountains. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 34(2), 353-374.
- Rauhut, O. W. M. (2000). The dinosaur fauna from the Guimarota mine. *Guimarota. A Jurassic Ecosystem*, 75-82.
- Rauhut, O. W. (2003). A tyrannosauroid dinosaur from the Upper Jurassic of Portugal. *Palaeontology*, 46(5), 903-910.
- Ribeiro, S. C. & Sharpe, D. (1853). On the Carboniferous and Silurian Formations of the neighbourhood of Bussaco in Portugal With Notes and a Description of the Animal Remains, by Daniel Sharpe, Esq., FGS, JW Salter, Esq., FGS, and T. Rupert Jones, Esq., FGS: and an Account of the Vegetable Remains by Charles JF Bunbury, Esq., For. Sec. Geol. Soc. *Quarterly Journal of the Geological Society*, 9(1-2), 135-160.

- Ribeiro, A. (coord.), Silva, J. B., Cabral, J., Dias, R., Fonseca, P., Kullberg, M. C., Terrinha, P., Kullberg, J. C., Phipps, S. P., et al (1996) – *Tectonics of the Lusitanian Basin*. Final Report. Project MILUPOBAS J0U2-CT94-0348, relatório não publicado. Lisboa. 126 pp.
- Ribeiro, V., Mateus, O., Holwerda, F., Araújo, R., & Castanheira, R. (2014). Two new theropod egg sites from the Late Jurassic Lourinhã Formation, Portugal. *Historical Biology*, 26(2), 206-217.
- Roemer, F.A. (1836). *Die Versteinerungen der norddeutschen Oolithen-Gebirges*. PhD Thesis. Hannover Universität, Hannover, Deutschland. 218 pp.
- Rueda, E. A. C., & Gaffney, E. S. (2005). *Notoemys zapatocaensis*, a new side-necked turtle (Pleurodira: Platycheilidae) from the Early Cretaceous of Colombia. *American Museum Novitates*, 1-19.
- Rütimeyer, L., (1873). Die fossilen Schildkröten von Solothurn. *Nouv. Mem. Soc. Helv. Sc. Nat.* 25, 1-185.
- Sauvage, H. E. (1897-1898). Vertébrés fossiles du Portugal. Contribution à l'étude des poissons et des reptiles du Jurassique et du Crétacique. *Memórias Comissão do Serviço Geológico de Portugal 1897–1898*, 1-46.
- Scheyer, T. M. (2007). *Comparative bone histology of the turtle shell (carapace and plastron) implications for turtle systematics, functional morphology and turtle origins*. PhD Thesis. Institut für Paläontologie. Rheinische Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn, Bonn, Deutschland.
- Scheyer, T. M., & Anquetin, J. (2008). Bone histology of the Middle Jurassic turtle shell remains from Kirtlington, Oxfordshire, England. *Lethaia*, 41(1), 85-96.
- Schneider, S., Fürsich, F. T., & Werner, W. (2009). Sr-isotope stratigraphy of the Upper Jurassic of central Portugal (Lusitanian Basin) based on oyster shells. *International Journal of Earth Sciences*, 98(8), 1949-1970.
- Schoch, R. R., & Sues, H. D. (2015). A Middle Triassic stem-turtle and the evolution of the turtle body plan. *Nature*, 523, 584–587.
- Seeley, H. G. (1869). Index to the fossil remains of Aves, Ornithosauria and Reptilia, from the Secondary system of strata arranged in the Woodwardian Museum of the University of Cambridge. *Deighton, Bell and Co., Cambridge*, 143 pp.
- Seeley, H. G. (1892). On a new reptile from Welte Vreden (Beaufort West), *Eunotosaurus africanus* (Seeley). *Quarterly Journal of the Geological Society*, 48(1-4), 583-585.
- Seiffert, J. (1973). Upper Jurassic Lizards from Central Portugal. *Memórias dos Serviços Geológicos de Portugal*, 22, 7-88.
- Seiffert, J. (1975). Upper Jurassic lizards from central Portugal. Contribuição para o conhecimento da Fauna do Kimeridgiano da Mina de Lignito Guimarota (Leiria, Portugal). *Memórias dos Serviços Geológicos de Portugal*, 22, 7-85.
- Soares, A. F. & Rocha, R. B. (1984). Algumas reflexões sobre a sedimentação Jurássica na Orla Meso-Cenozóica Ocidental de Portugal. *Memórias e Notícias, Pub. Mus. Lab. Min. Geol. Universidade de Coimbra*, 97, 133-143.
- Taylor, A.M., Gowland, S., Leary, S., Keogh, K.J & Martinus, A.W. (2013). Stratigraphical correlation of the Lourinhã Formation in the Consolação Sub-basin (Lusitanian Basin), Portugal. *Geological Journal*, 49(2), 143-162.
- Thulborn, R. A. (1973). Teeth of ornithischian dinosaurs from Upper Jurassic of Portugal with description of a Hypsilophodontid (*Phyllodon henkeli* gen. et sp. nov.) from the Guimarota lignite. Contribuição para o conhecimento da fauna do Kimeridgiano da mina de Lignito Guimarota (Leiria, Portugal). III parte. *Memórias dos Serviços Geológicos de Portugal*, 22, 89-134.
- Torres, A.S. (1947). Um Trionyx do Tortoniano português. *Bol. Soc. Ciênc. Nat.*, 15 (1-4) 109-111.
- Vignaud, P., de Broin, F., Brunet, M., Cariou, E., Hantzpergue, P. & Lange-Badre, B. (1994). Les faunes de vertébrés jurassiques de la bordure nord-orientale du Bassin d'Aquitaine (France): biochronologie et environnement. *Geobios*, 17, 493-503.

- Wagner, J. A. (1853). Beschreibung einer fossilen Schildkröte und etlicher anderer Reptilien-Ueberreste aus den lithographischen Schiefern und dem Grünsandstein. *Abhandlungen der Mathemat - Physikalischen Classe de Königlich Bayerischen Akademie der Wissenschaften*, 7, 241-264.
- Wegner, T. (1911). *Desmemys bertelsmanni* n.g n.sp. Ein Beitrag zur Kenntniss der Thalassemydidae Rüttimeyer. *Palaeontographica (1846-1933)*, 58(3-4), 105-132.
- Wiechmann, M. F. (2000). The albanerpetontids from the Guimarota mine. *Guimarota - a Jurassic Ecosystem*, 51-54.
- Wiechmann, M. F., & Gloy, U. (2000). Pterosaurs and urvogels from the Guimarota mine. *Guimarota - a Jurassic Ecosystem. München*, 83-86.
- Wyneken, J., & Witherington, D. (2001). *The anatomy of sea turtles* (Vol. 470). Southeast Fisheries Science Center, National Marine Fisheries Service, National Oceanic and Atmospheric Administration, US Department of Commerce.
- Zangerl, R. (1969). *The turtle shell*. The Biology of the Reptilia 1, Morphology A. *Academic Press, London and New York*. pp. 311-319.
- Zbyszewski, G. (1949). Les Vertébrés du Burdigalian supérieur de Lisbonne. *Memórias dos Serviços Geológicos de Portugal*. 77 pp.

Anexos

I. Dimensões da carapaça e plastrão

ML1247

Tamanho (mm)	Neural
Largura	12
Comprimento	23

Tamanho (mm)	Costais									
	Lado Esquerdo				Lado Direito					
	2°	3°	4°	5°	1°	2°	3°	4°	5°	6°
Largura	50	103	110	100	48	1° fragmento: 20 2° fragmento: 31	106	109	101	80
Comprimento medial	30	30 (completo) 14 (incompleto)	30 (completo) 6 (incompleto)	25	-	-	28	25	25	21
Comprimento lateral	50	12	43	30	-	-	15	43	24	34
Comprimento máximo	-	-	-	-	18	1° fragmento: 20 2° fragmento: 13	-	-	-	-

Tamanho (mm)	Periferais				
	2°	4°	5°	6°	7°
Largura	28	38	37	36	39
Comprimento	16	13	49	19	10

Tamanho (mm)	3° Escama Vertebral	3° Escama Pleural
Largura	81	57 (anterior)-32 (posterior)
Comprimento	44	55 (medial)-70 (lateral)

Tamanho (mm)	Escamas Marginais						
	2°	3°	4°	5°	6°	7°	8°
Largura	13	13	18	40	38	38	18

Tamanho (mm)	Epiplastrão	Mesoplastrão	Hipoplastrão	Xifiplastrão
Largura	20-60	100	Contacto Meso-Hipoplastrão: 45 Contacto Hipo-Xifiplastrão: 65	Bordo posterior: 35 Contacto Hipo-Xifiplastrão: 108
Comprimento	25-45	30-35	50	60

Tamanho (mm)	Extragular	Gular	Pectoral	Abdominal	Femoral	Anal
Largura	30	5-10	71	43	45-166	30-84
Comprimento	18	18	20	16	52	40

Tamanho (mm)	Placa indeterminada
Largura	26
Comprimento	22

ML2033

Tamanho (mm)	Nucal
Largura	90
Comprimento	25

Tamanho (mm)	Neurais					
	1°	2°	3°	4°	5°	8°
Largura	20	17	16	18	16	10
Comprimento	30	25	28	16	30	13

Tamanho (mm)	Costais (Lado Esquerdo)					
	1°	2°	3°	4°	5°	6°
Largura	115	Fragmento medial: 50 Fragmento lateral: 55	Largura anterior: 23 Largura posterior: 15	143	120	100
Comprimento	35-40	27	32	27-38	33-48	20-25

Tamanho (mm)	Costais (Lado Direito)						
	1°	2°	3° e 4°	5°	6°	7°	8°
Largura	Esta costal está partida, mas terá as mesmas dimensões do que a primeira costal do lado esquerdo.	125	138	72	80-110	88	75
Comprimento		33-27	28-63	32-30	22-30	34-20	21-5

Tamanho (mm)	Periferais (Lado Esquerdo)						
	2°	3°	4°	5°	6°	7°	9°
Largura	36	25	25	35	35	30	20
Comprimento	30	30	30	34	33	30	34

Tamanho (mm)	Periferais (Lado Direito)					
	1°	3°	6°	8°	9°	10°
Largura	30	35	22-41	42	40	15
Comprimento	28	30	38	45	38	31

Tamanho (mm)	Escama Cervical
Largura	42
Comprimento	5

Tamanho (mm)	Escamas Vertebrais		
	2°	3°	4°
Largura	105	85	115
Comprimento	70	70	85

Tamanho (mm)	4° Escama Pleural (Lado Direito)
Largura	60-65
Comprimento	60

Tamanho (mm)	Escamas Marginais (Lado Esquerdo)						
	2°	3°	4°	5°	6°	7°	8°
Largura	20	37	33	33	40	40	10
Comprimento	17-20	17	16	27	23	18	23

Tamanho (mm)	Escamas Marginais (Lado Direito)									
	1°	2°	3°	4°	6°	7°	8°	9°	10°	11°
Largura	18	10	11	24	20	19	19	45	39	42
Comprimento	19	21	15	16	30	25	27	24	26	14

Tamanho (mm)	Hioplastrão	Hipoplastrão	Xifiplastrão
Largura	200	110-200	15-110
Comprimento	60	76	60

Tamanho (mm)	Humeral	Pectoral	Inframarginais	Abdominal	Femoral	Anal
Largura	62	200	40	190	90-144	100
Comprimento	50	32	20	53	50	47

ML425

Tamanho (mm)	Neurais					
	1°	2°	3°	4°	5°	7°
Largura	27	28	23	28	31	24
Comprimento	34	33	38	34	31	25

Tamanho (mm)	Costais							
	1°	2°	3°	4°	5°	6°	7°	Fragmento Indeterminado
Largura	78	112	130	175	153	70	25	50
Comprimento	52	42	56	35-40	30-42	33	19	35

Tamanho (mm)	Periferais (Lado Esquerdo)	
	1°	2°
Largura	42	35
Comprimento	40	19

Tamanho (mm)	Periferais (Lado Direito)						
	1°	2°	3°	7°	8°	9°	10°
Largura	50	44	44	42	48	48	50
Comprimento	35	40	28	63	55	58	54

Tamanho (mm)	3° Escama Vertebral (Tamanho estimado)	1° Escama Pleural	3° Escama Pleural
Largura	22	100	140
Comprimento	75	80	90

Tamanho (mm)	Escamas Marginais (Lado Esquerdo)		
	1°	2°	3°
Largura	15	45	24
Comprimento	20	20	20

Tamanho (mm)	Escamas Marginais (Lado Direito)								
	1°	2°	3°	4°	7°	8°	9°	10°	11°
Largura	50	44	45	25	42	48	48	50	25
Comprimento	22	20	20	30	30	30	30	22	26

ML2164

Tamanho (mm)	Nucal (Lado Direito)
Largura	45
Comprimento	28

Tamanho (mm)	Neurais			
	1°	2°	3°	4°
Largura	30	30	40	15
Comprimento	40	45	17	25

Tamanho (mm)	Costais				
	1°	2°	3°	4°	5°
Largura	137	170	183	178	103
Comprimento	50-66	45-58	60-55	15-41	5-15

Tamanho (mm)	Periferais (Lado Esquerdo)		
	2°	3°	4°
Largura	50	165-170	30-50
Comprimento	30	50	65

Tamanho (mm)	Periferais (Lado Direito)						
	1°	2°	3°	4°	5°	6°	7°
Largura	55	50	40	40	30-45	55	35
Comprimento	30	43	50	45	58	60	55

Tamanho (mm)	Escamas Vertebrais		
	1°	2°	3°
Largura	135	160	150
Comprimento	48	105	60

Tamanho (mm)	Escamas Pleurais (Lado Direito)		
	1°	2°	3°
Largura	110	150-180	150-120
Comprimento	90	100	30-35

Tamanho (mm)	Escamas Marginais (Lado Esquerdo)		
	3°	4°	5°
Largura	10-19	50	30
Comprimento	45	20-45	32

Tamanho (mm)	Escamas Marginais (Lado Direito)							
	1°	2°	3°	4°	5°	6°	7°	8°
Largura	35	40	93	50	30	50	60	5
Comprimento	20	25	5-25	30-60	20	20	7-37	7

Tamanho (mm)	Hioplastrão	Hipoplastrão
Largura	150 (aproximadamente)	160 (Lado Direito); 135 (Lado Esquerdo)
Comprimento	Máximo: 120 (aproximadamente) Mínimo: 60 (aproximadamente)	92-14 (Lado Direito); 0-35 (Lado Esquerdo)

Tamanho (mm)	Humeral	Inframarginais
Largura	50-70	-
Comprimento	65	38

Tamanho (mm)	Periferais indeterminadas (Fig.36 C)	
	P'	P''
Largura	59	25
Comprimento	45-61	8-22

Tamanho (mm)	Marginais indeterminadas (Fig.36 C)	
	M'	M''
Largura	38	22
Comprimento	20	25

II. Descrição dos caracteres originais usados por Joyce (2007) para a análise filogenética de todos os exemplares (ML1247, ML2033, ML425, ML2164).

Descrição dos caracteres usados na análise filogenética. Os caracteres descritos são os mesmos de Joyce (2007) e o número indicado antes de cada caracter corresponde ao mesmo número de caracter deste autor.

1. Nasals: present (0); absent (1).
2. Medial contact of nasals: nasals contact one another medially along their entire length (0); medial contact of nasals partially or fully hindered by long anterior frontal process (1).
3. Size of nasals: dorsal exposure of nasals large (0); dorsal exposure of nasals greatly reduced relative to that of the frontals (1).
4. Medial contact of prefrontals on dorsal skull surface: absent (0); present, prefrontal contact with frontal absent (1).
5. Prefrontal-vomer contact: absent (0); present (1).
6. Prefrontal-palatine contact: present (0); absent (1).
7. Dorsal prefrontal exposure: large (0); reduced (1); absent or near absent (2).
8. Prefrontals heavily sculptured with prominences and bosses: present (0); absent (1).
9. Lacrimal: present (0); absent (1).
10. Frontal contribution to orbit: absent, prefrontal contacts postorbital (0); present (1).
11. Parietal-squamosal contact: present, upper temporal emargination absent or only poorly developed (0); absent, upper temporal emargination well developed (1).
12. Parietal contact with the pterygoid, epipterygoid, or palatine: absent, trigeminal foramen only developed as a notch (0); present, trigeminal foramen clearly formed by the descending process of the parietal (1).
13. Length of anterior extension of the lateral braincase wall: short, inferior parietal process only produces a narrow strut anterior to trigeminal foramen, palatine contact absent (0); elongate, inferior parietal process produces an extended process anterior to trigeminal foramen, palatine contact commonly present (1).
14. Jugal-squamosal contact: present (0); absent, contact between postorbital and quadratojugal commonly present (1).
15. Jugal participation to upper temporal rim: absent (0); present, upper temporal emargination extensive (1).
16. Quadratojugal: present (0); absent, due to the presence of a deep lower temporal emargination (1).
17. Quadratojugal-maxilla contact: absent (0); present (0).
18. Squamosal-postorbital contact: present (0); absent, temporal roofing well developed, but postorbital short (1); absent, due to lower temporal emargination (2); absent, due to upper temporal emargination (3).
19. Squamosal supraoccipital contact: absent (0); present (1).
20. Postorbital-palatine contact: absent (0); present, foramen palatinum posterius situated posterior to the orbital wall (1).
21. Supratemporal: present (0); absent (1).
22. Subdivision of external nares by internarial process of premaxilla: present (0); absent (1).
23. Fusion of premaxillae: absent (0); present (1).
24. Foramen praepalatium: present (0); absent, premaxillae well ossified (1); absent, foramen intermaxillaris present (2).
25. Exclusion of premaxillae from apertura narium externa: absent (0); present (1).
26. Distinct, medial premaxillary hook along the labial margin of the premaxillae: absent (0); present (1).

27. Vomer: paired (0); single (1); single, greatly reduced or absent (2).
28. Vomer-pterygoid contact in palatal view: present (0); absent, medial contact of palatines present (1).
29. Vomerine and palatine teeth: present (0); absent (1).
30. Palatine contribution to anterior extension of lateral braincase wall: absent (0); present, well developed (1).
31. Flooring of cavum acustico-jugulare and recessus scalae tympani: absent (0); fully or partially present, produced by the posterior process of the pterygoid (1); fully or partially present, produced by the ventral process of the quadrate or the prootic, or both (2).
32. Central constriction of the middle ear: absent (0); present, formed by quadrate (1).
33. Cavum tympani: absent (0); partially developed (1); fully developed (2).
34. Precolumellar fossa: absent (0); large and deep (1).
35. Antrum postoticum: absent (0); present, quadrate does not fully enclose the anterior perimeter of the antrum (1); present, quadrate fully encloses the anterior perimeter of the antrum (2).
36. Incisura columellae auris: absent, stapes articulates along the medial side of the quadrate (0); present, but open posteroventrally (1); present and closed, but only enclosing the stapes (2); present and closed, enclosing stapes and the Eustachian tube (3).
37. Epipterygoid: present (0); absent (1).
38. Pterygoid teeth: present (0); absent (1).
39. Basipterygoid articulation: open (0); fused (1).
40. Interpterygoid vacuity: present (0); absent (1).
41. Pterygoid-basioccipital contact: absent (0); present (1).
42. Processus trochlearis pterygoideus: absent (0); present (1).
43. Foramen palatinum posterius: present (0); present, but open laterally (1); absent (2).
44. Medial contact of pterygoids: pterygoids in medial contact with one another for at least part of their length (0); absent, contact of the basisphenoid with the vomer or palatines, or both, present (1).
45. Pterygoid contribution to foramen palatinum posterius: present (0); absent (1).
46. Crista supraoccipitalis: poorly developed (0); protruding significantly posterior to the foramen magnum (1).
47. Large supraoccipital exposure to dorsal skull roof: absent (0); present (0).
48. Medial contact of exoccipitals dorsal to foramen magnum: absent (0); present (1).
49. Processus paroccipitalis: loosely articulated to squamosal and quadrate (0); tightly sutured to squamosal and quadrate (1).
50. Rostrum basisphenoidale: flat (0); rod-like, thick, and rounded (1).
51. Paired pits on ventral surface of basisphenoid: absent (0); present (1).
52. Path of hyomandibular branch of the facial nerve: hyomandibular nerve passes through cranioquadrate space parallel to vena capitis lateralis (0); hyomandibular nerve runs independent from vena capitis lateralis (1).
53. Position of stapedio-temporal canal: posterior to fenestra ovalis between paroccipital process and quadrate (0); anterior to fenestra ovalis between quadrate and prootic (1).
54. Size of foramen stapedio-temporale: relatively large (the size of a large blood foramina) (0); significantly reduced in size (the size of a nerve foramina) (1); absent (2).
55. Anterior and posterior jugular foramina defined by bone: absent (0); present (1).
56. Foramen posterius canalis caroticum internus: formed by basisphenoid only (0); formed by both basisphenoid and pterygoid halfway along the basisphenoid–pterygoid suture (1); formed by prootic only (2); formed mostly or fully by pterygoid, foramen positioned near the posterior end of the basisphenoid (3).
57. Fenestra perilymphatica: large (0); reduced in size to that of a small foramen (1).
58. Medial contact of dentaries: fused (0); sutured only (symphysis) (1).
59. Splenial: present (0); absent (1).

60. Carapacial scutes: present (0); partially present (1); absent (2).
61. Tricarinate carapace: absent (0); present but only poorly developed (1); present and pronounced (2).
62. Articulation of nuchal with neural spine of eighth cervical vertebra: cervical articulates with nuchal along a blunt facet (0); articulation absent (1); cervical articulates with nuchal along a raised pedestal (2).
63. Elongate costiform processes of nuchal: absent (0); present, process crosses peripheral I to contact peripheral II and sometimes even peripheral III (1).
64. Neural formula $6 > 4 < 6 < 6 < 6$: absent (0); present (1).
65. Number of peripherals: more than 11 pairs of peripherals present (0); 11 pairs of peripherals present (1); 10 pairs of peripherals present (2); less than 10 pairs of peripherals present (3).
66. Anterior peripherals incised by musk ducts: absent (0); present (1).
67. Medial contact of costal I: absent (0); present (1).
68. Medial contact of posterior costals: absent (0); medial contact of up to three posterior costals present (1); medial contact of all costals present (3).
69. Reduction of costal ossification: absent, costals fully or almost fully ossified, costal fontanelles small or absent (0); present, costals ossified only two thirds the length of the costal ribs, costal fontanelles well developed (1).
70. Cervical: one cervical present (0); cervicals absent, carapacial scutes otherwise present (1); more than one cervical present (2).
71. Supramarginals: complete row present, fully separating marginals from pleurals (0); partial row present, incompletely separating marginals from pleurals (1); absent (2).
72. Number of vertebrae: four present (0); five or more present (1).
73. Shape of vertebrae: vertebrae II to IV significantly broader than pleurals (0); vertebrae II to IV as narrow or narrower than pleurals (1).
74. Position of vertebral II-III sulcus in taxa with five vertebrae: sulcus positioned on neural VI (0); sulcus positioned on neural V (1).
75. Connection between carapace and plastron: osseous (0); ligamentous (1).
76. Central plastral fontanelle: absent in adult individuals (0); present, even in adult individuals (1).
77. Plastral kinesis: absent, scute sulci and bony sutures do not overlap (0); present, scute sulci coincide with hyoplastral–epiplastral contact (1).
78. Anterior entoplastral process: present, medial contact of epiplastra absent (0); absent, medial contact of epiplastra present (1).
79. Size of posterior entoplastral process: posterior process long (0); posterior process reduced in length (1).
80. Distinct posterolateral entoplastral processes: present (0); absent (1).
81. Entoplastron: massive and cross- to diamond-shaped (0); strap like and V-shaped (1).
82. Entoplastron: present (0); absent (1).
83. Shape and contacts of epiplastra: epiplastra squarish in shape, minor posterior contact with hyoplastra (0); epiplastra elongate in shape, long posteromedial contact with hyoplastra (1).
84. Contacts of axillary buttresses: peripherals only (0); peripherals and first costal (1).
85. Number and size of mesoplastra: one or two pair of mesoplastra present that fully hinder any contact between the hyoplastra and hypoplastra (0); one reduced pair of mesoplastra present that allows partial contact between the hyoplastra and hypoplastra (1); mesoplastra absent (2).
86. Contacts of axillary buttresses: peripherals only (0); peripherals and costal V (1); peripherals, costal V, and costal VI (2).
87. Distinct anal notch: absent (0); present (1).
88. Xiphiplastral shape: elongate rectangles (0); narrow struts that frame a xiphiplastral fontanelle (1).
89. Plastral scutes: present (0); absent (1).
90. Midline sulcus: straight (0); distinctly sinuous (1).

91. Plastral scale set 1, gulars: one, medially situated pair of scutes present (0); one, medially situated scute present (1).
92. Plastral scale set 2, extragulars: present (0); absent (1).
93. Medial contact of plastral scale set 2, extragulars: absent (0); present, contacting one another anterior to gular(s) (1); present, contacting one another posterior to gular(s) (2).
94. Anterior plastral tuberosities: present (0); absent (1).
95. Plastral scale set 8, intergulars: absent (0); present (1).
96. Plastral scale set 3, humerals: one pair present (0); two pair present, subdivided by a plastral hinge (1).
97. Plastral scale set 4, pectorals: present (0); absent (1).
98. Plastral scale set 5, abdominal: present, in medial contact with one another (0); present, medial contact absent (1); absent (2).
99. Plastral scale set 7, anals: only cover parts of the xiphiplastra (0); anteromedially overlap onto hypoplastra (1).
100. Inframarginal scutes: more than two pair present, plastral scutes do not contact marginals (0); two pair present (axillaries and inguinals), limited contact between plastral scutes and marginals present (1); absent, unrestricted contact between plastral scutes and marginals present (2).
101. Cervical ribs: large cervical ribs present (0); cervical ribs reduced or absent (1).
102. Position of transverse processes: middle of the centrum (0); anterior end of the centrum (1).
103. Posterior cervicals with strongly developed ventral keels: absent (0); present (1).
104. Cervical centrum VIII significantly shorter than VII: absent (0); present (1).
105. Cervical central articulations: articulations not formed (0); articulations formed (1).
106. Articulation between cervical II and III: 2(3 (0); 2)3 (1).
107. Articulation between cervical III and IV: 3(4 (0); 3)4 (1).
108. Articulation between cervical IV and V: 4(5 (0); 4)5 (1).
109. Articulation between cervical V and VI: 5(6 (0); 5)6 (1).
110. Articulation between cervical VI and VII: 6(7 (0); 6)7 (1).
111. Articulation between cervical VII and VIII: 7(8 (0); 7)8 (1).
112. Articulation between cervical VIII and the first dorsal: 8(dorsal (0); 8)dorsal (1); none, vertebrae only meet at zygapophyses (2).
113. Length of first dorsal rib: long, extends full length of first costal and may even contact peripherals distally (0); intermediate, in contact with well-developed anterior bridge buttresses (1); intermediate to short, extends less than halfway across first costal (2).
114. Contact of dorsal ribs IX and X with costals: present (0); absent (1).
115. Dorsal rib X: dorsal rib X long, spanning full length of costals and contacting peripherals distally (0); dorsal rib X short, not spanning farther distally than pelvis (1).
116. Anterior articulation of first dorsal centrum: faces at most slightly anteroventrally (0); faces strongly anteroventrally (1).
117. Chevrons: present on nearly all caudals (0); absent, or only poorly developed, along the posterior caudals (1).
118. Tail club: present (0); absent (1).
119. Caudal centra: all centra amphicoelous (0); all centra more or less pronounced procoelous (1); all centra more or less pronounced opisthocoelous (2); anterior few centra procoelous, posterior centra predominantly opisthocoelous (3).
120. Cleithra: present and in contact with the carapace (0); present, osseous contact with carapace absent (1); absent (2).
121. Length of acromial process: less than one half length of scapular process (0); more than one half length of scapular process (1).
122. Acromial ridge: present, contacts the glenoid proximally (0); absent (1).
123. Glenoid neck present on scapula: absent (0); present (1).
124. Coracoid foramen: present (0); absent (1).

- 125. Sutural articulation of pelvis to shell: absent (0); present (1).
- 126. Elongated iliac neck: absent (0); present (1).
- 127. Iliac scar: extends from costals onto the peripherals and pygal (0); positioned on costals only (1).
- 128. Shape of ilium articular site: narrow and pointed posteriorly (0); oval (1).
- 129. Posterior notch in acetabulum: absent (0); present (1).
- 130. Ischial contacts with plastron: contact by way of a large central tubercle (0); contact by way of two separate ischial processes (1).
- 131. Hypoischium: present (0); absent (1).
- 132. Phalangeal formula of manus and pes: most digits with three elongate phalanges (0); most digits with two short phalanges (1).
- 133. Manus B, paddles: absent (0); short paddles present (1); elongate paddles present (2).
- 134. Manus C, flippers: absent (0); short flippers present (1); elongate flippers present (2).
- 135. Pes A, claw of fifth digit: present (0); absent (1).
- 136. Pes B, metatarsal V and "functional metatarsal V": metatarsal V functions as true metatarsal (0); metatarsal V functions as a tarsal, with the first phalanx of digit V functioning as a metatarsal (1).

III. Descrição dos caracteres originais usados por Pérez-García *et al.*, (2015) para a análise filogenética do exemplar ML1247

Descrição dos caracteres usados na segunda análise filogenética da tartaruga ML1247. Os caracteres descritos são os mesmos de Pérez-García *et al.*, (2015b) e o número indicado antes de cada caracter corresponde ao mesmo número de caracter deste autor.

1. Skull shape in dorsal view: oblong and rounded anteriorly (0); wedge shaped, skull tapers towards the anterior tip (1); short and rounded (2).
2. Interorbital width: wide (0); narrow (1).
3. Preorbital length: short, snout shorter than orbit diameter (0); long, snout longer than orbit diameter (1).
4. Orbit shape: circular to oval (0); generally circular, but with a distinct posterodorsal notch (1).
5. Orbit height relative to maxillary height: orbit larger than maxillary height below orbit (0); orbit smaller than maxillary height below orbit (1).
6. Orientation of orbit: orbits mostly oriented laterally (0); orbits mostly oriented dorsally (1).
7. Development of the lingual ridge: lingual ridge developed along the entire lingual margin of palate (0); lingual ridge only developed along the anterior half of the lingual margin of the palate (1); lingual ridge absent (2).
8. Shape of triturating surface: lingual and labial margins more or less parallel (0); lingual and labial margins diverge posteriorly, triturating surface expanded posteriorly (1).
9. Intermaxillary arch/tongue groove: right and left triturating surface do not meet along midline; tongue groove, if present, narrow (0); right and left triturating surface contact another along the midline along a rounded bridge, the intermaxillary arch; tongue groove wide (1).
10. Palatine contribution to triturating surface: absent, the palatine sits below triturating surface, or contributes to it only very lightly (0); present, palatine contributes clearly to triturating surface (1).
11. Swollen maxillae: absent, labial ridge of maxillae gracile (0); present, labial margins of maxillae greatly thickened (1).
12. Nasal size: large, forms most of preorbital skull surface (0); reduced, form only small portion of preorbital skull surface (1).
13. Frontal contribution to external nares: absent (0); present, frontals contribute to external nares by sending processes between nasals and maxillae (1); present, frontals contribute to external nares by sending processes along the midline between the nasals (2).
14. Prefrontal exposure on skull roof: prefrontals contribute significantly to the dorsal skull roof (0); prefrontal contribution to the skull roof greatly reduced to a small sliver (1); prefrontal contribution to skull roof completely absent (2).
15. Contribution of frontal to the postorbital portion of the skull roof: frontals contribution to postorbital portion of skull similar to orbital portion of skull (0); frontal contribution to postorbital portion of skull greatly reduced relative to orbital portion (1).
16. Frontal contribution to orbits: large (0); reduced to a small process (1); absent (2).
17. Frontal contact with maxilla: absent, frontals and maxillae separated by prefrontals and/or nasals (0); present, frontals and maxillae contact between prefrontals and nasals (1).
18. Jugal contribution to orbit in adult individuals: absent (0); reduced (1); large (2).
19. Jugal contribution to labial ridge: absent (0); present, jugal sends a narrow process ventrally that forms the most posterior portion of the labial ridge, just behind the maxilla (1).
20. Posterodorsal extension of quadratojugal above *cavum tympani*: present (0); absent (1).
21. Squamosal contact with parietal: present, upper temporal emargination shallow (0); absent, upper temporal emargination deep (1).
22. Posterior end of crista supraoccipitalis: crista supraoccipitalis ends in a point (0); crista supraoccipitalis expanded posteriorly and rounded (1).

23. Posterior thickening of parietal: absent, parietals thin out towards their posterior edge (0); present, parietals greatly thickened at their posterior edge (1).
24. Posterior extension of the crista supraoccipitalis: crista extends posterior to occipital condyle (0); crista reduced and does not extend posterior to occipital condyle (1).
25. Foramen preapalatinum: located within premaxillae (0); located within contact of premaxillae and vomer (1).
26. Posterior edge of vomer: posterior suture with pterygoids straight or concave (0); posterior suture with pterygoids pointed posteriorly or convex (1).
27. Foramen palatinum posterius: formed by pterygoid and palatine (0); formed entirely by palatine (1).
28. Midline contact of pterygoids: absent (0); present, but small (1); present and large (2).
29. Pterygoid contact with basioccipital: poorly developed (0); well developed (1).
30. Epipterygoid: present (0); absent, or at least not apparent as separate ossification (1).
31. Basisphenoid size and shape: rectangular and long (0); pentagonal (1); triangular (2).
32. Contribution of opisthotic to stapedial foramen: opisthotic excluded from stapedial foramen (0); opisthotic enters stapedial foramen (1).
33. Splenial: present and large (0); reduced in size (1); absent (2).
34. Tubercle on posterolateral edge of dentary: absent (0); present (1).
35. Shape of the suture between the dentary and the surangular: strongly Z-shaped (0); straight, or mostly straight (1).
36. Scalloping of posterior rim of carapace: absent (0); present (1)
37. Fifth vertebral scute contributes to posterior margin of carapace: absent, only the marginals forms the posterior rim of the carapace (1); present (0).
38. Posterior margin of carapace: posterior margin rounded and convex (0); posterior margin flattened or concave (1).
39. Presence of carapacial fontanelles in fused or otherwise clearly adult shells: fenestrae are absent (0); fenestrae present between the costals and peripherals (1).
40. Supernumerary bone anterior to the first neural: absent (0); present (1).
41. Number of peripherals: twelve or more pairs (0); eleven pairs (1).
42. Mesoplastra: present, in midline contact (0); present, but midline contact absent (1).
43. Cervical scutes: always single (0); sometimes or always divided (1); absent (2).
44. Vertebral shape: vertebrae wider than long (0); vertebrae longer than wide (1).
45. Nuchal scute: absent (0); present (1).
46. Anterior supernumerary pleural scute: absent (0); present (1).
47. Posterior supernumerary pleural scute: absent (0); present (1).
48. Supramarginal scutes: present (0); absent (1);
49. Position of marginal I: placed symmetrically over nuchal/peripheral I suture (0); more than $\frac{3}{4}$ is position on peripheral I (1).
50. Anterior plastral lobe: overall rectangular in outline, anterior rim broadly rounded (0); overall triangular, anterior rim tapered to a blunt point (1).
51. Epiplastral processes (i.e., cleithra): reduced but present (0); absent (1).
52. Gular scutes: gulars as large as extragulars (by surface area) (0); gulars significantly smaller than extragulars, or even absent (1); intergulars significantly larger than gulars (2).
53. Medial contact of extragulars: absent (0); present, posterior to the gulars (1).
54. Placement of anal scute: anal on xiphiplastron only (0); anal scute crosses hypo/xiphiplastral suture (1).
55. Shape of vertebral scute 1: hexagonal, anterior margin as wide as posterior margin (0); hexagonal, anterior margin significantly narrower than posterior margin (1); trapezoidal, with the anterior margin significantly wider than the posterior (2)
56. Shape of xiphiplastron and hypoplastron suture in ventral view: straight (0); Z-shaped (1).
57. Anterior scallops on carapace: weakly scalloped anterior quarter of carapace (0); absent (1).

58. Shape of vertebral scute 2: hexagonal (0); square or rectangular (1).
59. Shape of sulcus between and vertebral scutes 4 and 5: curved anteriorly (0); straight (1).
60. Deep circumnarial sulcus: absent (0); present (1).
61. Shape of processus externus pterygoideus: curved flange that comes to a point laterally (0); greatly reduced, rounded (1).
62. Angle between maxillae: acute angle (0); obtuse angle (1).
63. Jugal thickening or tubercle: jugal thins ventrally (0); jugal thickens or has rounded tubercle (1).
64. Vertical indentation in maxilla anterior to orbit: absent (0); present (1).
65. Shape of posterior portion of basioccipital tubercles in posterior view: blocky (0); sagittally horizontal tubercles present (1).
66. Distance between posterior margin of orbit and anterior portion of cheek emargination: approximately one-half diameter of the orbit (0); equal to diameter of orbit (1).
67. Shape of parietal and frontal suture: slightly curved or straight (0); greatly curved or notched (1).
68. Size of mandibular condyle: small (0); large (1).
69. Supraoccipital exposure on skull roof: absent (0); small exposure (1); large exposure (2).
70. Orbit inset into maxilla: absent, floor of orbit flat (0); present, orbit appears 'sunk' into dorsal portion of maxilla due to formation of narrow ridge formed by maxilla along the ventral rim of orbit (1).
71. Lateral expansion of parietal: maximum combined width of parietals is less than length (0); maximum combined width of parietals is greater than length (1).
72. Location of internal carotid foramen: within basisphenoid (0); halfway between suture of basisphenoid and pterygoid (1).
73. Interpterygoid vacuity: present (0); absent (1).
74. Cheek emargination: little to no emargination (0); deeply emarginated, reaching at least to ventral margin of orbit margin (1).
75. Hooked premaxillae: absent (0); premaxillae strongly hooked (1).
76. Nasal and frontal suture shape: relatively straight (0); convex anteriorly with frontals extending in between nasals (1).
77. Anterior dorsal skull roof and underlying premaxillae relationship: dorsal skull roof extends anteriorly as far as underlying premaxillae (0); dorsal skull roof does not reach anterior edge of premaxillae (1).
78. Hooked mandible: absent (0); present (1).
79. Labial ridge on mandible: strong labial ridge present on mandible (0); labial ridge absent (0).
80. Shape of anterior portion of skull: rectangular snout (0); pointed snout (1).
81. Size of lateral internal carotid foramen: large, its diameter comparable to internal carotid foramen diameter (0); significantly smaller than the diameter of the internal carotid foramen (1).
82. Size of *cavum tympanum*: small, smaller than diameter of orbit (0); large, larger than diameter of orbit (1).
83. Size of the external narial opening: small, significantly smaller than the orbit (0); large, approximately the same size as the orbit (1).
84. Shape of distal caudal vertebrae: distal caudals same length as proximal caudals (0); distal caudals increase in length distally, so distal caudals are longer than proximal caudals (1).
85. Presence of free cervical ribs: present (0); absent (1).
86. Articular surfaces on cervical vertebrae: no, all are amphicoelous (0); yes, some vertebrae are procoelous, opisthocoelous, or biconvex (1).
87. Size of fenestra perilymphatica: large, significantly larger than diameter of internal carotid foramen (0); small, approximately same diameter as internal carotid foramen (1).
88. Sculptured skull: absent, no significant sculpturing (0); present, skull distinctly sculptured (1).
89. Shell sculpturing: smooth to slightly sculptured (0); distinct tubercles for sculpturing, "Glyptops-like" sculpturing (1); large, distinct knobs (2); small, regular and clearly defined pits (2).

90. Shape of third vertebral scute: as wide anteriorly as it is wide posteriorly (0); narrow anteriorly, wide posteriorly (1).
91. Nuchal opens on anterior margin of shell: yes (0); no, peripherals meet anteriorly (1).
92. Xiphiplastral notch: absent (0); distinct xiphiplastral notch present (1).
93. Distinct thickening on plastron medial to inguinal buttresses: absent (0); plastron is distinctly thickened medial to inguinal buttresses (1).
94. Distinct plastral thickening of plastron medial to axillary buttress: absent (0); plastron is distinctly thickened medial to the axillary buttress (1).
95. Development of axillary buttress: absence of contact of the buttress with the costals (0), poorly developed with the buttress only weakly extending onto the costals (1); well developed with the buttress extending onto the costals (forming a distinct neck shield) (2).
96. Extent of inguinal buttress: absence of contact with the costals (0); the buttress contacting the distal portion of the costals (1); the presence of a well-developed inguinal buttress, with the buttress extending onto the middle of the costals (2).
97. Number of suprapygals: one (0); two (1).
98. Plastral lobe dimensions: posterior lobe larger than anterior lobe (0); anterior lobe larger than posterior lobe (1).
99. Neural V: wider than long (0); longer than wide (1).
100. Neural VI: wider than long (0); longer than wide (1).
101. Neural VI contacts: contacts costals 5 and 6 (0); contacts costals 5, 6, and 7 (1).
102. Posterior portion of carapace: wide space between carapace and plastron (0); extends ventrally to approximately the level of the plastron (1).
103. Distinct thickening on the lateral portion of the posterior plastral lobe: absent (0); present (1).
104. Scalloped posterior rim of carapace: light (0); very distinct (1).
105. Width of first suprapygals in taxa with 2 suprapygals: markedly narrower than the second (0); almost as wide or as wide as the second (1).
106. Morphology of the lateral rims of the shell: straight (0); rounded (1).
107. Presence of anterior plastral tuberosities: present (0); absent (1).
108. Maximum plastron length in relation to that of its lobes: less than or equal to twice the maximum width of the plastral lobes (0); greater than twice the maximum width of the plastral lobes (1).
109. Well-developed fine striations perpendicular to the plate margins: absent (0); present (1).
110. Morphology of the lateral nuchal margins in taxa in which this plate contacts the anterior rim of the carapace: anteriorly convergent (0); parallel (1); anteriorly divergent (2).
111. Number of neurals: more than 8 (0); 8 or less (1).
112. Number of costal pairs: 9 (0); 8 (1).
113. Length of the first dorsal rib: long, extends full length of first costal (0); short, in contact with the buttresses (1).
114. Cervical scute width: width/length ratio greater than 2 (0); width/length ratio equal to or less than 2 (1).
115. Number of vertebral scutes: 4 (0); more than 4 (1).
116. Position of the contact between the third and fourth vertebrae in taxa with more than 4 vertebral scutes: always after neural 5 (0); always or usually on neural 5 (1).
117. Position of the pleuro-marginal sulcus in taxa lacking supramarginals: not contacting the costal plates (0); in contact with the costal-peripheral sutures or on the costal plates (1).
118. Second pair of marginals overlapping on the first pair of costals: absent (0); present (1).
119. Relationship between the entoplastron and the anterior plastral margin: entoplastron contacting the anterior plastral margin (0); entoplastron not contacting the anterior plastral margin due to the sagittal contact of the epiplastra (1).
120. Entoplastron width: longer than wide or as long as wide (0); wider than long (1).
121. Morphology of the plastral sagittal sulcus: slightly sinuous or straight (0); markedly sinuous at least along part of its path (1).

122. Stapedio-temporale foramen in dorsal view: not exposed (0); exposed (1).
123. Length/width ratio of the skull: length less than 1.4 times the width (0); length 1.45 times longer than the width (1).

IV. Matrizes de caracteres

Matriz de Joyce (2007) modificada: com menos táxones, os caracteres 127 e 128 foram eliminados por não serem informativos, foram adicionados os caracteres 135 e 136, e codificação da tartaruga ML1247

Proganochelys quenstedti

0000000000 00?0000000 0000000000 000000?000 0000000000 0000000000 000?000000
000?000000 0000000000 0000000000 ?00000???? ????0000000 0000000000 000000

Palaeochersis talampayensis

00000?0100 0???000000 00??00001? 0?1001?010 0000000?1? 0?100????0 0????0??0?
0?0?00000? 00?0000000 ????0????00 ?0???0???? ????0????1? 000?000100 000000

Meiolania platyceps

0000100110 0101001001 1?00001010 1120130111 1000?11010 0110130000 000?100000
210?110101 0010?00000 000100???? ?000010011 11100?000c 11001101?0 00?000

Pleurosternon bullockii

0110??1111 0111000000 1100001?10 1120110111 1001000010 0010111??0 0?00100001
2101000111 00010?1000 0001000000 0?0?0????? ????0?????? ????10???? ????00

Glyptops plicatulus

01101?1111 ?111000??0 110?011?10 1120?10111 100100??10 001011?000 0100100000
2101000111 0001010000 0001000000 0?0000???? ????0010??? 111111011? ????00

Dinochelys whitei

0?10??1111 ???1000000 ?10?01???? ?20?1???? ????0????? ?101?0?0? 0??0100000
2101000111 000?0?0000 00010000?0 010?0????? ????0?1??1? 1?????????1 001100

Boremys pulchra

0010102111 1111000000 1100001010 1120111111 1000100010 0010111000 0100100002
2111000111 000101?000 00210000?0 010000???? ????1010012 2?????????? ????00

Solnhofia parsonsi

0011100111 ?1010000?0 1100001110 1120110111 1000010010 0010130000 0??01?0000
2101110??? 0000200000 ????000000 0110?0???? ????1?1?10 ?1111?111 001100

Xinjiangchelys latimarginalis

?????????? ????000000 ????000000 1?????????1 ????000000 1?????????0 0100100000
2111100111 0000200000 0001000010 0?1000???? ????2010013 111111011? ????00

Caretta caretta

1??110011? 0101000000 1101001010 1120110111 1020?10011 0010130010 0200000010
2111110111 0010200100 01?1100000 0111110011 1112011111 2111110111 201100

Chelydra serpentina

1??1100110 1111000000 1100011010 1120220111 1000110010 0010130010 0110100000
2111110111 0010200000 01?1000110 0111110011 1112011013 2110110111 001100

Selenemys lusitanica

?????????? ????000000 ????000000 ????000000 ????000000 ????000000 0?0??00001
2101000111 00010?0001 0001000000 ????000000 ????000000 ????000000 ????00

ML1247

?????????? ????000000 ????000000 ????000000 ????000000 ????000000 0?0??0??0?
2?0?0?01?? ?0?0?00001 00010?0000? ????000000 ????000000 ????000000 ????11

Matriz de caracteres original de Pérez-García et al., (2015b) modificada: com menos táxones, foram adicionados os caracteres 124 e 125, e codificação da tartaruga ML1247

Proganochelys quenstedti

0000000000 0000000000 0000000000 -0000000000 00000??000 000000000-0 0000000000 0000000000
0000000000 ?00000?0?? ?00-?0000? 00000--?00 --000

Kayentachelys aprix

0000000000 0000010?0? 0000000100 0000100100 1000000100 0000001000 0000000000
0000000100 0000000000 000000?000 000-?01000 0000100000 00000

Berruchelus russelli

?????????? ?????????? ?????????? ?????00100 10210001-0 120020100? ?????????? ??????????
???????1?10 11?1110?1 01?-00110- 110-110010 1?00

Compsemys victa

0000000010 0000000001 0?0??00210 0001?00100 10010001-0 12002011?0 00000?00?0 0110110??1
?00????110 1110110000 010--0110- 11?0110011 1?000

Uluops uluops

0000010010 0000110010 0000000210 1????????? ?????????? ??????????0 0000?10000
0111010??0 ?10??01?? ?????????? ?????????? ?????????? ?000

Dinochelys whitei

?0000?0?0? 0000?0?0?? 0????????? ???0?00100 1000000100 ?001001000 0000?00??0
01101?110? ???00??110 00?0111111 01?-111100 110?111010 0?100

Glyptops plicatulus

1000000011 0000120210 001?000000 -000000100 1001000100 0000001000 00000000?0 0110111101
?00?001110 0010111111 011-111110 1101111010 00100

Dorsetochelys typocardium

10000?0011 0000120110 0010?00200 0????00100 1001000100 ?000001100 0000000010
011011???? ?0?????1110 01??111111 01?-111010 11?0111011 00100

Toremys cassiopeia

?????????? ?????????? ?????????? ?????00100 1021000100 ?0002010?? ??????????
?????????? ??????????1? 0110111?11 01?-011110 110-1?1011 0??00

Riodevemys inumbragigas

?????????? ?????????? ?????????? ??????0?000 1101000100 00000010?? ??????????
?????????? ??????????10 001011111? 01?-011010 1101110111 1?00

Pleurosternon bullockii

10000000?? 0000120210 00100?0000 -1???00100 1021000100 0000001000 0000000010 011111?00
?00?001130 01?0111111 01?-011010 110-111111 00100

Selenemys lusitanica (ALTSHN.066)

?????????? ?????????? ?????????? ?????00100 10210001-0 000000100? ?????????? ??????????
?????????30 10??11111? 01?-01101- 11?-111111 1?00

Boremys pulchra

01000?11?1 0101121?10 1110?00211 1010011001 0011011001 1110110110 0000000010
0111001011 1111000020 0011220011 1011-11100 111011-010 01000

ML1247

?????????? ?????????? ?????????? ??????????0? ?0?0??1?0 ?000?0?1?? ??????????
?????????? ??????????30 ?0????????? ??????11?1? ??????1?1? 1??11

Matriz Joyce (2007) original modificada: com menos táxones, com adição dos caracteres 137 e 138, e codificação da tartaruga ML2033.

Proganochelys quenstedti

0000000000 00?0000000 0000000000 00000000?0 0000000000 0000000000 00000?0000
00000?0000 0000000000 0000000000 00?00000?? ?????00000 00000000?? 00000000

Pleurosternon bullockii

0110??1111 0111000000 1100001?10 1120110111 1001000010 0010111??0 0?00100001
2101000111 00010?1000 0001000000 0?0?0?0??? ????0????? ?????10??? ?????0000

Glyptops plicatulus

01101?1111 ?111000??0 110?011?10 1120?10111 100100??10 001011?000 0100100000
2101000111 0001010000 0001000000 0?0000???? ????0010??? 111111011? ?????0000

Dinochelys whitei

0?10??1111 ???1000000 ?10?01???? ?20?1???? ??????????0 ??101??0?0 0??0100000
2101000111 000?0?0000 00010000?0 010?0?0??? ????0?1??1? 1?????????1 00110000

Plesiochelys solodurensis

0011100111 ?101000000 1100001010 1120110111 1010?10010 0010130000 0100100002
21010?0111 0001210000 0001000000 ?????????? ????010???? 111101??01 11001100

Solnhofia parsonsi

0011100111 ?101000?00 1100001110 1120110111 1000010010 0010130000 0??01?0000
2101110??? 0000200000 ?????00000 110?0????? ????1??10? 11110?????1 11001110

Thalassemys moseri

0010101111 0111000000 1100001110 1120110111 1010?00010 0010130??0 0100?00?0?
2?0??10??? ????12??00 ????0000?0 11??0????? ??1???????? ????000000 ????0000

Xinjiangchelys latimarginalis

?????????? ????000000 ????000000 1?????????1 ??????????? 1?????????0 0100100000
2111100111 0000200000 0001000010 ?1000????? ?20100131 111101??01 1?????00

Caretta caretta

1??110011? 0101000000 1101001010 1120110111 1020?10011 0010130010 0200000010
2111110111 0010200100 01?1100000 1111100111 1120111112 111101??01 11201100

Chelydra serpentina

1??1100110 1111000000 1100011010 1120220111 1000110010 0010130010 0110100000
2111110111 0010200000 01?1000110 1111100111 1120110132 110101??01 11001100

Hylaeochelys kappa (SHN.LPP 172)

?????????? ????000000 ????000000 1?????????1 ??????????? 1?????????0 0??0??0100
2?010?0111 00012??01 0001000?00 ????000000 ????000000 ????000000 ????000000

Hylaeochelys belli

?????????? ????000000 ????000000 1?????????1 ??????????? 1?????????0 0100100[01]00
21010[01]0??1 00?1210000 ????000000 ????000000 ????000000 ????000000

ML2033

?????????? ????000000 ????000000 1?????????1 ??????????? 1?????????0 0?00?00?00
2?11000??? ?1?1220000 ????000000 ????000000 ????000000 ????000000

Matriz Joyce (2007) original: com menos táxones e codificação das tartarugas ML425 e ML2164

Proganochelys quenstedti

0000000000 00?0000000 0000000000 00000000?0 0000000000 0000000000 00000?0000
00000?0000 0000000000 0000000000 00?00000?? ?????00000 00000000?? 000000

Plesiochelys bullocki

0110??1111 011100000? 1100001?10 1120110111 1001000010 0010111??0 0?00100000
21010001?? 000?0?0000 1001000000 ?0??0????? ?0?0?????? ????1??0? ??????

Glyptops plicatulus

01101?1111 ?11100???? 110?011?10 1120?10111 100100??10 001011?000 0100100000
2111000111 0001010000 0001000000 ?0000????? ?0010????1 111101??01 1?????

Dinochelys whitei

0?10??1111 ???10000?? ?10?01???? ?20?1???? ?????????? ?101??0?0 0??0100000
2101000111 000?0?0000 00010000?0 10??0????? ?0?1??1?1 ?????????? ?10011

Plesiochelys solodurensis

0011100111 ?101000000 1100001010 1120110111 1010?10010 0010130000 0100100002
21010?0111 0001210000 0001000000 ?????????? ?0010???? 111101??01 110011

Solnhofia parsonsi

0011100111 ?101000?00 1100001110 1120110111 1000010010 0010130000 0??01?0000
2101110??? 0000200000 ?????00000 110?0????? ????1??10? 11110????1 110011

Thalassemys moseri

0010101111 0111000000 1100001110 1120110111 1010?00010 0010130??0 0100?00?0?
2?0?10??? ????12??00 ?????000?0 11??0????? ?1?1?????? ?????????? ??????

Xinjiangchelys latimarginalis

?????????? ?????????? ?????????? 1?????????1 ?????????? 1?????????0 0100100000
2111100111 0000200000 0001000010 ?1000????? ?20100131 111101??01 1?????

Caretta caretta

1??110011? 0101000000 1101001010 1120110111 1020?10011 0010130010 0200000010
2111110111 0010200100 01?1100000 1111100111 1120111112 111101??01 112011

Chelydra serpentina

1??1100110 1111000000 1100011010 1120220111 1000110010 0010130010 0110100000
2111110111 0010200000 01?1000110 1111100111 1120110132 110101??01 110011

Plesiochelys sp. (ALT-SHN.ULS.0016)

?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????0 0??0?0000?
2101000??? ?????2?0000 ??????0010 ?????????? ?????????? ?????????? ??????

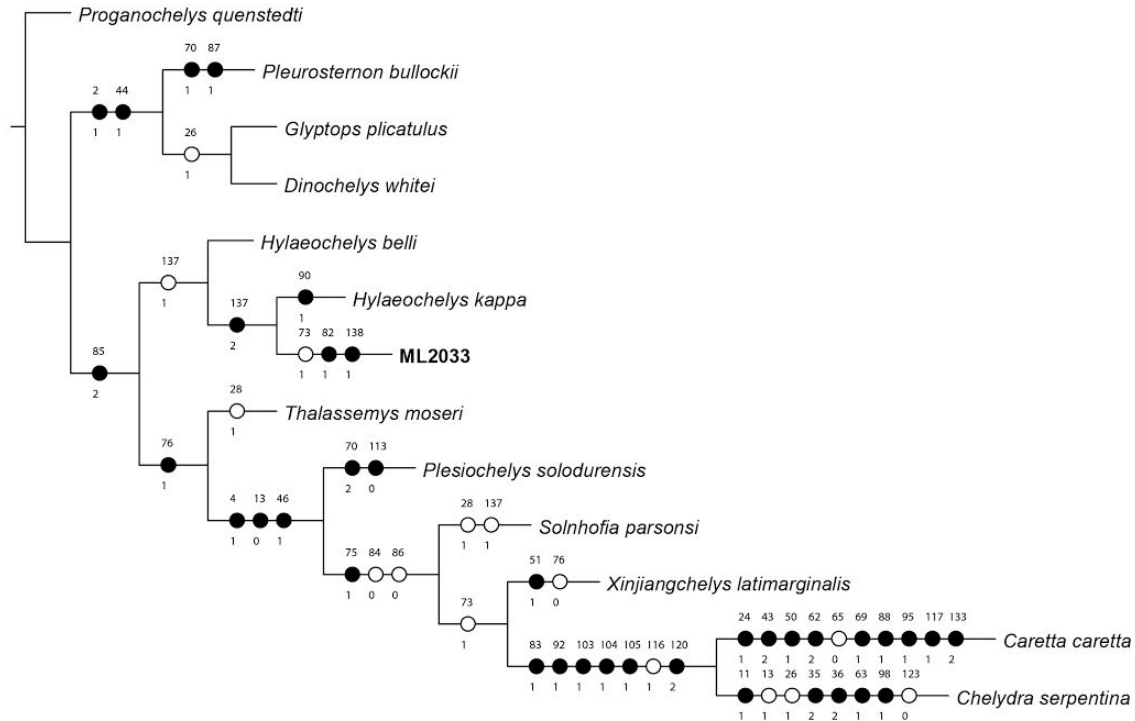
ML2164

?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????0 0?00?00?0?
2?0?010??? ?????2??00 ?????0????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????

ML425

?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????????0 0??0?00?0?
2?010????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ?????????? ??????

Matriz Joyce (2007)



Matriz Joyce (2007)

