

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PERNAMBUCO
CENTRO DE TECNOLOGIA E GEOCIÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS

MARIANA VALÉRIA DE ARAÚJO SENA

**HISTOLOGIA E MICROANATOMIA ÓSSEA DE PELOMEDUSOIDES
(TESTUDINES, PLEURODIRA) DO BRASIL: uma perspectiva paleoecológica a partir
da análise paleohistológica**

Recife

2021

MARIANA VALÉRIA DE ARAÚJO SENA

**HISTOLOGIA E MICROANATOMIA ÓSSEA DE PELOMEDUSOIDES
(TESTUDINES, PLEURODIRA) DO BRASIL: uma perspectiva paleoecológica a partir
da análise paleohistológica**

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Geociências da Universidade Federal de Pernambuco como parte dos requisitos para obtenção do título de doutora em Geociências.

Área de concentração: Geologia Sedimentar e Ambiental

Orientador: Prof. Dr. Gustavo Ribeiro de Oliveira

Recife

2021

Catálogo na fonte:

Bibliotecário Josias Machado, CRB-4 / 1690

S474h Sena, Mariana Valéria de Araújo.
Histologia e microanatomia óssea de pelomedusoides (testudines, pleurodira) do Brasil: uma perspectiva paleoecológica a partir da análise paleohistológica/ Mariana Valéria de Araújo Sena. – 2021.
184 f.: il., figs., tabs., abrev. e sigl.

Orientador: Prof. Dr. Gustavo Ribeiro de Oliveira.
Tese (Doutorado) – Universidade Federal de Pernambuco. CTG.
Programa de Pós-Graduação em Geociências, Recife, 2021.
Inclui referências.

1. Geociências. 2. Cretáceo 3. Osteohistologia. 4. Paleógeno. 5. Tartarugas. I. Oliveira, Gustavo Ribeiro de (Orientador). II. Título.

UFPE

551 CDD (22. ed.) BCTG/2022-91

MARIANA VALÉRIA DE ARAÚJO SENA

**HISTOLOGIA E MICROANATOMIA ÓSSEA DE PELOMEDUSOIDES
(TESTUDINES, PLEURODIRA) DO BRASIL: uma perspectiva paleoecológica a partir
da análise paleohistológica**

Tese apresentada ao Programa de Pós-graduação em Geociências da Universidade Federal de Pernambuco como parte dos requisitos para obtenção do título de doutora em Geociências.

Área de concentração: Geologia Sedimentar e Ambiental

Orientador: Prof. Dr. Gustavo Ribeiro de Oliveira

Aprovado em: 22/03/2021

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Gustavo Ribeiro Oliveira (Examinador interno)
Universidade Federal Rural de Pernambuco

Prof^ª. Dr^ª. Juliana Manso Sayão (Examinadora interna)
Universidade Federal do Rio de Janeiro

Prof^ª. Dr^ª. Marina Bento Soares (Examinador externo)
Universidade Federal do Rio de Janeiro

Prof. Dr. Pedro Seyferth Ribeiro Romano (Examinador externo)
Universidade Federal de Viçosa

Dr. Renan Alfredo Machado Bantim (Examinador externo)
Universidade Regional do Cariri

Prof. Dr. Édison Vicente Oliveira (Examinador suplente interno)
Universidade Federal de Pernambuco

Dr. Rafael César Lima Pedrosa de Andrade (Examinador suplente externo)

AGRADECIMENTOS

Dentro deste trabalho tem um pouco de sangue e alguns pedaços das minhas falanges, mas o principal é que ele reúne todo o aprendizado consruído ao longo do curso. Assim como em ecologia, em que a relação de cooperação é uma das mais importantes, não posso deixar de citar o nome de instituições e pessoas que cooperaram comigo no desenvolvimento desta pesquisa.

O meu orientador, Prof. Dr. Gustavo Oliveira, que me acompanha na vida acadêmica desde o mestrado e sempre está disponível para responder a todos meus questionamentos.

A Prof^a. Dr^a. Juliana Sayão por disponibilizar o laboratório para preparação das lâminas e na colaboração acadêmica.

Os curadores da coleção do Setor de Paleovertebrados do Centro Acadêmico de Vitória/UFPE, do Departamento de Geologia e Paleontologia do Museu Nacional/UFRJ, do Museu de Paleontologia Plácido Cidade Nuvens da Universidade Regional do Cariri por cederem todos os espécimes fósseis utilizados nesta pesquisa.

Os professores do Programa de Pós-graduação em Geociências, com especial atenção:

O Prof. Virgínio, o Prof. Lauro e a Profa. Sandra juntamente ao Laboratório de Gemologia (LABGEM) e ao Laboratório Integrado de Tecnologia em Petróleo, Gás e Biocombustíveis (LITPEG), por disponibilizarem a utilização do microscópio petrográfico para as análises.

Os revisores dos dois primeiros trabalhos oriundos desta pesquisa, Dr. Adán Perez-García, Dr. Igor Danilov, Dr. Pavel Skutschas e os demais revisores anônimos juntamente ao corpo editorial dos periódicos Anais da Academia Brasileira de Ciências e The Anatomical Record. Em especial os editores associados, Dr. Jeffrey Laitman e Dr. Scott Miller (The Anatomical Record), e o editor-chefe, Dr. Alexander Kellner (Anais da Academia Brasileira de Ciências).

Os membros avaliadores da banca examinadora: Dr^a. Juliana Sayão, Dr^a. Marina Soares, Dr. Édison Oliveira, Dr. Pedro Romano e Dr. Renan Bantim pelas discussões geradas durante a avaliação desta pesquisa.

Contribuições importantes foram dadas por:

Felipe Simbras, geólogo e parceiro de laboratório que auxiliou na compreensão da geologia regional e William Alexandre, doutorando que forneceu auxílio técnico no laboratório.

Os funcionários da secretaria, Krishnamurti e Kaoma, pelos esclarecimentos e ajuda na parte burocrática do curso.

A minha família, principalmente aos meus pais, Ana Maria e Alberto, a minha irmã, Maria Luíza, e o Don (o felino da família).

Agradeço aos companheiros de laboratório: Arthur, Isa, Tássia e Thales pelo companheirismo e por deixar os dias de trabalho mais leves. Aos amigos, Rafa Andrade e Esaú, pelos eternos ensinamentos osteohistológicos e parceria na ciência! E por fim aos queridos amigos, Luana e Leonardo pelos momentos compartilhados durante o cotidiano de pós-graduando.

“Em *Sobre a origem das espécies*, Darwin afirmou: Monstruosidades não podem ser separadas por nenhuma linha de distinção de meras variações”. Porém, encerrado em seu próprio casco, a tartaruga parece ser um tipo de monstruosidade. Nenhum outro animal, vivente ou extinto, tem seu corpo envolto por um casco ósseo que seja similarmente construído em sua totalidade. Ao longo dos últimos anos, biólogos do desenvolvimento têm começado a resolver a questão de como o casco da tartaruga evoluiu.” (RIEPPPEL, 2009, p. 01)

RESUMO

Pelomedusoides (Testudines: Pleurodira) é um grupo no qual Araripemydidae, Euraxemydidae, Bothremydidae, Podocnemididae e Pelomedusidae estão inseridos. Neste estudo foram amostrados espécimes das seguintes unidades litográficas: Cretáceo Inferior das Formações Crato e Romualdo, Bacia do Araripe (*Araripemys barretoii* e *Cearachelys placidoi*); Cretáceo Superior da Formação Adamantina, Superssequência Bauru (*Bauruemys elegans*); Grupo Ribeirão Boiadeiro (Pelomedusoides indet.) e Paleógeno da Bacia de São José de Itaboraí (Podocnemididae indet.). Neste trabalho foi realizada uma análise histológica e microanatômica de placas ósseas do casco, vértebras cervicais e ossos longos de Pelomedusoides, incluindo cinco táxons fósseis e para fins comparativos foram utilizados dois táxons de Chelidae atuais. Os resultados indicam que os índices de compactação óssea do casco são incongruentes com os hábitos de vida das tartarugas indicados pelos dados ambientais. As vértebras cervicais de Pelomedusoides possuem padrão histológico conservativo com a região interna preenchida por osso esponjoso circundada por uma camada fina de osso compacto. Pelo padrão histológico II ambos podocnemídeos, *Cearachelys placidoi* e um Pelomedusoides indet. sugerem modo de vida semiaquático/aquático, enquanto *Araripemys barretoii* é compatível com estilo de vida terrestre. O xifiplastrão de *C. placidoi* apresenta redução do tecido esponjoso no sentido craniocaudal, caracterizado por uma compactação mais acentuada na sua porção caudal. Essa placa plastral mostra ser o único elemento que apresenta ossificação metaplástica, caracterizada pela incorporação de feixes de fibras estruturais entrelaçadas. O esqueleto apendicular de um dos espécimes de *A. barretoii* indica que o indivíduo atingiu sua maturidade sexual. Por fim, foi identificado o primeiro registro de tecido *plywood-like* em Pleurodira, mais especificamente, na placa costal do Pelomedusoides indet. CR-CHA-1926. Em estudos anteriores esse tipo de tecido ósseo foi descrito apenas nas tartarugas de casco mole, os trioniquídeos. Os dados histológicos revelam informação suplementar à morfologia externa do casco e evidenciou a influência de aspectos fisiológicos no arranjo microestrutural dos ossos apendiculares.

Palavras-chave: Cretáceo; osteohistologia; Paleógeno; tartarugas.

ABSTRACT

Pelomedusoides (Testudines: Pleurodira) is a group which include members of the Euraxemydidae, Bothremydidae, Podocnemididae e Pelomedusidae families in the major analyses. Herein, specimens were sampled from the following lithostratigraphic units: Lower Cretaceous from the Crato and Romualdo formations, Araripe Basin (*Araripemys barretoii* e *Cearachelys placidoi*); Upper Cretaceous from the Adamantina Formation, Bauru Supersequence (*Bauruemys elegans*); Grupo Ribeirão Boiadeiro (Pelomedusoides indet.) and Paleogene from São José de Itaboraí Basin (Podocnemididae indet.). Here we carried out a histological and microanatomical analysis on the shell bones, cervical vertebrae and long bones of Pelomedusoides including five fossil taxa and two species of recent Chelidae to compare with. The results indicate that bone compactness indexes of the shell bones are incongruous with these turtles' habitat data. Cervical vertebrae of Pelomedusoides have a conservative histological pattern showing medullary region infilled with cancellous bone surrounded by a thin layer of compact bone. Given the histological pattern of the carapace plates the podocnemidids, *Cearachelys placidoi* and one pelomedusoid have had a semiaquatic/aquatic mode of life whereas *Araripemys barretoii* has had a terrestrial lifestyle. Xifiplastron of *C. placidoi* presents spongy bone reduction from the craniocaudal axis, which becomes more compact in its caudal portion. It is also the only element which presents metaplastic ossification characterised by the incorporation of interwoven structural fiber bundles. The appendicular skeleton of the *A. barretoii* specimen indicates the attainment of sexual maturity. Lastly, the plywood-like bone found in costal plate of the Pelomedusoides indet. CR-CHA-1926 is the first report for Pleurodira. In earlier studies, this type of bone tissue was described exclusively to soft-shelled turtles, trionychids. The histological data reveal supplemental information to external shell morphology and unveil the influence of the physiological aspects to the microstructural arrangement in the appendicular bones.

Key-words: Cretaceous; osteohistology; Paleogene; turtles.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- Figura 1 – Origem evolutiva do casco de tartaruga com base em descobertas recentes no registro fóssil da linhagem do caule da tartaruga..... 48
- Figura 2 – Filogenias indicando as possíveis origens das tartarugas dentro dos Amniota. Hipóteses baseadas em dados morfológicos: A primeira hipótese (1) recupera as tartarugas como anápsidos fora do grupo coroa Sauria. A segunda hipótese (2) indica tartarugas como diápsida dentro de Sauria sendo grupo-irmão de Lepidosauria. A terceira hipótese (3) recupera as tartarugas como diápsida fora do grupo coroa Sauria. A quarta hipótese é baseada em dados moleculares e descreve as tartarugas dentro de Sauria como grupo-irmão de Archosauria..... 49
- Figura 3 – O casco das tartarugas é composto por uma carapaça (parte dorsal) e um plastrão (parte ventral). (A) Vista dorsal da carapaça de *Stereogenys libyca* Andrews, 1903. (B) Vista ventral do mesmo casco mostrando o plastrão que é unido à carapaça por uma região chamada ponte. (Abreviações: ab: escudo abdominal; ana: escudo anal; cost 1: placa costal 1; endo: entoplastrão; epi: epiplastrão; ent: endoplastrão; fem: femural; gu: gular; hu: escudo umeral; hyo: hioplastrão; hypo: hipoplastrão; in: intragular; ma 1: escudo marginal 1; me: mesoplastrão; ne: placa neural; nu: placa nugal; pec: peitoral; per 2: placa periferal 2; spg: placa suprapigal; e xip: xifiplastrão..... 51

- Figura 4 – Evolução da carapaça pela modificação da costela. A – Diapsídeos basais possuem uma caixa torácica flexível. B – *Sinosaurosphargis* do Triássico Médio. C – Espécie basal de tartaruga do Triássico Superior, *Odontochelys*. Em B e C, as costelas lateralmente projetadas foram expandidas para formar a carapaça e os músculos intercostais foram provavelmente pouco desenvolvidos. D – Tartarugas recentes. O sistema dos músculos intercostais degenera durante o desenvolvimento embrionário. Cinza: tegumento; Laranja: músculos epaxiais (dispostos dorsalmente); Vermelho: músculos hipaxiais (dispostos ventralmente) incluindo os intercostais..... 52
- Figura 5 – Exemplo de uma filogenia de Pan-Pleurodira..... 53
- Figura 6 – Paleomapas resumindo os principais eventos de dispersão (setas) dos diferentes grupos de pleuródios (círculos)..... 54
- Figura 7 – Secções histológicas do femur de *Caretta caretta* NCSUPL32. A, Osso esponjoso (ponta de seta vermelha indica cavidade de reabsorção) Imagens em luz transmitida. B, Destaque da região de C mostrando osteócitos e seus canalículos. C, Córtex externo..... 59
- Figura 8 – A–C, Tipos de matriz óssea; D–E, tecidos ósseos complexos. A – Matriz óssea lamelar em *Alligator* sp.; B – Matriz entrelaçada-fibrosa em *Dimetrodon*; C – Matriz paralela-fibrosa em *Confuciusornis*; D – Osso fibrolamelar em *Confuciusornis*; E – Sistema haversiano em *Canis latrans*..... 61

- Figura 9 – Secção transversal com estrutura díploe da costal V esquerda do trioniquídeo recente, *Apalone spinifera*. Abreviações: CB: Osso esponjoso; EC: Córtex externo; IC: Córtex interno/basal; e PS: Estrutura similar à madeira compensada (*plywood-like structure*). Imagens: B – Luz polarizada..... 63
- Figura 10 – Histologia óssea de Adocidae da Ásia Central e Mongólia. A – Córtex externo de fragmento de placa costal de “*Ferganemys*” *itemirensis* (ZIN PH 84/87). B – Córtex externo do xifiplastrão de *Shachemys* sp. (ZIN PH 2/116). Marcas de crescimento cíclico são visíveis na zona mais externa das secções. Abreviações: MCCs: Marcas de crescimento cíclico e ISF: Feixes de fibras estruturais internas. Imagens: A – Luz transmitida normal e B – Luz polarizada cruzada..... 64
- Figura 11 – Histologia do casco de *Rionegrochelys caldieroi* (MPCA-AT 26), quelídeo do Cretáceo Superior. Imagem binária usada no BONE PROFILER™. 66
- Figura 12 – Secções histológicas de tartarugas do Jurássico Médio com padrão osteoporótico. A – C: Placas costais de *Heckerochelys romani* PIN 4561. D e E: Placas periferais de *Eileanchelys waldmani* NHMUK PV R36718, R36719. Imagens: A, B e E – Luz transmitida normal; e C e D – Imagem binária usada no BONE PROFILER™. Escala: 2.0 mm..... 66

Figura 13 –	Histologia óssea de Trionychidae indeterminado (ZIN PH 3/75). Abreviações: FFEE: Feixe de fibras estruturais entrelaçadas; FFQ: Feixe de fibras quadrangulares e FSh: Fibras de Sharpey. Imagens: A – Luz transmitida; B – Luz polarizada; C e D – Luz polarizada com compensador lambda	68
Figura 14 –	Mapa geológico com indicação das seções colunares apresentadas neste trabalho. Abreviações: CP = Conceição Preta; GA = Guaribas; PB = Pedra Branca; RB = Rio da Batateira; SA = Salamanca e SO = Sobradinho	69
Figura 15 –	Mapa geológico do Grupo Bauru com secção regional	73
Figura 16 –	Mapa de localização da Bacia do Cambambe.	76
Figura 17 –	Localização geográfica da Bacia sedimentar de São José de Itaboraí no Estado do Rio de Janeiro, Brasil	77
Figura 18 –	Elementos ósseos de <i>Araripemys barretoii</i> . A, 7ª vértebra cervical em vista ventral (MPSC R 010). B, Carapaça em vista dorsal (UFRPE 5302). C e D, Casco (MPSC R 010) em vista dorsal e ventral, respectivamente. E, Úmero, ulna e rádio (MPSC R 010). F, Porção distal do úmero (MPSC R 010). G, Ulna e rádio (MPSC R 010). H, <i>Pes</i> esquerdo (MPSC R 010). I, Recorte de D evidenciando o fêmur direito (MPSC R 010). Linha branca tracejada indica o local do corte. Escala: 0,5 cm (F e H); 1 cm (A, B, C, D, E, F, G e I).	80

Figura 19 – Elementos fragmentados de *Bauruemys* (UFRPE 5470). A, Fragmento da carapaça em vista dorsal. B, Fragmento da 4ª 82 placa costal em vista ventral. C, Placa periferal em vista dorsal. D, Plastrão incompleto em vista dorsal. Linha branca tracejada indica o local do corte. Escala: 0,5 cm (B e C); 1 cm (A, D).....

Figura 20 – Elementos fragmentados de *Bauruemys* (UFRPE 5470). A, Fragmento da carapaça em vista dorsal. B, Fragmento da 4ª 84 placa costal em vista ventral. C, Placa periferal em vista dorsal. D, Plastrão incompleto em vista dorsal. Linha branca tracejada indica o local do corte. Escala: 0,5 cm (B e C); 1 cm (A, D).....

Figura 21 – Fragmentos de placas costais de Pelomedusoides indet. CR-CHA-1926 (A) e CR-CHA-1927 (B). Linha branca tracejada 85 indica o local do corte. Escala: 1 cm.

Figura 22 – Casco e 7ª vértebra cervical de *Phrynops geoffroanus* (CAV 0062-LAM). A, Carapaça em vista dorsal. B, Plastrão em 86 vista ventral. C, 7ª vértebra em vista lateral direita. Linha branca tracejada indica o local do corte. Escala: 2 cm (A e B); 1 cm (C).....

Figura 23 –	Casco e 7 ^a vértebra cervical de <i>Phrynosops geoffroanus</i> (CAV 0062-LAM). A, Carapaça em vista dorsal. B, Plastrão em vista ventral. C, 7 ^o vértebra em vista lateral direita. Linha branca tracejada indica o local do corte. Escala: 2 cm (A e B); 1 cm (C).....	87
Figura 24 –	A, Autora realiza preparação mecânica de alguns materiais de <i>Bauruemys</i> UFRPE 5470 utilizados no estudo no Laboratório de Sistemática e Paleontologia da Universidade Federal Rural de Pernambuco. B, MPSC R 010 envolvido em plastilina e imerso em solução de ácido fórmico a 3% em água.	88
Quadro 1 –	Lista com todos os elementos seccionados e analisados nesse estudo.....	89
Figura 25 –	Etapas para confecção das lâminas. A: Secção de uma amostra do elemento ósseo com a micro retífica; B e C: Amostras incluídas em resina epóxi dentro das formas de silicone; D: Blocos incluídos em resina sendo desbastados na politriz metalográfica (lixadora) arrejada com água; E: Lâmina osteohistológica finalizada e pronta para ser analisada sob microscópio ótico.	92
Figura 26 –	Representação esquemática das medidas da espessura relativa do córtex em porcentagem.	94

Figura 27 – Plastrão (A) e desenho esquemático (B) do plastrão de *Cearachelys placidoi* (UFRPE 5600) em vista ventral. Linha 96
branca tracejada indica o local do corte. Abreviações para as placas ósseas (em letras minúsculas): ent: endoplastrão; ep: epiplastrão; hyo: hioplastrão; hyp: hipoplastrão; ms: mesoplastrão; p: periferal; e xi: xifiplastrão. Abreviações para os escudos (em letras maiúsculas): AB: abnominal; AN: anal; EX: extragular; FE: femural; GU: gular; HU: humeral; M: marginal; e PC: peitoral. Legenda para o desenho esquemático: Áreas cinzas claras: sedimentos; áreas cinzas escuras: regiões com maior profundidade; linhas cinzas pontilhadas: fraturas ósseas; linhas finas contínuas: suturas entre as placas ósseas; linhas grossas contínuas: limite do casco; e linhas tracejadas: sulcos de contato entre os escudos. Escala: 1 cm.....

Figura 28 – Secção histológica do xifiplastrão em corte paralelo de *Cearachelys placidoi* (UFRPE 5600). A, Secção completa do 97
xifiplastrão. B, Porção final do xifiplastrão formada por matriz óssea entrelaçada. C, Detalhe da região interna constituída por tecido esponjoso. D, Detalhe da região distal compacta sem osso esponjoso. E, Detalhe de porção do córtex externo formada por matriz óssea paralela-fibrosa e canais vasculares orientados reticularmente. Abreviações: CE, Cavidade de erosão; CVR, Canal vascular reticular; TE, Tecido entrelaçado; e TPF, Tecido paralelo-fibroso. Imagens: Luz transmitida normal.....

Figura 29 – Secções histológicas da porção sutural entre o xifiplastrão em corte perpendicular e o ísquio em corte longitudinal de *Cearachelys placidoi* (UFRPE 5600). A, Secção completa do xifiplastrão e do ísquio. B, Região sutural entre a porção distal do ísquio e o córtex basal do xifiplastrão apresentando contato interdigitado. C, Região da metáfise do ísquio evidenciando ampla região medular preenchida por tecido ósseo esponjoso. D, Detalhe da região interna do xifiplastrão constituída por tecido esponjoso com várias cavidades de erosão. E, Detalhe da região média da diáfise, local com maior densidade de osso compacto apresentando matriz paralela-fibrosa vascularizada e LAGs (pontas de seta branca). Abreviações: CE, Cavidade de erosão; CV, Canal vascular; RM, Região medular; Six, Sutura entre o ísquio e xifiplastrão; e TPF, Tecido paralelo-fibroso. Imagens: Luz transmitida normal..... 98

Figura 30 – Secções histológicas do xifiplastrão em corte perpendicular de *Cearachelys placidoi* (UFRPE 5600). A, Secção completa do xifiplastrão. B–E, Detalhes da secção histológica evidenciando feixes de fibras estruturais entrelaçadas seccionados longitudinalmente. Secção histológica vascularizada por diversos ósteons primários. C–E, Córtex basal formado por matriz óssea entrelaçada-fibrosa na sua porção externa. Abreviações: FFESl, Feixe de fibras entrelaçadas seccionadas longitudinalmente; OP, Ósteon primário; TE, Tecido entrelaçado; e TEF, Tecido entrelaçado-fibroso. Imagens: Luz transmitida normal (A e C); Luz polarizada cruzada (B); e Luz polarizada cruzada com compensador lambda (D e E). 99

Figura 31 – Secção histológica da 7ª vértebra cervical de *Araripemys barretoii* (MPSC R 010). A, Secção histológica completa da 7ª 100
vértebra cervical. B, Lamelas circunferenciais internas circundando o canal neural. C, Detalhe das Fibras de Sharpey orientadas perpendicularmente à superfície. D, Detalhe de uma porção de córtex interno formado por matriz entrelaçada vascularizada por ósteons primários. Abreviações: CVL, Canal vascular longitudinal; FSh, Fibras de Sharpey; OP, Ósteon primário; TE, Tecido entrelaçado; e TL, Tecido lamelar. Imagens: Luz transmitida normal (A, C e D); e Luz polarizada cruzada (B).

Figura 32 – Secção histológica da 4ª placa costal em corte perpendicular de *Araripemys barretoii* (UFRPE 5302). A, Secção histológica 101
completa da 4ª placa costal. B, Córtex externo da placa costal formado por tecido paralelo-fibroso. C, Região interna da placa costal com espaços vasculares reduzidos. D e E, Córtex basal formado por tecido paralelo-fibroso zoneadas por *annuli* (pontas de seta azuis). Abreviações: CVL, Canal vascular longitudinal; Ponta de seta azul, *annulus*; e TPF, Tecido paralelo-fibroso. Imagens: Luz transmitida normal.

Figura 33 – Secção histológica da 5ª placa costal em corte paralelo de *Araripemys barretoii* (MPSC R 010). A, Secção histológica completa da 5ª placa costal. B, Estrutura tubular representa o local originário da costela cartilaginosa no embrião. C e D, Córtecx interno da placa costal formado por tecido paralelo-fibroso moderadamente vascularizado por canais primários. E, Córtecx externo da placa costal formado por tecido entrelaçado altamente vascularizado. Abreviações: CCPC, Centro de crescimento da placa costal; COB, Córtecx basal; COE, Córtecx externo; CVA, Canal vascular anastomosado; CVL, Canal vascular longitudinal; e TPF, Tecido paralelo-fibroso. Imagens: Luz transmitida normal..... 103

Figura 34 – Secção histológica da 5ª placa costal em corte perpendicular de *Araripemys barretoii* (MPSC R 010). A, Secção histológica completa da 5ª placa costal. B e C, Córtecx interno formado por tecido paralelo-fibroso interrompido por marcas de crescimento. Abreviações: COB, Córtecx basal; COE, Córtecx externo; Ponta de seta branca, Linha de pausa de crescimento; e TPF, Tecido paralelo-fibroso. Imagens: Luz transmitida normal..... 104

Figura 35 – Secção histológica da 5ª placa neural em corte paralelo de *Araripemys barretoii* (UFRPE 5302). A, Secção histológica completa da 5ª placa neural. B, Córtex interno formado por tecido entrelaçado. C, Detalhe mostra córtex exteno composto por tecido paralelo-fibro e região interna formada por pequenas cavidades de erosão. D, Porção da região interna vascularizada por ósteons secundários. Abreviações: CE, Cavidade de erosão; COB, Córtex basal; COE, Córtex externo; OP, Ósteon primário; OS, Ósteon primário; TE, Tecido entrelaçado; e TPF, Tecido paralelo-fibroso. Imagens: Luz transmitida normal..... 105

Figura 36 – Secção histológica da placa periferal em corte paralelo de *Araripemys barretoii* (MPSC R 010). A, Secção histológica completa da placa periferal. B, Córtex externo vascularizado por canais vasculares que se abrem à superfície da placa óssea. C, Córtex interno formado por tecido paralelo-fibroso. Limite entre o córtex basal e o osso esponjoso. D, Região interna formada por osso trabecular. E, Canais vasculares primários no córtex externo. Abreviações: CE, Cavidade de erosão; COB, Córtex basal; COE, Córtex externo; CVA, Canal vascular anastomosado; CVL, Canal vascular longitudinal; RI, Região interna; OES, Osso esponjoso; Ponta de seta preta, linha de reabsorção; TPF, Tecido paralelo-fibroso; e Tr, Trabécula. Imagens: Luz transmitida normal..... 106

Figura 37 – Secção histológica da epífise do úmero de *Araripemys barretoii* (MPSC R 010). A, Secção histológica completa da epífise do úmero. B, Transição entre o tecido ósseo primário do córtex e tecido remodelado. C, Detalhe de B mostrando córtex paralelo-fibroso interrompido por LAGs (pontas de seta brancas). D, Linha de reabsorção (ponta de seta preta) evidenciando a transição entre o tecido ósseo primário e o tecido remodelado. E, Tecido ósseo esponjoso na região medular formado por delgadas trabéculas. Abreviações: EI, Espaço intertrabecular; OS, Ósteon secundário; Ponta de seta branca, Linha de pausa de crescimento; Ponta de seta preta, Linha de reabsorção; TL, Tecido lamelar; e Tr, Trabécula. Imagens: Luz normal transmitida (A, B, C e E); e Luz polarizada cruzada com compensador lambda (D). 108

Figura 38 – Secção histológica da metáfise do úmero de *Araripemys barretoii* (MPSC R 010). A, Secção histológica completa da diáfise do úmero. B, Detalhe das Fibras de Sharpey orientadas perpendicularmente à superfície. C, Córtex formado por matriz paralela-fibrosa interrompido por LAGs (pontas de seta brancas). D, Córtex periosteal pouco vascularizado e córtex endosteal altamente vascularizado por ósteons primários. E, Tecido remodelado na região perimedular. Abreviações: CE, Cavidade de erosão; CVL, Canal vascular longitudinal; EI, Espaço intertrabecular; FSh, Fibras de Sharpey; OP, Ósteon primário; OS, Ósteon secundário; Ponta de seta branca, Linha de pausa de crescimento; e TPF, Tecido paralelo-fibroso. Imagens: Luz transmitida normal. 109

Figura 39 – Secção histológica da ulna de *Araripemys barretoii* (MPSC R 010). A, Secção histológica completa da ulna. B e C, Córtes 110 formado por matriz paralela-fibrosa interrompida por LAGs (pontas de seta brancas) e um *annulus* (ponta de seta azul). D, Córtes basal com regiões de remodelamento ativo representado por ósteon secundário e cavidade de erosão. Abreviações: CE, Cavidade de erosão; CM, Cavidade medular; CVL, Canal vascular longitudinal; Ponta de seta azul, *annulus*; Ponta de seta branca, Linha de pausa de crescimento; OP, Ósteon primário; OS, Ósteon secundário; e TPF, Tecido paralelo-fibroso. Imagens: Luz transmitida normal.

Figura 40 – Secção histológica do rádio de *Araripemys barretoii* (MPSC R 010). A, Secção histológica completa do rádio. B, Córtes 111 interrompido por marcas de crescimento. C, Detalhe de B mostrando córtex formado por matriz paralela-fibrosa. D, Córtes endosteal vascularizado e interrompido por LAGs e um *annulus*. Abreviações: CM, Cavidade medular; CVL, Canal vascular longitudinal; OP, Ósteon primário; Ponta de seta azul, *annulus*; Ponta de seta branca, Linha de pausa de crescimento; e TPF, Tecido paralelo-fibroso. Imagens: Luz transmitida normal.

Figura 41 – Secção histológica dos metatarsos esquerdos de *Araripemys barretoii* (MPSC R 010). A, Secção histológica completa dos metatarsos. B, Metatarso I exibindo córtex com espessura fina e osso esponjoso secundário preenchendo a região medular. C, Metatarso II mostrando processo de remodelamento ativo na região perimedular. D, Metatarso III indicando porção interna formada por osso esponjoso compacto espesso. E, Metatarso IV mostrando córtex formado por matriz paralela-fibrosa. Abreviações: EI, Espaço intertrabecular; OECE, Osso esponjoso convoluto espesso; OS, Ósteon secundário; TPF, Tecido paralelo-fibroso; e Tr, Trabécula. Imagens: Luz transmitida normal..... 113

Figura 42 – Secção histológica do fêmur de *Araripemys barretoii* (MPSC R 010). A, Secção histológica completa do fêmur. B, Córtex formado por matriz paralela-fibrosa vascularizado por canais vasculares com orientação longitudinal e radial. C, Córtex interrompido por LAGs (pontas de seta brancas) e *annulus* (ponta de seta azul). Fibras de Sharpey aparecem em algumas regiões orientadas perpendicularmente à superfície. D, A região endosteal apresenta remodelamento ativo caracterizado por ósteons secundários. Abreviações: CVL, Canal vascular longitudinal; CVR, Canal vascular reticular; EI, Espaço intertrabecular; FSh, Fibras de Sharpey; OS, Ósteon secundário; Ponta de seta azul, *annulus*; Ponta de seta branca, Linha de pausa de crescimento; TPF, Tecido paralelo-fibroso; e Tr, Trabécula. Imagens: Luz transmitida normal. 114

Secção histológica da 4ª placa costal em corte paralelo de *Bauruemys elegans* (UFRPE 5470). A, Secção histológica completa da placa costal. B, Córtex basal na região de transição entre costela-placa costal e porções com fibras de Sharpey. C, LAGs (pontas de seta brancas) interrompem a deposição da matriz óssea no córtex basal. Uma linha de reabsorção (ponta de seta preta) indica o limite entre o córtex basal e a região interna. D, Córtex basal formado por matriz paralela-fibrosa. E, Região interna formada por osso remodelado esponjoso e porções de tecido ósseo primário intersticial. F, Córtex externo com canais vasculares de orientação reticular. G, Córtex externo apresentando LAGs (pontas de seta brancas). Abreviações: COB, Córtex basal; COE, Córtex externo; CVR, Canal vascular reticular; EI, Espaço intertrabecular; FSh, Fibras de Sharpey; OES, Osso esponjoso; OP, Ósteon primário; Ponta de seta branca, Linha de pausa de crescimento; Ponta de seta preta, Linha de reabsorção; TE, Tecido entrelaçado; TL, Tecido lamelar; TP, Tecido primário; TPF, Tecido paralelo-fibroso; e Tr, Trabécula. Imagens: Luz transmitida normal (A, B, C, D, F e G); e Luz polarizada cruzada com compensador lambda (E).....

Secção histológica da 2ª placa costal em corte perpendicular de *Bauruemys elegans* (UFRPE 5470). A, Secção histológica completa da placa costal. B, Córtex externo caracterizado por uma ampla rede vascular com padrão reticular. C, Regiões do córtex externo com escassos canais vasculares orientados longitudinalmente. D, Região interna formada por osso trabecular. E, Detalhe de um espaço intertrabecular na região interna. F, Córtex basal moderadamente vascularizado. G, Detalhe do córtex basal formado por matriz paralela-fibrosa interrompido por LAGs (pontas de seta brancas) e canal vascular oblíquo. H, Linha de rebsorção (ponta de seta preta) definindo o limite entre córtex basal e região interna. Abreviações: COB, Córtex basal; COE, Córtex externo; CVA, Canal vascular anastomosado; CVL, Canal vascular longitudinal; CVO, Canal vascular oblíquo; CVR, Canal vascular reticular; EI, Espaço intertrabecular; OES, Osso esponjoso; OP, Ósteon primário; Ponta de seta branca, Linha de pausa de crescimento; TE, Tecido entrelaçado; TPF, Tecido paralelo-fibroso; e Tr, Trabécula. Imagens: Luz transmitida normal.....

Secção histológica da placa neural em corte paralelo de *Bauruemys elegans* (UFRPE 5470). A, Secção histológica completa da placa neural. B, Córtex externo formado por matriz óssea entrelaçada e LAGs (pontas de seta brancas). C, Região interna formada por osso remodelado esponjoso e porções de tecido ósseo primário intersticial. D, Detalhe da abrupta transição entre córtex basal compacto e região interna trabecular. E, Córtex basal formado por matriz óssea paralela-fibrosa, enquanto as trabéculas da região interna são formadas por matriz lamelar. F, Córtex externo vascularizado por uma ampla rede vascular com padrão reticular. G, Córtex basal com regiões de remodelamento ativo e paradas de crescimento (pontas de seta brancas). Abreviações: COB, Córtex basal; COE, Córtex externo; CVR, Canal vascular reticular; EI, Espaço intertrabecular; OES, Osso esponjoso; OP, Ósteon primário; OS, Ósteon secundário; Ponta de seta branca, Linha de pausa de crescimento; TE, Tecido entrelaçado; TL, Tecido lamelar; TP, Tecido primário; TPF, Tecido paralelo-fibroso; e Tr, Trabécula. Imagens: Luz transmitida normal (A, B, E e F); e Luz polarizada cruzada com compensador lambda (C, D, e G).....

Secção histológica da placa neural em corte perpendicular de *Bauruemys elegans* (UFRPE 5470). A, Secção histológica completa da placa neural. B, Córtex basal com canais vasculares orientados longitudinalmente. C, Detalhe da porção mais externa do córtex basal com LAGs (pontas de seta brancas) e fibras de Sharpey. D, Região interna formada por osso remodelado esponjoso e porções de tecido ósseo primário intersticial. Alguns feixes de fibras estruturais também são observados nesta região. E, Córtex externo com ampla rede vascular de padrão reticular e um *annulus* (ponta de seta azul). F, Córtex basal na região de transição entre arco neural–placa neural mostrando porções com fibras de Sharpey e tecido ósseo esponjoso. G, Córtex externo formado por matriz óssea entrelaçada. Abreviações: CVL, Canal vascular longitudinal; CVR, Canal vascular reticular; COB, Córtex basal; COE, Córtex externo; EI, Espaço intertrabecular; FE, Fibras estruturais; FSh, Fibras de Sharpey; OES, Osso esponjoso; OS, Ósteon secundário; Ponta de seta azul, *annulus*; Ponta de seta branca, Linha de pausa de crescimento; TE, Tecido entrelaçado; TL, Tecido lamelar; TP, Tecido primário; e TPF, Tecido paralelo-fibroso. Imagens: Luz transmitida normal (A, B, C, E, F e G); e Luz polarizada cruzada com compensador lambda (D).....

Figura 47 – Secção histológica da placa periferal em corte perpendicular de *Bauruemys elegans* (UFRPE 5470). A, Secção histológica completa da placa periferal. B, Trabéculas delgadas formando o osso esponjoso. C e D, Osso compacto com canais vasculares secundários. E, Córtex externo de fina espessura formado por matriz óssea paralela-fibrosa. Abreviações: COB, Córtex basal; e COE, Córtex externo. Imagens: Luz transmitida normal.

Secção histológica do xifiplastrão de *Bauruemys elegans* (UFRPE 5470). A, Secção histológica completa do xifiplastrão. B, Córtex externo com canais vasculares orientados longitudinalmente e reticularmente. Porções do córtex apresentam LAGs (pontas de seta brancas), algumas bem marcadas e outras mais suaves. C, Uma provável linha de reabsorção (ponta de seta preta) no córtex basal. D, Região interna formada por tecido ósseo remodelado trabecular. E, Detalhe da região interna, o tecido ósseo trabecular é formado por matriz lamelar depositada secundariamente e porções de tecido ósseo primário intersticial. F, Porções do córtex basal perto da região de sutura entre pubis–xifiplastrão exibem remodelamento ativo com presença de fibras de Sharpey orientadas perpendicularmente à superfície. G, Córtex basal formado por matriz óssea paralela-fibrosa vascularizada por osteons primários e secundários. Abreviações: CVR, Canal vascular reticular; EI, Espaço intertrabecular; FSh, Fibras de Sharpey; OP, Ósteon primário; OS, Ósteon secundário; OSA, Ósteons secundários anastomosados; Ponta de seta branca, Linha de pausa de crescimento; Ponta de seta preta, Linha de reabsorção; TL, Tecido lamelar; TP, Tecido primário; TPF, Tecido paralelo-fibroso; e Tr, Trabécula. Imagens: Luz transmitida normal (A, B, C, F e G); e Luz polarizada cruzada com compensador lambda (D e E).

Secção histológica do fragmento da 3^a placa costal em corte paralelo de Podocnemididae indet. (DGM 339-R). A, Secção completa da placa costal. B, Detalhe mostrando a estrutura díploe da placa costal. C, Córtex externo apresenta rede vascular com padrão reticular. D, Região interna formada por cavidades de erosão e córtex basal invadido por remodelamento representado por ósteon secundário. E, Córtex basal formado por tecido lamelar-zonal com aspecto estratificado. Detalhe da linha de reabsorção (ponta de seta preta) delimitando a área do ósteon secundário e marcas de crescimento, LAGs (pontas de seta brancas) e *annuli* (pontas de seta azuis). Abreviações: CE, Cavidade de erosão; CVR, Canal vascular reticular; OS, Ósteon secundário; Ponta de seta azul, *annulus*; Ponta de seta branca, Linha de pausa de crescimento; Ponta de seta preta, linha de reabsorção; TE, Tecido entrelaçado; TL, Tecido lamelar; e TLZ, Tecido lamelar-zonal. Imagens: Luz transmitida normal (A, C e E); Luz polarizada cruzada (D); e Luz polarizada cruzada com compensador lambda (B).....

Secção histológica do fragmento da 3ª placa costal em corte perpendicular do Podocnemididae indet. (DGM 339-R). A, 127
Secção completa da placa costal. B, Córtex externo formado por matriz entrelaçada-fibrosa vascularizada por ósteons primários e canais vasculares. C, Região interna formada por cavidades de erosão circundadas por matriz lamelar depositada de maneira centrípeta. D, Córtex externo apresenta LAGs (pontas de seta brancas). E, Córtex basal formado por matriz lamelar-zonal exibindo LAGs (pontas de seta brancas). F, Porção do córtex basal apresentando evidências de remodelamento ativo. G, Porção de tecido entrelaçado no córtex externo. Abreviações: CE, Cavidade de erosão; COB, Córtex basal; COE, Córtex externo; CVL, Canal vascular longitudinal; CVR, Canal vascular reticular; OES, Osso esponjoso; OP, Ósteon primário; Ponta de seta branca, Linha de pausa de crescimento; TE, Tecido entrelaçado; TEF, Tecido entrelaçado-fibroso; TL, Tecido lamelar; e TLZ, Tecido lamelar-zonal. Imagens: Luz transmitida normal (A, B, D, E, F e G); e Luz polarizada cruzada com compensador lambda (C). ...

Figura 51 – Histologia de um fragmento de placa costal de um Pelomedusoides indet. (CR-CHA-1926). A, Córtex externo formado por extenso padrão vascular reticular. B, Notam-se lamelas com padrão de extinção exibindo zonas claras e escuras no córtex basal. C, Estrutura díploe da placa costal. D, Detalhe do padrão *twisted plywood-like* do córtex basal. Notam-se camadas com fibras orientadas horizontalmente e outras camadas com fibras que mudam drasticamente o ângulo semelhante ao movimento de “retorno”. Prováveis *annuli* (pontas de seta azuis) também são observadas na região. Abreviações: CE, Cavidade de erosão; CVR, Canal vascular reticular; Ponta de seta azul, *annulus*; TL, Tecido lamelar; e TLZ, Tecido lamelar-zonal. Imagens: Luz transmitida normal (A, e D); e Luz polarizada cruzada (B e C)..... 129

Figura 52 – Histologia de um fragmento de placa costal de um Pelomedusoides indet. (CR-CHA-1927). A, Ilhas de tecido ósseo primário circundadas por tecido remodelado. B, Tecido ósseo primário com padrão de extinção caracterizado por zonas claras e escuras. C, O remodelamento é completamente caracterizado por tecido ósseo Haversiano. D, O tecido ósseo Haversiano é formado por arranjos de ósteons secundários de diferentes gerações. Notam-se porções de tecido primário paralelo-fibroso interrompido por diversas LAGs. Abreviações: OS, Ósteon secundário; Ponta de seta branca, Linha de pausa de crescimento; TH, Tecido Haversiano; e TPF, Tecido paralelo-fibroso. Imagens: Luz transmitida normal (A); e Luz polarizada cruzada com compensador lambda (B, C e D)..... 130

Secção histológica da 7^a vértebra cervical do Chelidae recente *Phrynops Geoffroanus* (CR-CHA-1926). A, Secção histológica completa da 7^a vértebra cervical. B, Região do pleurocentrum apresenta feixes de fibras seccionadas longitudinalmente. C e D, Porções mostrando remodelamento ativo caracterizado por ósteons secundários de diferentes gerações e cavidades de erosão alongadas delimitadas por tecido lamelar. E, Detalhe mostrando o contato sutural entre o pleurocentrum e o intercentrum. Região da sutura demonstra presença de ossificação endocondral com cartilagem calcificada. F, Porção de córtex primário formado por matriz entrelaçada vascularizada por ósteons primários e canais vasculares. Abreviações: CC, Cartilagem calcificada; CVR, Canal vacular reticular; FE, Fibras estruturais; OP, Ósteon primário; OS, Ósteon secundário; St, Sutura; TE, Tecido entrelaçado; e TL, Tecido lamelar. Imagens: Luz transmitida normal (A, E e F); e Luz polarizada cruzada (B, C e D).

Secção histológica da 3ª placa costal direita do Chelidae recente *Phrynops geoffroanus* (CAV 0062-LAM). A, Secção histológica completa da 3ª placa costal. B, Região interna formada por trabéculas. C, Matriz lamelar depositada de forma centrípeta ao redor do ósteon secundário e tecido ósseo primário intersticial intertrabecular. D, Canal vascular primário orientado longitudinalmente no córtex basal e osso esponjoso na região interna. E, Detalhe do córtex externo formado por matriz óssea entrelaçada com abundância de lacunas celulares. F, Córtex externo com vascularização reticular e região interna formada por tecido esponjoso. G, Detalhe mostra ósteons primários circundados por matriz lamelar no córtex basal. Abreviações: CE, Cavidade de erosão; COB, Córtex basal; COE, Córtex externo; CVL, Canal vascular longitudinal; CVR, Canal vascular reticular; EI, Espaço intertrabecular; OES, Osso esponjoso; OP, Ósteon primário; OS, Ósteon secundário; TE, Tecido entrelaçado; TL, Tecido lamelar; TP, Tecido primário; e Tr, Trabécula. Imagens: Luz transmitida normal.

Secção histológica da 3^a placa costal esquerda do Chelidae recente *Phrynops Geoffroanus* (CAV 0062-LAM). A, Secção histológica completa da 3^a placa costal. B, Trabéculas e cavidades de erosão indicam remodelamento ativo na região interna. C, Detalhe do córtex externo mostra canal vascular primário anastomosado. D, Córtex externo com padrão reticular de vascularização e região interna formada por tecido ósseo esponjoso. E, Detalhe da matriz lamelar delimitando uma cavidade de erosão na região interna. F, Detalhe mostra escudo queratinoso sobreposto ao córtex externo. G, Detalhe da região interna mostra porção formada por matriz entrelaçada e outra parte constituída por matriz paralela-fibrosa. Abreviações: CE, Cavidade de erosão; COB, Córtex basal; COE, Córtex externo; CVA, Canal vascular anastomosado; CVR, Canal vascular reticular; EI, Espaço intertrabecular; EQ, Escudo queratinoso; OES, Osso esponjoso; TE, Tecido entrelaçado; TL, Tecido lamelar; TPF, Tecido paralelo-fibroso; e Tr, Trabécula. Imagens: Luz transmitida normal.....

Secção histológica do Epi/Hioplastrão do Chelidae recente *Phrynops geoffroanus* (CAV 0062-LAM). A, Secção histológica completa do Epi/Hioplastrão. B, Transição entre córtex basal vascularizado por canais vasculares primários anastomosados e região interna formada por tecido ósseo esponjoso. C, Porções do córtex basal e região interna formada por complexo fibrolamelar. D, Fina camada de tecido conjuntivo depositada entre o escudo queratinoso e o córtex externo. Possível marca de crescimento (ponta de seta branca) no escudo queratinoso. E, Detalhe de C, mostrando remodelamento ativo na região interna com ósteon secundário delimitado por matriz lamelar. Abreviações: CE, Cavidade de erosão; COB, Córtex basal; COE, Córtex externo; CVA, Canal vascular anastomosado; CVR, canal vascular reticular; EQ, Escudo queratinoso; OES, Osso esponjoso; OP, Ósteon primário; OS, Ósteon secundário; Ponta de seta branca, Linha de pausa de crescimento; TE, Tecido entrelaçado; e TL, Tecido lamelar. Imagens: Luz transmitida normal.....

Secção histológica do Hipo/Xifiplastrão do Chelidae recente *Phrynops geoffroanus* (CAV 0062-LAM). A, Secção histológica completa do Hipo/Xifiplastrão. B, Transição entre córtex basal vascularizado por canais vasculares primários anastomosados e região interna formada por tecido ósseo esponjoso. Na margem mais superficial do córtex basal houve a deposição de matriz paralela-fibrosa sobreposta às fibras de Sharpey. C, Camada de tecido conjuntivo depositada entre o escudo queratinoso e córtex externo. Nessa região observamos a presença de fibras de Sharpey. D, Detalhe de matriz lamelar e matriz entrelaçada na região interna. Nota-se a mudança na morfologia das lacunas das células nas diferentes matrizes ósseas. E, Escudo queratinoso sobreposto ao córtex externo. Abreviações: CE, Cavidade de erosão; COB, Córtex basal; COE, Córtex externo; CVA, Canal vascular anastomosado; CVL, Canal vascular longitudinal; EQ, Escudo queratinoso; FSh, Fibras de Sharpey; OES, Osso esponjoso; TE, Tecido entrelaçado; TEF, Tecido entrelaçado-fibroso; TL, Tecido lamelar; e TPF, Tecido paralelo-fibroso. Imagens: Luz transmitida normal.....

Figura 58 – Secção histológica do fragmento da 8ª vértebra cervical do Chelidae recente *Platemys platycephala* (CR-CHA-1926). A, 139
Secção completa do fragmento da 8ª vértebra cervical. B, Trabéculas e espaços vasculares do tecido esponjoso. C, Osso esponjoso remodelado destacado e na zona de extinção observa-se cartilagem calcificada. D, Inúmeras vesículas globulosas formam os *globuli ossei* constituindo a zona endocondral. Abreviações: CC, Cartilagem calcificada; CE, Cavidade de erosão; e EI, Espaço intertrabecular. Imagens: Luz transmitida normal (A, B, D e D); e Luz polarizada cruzada (C).

Figura 59 – Imagens binárias das secções histológicas do casco usadas para análise de compactação óssea. O tecido ósseo é representado 145
em preto, enquanto que os canais vasculares, cavidades de reabsorção e cavidades medulares são representados em branco. A –D, *Bauruemys elegans*, Placa neural em corte paralelo (A) e em corte perpendicular (B). 4ª placa costal em corte paralelo (C) e 2ª placa costal em corte perpendicular (D). E – I, *Araripemys barretoii*, 4ª placa costal em corte perpendicular (E), e 5ª placa costal em corte perpendicular (F) e paralelo (G). H, 5ª placa neural em corte perpendicular. I, Placa periferal em corte paralelo. J – L, Podocnemididae indet., 3ª placa costal em corte paralelo (J) e em corte perpendicular (L). M –N, *Phrynops geoffroanus* 3ª placa costal direita (M) e esquerda (N) em corte perpendicular. O, Placa periferal em corte perpendicular de *Bauruemys* sp. P – Q, *Phrynops geoffroanus*, Epi/Hioplacrão em corte paralelo (P) Hipo/Xifiplacrão em corte paralelo (Q). R, *Bauruemys elegans*, Xifiplacrão em corte perpendicular. S, Xifiplacrão de *Cearachelys placidoi* em corte perpendicular.

Figura 60 –

Imagens binárias das secções histológicas do esqueleto axial e apendicular usadas para análise de compactação óssea. O tecido ósseo é representado em preto, enquanto que os canais vasculares, cavidades de reabsorção e cavidades medulares são representados em branco. A, 7^a vértebra cervical em corte transversal de *Araripemys barretoii*. B, 7^a vértebra cervical em corte transversal de *Phrynops geoffroanus*, C, 8^a vértebra cervical em corte transversal de *Platemys platycephala*. D – H, *Araripemys barretoii*, Ulna em corte transversal (D). Úmero em corte transversal da epífise (E) e da diáfise (F). Rádio em corte transversal (G). Metatarsos I, II, III e IV em corte transversal (H).

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

CAV	Centro Acadêmico de Vitória
CC	Cartilagem calcificada
CCPC	Centro de crescimento da placa costal
CE	Cavidade de erosão
CM	Cavidade medular
COB	Córtex basal
COE	Córtex externo
CR-CHA	Coleção Referência – Chapada, Museu de História Natural Casa Dom Aquino
CV	Canal vascular
CVA	Canal vascular anastomosado
CVL	Canal vascular longitudinal
CVO	Canal vascular oblíquo
CVP	Canal vascular primário
CVR	Canal vascular reticular
DGM	Diretório de Geologia e Mineralogia
EI	Espaço intertrabecular
EQ	Escudo queratinoso
FE	Fibras estruturais
FFEsI	Feixe de fibras estruturais entrelaçadas seccionadas longitudinalmente
FSh	Fibras de Sharpey
MPSC	Museu de Paleontologia Plácido Cidade Nuvens, Santana do Cariri
OECE	Osso esponjoso compacto espesso (<i>compact</i> ou <i>compacted coarse cancelous bone</i>)
OES	Osso esponjoso
OP	Ósteon primário
OS	Ósteon secundário
OSA	Ósteons secundários anastomosados
RI	Região interna
RM	Região medular
Six	Sutura entre o ísquio e o xifiplastrão
St	Sutura

TE	Tecido entrelaçado
TEF	Tecido entrelaçado-fibroso
TH	Tecido haversiano
TL	Tecido lamelar
TLZ	Tecido lamelar-zonal
TP	Tecido primário
TPF	Tecido paralelo-fibroso
Tr	Trabécula
UFRPE	Universidade Federal Rural de Pernambuco

LISTA DE SÍMBOLOS



annulus



Linha de pausa de crescimento (*Line of arrested growth*, LAG)



Linha de reabsorção

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	44
2	OBJETIVOS	46
2.1	OBJETIVO GERAL.....	46
2.2	OBJETIVOS ESPECÍFICOS	46
3	REFERENCIAL TEÓRICO	47
3.1	TESTUDINES.....	47
3.1.1	Classificação e contexto evolutivo	47
3.1.2	Morfologia geral e hábitos de vida	49
3.1.3	Distribuição geográfica	52
3.1.4	Registro fóssil e distribuição no Brasil	55
3.2	TECIDO ÓSSEO: MICROANATOMIA E MICROESTRUTURA.....	57
3.2.1	Características gerais, tipos celulares e de tecido	57
3.2.2	Aspectos paleohistológicos e microestruturais em Testudines	63
3.3	GEOLOGIA REGIONAL.....	68
3.3.1	Bacia do Araripe	68
3.3.2	Superssequência Bauru	71
3.3.3	Bacia do Cambambe	74
3.3.4	Bacia de São José de Itaboraí	76
4	MATERIAL E MÉTODOS	78
4.1	MATERIAL	78
4.2	SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA	78
4.3	PREPARAÇÃO MECÂNICA E QUÍMICA DOS ESPÉCIMES.....	87
4.4	PREPARAÇÃO DAS LÂMINAS OSTEOHISTOLÓGICAS	88
4.5	PARÂMETROS OSTEOHISTOLÓGICOS ANALISADOS	92
4.6	ANÁLISES DAS SECÇÕES HISTOLÓGICAS	93
4.7	EDIÇÃO DE IMAGENS	94
4	RESULTADOS	95
5.1	DESCRIÇÃO OSTEOLOGICA DAS PLACAS E ESCUDOS DE <i>CEARACHELYS PLACIDOI</i>	95
5.2	DESCRIÇÃO OSTEOHISTOLÓGICA E MICROANATÔMICA	96
5.2.1	<i>Cearachelys placidoi</i>	96

5.2.2	<i>Araripemys barreto</i> (Vértebra cervical VII)	99
5.2.3	<i>Araripemys barreto</i> (Placa costal IV).....	100
5.2.4	<i>Araripemys barreto</i> (Placa costal V)	101
5.2.5	<i>Araripemys barreto</i> (Placa neural V).....	104
5.2.6	<i>Araripemys barreto</i> (Placa periferal).....	105
5.2.7	<i>Araripemys barreto</i> (Úmero)	106
5.2.8	<i>Araripemys barreto</i> (Ulna).....	110
5.2.9	<i>Araripemys barreto</i> (Rádio)	111
5.2.10	<i>Araripemys barreto</i> (Metatarsos esquerdos)	112
5.2.11	<i>Araripemys barreto</i> (Fêmur)	113
5.2.12	<i>Bauruemys elegans</i>	115
5.2.12.1	Placas costais	115
5.2.12.2	Placas neurais	118
5.2.12.3	Placa periferal.....	121
5.2.12.4	Xifiplastrão	123
5.2.13	Podocnemididae indet. (Placa costal III)	125
5.2.14	Pelomedusoides indet. (Placa costal indet. CR-CHA-1926)	128
5.2.15	Pelomedusoides indet. (Placa costal indet. CR-CHA-1927)	129
5.2.16	<i>Phrynops geoffroanus</i> (Vértebra cervical VII).....	130
5.2.17	<i>Phrynops geoffroanus</i> (Placas costais III).....	131
5.2.18	<i>Phrynops geoffroanus</i> (Epi/Hioplastrão)	135
5.2.19	<i>Phrynops geoffroanus</i> (Hipo/Xifiplastrão).....	136
5.2.20	<i>Platemys platycephala</i> (Vértebra cervical VIII)	139
6	DISCUSSÃO	140
6.1	A RELAÇÃO ENTRE A ORIGEM DO CASCO E SUA OSTEOHISTOLOGIA	140
6.1.1	Fibras de Sharpey	143
6.1.2	Marcas de crescimento	144
6.2	MICROANATOMIA DO CASCO E HÁBITOS DE VIDA	144
6.3	PRESENÇA DE TECIDO SECUNDÁRIO REMODELADO.....	150
6.4	CARTILAGEM E FIBRAS DE SHARPEY EM VÉRTEBRAS CERVICAIS	151
6.5	VARIAÇÃO OSTEOHISTOLÓGICA E MICROANATÔMICA ENTRE O ESQUELETO APENDICULAR.....	151
6.5.1	Microestruturas e esqueletocronologia em ossos longos de <i>Araripemys barreto</i>: maturidade sexual e ontogenia	153

6.6	PRESENÇA DO PADRÃO <i>PLYWOOD-LIKE</i> EM PELOMEDUSOIDES.....	155
7	CONCLUSÃO	156
	REFERÊNCIAS	158

1 INTRODUÇÃO

Testudines tem origem durante o Triássico Médio e atualmente possui duas linhagens viventes: Pleurodira e Cryptodira (SCHOCH; SUES, 2015). Os representantes do clado são identificados pelo plano corporal único dentre os amniotas, o casco formado por carapaça e plastrão (GAFFNEY; MEYLAN; WYSS, 1991; JOYCE; PARHAM; GAUTHIER, 2004). As famílias Araripemydidae, Euraxemydidae, Bothremydidae, Podocnemididae e Pelomedusidae formam o clado Pelomedusoides (ANTUNES; BROIN, 2009; GAFFNEY; KRAUSE; ZALMOUT, 2009) que é um dos dois clados coronais de Pleurodira, sendo o outro grupo, Chelidae (Cheloides) (SCHEYER; SÁNCHEZ-VILLAGRA, 2007). A exceção dos Pelomedusidae, todas as outras quatro famílias de Pelomedusoides possuem registros no Cretáceo no Brasil. Atualmente, há pleuródiros das famílias: Chelidae (América do Sul, Austrália, Papua-Nova Guiné e Ásia), Pelomedusidae *sensu stricto* (dois gêneros e 17 espécies; África) e Podocnemididae (três gêneros e oito espécies; América do Sul e Madagascar) embora a distribuição desta última família no passado tenha sido mais ampla; fósseis foram encontrados na Europa, na Ásia e nos continentes africano e norte-americano (FERREIRA et al., 2018; GAFFNEY; TONG; MEYLAN, 2006; LAPPARENT de BROIN, 2000; PÉREZ-GARCÍA, 2019; ROMANO et al., 2014).

O casco desempenha funções fundamentais ao longo do processo evolutivo do grupo, por exemplo, proteção contra predação, tamponamento do pH sanguíneo e atua como reservatório de água e lipídeos (CLARAC et al., 2020; GILBERT et al., 2001), além de ter restringido a locomoção terrestre desses animais (LYSON et al., 2016). Os pleuródiros são menos diversos que os criptódios, porém seus representantes fósseis são amplamente distribuídos em regiões anteriormente pertencentes ao Gondwana sendo encontrados em importantes depósitos fossilíferos datando desde o Jurássico Superior, da Formação Jagua, oeste de Cuba (JOYCE; PARHAM; GAUTHIER, 2004; DE LA FUENTE; ITURRALDE-VICENT, 2001). No Brasil, o registro mais antigo pertence ao Cretáceo Inferior da Bacia Sergipe–Alagoas (ROMANO et al., 2014).

No presente trabalho realizamos o estudo osteohistológico e microanatômico de Pelomedusoides fósseis, provenientes das seguintes unidades litoestratigráficas: Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe (Formações Crato e Romualdo) *Araripemys barretoii* Price, 1973 e *Cearachelys placidoi* Gaffney, Campos & Hirayama, 2001; Cretáceo Superior da Bacia Paraná (Formação Adamantina) *Bauruemys elegans* (SUÁREZ, 1969); do Grupo Ribeirão Boiadero (KUHNS et al., 2018) Pelomedusoides indet.; e Paleógeno da Bacia de São José de

Itaboraí (Podocnemididae indet.). Utilizamos nas análises comparativas os Chelidae atuais *Phrynops geoffroanus* (Schweigger, 1812) e *Platemys platycephala* (Schneider, 1792).

Estudos evidenciaram a relação entre o arranjo microestrutural do casco com os hábitos de vida das tartarugas (CERDA; STERLI; SCHEYER, 2016), valor sistemático para trioniquídeos (NAKAJIMA et al., 2017) e informação de apoio para origem do casco (SCHEYER; SÁNCHEZ-VILLAGRA, 2007). Este é o primeiro estudo paleohistológico compreensivo e avançado conduzido em tartarugas fósseis do Brasil, visando elucidar informações paleoecológicas sobre o casco, esqueleto axial e apendicular.

2 OBJETIVOS

No tópico a seguir apresentamos os objetivos do nosso estudo.

2.1 OBJETIVO GERAL

Descrever para comparar osteohistologicamente os Pelomedusoides (*Araripemys barretoii*, *Cearachelys placidoi*, *Bauruemys elegans*, um Podocnemidídeo indet. e dois Pelomedusoides indet.) do Cretáceo e do Paleógeno brasileiro para elucidar questões paleoecológicas que podem ser determinadas a partir da microestrutura e microanatomia óssea.

2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Descrever a osteohistologia dos espécimes analisados;
- Caracterizar a microanatomia óssea dos Pelomedusoides do casco e dos esqueletos axial e apendicular;
- Testar se ocorrem padrões adaptativos osteohistológicos relacionados à ecologia dos táxons;
- Verificar o estágio ontogenético dos espécimes;
- Comparar o arranjo microestrutural do casco de *Araripemys barretoii*, *Cearachelys placidoi*, *Bauruemys elegans*, um Podocnemidadae indet. e dois Pelomedusoides indet.;
- Estimar características histológicas com valor sistemático.

3 REFERENCIAL TEÓRICO

Neste tópico abordamos os aspectos gerais da biologia, morfologia, sistemática e distribuição geográfica dos Testudines em questão. Além disso, realizamos um levantamento sobre a osteohistologia desses amniotas.

3.1 TESTUDINES

Os Testudines Batsch, 1788 são amniotas com condição de crânio anapsida que incluem 356 espécies viventes que habitam diversos ambientes: terrestres ou aquáticos (TURTLE TAXONOMY WORKING GROUP, 2017). De acordo com Joyce, Parham e Gauthier (2004) o clado Testudines compreende o mais recente ancestral de *Chelonia mydas* Linnaeus, 1758 e *Chelus fimbriatus* Schneider, 1783 e seus descendentes. A maioria dos estudos paleontológicos apoia o padrão anapsida como apomórfica para Testudines (ZARDOYA; MEYER, 2001), porém após a descoberta de *Pappochelys* do Triássico Médio da Alemanha, a qual apresenta crânio diapsido à condição anápsida foi retomada como sendo secundária (SCHOCH; SUES, 2015).

3.1.1 Classificação e contexto evolutivo

Este clado possui duas linhagens viventes: Pleurodira e Criptodira (GAFFNEY; MEYLAN; WYSS, 1991). Pleuródios viventes (93 espécies) são menos diversos que os criptódios (RHONDIN et al., 2018) e com uma distribuição geográfica atual menor do que os criptódios. Atualmente os pleuródios são encontrados apenas no hemisfério sul, nas regiões tropical e intertropical do globo (FERREIRA et al., 2018; PÉREZ-GARCÍA; CHAPMAN, 2017; TURTLE TAXONOMY WORKING GROUP, 2017) e estão restritos aos ambientes dulciaquícolas (GAFFNEY; TONG; MEYLAN, 2006), embora, alguns quelídeos tolerem níveis mais altos de salinidade (BOWER et al., 2016) a maioria dos Testudines recentes também apresenta hábitos aquáticos (ANQUETIN, 2011; SCHEYER et al., 2014).

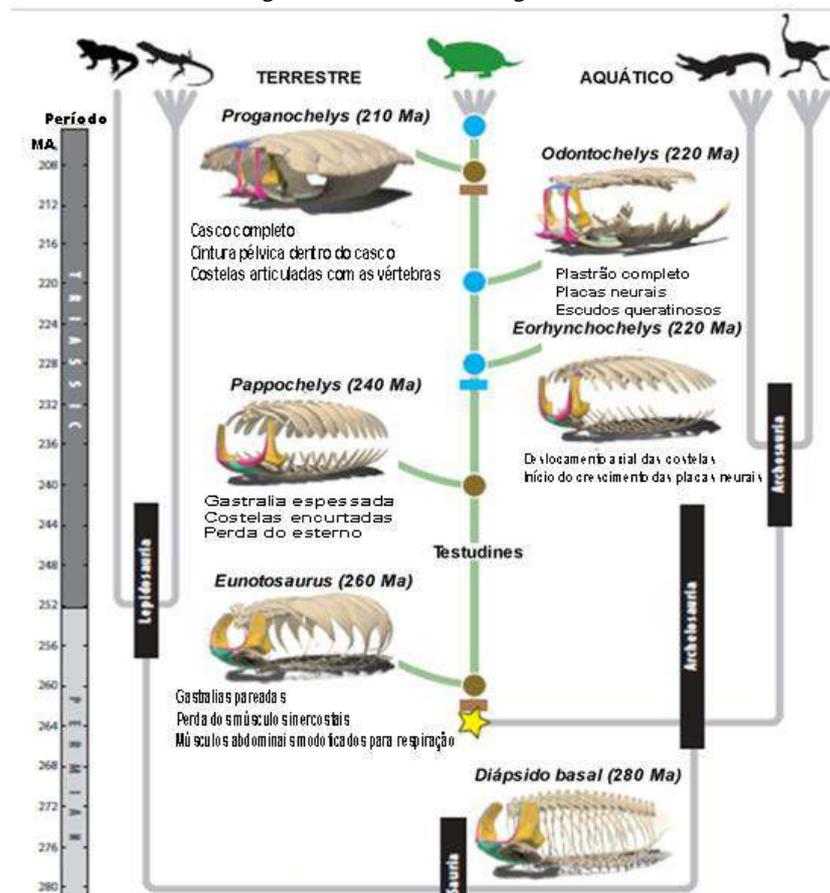
Os Pleurodira possuem a característica de dobrar o pescoço para o lado para ocultar a cabeça no interior do casco. Diferentemente dos criptódios, que recolhem a cabeça retraindo o pescoço verticalmente, por exemplo, os jabutis, as tartarugas gigantes das ilhas Galápagos e as tartarugas marinhas que mesmo sendo criptódios, perderam a habilidade de retraindo o pescoço (JONES et al., 2012). Embora, inicialmente os animais não possuíssem a habilidade

de retração do pescoço, esse mecanismo evoluiu independentemente nas duas linhagens (ANQUETIN; TONG; CLAUDE, 2017).

Testudines apresenta os seguintes estados de caracteres únicos ao grupo: quantidade reduzida de vértebras dorsais alongadas, que diminuem em comprimento antero-posterior; articulação das costelas dorsais com duas vértebras adjacentes ao longo do plastrão formado a partir da interclavícula, clavículas e gastralia em interação com a derme; carapaça formada pelas costelas, vértebras em interação com a derme; a posição única da cintura escapular em relação à caixa torácica (JOYCE, 2013).

A posição filogenética dos Pan-Testudines entre os sauropsídeos tem sido uma questão de controvérsia. O registro fóssil mostra formas basais tais como, *Eunotosaurus* do Permiano, *Odontochelys* do Carniano e *Proganochelys* do Retiano (Fig. 1) (LYSON; BEVER, 2020; LI et al. 2011) e *Pappochelys rosinae* do Anisiano (SCHOCH; SUES, 2015). Esta última possui características plesiomórficas quando comparada à *Proganochelys* e *Odontochelys* (SCHOCH; SUES, 2015).

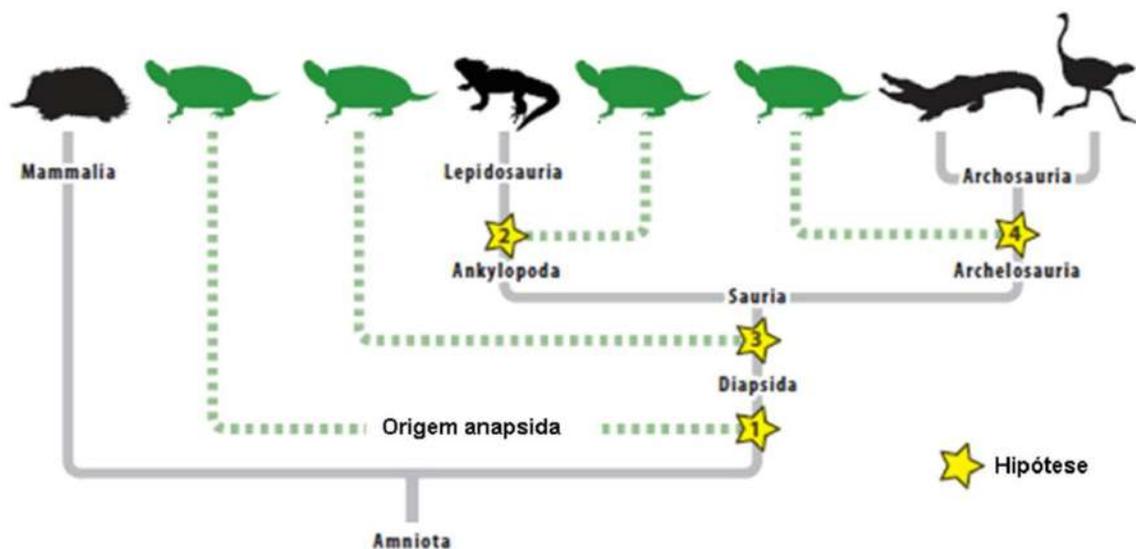
Figura 1 – Origem evolutiva do casco de tartaruga com base em descobertas recentes no registro fóssil da linhagem do caule da tartaruga.



Fonte: Retirado de Lyson e Bever (2020).

Alguns estudos moleculares confirmaram a hipótese de que Testudines seja um grupo-irmão de Archosauria (CHIARI et al., 2012; CRAWFORD et al., 2012). Crawford et al. (2015) lançaram a hipótese filogenética do clado Archelosauria (Fig. 2), neste clado Testudines e Archosauria são grupos-irmãos. Na análise de Schoch e Sues (2015) Pan-Testudines é posicionado em Lepidosauromorpha, mais próximo aos sauropterígiois, já em Schoch e Sues (2018) resulta em uma politomia do grupo junto a outros diápsidos.

Figura 2 – Filogenias indicando as possíveis origens das tartarugas dentro dos Amniota. Hipóteses baseadas em dados morfológicos: A primeira hipótese (1) recupera as tartarugas como anápsidos fora do grupo coroa Sauria. A segunda hipótese (2) indica tartarugas como diápsida dentro de Sauria sendo Parareptilia, grupo-irmão de Lepidosauria. A terceira hipótese (3) recupera as tartarugas como diápsida fora do grupo coroa Sauria. A quarta hipótese é baseada em dados moleculares e descreve as tartarugas dentro de Sauria como grupo-irmão de Archosauria.



Fonte: Lyson et al. (2020).

3.1.2 Morfologia geral e hábitos de vida

O casco das tartarugas é uma das mais peculiares estruturas entre os vertebrados (SCHEYER; BRÜLLMANN; SÁNCHEZ-VILLAGRA, 2008) e a mais evidente autapomorfia dos Testudines (LYSON; BEVER, 2020). Um estágio fossorial inicial na linhagem das tartarugas fornece uma explicação para o início da evolução do casco desses animais. A expansão original das costelas teria sido uma adaptação para enrijecer o esqueleto, fornecendo uma base estável para uma melhor escavação com os membros anteriores, já que o táxon-irmão, *Eumotosaurus africanus* (há 260 milhões de anos) possuía hábito fossorial como estratégia de sobrevivência num ambiente árido como o da Bacia do Karoo na África do Sul. Isso se deve às modificações esqueléticas relacionadas para fornecer uma base estável e

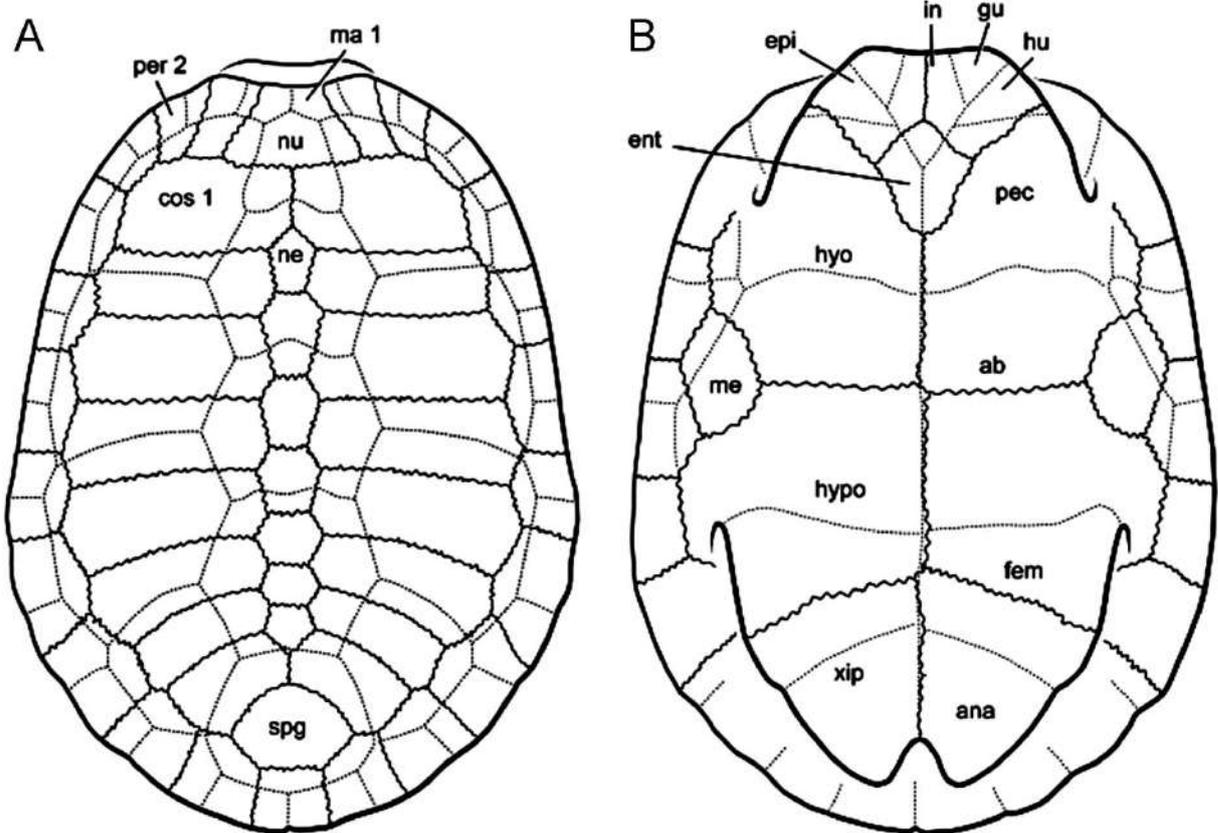
membros anteriores altamente adaptados e resistentes para escavar combinado com um mecanismo sensório-fossorial poderoso de escavar (LYSON et al., 2016).

Hirasawa, Nagashima e Kuratani (2013) cogitaram a possibilidade de ter uma base genética compartilhada com *Sinosaurosphargis* (saurofargídeos) (Fig. 4) para o padrão das costelas com a sua hipertrofia produzindo as estruturas endoesqueléticas do casco e uma evolução independente do exoesqueleto para a carapaça. Há uma correlação entre o formato do casco com os hábitos das tartarugas. Testudines terrestres possuem uma carapaça cupuliforme, enquanto os quelônios aquáticos geralmente apresentam uma carapaça achatada (CLAUDE et al., 2003).

O casco é constituído da carapaça, correspondente a parte dorsal e o plastão, parte ventral do casco (Fig. 3). O casco integra-se as vértebras, costelas, cintura escapular e às vezes a pélvis (LEE, 2013). Assim a coluna vertebral e as costelas foram incorporadas à carapaça contribuindo para formar um tronco rígido (SCHMIDT; MEHLHORN; FISCHER, 2016). A maioria das tartarugas possui o casco formado por nove pares de costais, cada par associado com uma costela e suturados, anterior e posteriormente com as placas costais adjacentes.

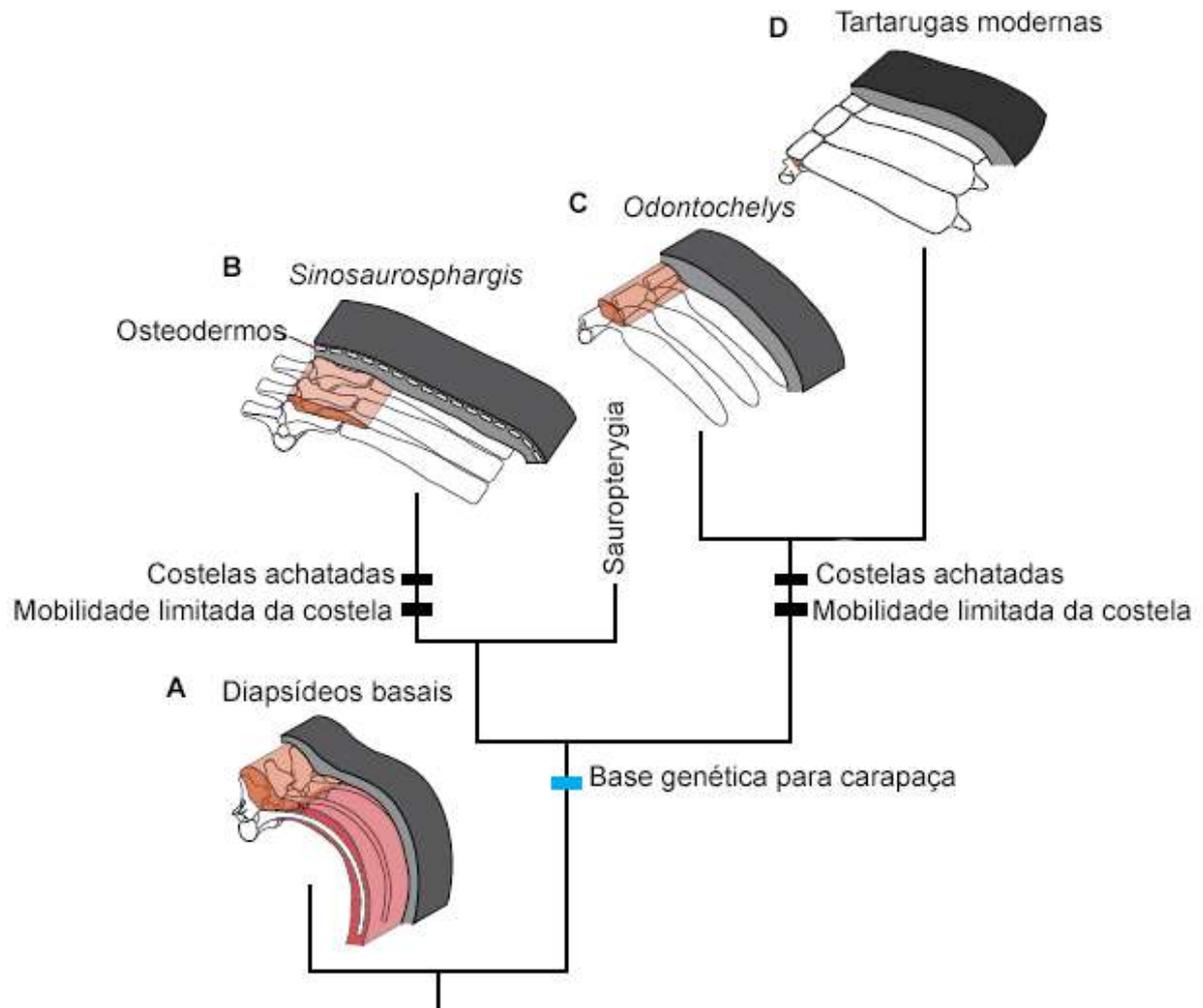
As placas neurais são ossos do eixo médio da carapaça anexados aos arcos neurais das dez vértebras torácicas típicas das tartarugas (ZANGERL, 1969). A primeira placa neural é suturada pela borda posterior da placa nucal, enquanto a última placa neural faz contato com a margem anterior do osso pigal ou suprapigais, caso presentes. Cada placa neural faz contato lateral com as placas costais, as quais se prolongam e se suturam com as placas periferais. Em alguns pleuródios, o número de neurais pode ser reduzido ou no caso de alguns Chelidae, podem estar ausentes (PRITCHARD, 1988; SCHEYER; BRÜLLMANN; SÁNCHEZ-VILLAGRA, 2008).

Figura 3 – O casco das tartarugas é composto por uma carapaça (parte dorsal) e um plastrão (parte ventral). (A) Vista dorsal da carapaça de *Stereogenys libyca* Andrews, 1903. (B) Vista ventral do mesmo casco mostrando o plastrão que é unido à carapaça por uma região chamada ponte. (Abreviações: ab: escudo abdominal; ana: escudo anal; cost 1: placa costal 1; endo: entoplastrão; epi: epiplastrão; ent: endoplastrão; fem: femural; gu: gular; hu: escudo umeral; hyo: hioplastrão; hypo: hipoplastrão; in: intragular; ma 1: escudo marginal 1; me: mesoplastrão; ne: placa neural; nu: placa nugal; pec: peitoral; per 2: placa periferal 2; spg: placa suprapigal; e xip: xifiplastrão.



Fonte: Gaffney et al. (2011).

Figura 4 – Evolução da carapaça pela modificação da costela. A – Diapsídeos basais possuem uma caixa torácica flexível. B – *Sinosaurosphargis* do Triássico Médio. C – Espécie basal de tartaruga do Triássico Superior, *Odontochelys*. Em B e C, as costelas lateralmente projetadas foram expandidas para formar a carapaça e os músculos intercostais foram provavelmente pouco desenvolvidos. D – Tartarugas recentes. O sistema dos músculos intercostais degenera durante o desenvolvimento embrionário. Cinza: tegumento; Laranja: músculos epaxiais (dispostos dorsalmente); Vermelho: músculos hipaxiais (dispostos ventralmente) incluindo os intercostais.



Fonte: Adaptado de Hirasawa, Nagashima e Kuratani (2013).

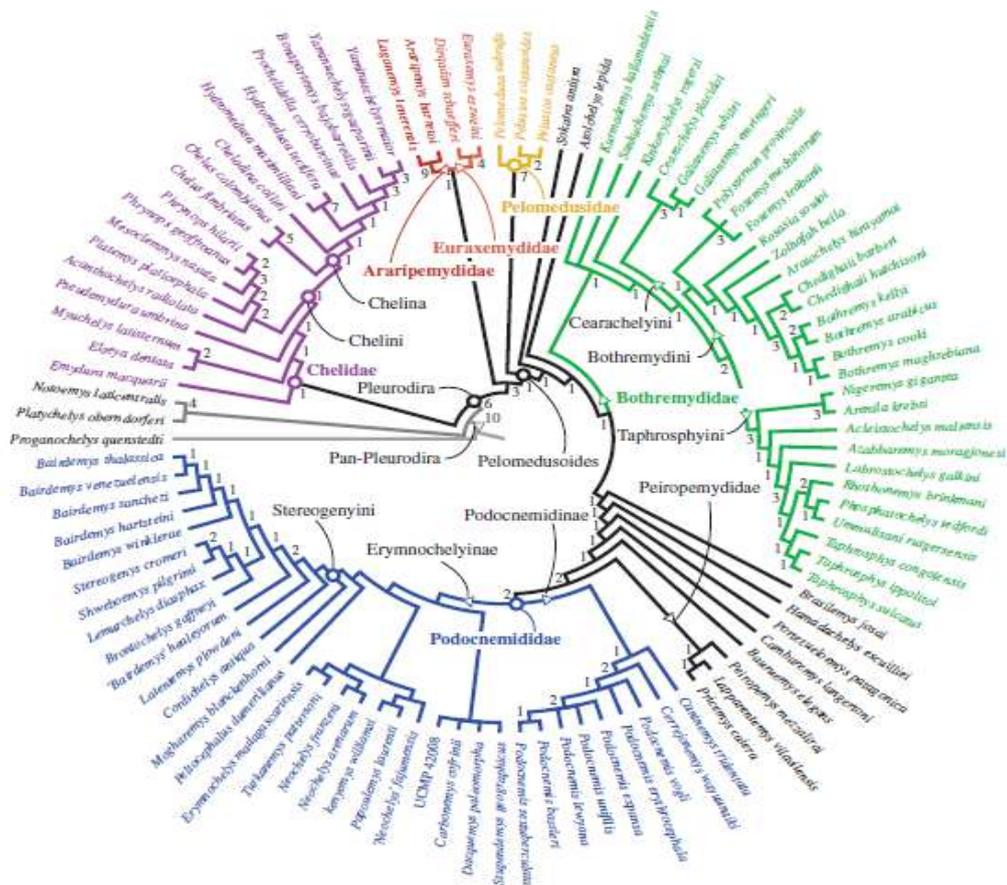
3.1.3 Distribuição geográfica

As famílias Araripemydidae, Euraxemydidae, Bothremydidae, Podocnemididae e Pelomedusidae formam o clado Pelomedusoides (ANTUNES; BROIN, 2009; GAFFNEY; KRAUSE; ZALMOUT, 2009) que é um dos dois clados coronais de Pleurodira, sendo o outro grupo, Chelidae (Cheloides) (SCHEYER; SÁNCHEZ-VILLAGRA, 2007). A exceção dos Pelomedusidae, todas as outras quatro famílias de Pelomedusoides possuem registros no Cretáceo do Brasil. Atualmente, há pleuródios das famílias: Chelidae (América do Sul, Austrália, Papua-Nova Guiné e Ásia), Pelomedusidae *sensu stricto* (dois gêneros e 17

espécies; África) e Podocnemididae (três gêneros e oito espécies; América do Sul e Madagascar) embora a distribuição desta última família no passado tenha sido mais ampla; podocnemidídeos fósseis foram encontrados na Europa, na Ásia e nos continentes africano e norte-americano (FERREIRA et al., 2018; GAFFNEY; TONG; MEYLAN, 2006; LAPPARENT de BROIN, 2000; PÉREZ-GARCÍA, 2019; ROMANO et al., 2014).

A linhagem dos Pleurodira data dos depósitos do Jurássico Superior, tais como *Caribemys oxfordiensis* de la Fuente & Iturralde-Vinent, 2001, coletada na Formação Jagua, oeste de Cuba (Jurássico Superior, Oxfordiano) (JOYCE; PARHAM; GAUTHIER, 2004); *Platycheilus oberndorferi* Wagner 1853 da Europa; *Notoemys* spp. da América do Sul e América Central (SULLIVAN; JOYCE, 2017); e Cretáceo Inferior, *Atolchelys lepida* Romano, Gallo, Ramos & Antonioli, 2014, da Formação Chaves, Bacia Sergipe–Alagoas (Cretáceo Inferior, Barremiano), Nordeste do Brasil (Fig. 6) (ROMANO et al., 2014). Sendo este último, o registro mais antigo de Pelomedusoides (ROMANO et al., 2014).

Figura 5 – Exemplo de uma filogenia de Pan-Pleurodira.

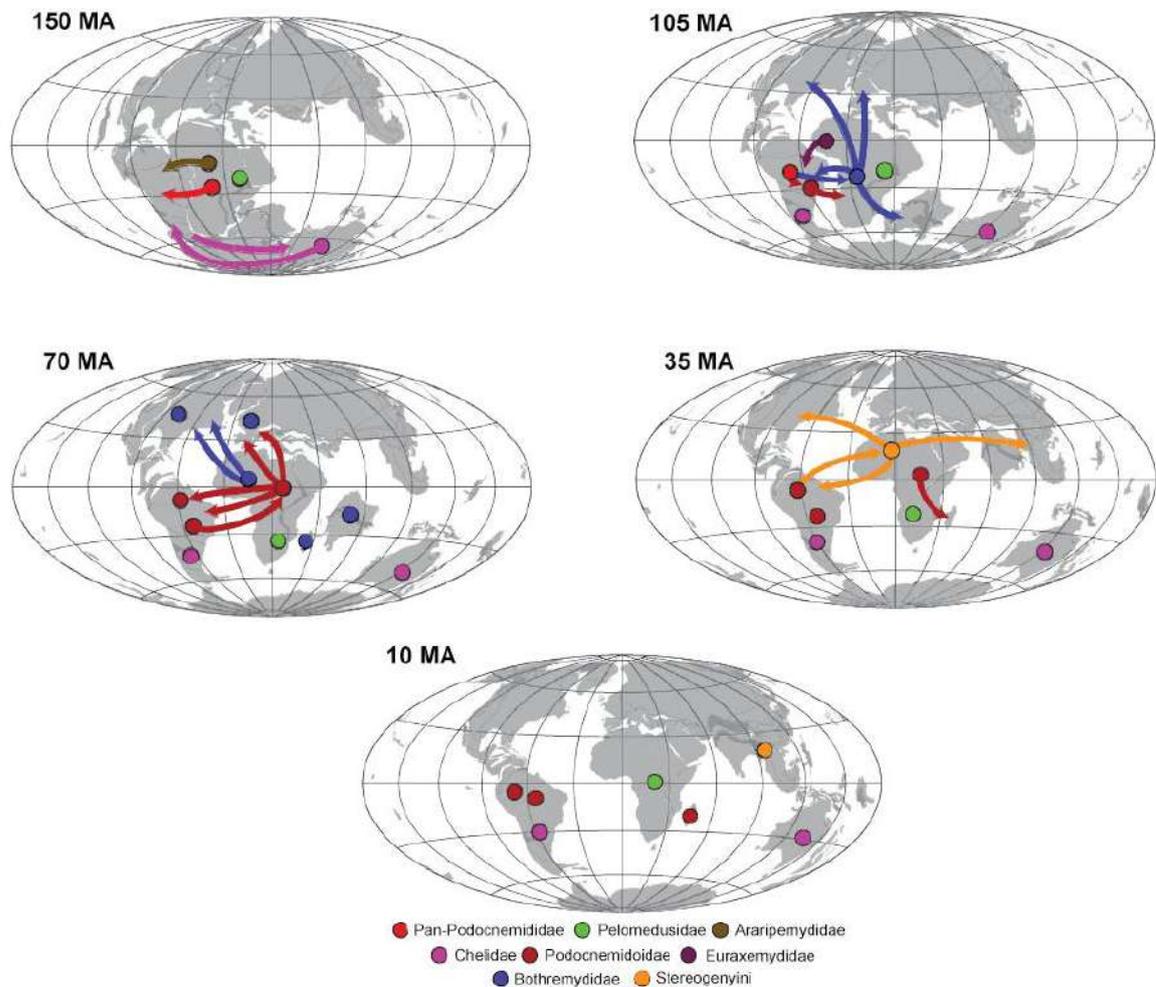


Fonte: Retirado de Ferreira et al. (2018).

O registro fóssil dos Pelomedusoides revela uma maior distribuição geográfica do que a atual, incluindo Ásia, Europa, América do Norte (CADENA, 2015; GAFFNEY; TONG;

MEYLAN, 2006) e Panamá (CADENA et al., 2012), bem como linhagens adaptadas a ambientes marinhos (FERREIRA et al., 2015). Alguns estudos sugeriram que essa distribuição de Pelomedusoides é resultado de um processo de vicariância (ver FERREIRA et al., 2018; ROMANO et al., 2014). Outras interpretações sugerem um padrão de ampla dispersão moldado por eventos de extinções, Noonan (2001) e Meylan (1996). Estudos moleculares (STERLI, 2010) e morfológicos (DE LA FUENTE et al., 2017b) dos quelídeos mostram que este grupo iniciou sua diversificação antes da separação da Austrália do Gondwana sugerindo uma ampla distribuição geográfica (Fig. 6) antes dos eventos de vicariância (DE LA FUENTE et al., 2011) (FERREIRA et al., 2018).

Figura 6 – Paleomapas resumindo os principais eventos de dispersão (setas) dos diferentes grupos de pleuródios (círculos).



Fonte: Retirado de Ferreira et al. (2018).

Ferreira et al. (2018) sugerem que os ancestrais recentes de Araripemydidae, Euraxemydidae e Podocnemididae originalmente habitaram a África e se dispersaram para a América do Sul durante o Cretáceo Inferior. Bothremydidae e Podocnemididae são os grupos

de maior abundância no registro fóssil dos pleuródiros (FERREIRA et al., 2018). Neste mesmo estudo, os autores destacaram a grande capacidade de dispersão dos Bothremydidae devido aos seus hábitos marinhos e/ou costeiros. Os bothremydídeos foram os Pleurodira mais dispersos geograficamente durante o Cretáceo e Paleoceno quando sua diversidade começou a declinar até a extinção dessa família durante o Ypresiano inferior (Eoceno). O maior evento de evolução dos Pleurodira ocorreu quando houve a explosão de radiação dos Bothremydidae (GAFFNEY; TONG; MEYLAN, 2006). Durante o Cretáceo e Paleógeno, os pleuródiros estavam amplamente distribuídos pelo globo, exceto na Ásia e Antártica, ocupando tanto ambientes de água doce quanto costeiros (GAFFNEY; CAMPOS; HIRAYAMA, 2001).

Embora Pelomedusoides e Chelidae tenham se originado no Gondwana, os grupos habitaram e se diferenciaram em regiões distintas desse supercontinente (ver BROIN, 1988; BROIN; DE LA FUENTE, 1993a, 1993b; DE LA FUENTE, 2003). Os Pelomedusoides se diversificaram no norte da Gondwana (Nordeste da América do Sul e África), e os quelídeos na parte sul do supercontinente (Sul da América do Sul, Antártica e Australásia) (LAPPARENT de BROIN, 2000; ROMANO; AZEVEDO, 2006; ROMANO et al., 2014).

3.1.4 Registro fóssil e distribuição no Brasil

Os táxons de tartarugas reconhecidos no registro fóssil brasileiro até o momento são provenientes dos seguintes depósitos: Cretáceo – Bacia do Araripe, Sergipe–Alagoas, Potiguar, Paraíba, São Luís, Bauru; Paleógeno – Bacia da Paraíba, São José de Itaboraí, Taubaté; e Neógeno – Bacia do Acre (OLIVEIRA; ROMANO, 2007). Os registros da fauna de tartarugas do Cretáceo brasileiro vêm exercendo um papel fundamental na produção de conhecimento da evolução desse grupo (ROMANO et al., 2013).

Os quelônios fósseis do Grupo Santana já foram identificados pelo menos cinco espécies, sendo uma Cryptodira: *Santanachelys gaffneyi* Hirayama, 1998 (Protostegidae), e quatro Pleurodira, *Araripemys Barreto* Price, 1973 (Araripemydidae), *Cearachelys placidoi* Gaffney, Campos & Hirayama, 2001 (Bothremydidae), *Brasilemys josai* Broin, 2000 (Podocnemidoidae) e *Euraxemys essweini* Gaffney, Tong & Meylan, 2006 (Euraxemydidae) (CARVALHO; BARRETO, 2016; FIELDING; MARTILL; NAISH, 2005; OLIVEIRA et al., 2011; OLIVEIRA; KELLNER, 2005, 2007; OLIVEIRA; ROMANO, 2007).

Exceto *Atolchelys*, os fósseis de Pelomedusoides mais antigos provêm da Bacia do Araripe (Aptiano são eles: *Araripemys* do Aptiano; *Brasilemys* do Albiano, *Cearachelys* do Aptiano e *Euraxemys* do Aptiano), além de um Pan-Pelomedusoides (plastrão) da Bacia

Sergipe–Alagoas (Barremiano) (FERREIRA; LANGER, 2013; FERREIRA et al., 2015; ROMANO et al., 2014). Todos os pleuródiras conhecidos do Grupo Santana, Cretáceo Inferior, provavelmente eram espécies marinhas costeiras ou tolerantes a níveis diferentes de salinidade (GAFFNEY; CAMPOS; HIRAYAMA, 2001). *Euraxemys* e *Brasilemys* provavelmente foram mais predadores generalistas, e *Araripemys* foi mais especializada para uma dieta piscívora (GAFFNEY; TONG; MEYLAN, 2006; JOYCE; LYSON; KIRKLAND, 2016).

Os Podocnemidoidae do Grupo Bauru são comumente encontrados nos afloramentos dos estados de São Paulo e Minas Gerais, porém a maioria desses fósseis está fragmentada, com exceção dos achados no afloramento do sítio “Tartaruguito”, São Paulo (ver KISCHLAT; BARBERENA; TIMM, 1994; OLIVEIRA; ROMANO, 2007; ROMANO; AZEVEDO, 2006; ROMANO et al., 2013). Há registro desse grupo para o Cretáceo Superior do estado de Goiás ampliando a distribuição geográfica dessas tartarugas (CANDEIRO et al., 2018). No Cretáceo Superior temos o registro de Podocnemididae na Supersequência Bauru, incluindo *Bauruemys elegans* (Suárez, 1969); *Cambaremys langertoni* França & Langer, 2005; *Roxochelys wanderleyi* Price, 1953; *Pricemys caieira* Gaffney, Meylan, Wood, Simons & Campos, 2011; *Peiropemys mezzalirai* Gaffney, Meylan, Wood, Simons & Campos 2011; *Yuraramirim montealtensis* Ferreira et al., 2018; *Amabilis uchoensis* Hermanson, Iori, Evers, Langer & Ferreira, 2020. Além de formas dúbias, tais como *Bauruemys brasiliensis* (Staesche) 1937 e *Podocnemis harrisi* Pacheco, 1913. Durante o Cenozoico, há registros de Pelomedusoides provenientes do Paleoceno das bacias de São José de Itaboraí, no Rio de Janeiro; e na Bacia Paraíba em Pernambuco registra bothremydídeos (CARVALHO; GHILARDI; BARRETO, 2016) e no Mioceno da Bacia do Acre há representantes podocnemidídeos (OLIVEIRA; ROMANO, 2007); quelídeos (BOCQUENTIN; GUILHERME; NEGRI, 2001); e criptódira (BOCQUENTIN; RODRIGUES; SILVA, 1996).

Os paleoambientes deposicionais e a distribuição das tartarugas Pelomedusoides ao longo do tempo geológico nos permitem inferir distintas estratégias paleoecológicas para esses táxons. Por exemplo, bothremydídeos são encontrados em rochas do Cretáceo Inferior ao Eoceno, distribuídos pelas Américas, África e Europa, em depósitos que sugerem que esses organismos eram estuarinos (GAFFNEY; TONG; MEYLAN, 2006). Espécimes de *Araripemys barretoii* são abundantes em estratos das formações Crato e Romualdo (*sensu* ASSINE et al., 2014), além de serem também encontrados na Formação Itapecuru da Bacia do Parnaíba (OLIVEIRA; ROMANO, 2007). Esses registros de *A. barretoii* em paleoambientes distintos sugerem que essa espécie tolerava diferentes níveis de salinidade (OLIVEIRA;

KELLNER, 2017). Podocnemidídeos são pleuródios dulceaquícolas encontrados em estratos das Américas, África e Europa, entretanto, nos dias atuais, estão restritos ao norte da América do Sul e Madagascar (GAFFNEY et al., 2011).

3.2 TECIDO ÓSSEO: MICROANATOMIA E MICROESTRUTURA

Neste tópico, apresentamos as características gerais do tecido ósseo.

3.2.1 Características gerais, tipos celulares e de tecido

O estudo da microestrutura óssea e tecidos fósseis permineralizados, também denominado de paleohistologia fornece informações cruciais sobre a história de vida dos vertebrados extintos. A variação da microanatomia óssea fornece informações valiosas e adicionais sobre taxas de crescimento, ontogenia, ecologia e condições ambientais (HUTTENLOCKER; WOODWARD; HALL, 2013; NACARINO-MENESES; KOHLER, 2018). Esses estudos ajudam na melhoria dos métodos de análise e auxiliam no conhecimento do que não pode ser obtido através da morfologia externa dos fósseis e permitem uma análise mais acurada sobre a biologia do animal (HOUSSAYE et al., 2014).

A relação entre a microanatomia óssea e os hábitos dos vertebrados extintos (aquático ou terrestre) tem sido revelada desde os estudos pioneiros de Buffrénil e Ricqlès na década de 1970–80 (BUFFRÉNIL, 1980; BUFFRÉNIL; BUFFETAUT, 1981; RICQLÈS, 1975), e mais atualmente com o desenvolvimento de novas ferramentas de análises sobre nível de compactação e densidade óssea (GIRONDOT; LAURIN, 2003) e taxas de metabolismo basal (CUBO et al., 2012; CULLEN et al., 2014; FLEISCHLE; WINTRICH; SANDER, 2018; LEGENDRE et al., 2016).

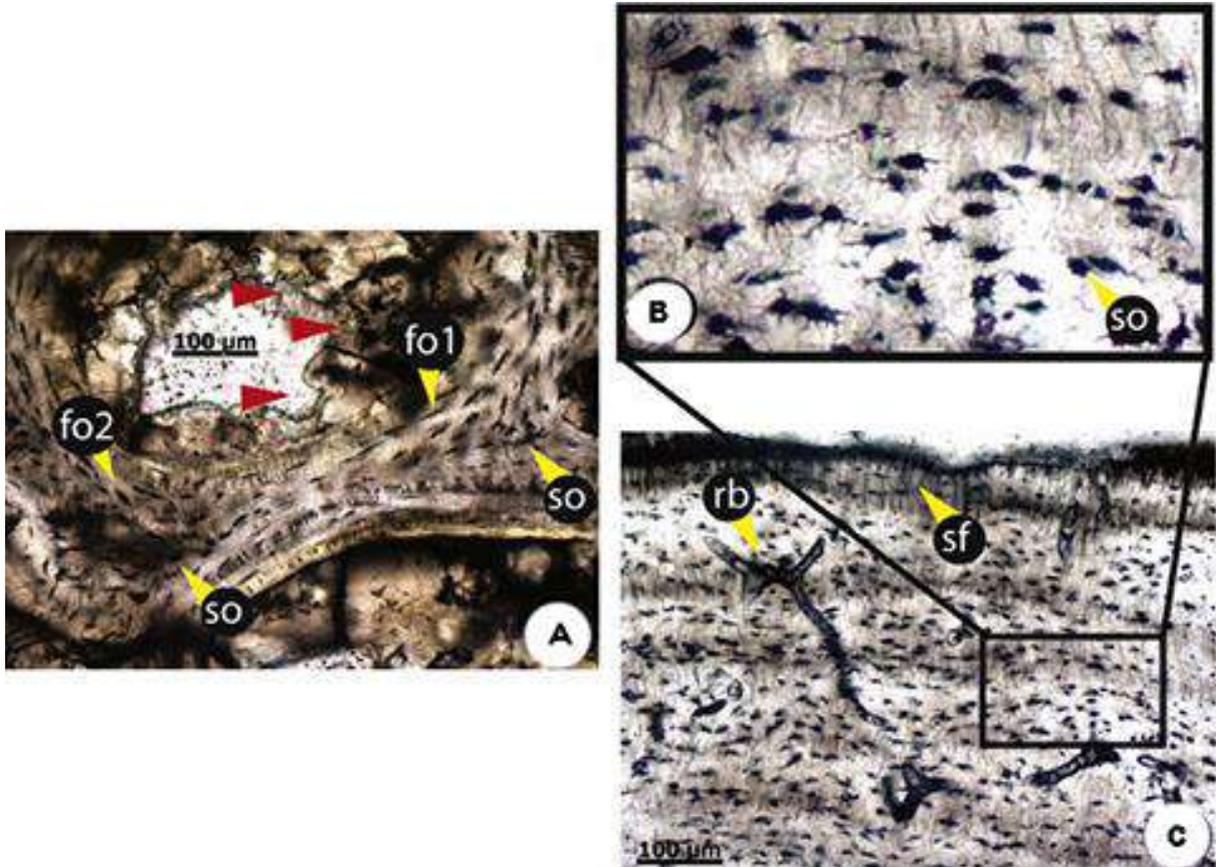
O osso é o resultado de influências filogenéticas, funcionais e estruturais (CUBO et al., 2008) evidenciada nos níveis hierárquicos de tecido ósseo: macroestrutura (osso esponjoso e cortical/compacto), microestrutura (sistemas Haversiano, ósteons e lamelas) e nanoestrutura (proteínas minerais, colágenas e não-colágenas) (CADENA; SCHWEITZER, 2012). O tecido ósseo é um tecido conjuntivo especializado, caracterizado pela matriz extracelular mineralizada, a qual confere a rigidez e força ao osso, porém há também um grau de elasticidade (MARKS; ODGREN, 1996).

O Colágeno tipo I é o principal constituinte (95%) da matriz orgânica, denominada osteoide (MARKS; ODGREN, 1996). Os cristais de hidroxiapatita, compostos por cálcio e

fosfato, também integram essa matriz (MARKS; ODGREN, 1996). Há dois morfotipos de ossos: o osso compacto, formado por fibras colágenas densamente compactadas em lamelas, esse morfotipo tem função mecânica e de proteção; e o osso esponjoso que é caracterizado por uma organização de fibras mais frouxas e com matriz porosa; está relacionado às funções metabólicas (HUTTENLOCKER; WOODWARD; HALL, 2013). Dos três tipos de células que compõem o osso (osteoclastos, osteoblastos, e osteócitos) (MARKS; ODGREN, 1996) os osteócitos (Fig. 7) estão presentes na matriz óssea e são os mais abundantes, constituindo 95% de todas as células do osso (HIRAO et al., 2007), porém ainda pouco se sabe sobre sua fisiologia.

Os osteócitos ajudam na manutenção da homeostase, pois eles sinalizam para outros osteócitos, osteoblastos e osteoclastos sobre danos no tecido ou mudanças por estresse ambiental, assim eles inibem ou promovem a remodelagem óssea (TETI; ZALLONE, 2009). As lacunas dessas células são preservadas nos ossos fossilizados e fornecem um bom modelo de forma, tamanho e densidade dos osteócitos dos animais em vida (STEIN; WERNER, 2013). As lacunas são conectadas entre si por pequenos poros chamados canaliculos (MARKS; POPOFF, 1988). Essa rede de conexão possui função mecanossensitiva (KLEIN-NULEND et al., 2013). A densidade das lacunas dos osteócitos (*Osteocyte Lacunar Density*, OLD) no córtex dos ossos dos membros de tetrápodes fósseis sugere relação com força mecânica e diferencial de carga; taxas de metabolismo basal e de crescimento (RICQLÈS; PADIAN; HORNER, 2003); e locais de ligamentos musculares (BYBEE; LEE; LAMM, 2006).

Figura 7 – Secções histológicas do fêmur de *Caretta caretta* NCSUPL32. A, Osso esponjoso (ponta de seta vermelha indica cavidade de reabsorção) Imagens em luz transmitida. B, Destaque da região de C mostrando osteócitos e seus canalículos. C, Córtex externo.



Fonte: Cadena e Schweitzer (2012).

Os osteoblastos produzem uma nova camada óssea ou lamelas, sintetizando fibras colágenas e proteínas não colágenas do osteoide e as mineraliza. Esta mineralização da matriz óssea previne o crescimento ósseo por crescimento intersticial, uma vez que o crescimento ósseo envolve a superposição de novas camadas, um processo dependente da capacidade osteogênica do periósteo e endósteo (MARKS; ODGREN, 1996). Enquanto secretam as proteínas do osteoide, os osteoblastos afundam dentro da matriz e se diferenciam em osteócitos (MARKS; ODGREN, 1996). A função destas células, denominadas células de revestimento, ainda é desconhecida, porém, elas têm sido relacionadas à função de sensores de tensão mecânica (LIAN; STEIN, 1999).

A reabsorção óssea é realizada pelos osteoclastos (MARKS; ODGREN, 1996). Essas células são largas e multinucleadas, encontradas em contato com a superfície óssea, onde elas dissolvem o mineral da matriz para a remodelagem e crescimento ósseo em um meio ácido, levando à degradação (VÄÄNAÄNEN; ZHAO, 1996).

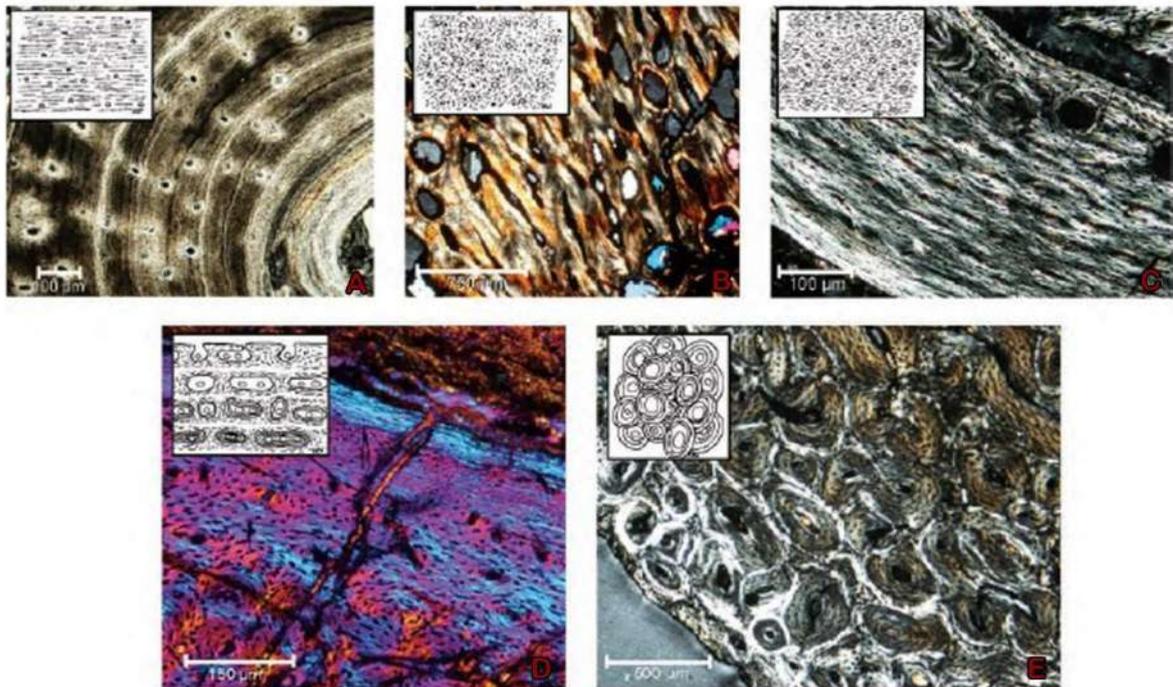
A relação entre a atividade de deposição óssea dos osteoblastos e a reabsorção óssea dos osteoclastos varia ao longo da vida do organismo, definindo três principais processos

durante o desenvolvimento esquelético: crescimento, modelagem e remodelagem (CLARKE, 2008). O crescimento ósseo (longitudinal e radial). Na modelagem, o osso modifica sua forma em resposta a fatores fisiológicos ou biomecânicos, esses ajustes são independentes dos osteoblastos e dos osteoclastos (CLARKE, 2008). Os ossos estendem-se proporcionalmente a idade devido à deposição no perióstio e reabsorção do endóstio. A remodelagem óssea é o processo no qual o osso é renovado para manutenção da sua resistência e homeostase. Neste sistema ocorre a reabsorção óssea e formação do novo osso para evitar a acumulação de microanomalias. A remodelagem é contínua até a morte do animal (CLARKE, 2008).

As microestruturas testemunham a remodelagem óssea durante seu crescimento, no qual várias regiões são realocadas para novas posições na medida em que o osso cresce e sofre estresse mecânico (ENLOW, 1969; MARKS; ODGREN, 1996). Os ossos contêm vasos sanguíneos rodeados por anéis ósseos concêntricos denominados de ósteons. Os ósteons secundários resultam da remodelagem óssea e são produzidos pelo processo denominado reconstrução haversiana (CHINSAMY, 1997). Isso envolve a remoção do osso ao redor do canal vascular pelos osteoclastos, seguida pela subsequente reposição óssea na cavidade de erosão pelos osteoblastos (CHINSAMY, 1997). As funções dos ósteons secundários de acordo com Enlow (1963) são: adaptações aos estresses mecânicos, mobilização e redistribuição dos minerais, realocação do tecido ósseo necrótico e manutenção dos ligamentos ósseos com os músculos.

Osso com matriz lamelar: consiste em finas camadas/lamelas de fibras colágenas compactas altamente organizadas no tecido (Fig. 8A) (HUTTENLOCKER; WOODWARD; HALL, 2013). As lamelas são depositadas em um padrão *plywood-like* no qual as fibras colágenas mudam de direção ao se depositarem em camadas concêntricas (HUTTENLOCKER; WOODWARD; HALL, 2013). Sob a luz polarizada isso cria um padrão alternado de claro-escuro. As marcas de crescimento cíclico são comumente encontradas neste tecido com lenta taxa de deposição (HUTTENLOCKER; WOODWARD; HALL, 2013). O osso lamelar também é encontrado no preenchimento das cavidades para formar os ósteons primários; e em espaços de reabsorção para formar os ósteons secundários e na formação das trabéculas de reconstrução do osso esponjoso medular (HUTTENLOCKER; WOODWARD; HALL, 2013).

Figura 8 – A–C, Tipos de matriz óssea; D–E, tecidos ósseos complexos. A – Matriz óssea lamelar em *Alligator sp.*; B – Matriz entrelaçada-fibrosa em *Dimetrodon*; C – Matriz paralela-fibrosa em *Confuciusornis*; D – Osso fibrolamelar em *Confuciusornis*; E – Sistema haveriano em *Canis latrans*.



Fonte: Padian e Lamm (2013).

Osso entrelaçado fibroso: A matriz óssea entrelaçada consiste em fibras colágenas de diversos tamanhos dispostas aleatoriamente (Fig. 8B). A pouca organização é o resultado da rápida taxa de deposição do tecido. Como consequência, esse tipo de matriz aparece de forma isotrópica escura sob a luz polarizada cruzada. Esse tipo de tecido é encontrado em animais juvenis com altas taxas de crescimento, é altamente vascularizado e poroso; frequentemente contém inúmeras cavidades primárias e haverianas (HUTTENLOCKER; WOODWARD; HALL, 2013).

Osso com matriz paralela-fibrosa ou pseudo-lamelar: Esse tipo de matriz (Fig. 8C) contém densos pacotes de fibras colágenas organizadas em paralelo. Por causa disso, o tecido é altamente anisotrópico sob a luz polarizada. A taxa de deposição dessa matriz é lenta (HUTTENLOCKER; WOODWARD; HALL, 2013).

Osso fibrolamelar: é definido como um complexo de osso entrelaçado fibroso contendo ósteons primários (Fig. 8D). Os tipos de tecido fibrolamelar não são totalmente distintos. Esse complexo tecido apresenta nuances ou apresenta características intermediárias entre os dois tipos de tecido. Entre o endóstio de um indivíduo adulto comumente é observada a matriz fibrolamelar, e próximo à superfície do perióstio há o predomínio de tecido lamelar ou paralelo-fibroso. Essa transição reflete uma mudança na taxa de crescimento

de um rápido crescimento do animal imaturo, junto à deposição de tecido fibrolamelar para um crescimento mais lento do animal adulto (HUTTENLOCKER; WOODWARD; HALL, 2013).

Sistema Haversiano: No processo de remodelamento os canais haversianos são circundados por lamelas e formam os ósteons secundários (PARFITT, 1994) (Fig. 8E). Esses canais contêm vasos sanguíneos e nervosos, e um fluido intersticial. Por causa desse conteúdo característico o sistema Haversiano é considerado uma unidade óssea independente (QIU et al., 2003). O processo de remodelamento haversiano previne ou repara microdanos e microfraturas. A carga mecânica aumenta a iniciação do remodelamento haversiano, e este é priorizado em relação à adição de massa através da modelagem óssea, pois o custo energético de adição é menor (QIU et al., 2003). Portanto, os tecidos ósseos registram as condições ambientais as quais o indivíduo foi exposto.

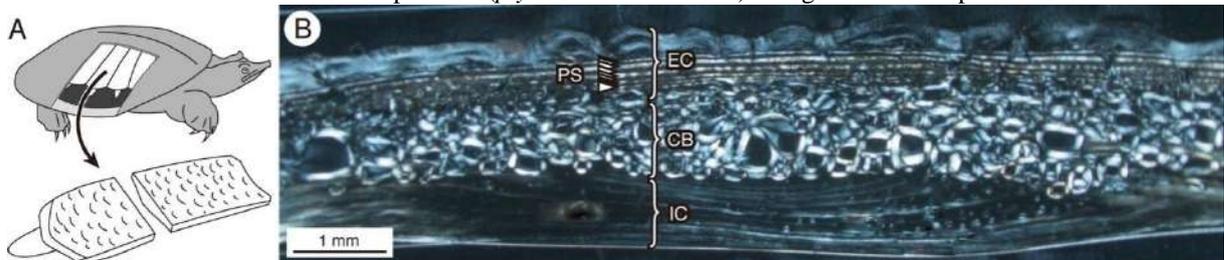
A osteoesclerose é uma especialização óssea caracterizada pelo aumento da compactação óssea interna, devido à inibição da atividade condroclástica e osteoclástica e/ou preenchimento das cavidades internas (BUFFRÉNIL et al., 2008, 2010; HOUSSAYE, 2009). O segundo tipo de especialização óssea é a paquiostose; trata-se da hiperplasia do córtex periosteal, sem origem patológica e com alteração do volume ósseo, de acordo com Buffrénil e Rage (1993). Quando há a junção da paquiostose e da osteoesclerose no mesmo osso, essa condição é denominada de paquiosteoesclerose, onde há hiperplasia do córtex periosteal, enquanto a região medular é compacta sem remodelamento (DOMNING; BUFFRÉNIL, 1991).

O último tipo de especialização óssea é o padrão osteoporótico, isto é, ausência de deposição de osso secundário durante o remodelamento e consequente perda de massa óssea (HOUSSAYE et al., 2014; RICQLÈS; BUFFRÉNIL, 2001). Essa especialização é encontrada em ossos longos e carapaças dos animais que possuem natação rápida (BUFFRÉNIL; RAGE, 1993) e habitam mar aberto (WIFFEN et al., 1995). Esse padrão é comumente encontrado nos ictiossauros (HOUSSAYE et al., 2014), nos cetáceos (BUFFRÉNIL; SCHOEVAERT, 1988) e nas tartarugas marinhas (SCHEYER et al., 2014). Estes animais possuem ossos longos osteoporóticos, utilizados para natação mais ágil em mar aberto (HOUSSAYE et al., 2013).

3.2.2 Aspectos paleohistológicos e microestruturais em Testudines

Entre os animais, as tartarugas são um dos melhores exemplos de como as partes naturais do corpo são usadas como armadura. A estrutura díplóe (Fig. 9) encontrada comumente na microanatomia do casco das tartarugas é formada por um núcleo de osso trabecular emoldurado por córtices externo e interno de osso compacto (SCHEYER; SANCHEZ-VILLAGRA, 2007; NAKAJIMA et al., 2017; SCHEYER et al., 2017). Essa estrutura está relacionada à melhoria de propriedades mecânicas ósseas para defesa (MAGWENE; SOCHA, 2013).

Figura 9 – Secção transversal com estrutura díplóe da costal V esquerda do trioniquídeo recente, *Apalone spinifera*. Abreviações: CB: Osso esponjoso; EC: Córtex externo; IC: Córtex interno/basal; e PS: Estrutura similar à madeira compensada (*plywood-like structure*). Imagens: B – Luz polarizada.

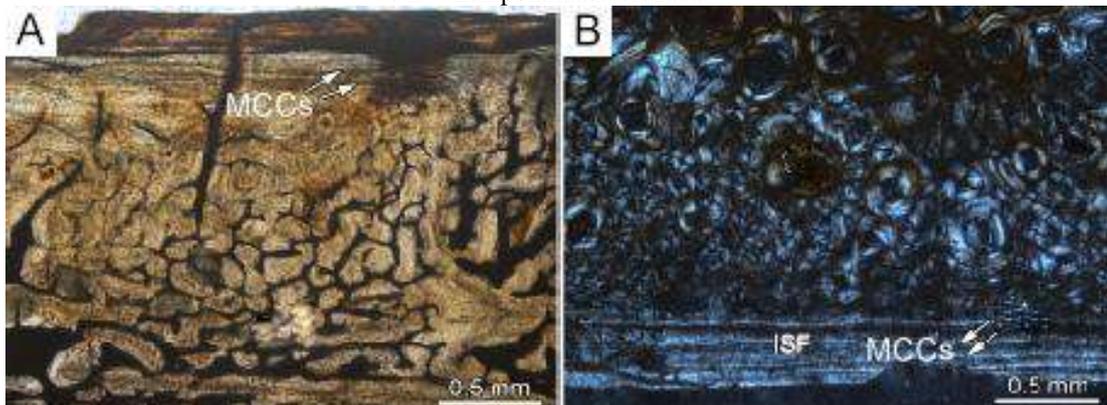


Fonte: Adaptado de Nakajima et al. (2017).

A esquelocronologia é baseada no conceito de um crescimento ósseo cíclico identificado em características histológicas (WILSON; CHIN, 2014). As principais microestruturas ósseas observadas no estudo esquelocronológico são as Linhas de pausa de crescimento (LAGs, *Lines of arrested growth*) e as *annuli* (no singular, *annulus*) (WILSON; CHIN, 2014). As LAGs são finas linhas mais escuras que aparecem ao longo da secção óssea, elas ocorrem paralelas à margem do perióstio, contornando o osso e não erodem os ósteons (WILSON; CHIN, 2014). Os *annuli* são zonas mais claras e homogêneas que percorrem a secção (CASTANET et al., 1993). As LAGs e as *annuli* são denominadas Marcas de crescimento Cíclico (MCCs ou CGMs, *Cyclical Growth Marks*, Fig. 10) (SCHEYER, SYROMYATNIKOVA; DANILOV, 2017). Similarmente, a ocorrência de marcas de crescimento cíclico em elementos do casco é interpretada como plesiomórfica. Comumente o córtex basal apresenta uma maior quantidade dessas marcas de crescimento do que o córtex externo. As placas neurais indicam ser dentre os elementos da carapaça os mais confiáveis para análises de esquelocronologia (SCHEYER; SÁNCHEZ-VILLAGRA, 2007). Quanto mais recente, maior a distância da região medular em secções de ossos tubulares; e em ossos do casco, as marcas se depositam em direção à superfície externa. As técnicas de

esqueletocronologia têm sido utilizadas amplamente nos estudos de histologia óssea de tartarugas (CHINSAMY; VALENZUELA, 2008; SNOVER; HOHN, 2004). Alguns trabalhos constataram que a deposição das marcas de crescimento cíclico esqueléticas ocorrem anualmente em úmeros de *Caretta caretta* (COLES; MUSICK; WILLIAMSON, 2001); *Chelonia mydas* (SNOVER et al., 2011); e *Lepidochelys kempii* (SNOVER; HOHN, 2004). O período de crescimento lento é indicado pelo *annulus*, esta microestrutura está frequentemente associada a uma LAG. Em casos de interrupção abrupta de crescimento apenas forma-se a LAG. Assim, assumindo a formação anual dessas MCCs, para estimar a idade do animal, basta contar o número de MCCs presente na secção óssea (CHINSAMY; VALENZUELA, 2008). O último tipo de MCCs são marcas de crescimento cíclico, encontradas entre tecidos avasculares na margem externa do córtex, que são usadas para inferir a maturidade somática dos indivíduos (HORNER; RICQLÈS; PADIAN, 1999). Estas lamelas circunferenciais são chamadas de Sistema fundamental externo (*External Fundamental System*, EFS) (HORNER; RICQLÈS; PADIAN, 1999) ou Lamelas circunferenciais externas (*Outer Circumferential Layer*, OCL) (ENLOW; BROWN, 1957) (ver ANDRADE et al., 2015 para revisão).

Figura 10 – Histologia óssea de Adocidae da Ásia Central e Mongólia. A – Córtex externo de fragmento de placa costal de “*Ferganemys*” *itemirensis* (ZIN PH 84/87). B – Córtex externo do xifiplastrão de *Shachemys* sp. (ZIN PH 2/116). Marcas de crescimento cíclico são visíveis na zona mais externa das secções. Abreviações: MCCs: Marcas de crescimento cíclico e ISF: Feixes de fibras estruturais internas. Imagens: A – Luz transmitida normal e B – Luz polarizada cruzada.



Fonte: Scheyer, Syromyatnikova, Danilov (2017).

Além das MCCs, a microanatomia óssea também pode apresentar adaptações aquáticas secundárias, as quais influenciam a fisiologia dos animais marinhos (HOUSSAYE, 2009; RICQLÈS; BUFFRÉNIL, 2001), como também ocorre nos cascos de tartarugas marinhas (SCHEYER; SÁNCHEZ-VILLAGRA, 2007; SCHEYER; SANDER, 2007). Por isso, as especializações ósseas estão vinculadas, principalmente ao modo de locomoção dos diferentes grupos de tetrápodes de hábitos aquáticos ou semiaquáticos e não são

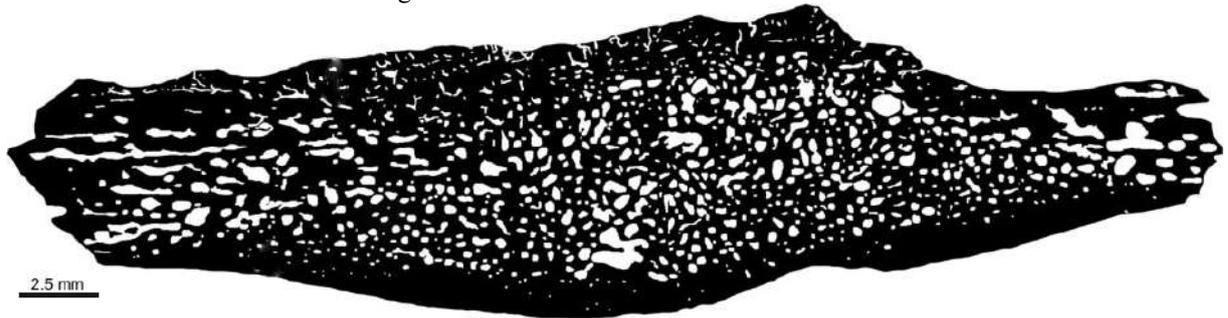
diagnosticadas em ossos de táxons terrestres (HOUSSAYE et al., 2013; HOUSSAYE; SANDER; KLEIN, 2016).

Em tartarugas, a microanatomia do casco (Figs. 11 e 12) é extremamente relacionada com o meio no qual o animal vive. Cascos mais espessos e densos com microestrutura díploe homogênea tal como, em *Hispaniachelys prebetica* Slater, Reolid, Schouten & Benton 2011, mostram-se vantajosos em ambientes costeiros, onde a manobrabilidade e proteção são mais importantes que a hidrodinâmica e conservação de energia (SLATER et al., 2011). Testudines terrestres, por exemplo, os Solemydidae, apresentam um casco pouco vascularizado com córtex externo e basal (interno) compacto e denso e região interna preenchido por osso esponjoso (SCHEYER et al., 2015).

Para ambientes pelágicos a microestrutura óssea dos cascos diverge completamente das anteriores, o osso apresenta um padrão osteoporótico caracterizado pela redução da compactação dos córtices basal e externo e núcleo interno formado por osso trabecular, esse arcabouço ósseo auxilia numa natação mais rápida como é o caso da *Caretta caretta* Linnaeus, 1758 (SCHEYER et al., 2014). Scheyer e Sander (2007) e Scheyer et al. (2014) estudaram a correlação entre a microestrutura do casco e os hábitos de vida das tartarugas extintas e concluíram que é uma ferramenta funcional para inferir diferentes hábitos ecológicos encontrados no grupo.

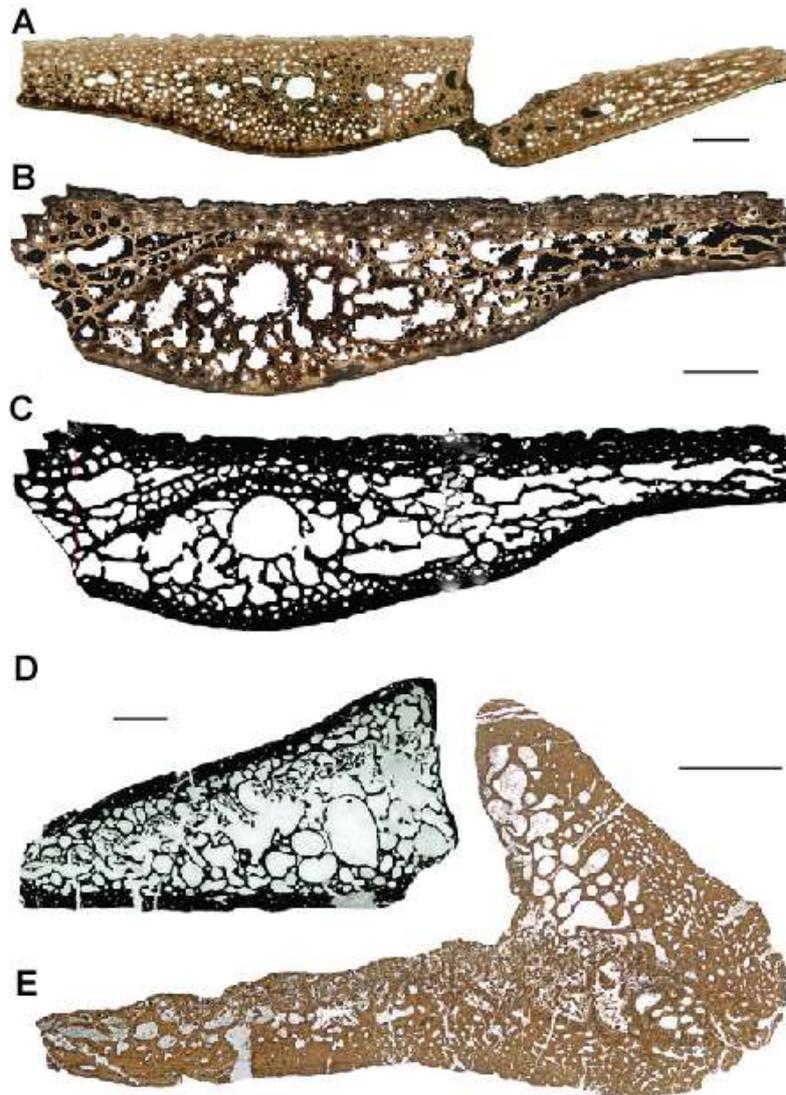
Com relação ao nível de compactação óssea, altos valores de compactação foram encontrados no solemidídeo terrestre *Solemys vermiculata* (88.4% na placa costal) e no pleuródiro dulciaquícola, *Dortoka vasconica* (79.3%). *Rionegrochelys caldieroi* (80,6%) (Fig. 11) mostrou maior compactação do que outros quelídeos, tais como *Yaminuechelys* spp. (68%) (DE LA FUENTE et al., 2017a; JANNELLO; CERDA; DE LA FUENTE, 2016). Já no caso de tartarugas marinhas e em outras espécies de tartarugas aquáticas foram encontrados valores mais baixos de 56.3 a 60.3 % em placas costais de *Heckerochelys romani* (Fig. 16A–C); 39.5% em placas periferais de *Eileanchelys waldmani* (Fig. 12D–E); 61.8 a 78.9% em placas costais e 54.8 % em placas periferais de *Condorchelys antiqua* (CERDA; STERLI; SCHEYER, 2016; SCHEYER et al., 2014).

Figura 11 – Histologia do casco de *Rionegrochelys caldieroi* (MPCA-AT 26), quelídeo do Cretáceo Superior. Imagem binária usada no BONE PROFILER™.



Fonte: Adaptado de La Fuente et al. (2017).

Figura 12 – Secções histológicas de tartarugas do Jurássico Médio com padrão osteoporótico. A – C: Placas costais de *Heckerochelys romani* PIN 4561. D e E: Placas periferais de *Eileanchelys waldmani* NHMUK PV R36718, R36719. Imagens: A, B e E – Luz transmitida normal; e C e D – Imagem binária usada no BONE PROFILER™. Escala: 2.0 mm.



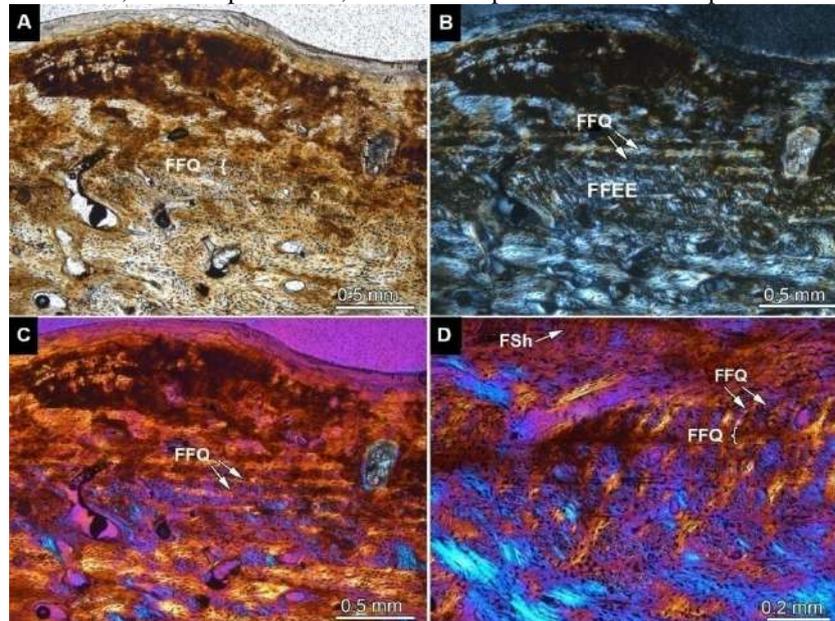
Fonte: Scheyer et al. (2014).

Scheyer e Sander (2007) indicaram que os ossos do casco são mais plásticos do que os ossos longos. Essa maior plasticidade do casco está relacionada ao estímulo biomecânico (CORDERO; QUINTEROS, 2015) e ao hábitat (LICHTIG; LUCAS, 2017). Existem duas principais hipóteses sobre a origem das placas costais e neurais. Na primeria, a origem desses ossos está relacionada à metaplasia de elementos dérmicos que se fundiram posteriormente às costelas (placas costais) e aos arcos neurais das vértebras (placas neurais) (SCHEYER; BRÜLLMANN; SANCHEZ-VILLAGRA, 2008). A segunda e mais aceita hipótese sugere que há um intercrescimento do perióstio das costelas (placas costais) e dos arcos neurais das vértebras (placas neurais) e numa fase de desenvolvimento mais tardia ocorre à incorporação de feixes de fibras colágenas por meio da formação óssea metaplástica (GILBERT et al., 2001; HIRASAWA; NAGASHIMA; KURATANI, 2013). A hipótese da origem da carapaça a partir dos osteodermos de um ancestral foi descartada por Hirasawa, Nagashima e Kuratani (2013) e por Scheyer, Brüllmann e Sánchez-Villagra (2008). Embora possuam histologia similar, em *Alligator mississippiensis* os osteodermos se desenvolvem entre a derme associados à epiderme demonstrando uma interação epitélio-mesenquimal (HIRASAWA; NAGASHIMA; KURATANI, 2013). Assim como a carapaça, a origem do plastrão possui duas hipóteses. A primeira indica que houve a fusão das gastralias adjacentes formando as placas do plastrão (SCHOCH; SUES, 2016). A segunda hipótese sugere origem intramembranosa do plastrão a partir da derme que reveste a gastralia (ZANGERL, 1969).

Scheyer et al. (2017) descreveram arranjos altamente organizados de fibras colágenas num padrão *plywood-like* de feixe de fibras quadrangulares (Fig. 13) para a carapaça trionquídeos. Os autores indicaram que esse arranjo melhoraria a estabilidade biomecânica e a resistência óssea da carapaça dessas tartarugas, já que possuem cascos mais flexíveis.

As fibras de Sharpey (Fig. 10D) no córtex externo das carapaças estão associadas à ancoragem da camada de tecido conjuntivo e dos escudos queratinosos sobrepostos, já no córtex basal essas microestruturas parecem estar associadas no sustento do músculo transversal do abdômen (SCHEYER; SÁNCHEZ-VILLAGRA, 2007). Feixes de fibras entrelaçadas estruturais (Fig. 10B) são frequentemente observadas na histologia óssea em casco de tartarugas, sendo considerada uma característica plesiomórfica (SCHEYER; SÁNCHEZ-VILLAGRA, 2007).

Figura 13 – Histologia óssea de Trionychidae indeterminado (ZIN PH 3/75). Abreviações: FFEE: Feixe de fibras estruturais entrelaçadas; FFQ: Feixe de fibras quadrangulares e FSh: Fibras de Sharpey. Imagens: A – Luz transmitida; B – Luz polarizada; C e D – Luz polarizada com compensador lambda.



Fonte: Adaptado de Scheyer et al. (2017).

3.3 GEOLOGIA REGIONAL

Neste tópico, descrevemos brevemente sobre o contexto paleoambiental e geológico dos locais onde os exemplares são provenientes.

3.3.1 Bacia do Araripe

A Bacia do Araripe é a mais extensa dentre as bacias interiores da região Nordeste (ASSINE et al., 2014) localiza-se entre os estados de Pernambuco, Ceará e Piauí, e cobre uma área de cerca de 9000 km² (ASSINE, 2007). A espessura máxima estimada da bacia é cerca de 1500–1700 m (DE CASTRO; CASTELO BRANCO, 1999). A origem da Bacia do Araripe está associada aos processos tectônicos que ocorreram na Província Borborema (NE do Brasil) incluindo as fases:

a) A tectono-sequência pré-rifte (Formação Brejo Santo) do Tithoniano (neojurássica) se correlaciona com a sin-rifte I (rifte-valley) da margem-continental (NEUMANN et al., 2008).

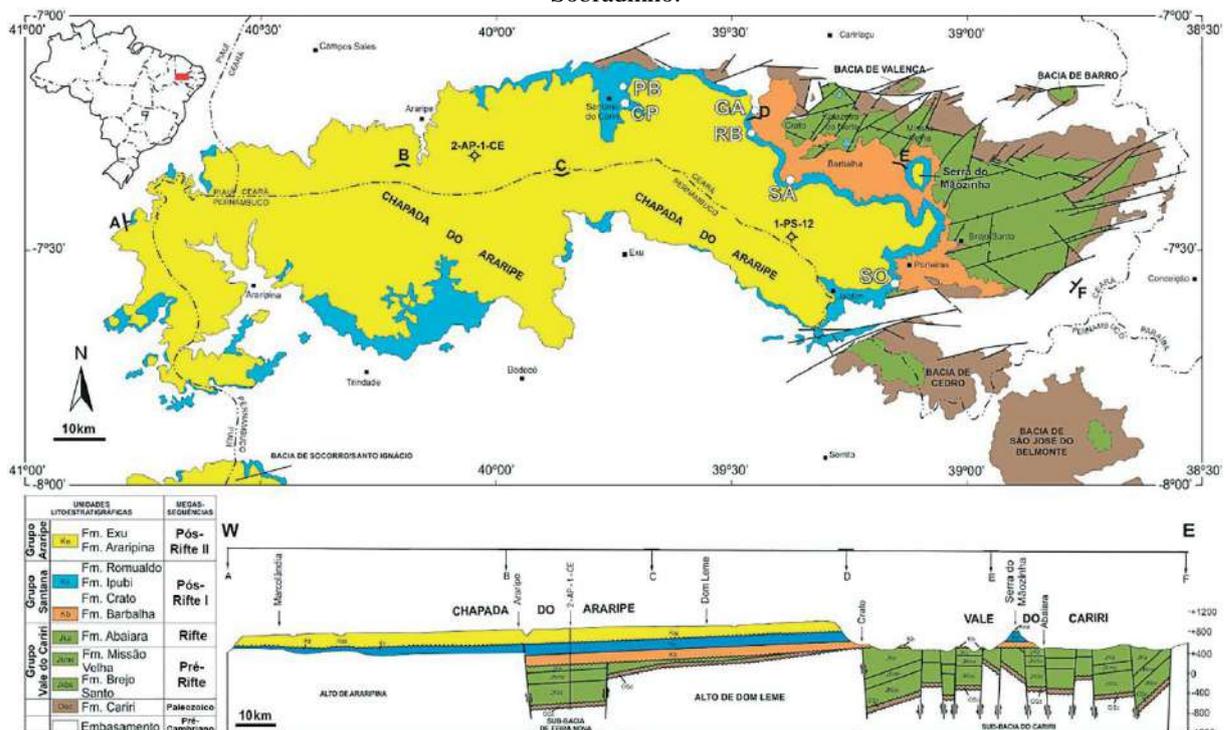
b) A tectono-sequência rifte (Formação Abaiara) idade eocretácica (Berriasiano-Hauteriviano) estão relacionadas com a sin-rifte II e sin-rifte III (rifte do tipo fissural) da margem continental (ASSINE, 1992; NEUMANN et al., 2008).

c) A tectono-sequência pós-rifte (Grupo Santana idade aptiana; ARAI; ASSINE, 2020) estão relacionadas com sequências transicionais e evaporíticas da margem continental (NEUMANN et al., 2008).

A tectono-sequência pré-rifte é composta por sedimentos das formações Brejo Santo e Missão Velha, depositados num período em que se comportava como uma bacia do tipo sinéclise interior. A tectono-sequência rifte foi depositada num período de intensa reativação e subsidência tectônica. A tectono-sequência pós-rifte foi depositada num período de tranquilidade tectônica e de subsidência com flexão litosférica nas áreas onde se situavam os riftes eocretáceos (NEUMANN et al., 2008).

Após o processo de rifteamento das placas africana e sul-americana iniciou-se então, a formação do Oceano Atlântico Sul. A bacia está localizada no Domínio da Zona Transversal (domínio tectônico central da Província Borborema) (ARAUJO; WEINBERG; CORDANI, 2013) (Fig. 14). Esse domínio é limitado ao norte pela Zona de Cisalhamento de Patos e ao sul pela Zona de Cisalhamento Pernambuco.

Figura 14 – Mapa geológico com indicação das seções colunares apresentadas neste trabalho. Abreviações: CP = Conceição Preta; GA = Guaribas; PB = Pedra Branca; RB = Rio da Batateira; SA = Salamanca e SO = Sobradinho.



Fonte: Assine et al. (2014).

A superssequência pós-rifte, de idade aptiana (ARAI; ASSINE, 2020), resulta de subsidência flexural térmica ocorrida na Bacia do Araripe e subdivide-se em Pós-rifte I e II. O paleoambiente de deposição é interpretado como sendo flúvio-lacustre (PONTE; APPI, 1990). O Grupo Santana, na porção oeste da bacia, repousa diretamente sobre o embasamento Pré-Cambriano/Paleozoico Inferior (ASSINE, 1992). Esse grupo foi formado no estágio Pós-Rifte e compreende quatro unidades estratigráficas: a Formação Barbalha ou Rio da Bateira representa dois ciclos fluviais com arenitos grossos e folhelhos escuros e finalizando com depósitos terrígenos e margosos no topo (ASSINE, 2007; CHAGAS; ASSINE; FREITAS, 2007).

O fim dos ciclos fluviais e o subsequente início da predominância de depósitos lacustres, calcários e margosos, marca o início da Formação Crato, que é composta de seis intervalos de calcários laminados, intercalados com siltitos calcários e margas (NEUMANN; CABRERA, 1999). A estagnação do nível do lago e aumento das condições áridas influenciaram no estabelecimento da formação das salinas. Esse processo permitiu a formação de grandes massas de gipsita e anidrita e a consequente deposição de evaporitos da Formação Ipubi, que é composta principalmente de folhelhos betuminosos, argilosos e calcários ricos em matéria orgânica, de coloração verde-avermelhada, que são intercalados com anidrita (ASSINE et al., 2014; FABIN et al., 2018).

A Formação Romualdo finaliza a fase pós-rifte I e representa um ciclo transgressivo-regressivo completo. Esta formação é composta de folhelhos, margas e rochas calcárias de idade aptiana (ASSINE et al., 2014). Concreções calcárias ocorrem encaixadas nos folhelhos e preservam fósseis de vertebrados tridimensionalmente preservados, tais como dinossauros (KELLNER; CAMPOS, 2000), pterossauros (BANTIM et al., 2014) e tartarugas (OLIVEIRA; ROMANO, 2007). Assine et al. (2014) usaram o termo Formação Romualdo para incluir todos os estratos localizados acima das camadas de gipsita da Formação Ipubi e abaixo das camadas de arenitos das Formações Araripina e Exu. Esta formação registrou a ingressão marinha que envolveu a Bacia do Araripe (KELLNER, 2002), e outras bacias interiores e criou uma grande incursão marinha em toda a Província Borborema durante o Albiano (VALENÇA; NEUMANN; MABESOONE, 2003). O contato entre as formações Ipubi e Romualdo é marcado por uma descontinuidade, a qual é difícil ser identificada quando os evaporitos não estão presentes (ASSINE, 2007).

Considerando o registro fóssil, há grande abundância e excepcional qualidade de preservação dos fósseis de peixes, insetos, crustáceos, aracnídeos, quelônios, lagartos, pterossauros, ostracodes e fósseis vegetais concederam tanto à Formação Crato quanto à

Romualdo o status de *Konservat Lagerstätten* (SAYÃO; KELLNER, 2000). Além disso, a Bacia do Araripe possui um importante registro de tartarugas fósseis, representado por cinco gêneros (ver GAFFNEY et al., 2001, 2006; HIRAYAMA, 1998; LAPPARENT DE BROIN, 2000; PRICE, 1973, para descrições originais). Em 2011, ocorreu o primeiro registro de tartaruga coletada nos folhelhos betuminosos da Formação Ipubi referida como pertencente à *Pelomedusoides* indeterminado por Oliveira et al. (2011).

3.3.2 Superssequência Bauru

A estratigrafia da Superssequência Bauru (SSB) é motivo de controvérsia entre os pesquisadores, sendo que há duas correntes principais: representadas por Almeida (1980) e Fernandes e Coimbra (1996, 2000). O primeiro estudo considerou a sedimentação ocorrida no Cretáceo Superior como parte da Bacia do Paraná. Por outro lado, Fernandes e Coimbra (1996) propuseram o nome ‘Bacia Bauru’ para essa nova área de acumulação sedimentar. Neste trabalho utilizamos a estratigrafia proposta por Brusatte, Candeiro e Simbras (2017).

A Superssequência Bauru foi formada dentro da plataforma sul-americana após o riftamento do megacontinente gondwânico e início da evolução do Oceano Atlântico-Sul durante o Cretáceo Inferior (FERNANDES; RIBEIRO, 2015). Assim houve a subsidência causada pelo novo ajustamento isostático, como resultado do acúmulo de cerca de 2000 metros cúbicos de derrames basálticos da Formação Serra Geral, da Província basáltica continental Paraná-Etendeka. Esta formação pertence ao Grupo São Bento (FERNANDES; COIMBRA, 2000) e constitui o embasamento da SSB, apresentando um contato discordante com a mesma (MILANI et al., 2007).

A atividade vulcânica cessou no Cretáceo Inferior e a área que se tornaria a Superssequência Bauru permaneceu exposta, o que permitiu a acumulação de sedimentos durante do Cretáceo Superior (FERNANDES; RIBEIRO, 2015); sua espessura máxima é de cerca de 300 m depositados durante o Coniaciano ao Maastrichtiano. A SSB abrange uma área de 370.000 km², nos Estados de Minas Gerais, São Paulo, Paraná, Mato Grosso do Sul, Goiás e Mato Grosso e Nordeste do Paraguai (correspondente à Formação Caiuá) (BRUSATTE; CANDEIRO; SIMBRAS, 2017; FERNANDES; RIBEIRO, 2015).

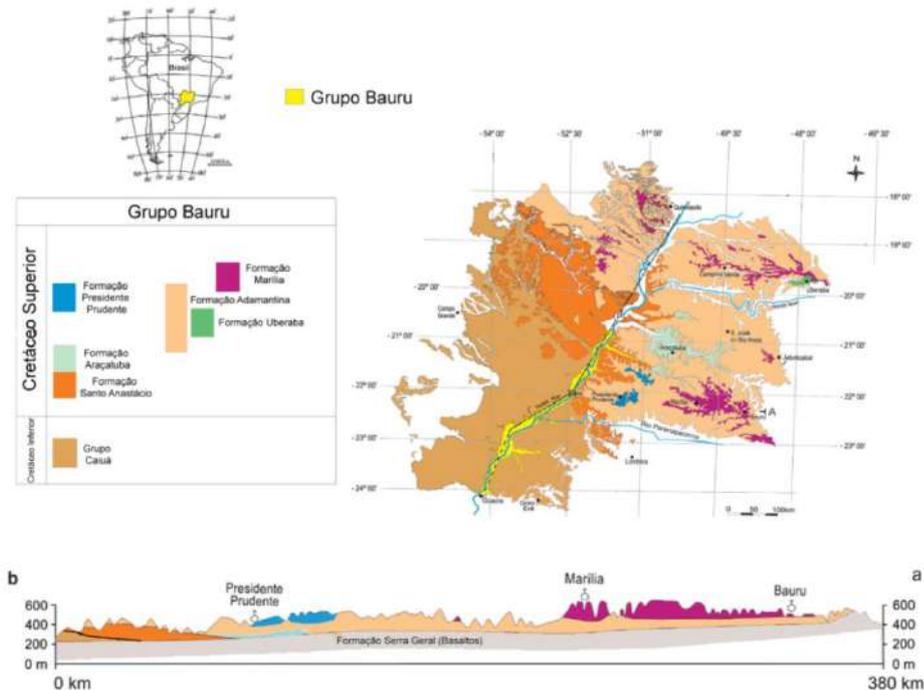
O Grupo Bauru é a sequência sedimentar central do Cretáceo Superior da Bacia do Paraná. Foi formado por um sistema fluvial distributário durante o Campaniano–Maastrichtiano (BATEZELLI et al., 2018). O grupo consiste predominantemente de arenitos eólicos nas suas secções do Cretáceo Inferior, e conglomerados aluviais a fluviais, arenitos,

siltitos e lamitos lacustres. Este pacote de rochas foi depositado em uma bacia sedimentar, que se desenvolveu na plataforma sul-americana como resultado da subsidência termomecânica após o colapso do Gondwana e a abertura do Atlântico sul (BRUSATTE; CANDEIRO; SIMBRAS, 2017; FERNANDES; RIBEIRO, 2015).

O Grupo Bauru (Fig. 15) está dividido em seis formações: Caiuá (Aptiano), Santo Anastácio (Aptiano), Araçatuba (Turoniano), Adamantina (Turoniano±Maastrichtiano inicial), Presidente Prudente (Campaniano±Maastrichtiano) e Marília (Maastrichtiano). Além da sétima formação, Uberaba (Coniaciano±Campanian), a qual só tem afloramentos interdigitados com a formação Adamantina em Minas Gerais (SOUZA, 1984). Porções da Formação Adamantina são correlatas da Formação Uberaba, e as porções de a Formação Presidente Prudente que fica acima interdigitada com a Formação Adamantina, o que sugere uma idade mais recente indicada do Santoniano ao Maastrichtiano (BRUSATTE; CANDEIRO; SIMBRAS, 2017). Os dados magnetostratigráficos indicam que a Formação Caiuá foi depositada no início do Cretáceo, entre cerca de 130–120 milhões de anos atrás (BATEZELLI, 2010). O preenchimento da Bacia do Paraná pelo Grupo Bauru ocorreu em dois momentos: a sequência inferior foi formada por arenitos eólicos a eólico-fluvial durante o Aptiano e a sequência superior foi formada por conglomerados aluviais a fluviais, arenitos e lamitos com os lamitos lacustres datados ao Cretáceo Superior.

O preenchimento da SSB ocorreu em duas principais fases: a primeira aconteceu em condições desérticas no interior da superssequência e a segunda ocorreu em condições semiáridas às margens, onde tinha disponível mais água (sistema fluvial-eólico). A primeira fase corresponde ao soterramento do substrato basáltico por uma extensa cobertura arenosa, formada principalmente por depósitos de lençóis de areia com dunas de tamanhos moderados e depósitos de loesse intercalados. Neste estágio, a atividade fluvial foi restrita aos rios efêmeros no deserto. Os sistemas desérticos compreendem as formações: Adamantina, Santo Anastácio e Caiuá. No estágio inicial de preenchimento, o relevo original do substrato criou condições endorreicas na zona interior da região, onde uma ampla área pantanosa foi estabelecida anterior ao clima semiárido (FERNANDES; RIBEIRO, 2015).

Figura 15 – Mapa geológico do Grupo Bauru com secção regional.



Fonte: Adaptado de Brusatte, Candeiro e Simbras (2017). Figura de F. Simbras.

A Formação Caiuá compreende depósitos de complexos de dunas de cristas sinuosas eólicas de grande porte (*draas*), na região central do mar de areia. Na região periférica é caracterizada por depósitos de dunas eólicas de porte moderado, de cristas sinuosas, e interdunas úmidas/aquosas. A Formação Santo Anastácio consiste de depósitos de lençóis de areia, essencialmente secos, acumulados em extensas e monótonas planícies desérticas, marginais aos grandes complexos de dunas do Deserto Caiuá e raramente, depósitos de enxurradas de chuvas torrenciais eventuais, denominados *wadis* (FERNANDES; COIMBRA, 2000; FERNANDES; RIBEIRO, 2015).

A Formação Araçatuba acumulou-se em ambiente paludial de águas salinas rasas e calmas, com períodos de exposição; a Formação Uberaba, corresponde a depósitos de sistema fluvial entrelaçado (FERNANDES; RIBEIRO, 2015). A Formação Adamantina é composta primariamente de arenitos finos e médios com raros conglomerados e siltitos fácies paleoambiente fluvial entrelaçado a meandrante. Existem também algumas litologias desérticas, que diminuem para cima através da formação. As argilas lacustres e fluviais e arenitos começam a aparecer na parte média-superior da unidade, que foram depositados em condições ambientais, quente e úmida (FERNANDES; COIMBRA, 1996, 2000; SOARES et al., 1980).

Na segunda fase da sedimentação importantes sistemas fluviais foram desenvolvidos e houve uma reativação tectônica que resultou no avanço de leques aluviais na área. Os

sistemas eólico-fluviais compõem as seguintes formações: parte da Formação Adamantina, Uberaba, Presidente Prudente e Marília. A Formação Uberaba é composta de calcários, arenitos e conglomerados, por muitas vezes cimentados por calcita com sedimentos vulcanoclásticos (BARCELOS, 1984). Provavelmente, essa formação data do Campaniano-Maastrichtiano (BRUSATTE; CANDEIRO; SIMBRAS, 2017).

A Formação Presidente Prudente consiste de arenitos e lamitos depositados em um sistema fluvial sinuoso, representando canal e overbank (FERNANDES; COIMBRA 2000). Houve pouco trabalho na geocronologia da formação, mas é muitas vezes considerado Campaniano–Maastrichtiano na literatura (por exemplo, BANDEIRA et al., 2016). Esta inferência é baseada em correlações que indicam contatos graduais laterais entre a Formação Presidente Prudente e a Formação Adamantina, cuja idade tem sido determinada como mais recente do Santoniano–Maastrichtiano (ZAHER et al., 2006). Além disso, Azevedo e Simbras (2009) descreveram uma vértebra caudal de um saurópoda *Aeolosaurinae* sugerindo Idade Maastrichtiana à formação. Gobbo-Rodrigues et al. (2000) sugeriram uma idade Campaniana–Maastrichtiana baseada na presença dos ostracodes *Limnocytheridae*.

A Formação Marília fecha o ciclo de deposição do Grupo Bauru. O Membro Echaporã tem deposição eólica formada por lençóis arenosos e os membros Serra da Galga e Ponte Alta são formados na parte distal dos sistemas de leques aluviais, estes dois últimos ocorrem apenas no triângulo mineiro, Minas Gerais. O clima permaneceu quente e seco durante estas fases de sedimentação submetidas às condições desérticas no interior da bacia (FERNANDES; RIBEIRO, 2015). Particularmente, o Grupo Bauru fornece um importante cenário da biota terrestre do Mesozoico brasileiro (MENEGAZZO; BERTINI; MANZINI, 2015).

O registro fossilífero de vertebrados é diverso incluindo peixes (MARTINELLI et al., 2013), tartarugas (FRANÇA; LANGER, 2005; GAFFNEY et al., 2011), lagartos (ESTES; PRICE, 1973), Crocodyliformes (CAMPOS et al., 2011; MARTINELLI et al., 2018), e dinossauros não-avianos (CANDEIRO et al., 2012).

3.3.3 Bacia do Cambambe

Com início da deposição há cerca de 84 milhões de anos, a Bacia do Cambambe é constituída por uma sequência vulcano-sedimentar que aflora nos municípios de Chapada dos Guimarães e Nova Brasilândia. O início da sequência se deu com o magmatismo da Formação

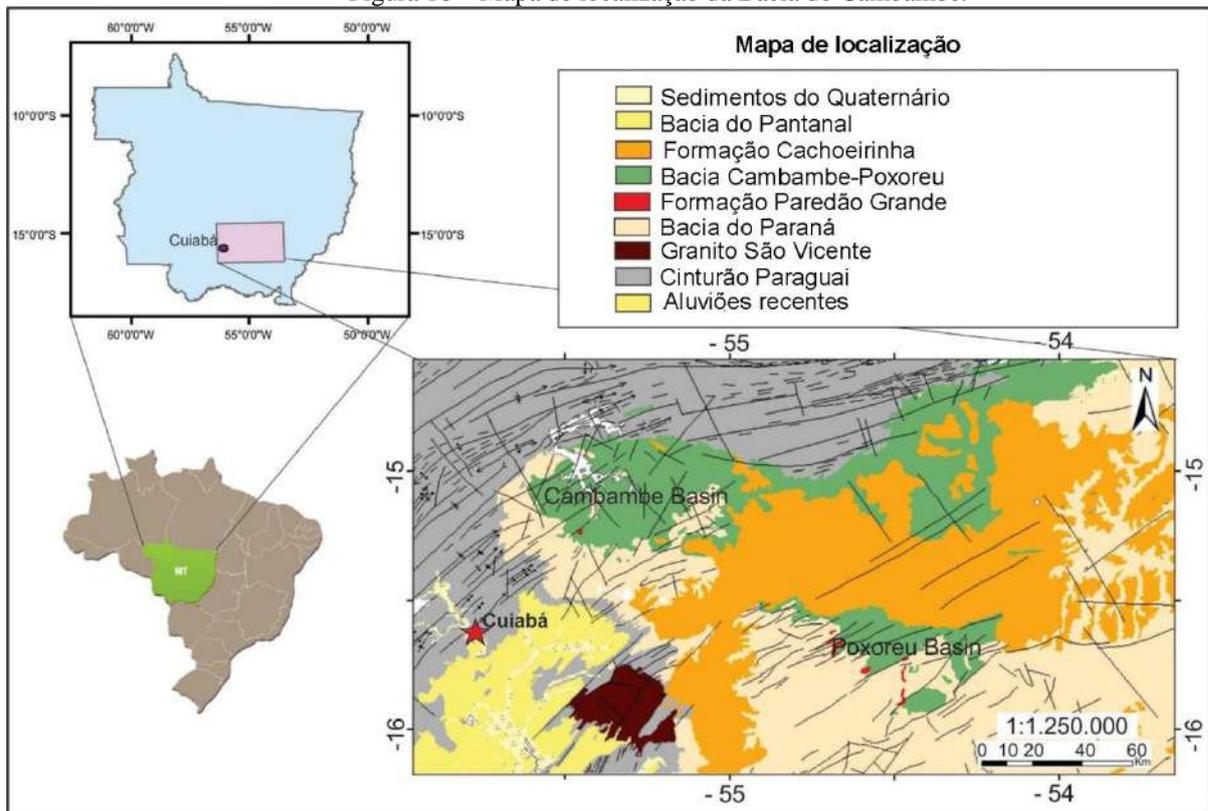
Paredão Grande, seguido pela sedimentação das formações Quilombinho e Cachoeira do Bom Jardim, pertencentes ao Grupo Ribeirão Boiadeiro e, por fim, a Formação Cambembe que encerra o pacote sedimentar cretácico (COIMBRA, 1991 apud KUHN; PAZ; AZEREDO, 2018).

Os afloramentos dessa Bacia são encontrados no sudeste de Mato Grosso (COIMBRA, 1991) formados da base para o topo por: Formação Paredão Grande, Grupo Ribeirão Boiadeiro (Fig. 16). Este último é composto pelas formações Quilombinho e Cachoeira do Bom Jardim. A Formação Cambembe finaliza o ciclo de deposição da bacia (KUHN; PAZ; AZEREDO, 2018).

O Grupo Ribeirão Boiadeiro apresenta fácies correspondentes à sistemas deposicionais de leques aluviais em clima semi-árido, que desciam encostas íngremes, associados a rios entrelaçados. Os arenitos são ricos em fragmentos de rochas vulcânicas (KUHN; PAZ; AZEREDO, 2018). O contato entre o Grupo Ribeirão Boiadeiro e a Formação Botucatu exibe uma discordância. Os arenitos da Formação Botucatu apresentam cor branca, vermelha, bege e cinza (KUHN; PAZ; AZEREDO, 2018). Nessa secção as rochas são quartzoarenitos e sublitharenitos raros distintos do que se encontra no Grupo Ribeirão Boiadeiro. Os metais pesados encontrados nas análises microscópicas das rochas do Grupo Ribeirão Boiadeiro sugerem influência de vulcanismo durante a diagênese dado a presença de fases minerais inalteradas, tal como hornblenda subhedral (KUHN; PAZ; AZEREDO, 2018).

O conteúdo fossilífero de vertebrados do Grupo Ribeirão Boiadeiro conta com registro de do abelisarídeo, *Pycnonemosaurus nevesi* Kellner & Campos, 2002 e alguns dentes de Abelisauria indet. (BITTENCOURT; KELLNER, 2002). Além dos dinossauros, fragmentos de Testudines e Crocodyliformes também já foram encontrados (KUHN; PAZ; AZEREDO, 2018; SALES et al., 2017).

Figura 16 – Mapa de localização da Bacia do Cambambe.



Fonte: Kuhn et al. (2018).

3.3.4 Bacia de São José de Itaboraí

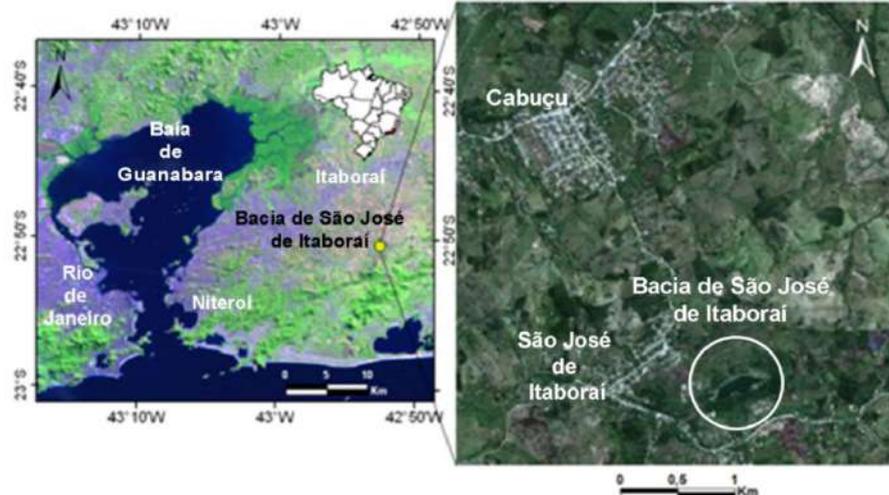
A Bacia São José de Itaboraí localizada no município de Itaboraí pertencente ao Rio de Janeiro, Brasil (Fig. 17) (SANTOS; CARVALHO, 2013). A bacia encontra-se encravada no cristalino em forma de cone invertido de base elíptica (BRITO, 1989) possuindo sedimentação paleógena medindo cerca de 1 Km² (BERGQVIST et al., 2009). A intensa atividade mineradora na Bacia destruiu a maior parte dos afloramentos que atualmente estão submersos ou recobertos por vegetação (SANTOS; CARVALHO, 2013).

O preenchimento da bacia contém depósitos carbonáticos sobrepostos aos calcários cristalinos, gnaisses, granitos e pegmatitos (BRITO, 1989). Acima dessas camadas estão os calcários compactos de coloração cinza a amarelados, de granulação fina e homogênea, com minerais detríticos. Acima desses calcários há uma intercalação dos calcários fitados superiores com calcário argiloso friável, característico de enxurrada, com fragmentos grandes e angulosos de quartzo, feldspato e gnaisses. Sobrepostos a estes depósitos estão camadas aluviais. A principal estrutura observada é uma falha normal, denominada a falha de São José, que delimita o sul da bacia (BRITO, 1989). Canais de dissolução fissuram verticalmente os depósitos (BERGQVIST et al., 2009).

A fauna de Itaboraí é considerada uma das mais diversas do Paleógeno da América do Sul, apresentando taxóons de invertebrados, vegetais, aves, anfíbios, répteis e, principalmente mamíferos (SANTOS; CARVALHO, 2013; WOODBURNE et al., 2013). Estes últimos são importantes à compreensão da evolução dos mamíferos sul-americanos, além disso, constituem a base para uma das Idades Mamíferos-Terrestres Sul-Americanas (South American Land Mammal ages – SALMA) denominada de Itaboraiense por Marshall (1985).

De acordo com o registro da paleomastofauna, os depósitos de travertinos da Bacia de São José de Itaboraí abrangem uma datação do Paleoceno médio (MARSHALL, 1985) até o Eoceno inicial (OLIVEIRA; GOIN, 2011; WOODBURNE et al., 2014). A datação do fluxo de ankaramito itaboraiano que ocorreu ao norte da Bacia indica Eoceno inicial com posterior preenchimento fissural por meio de uma episódica erupção vulcânica (GOMES SANT' ANNA; RICCOMINI, 2001).

Figura 17 – Localização geográfica da Bacia sedimentar de São José de Itaboraí no Estado do Rio de Janeiro, Brasil.



Fonte: Adaptada de Santos e Carvalho (2013).

4 MATERIAL E MÉTODOS

Para o presente estudo realizamos análises osteohistológicas em diferentes representantes de Testudines brasileiros.

4.1 MATERIAL

O material analisado neste estudo compreende elementos ósseos de: dois espécimes de *Araripemys barretoii* (MPSC R 010 e UFRPE 5302) (Fig. 18); um espécime de *Bauruemys elegans* (UFRPE 5470) (Fig. 19); um espécime de *Cearachelys placidoi* (UFRPE 5600) (Fig. 20); um espécime de um Podocnemididae indet. (DGM 339-R); dois espécimens de Pelomedusoides indet. (CR-CHA-1926 e CR-CHA-1927) (Fig. 24); dois espécimes de *Phrynops geoffroanus* (CAV0062-LAM) (Fig. 25); e um espécime de *Platemys platycephala* (Fig. 26). Os materiais estão depositados na coleção paleontológica da Universidade Federal Rural de Pernambuco; na coleção do Centro Acadêmico de Vitória da Universidade Federal de Pernambuco; Museu de Paleontologia Plácido Cidade Nuvens; e na Coleção Referência – Chapada do Museu de História Natural Casa Dom Aquino.

4.2 SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Testudines Batsch, 1788

 Pleurodira Cope 1868

 Pelomedusoides Baur 1891

 Araripemydidae Price 1973

Araripemys barretoii Price 1973 (Fig. 18)

Localidade: Formação Crato e Romualdo, Bacia do Araripe, Brasil; Cretáceo Inferior

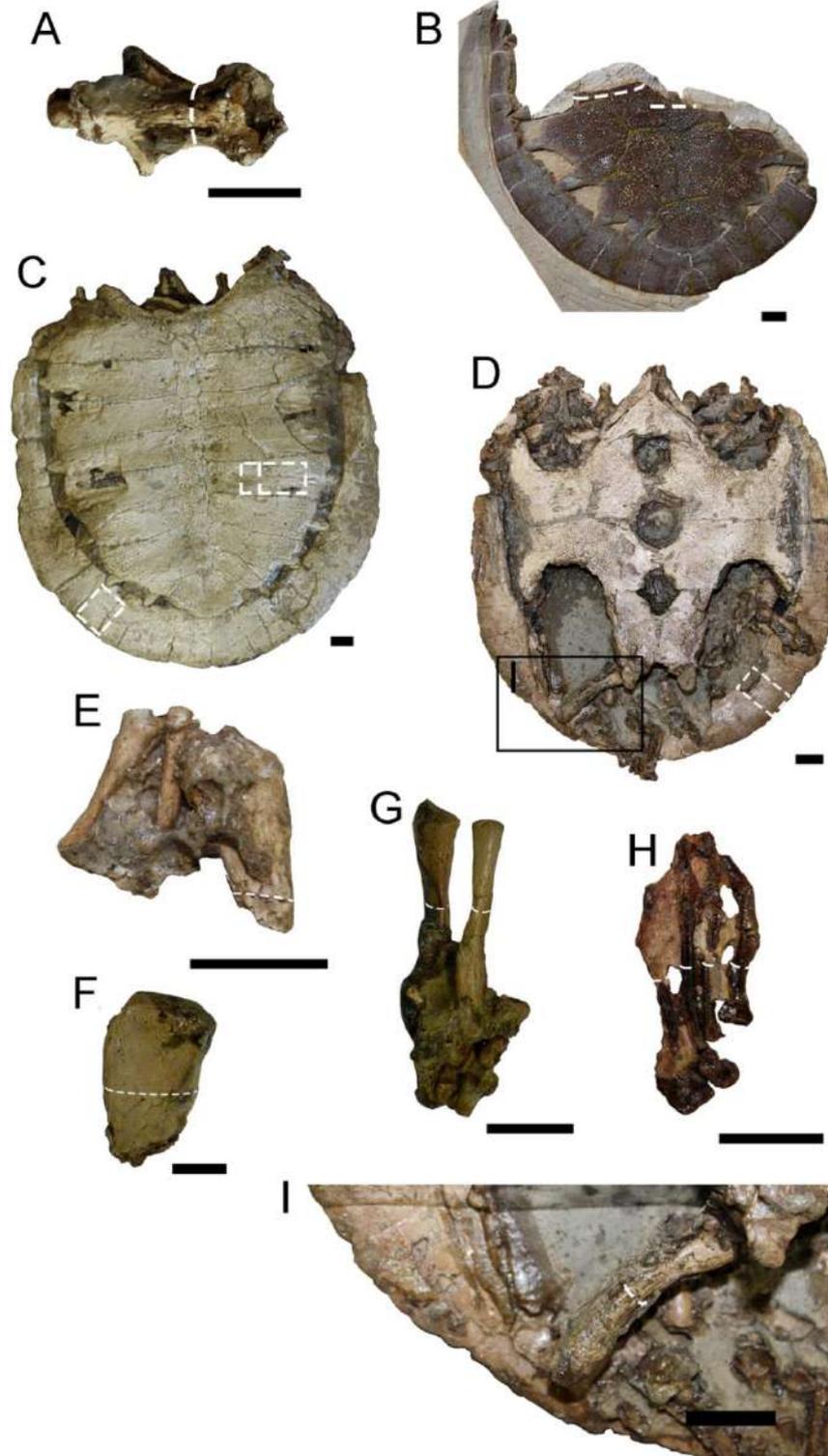
Material: MPSC R 010 e UFRPE 5302

Idade: Aptiana (ARAI; ASSINE, 2020)

Diagnose: carapaça plana e esculpida em que as costais I atingem a margem do casco entre a placanucal e as primeiras periferais; a carapaça forma fontanelas entre as placas costal e periferal; os epiplastrões são longos e estreitos com contato medial longo com o hioplastrão; o plastrão reduzido carece de mesoplastrão e placas gulares; o entoplastrão tem forma de V

invertido; o epiplastrão apresentava formato em J; hyoplastrão e hypoplastrão são quase retangulares com suturas amplamente interdigitais na linha média; e o xifiplastrão tem suturas profundamente interdigitais com o hipoplastrão (PRICE 1973, MEYLAN 1996, OLIVEIRA & KELLNER 2005).

Figura 18 – Elementos ósseos de *Araripemys barretoii*. A, 7ª vértebra cervical em vista ventral (MPSC R 010). B, Carapaça em vista dorsal (UFRPE 5302). C e D, Casco (MPSC R 010) em vista dorsal e ventral, respectivamente. E, Úmero, ulna e rádio (MPSC R 010). F, Porção distal do úmero (MPSC R 010). G, Ulna e rádio (MPSC R 010). H, *Pes* esquerdo (MPSC R 010). I, Recorte de D evidenciando o fêmur direito (MPSC R 010). Linha branca tracejada indica o local do corte. Escala: 0,5 cm (F e H); 1 cm (A, B, C, D, E, F, G e I).



Fonte: Autora.

Testudines Batsch, 1788

Pleurodira Cope 1868

Pelomedusoides Baur 1891

Podocnemididae Cope 1888

Bauruemys elegans (Suárez, 1969) (Fig. 19)

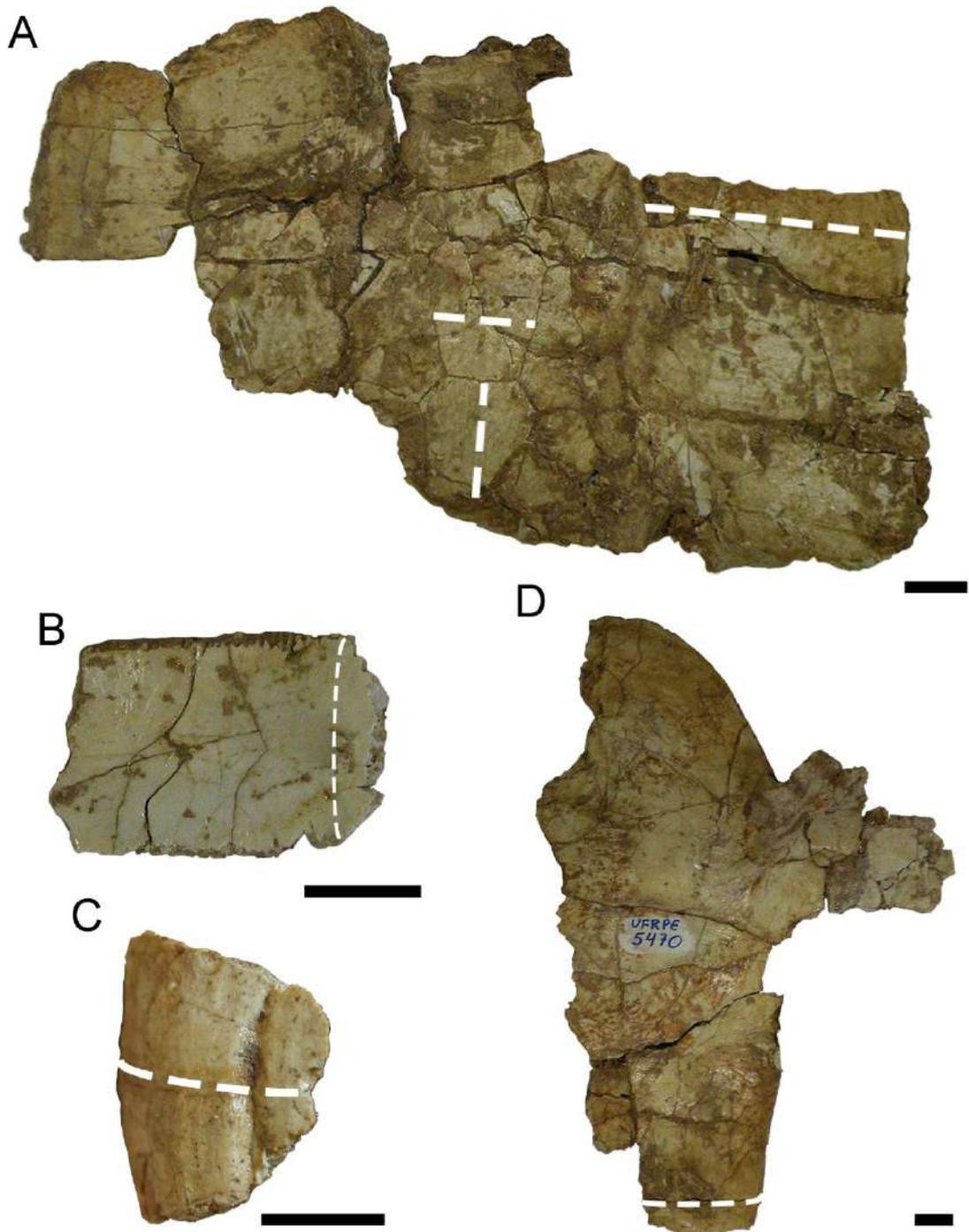
Localidade: Formação Presidente Prudente (FERNANDES; COIMBRA, 2015), Grupo Bauru, Brasil; Cretáceo Superior

Material: UFRPE 5470

Idade: Campaniano– Maastrichtiano

Diagnose: A carapace é uniformemente arqueada; placa neural II tem formato rectangular; plastrão apresenta lobo anterior arredondado e lobo posterior alongado com margens retas. O lobo anterior é mais largo que o posterior (SUÁREZ, 1969).

Figura 19 – Elementos fragmentados de *Bauruemys* (UFRPE 5470). A, Fragmento da carapaça em vista dorsal. B, Fragmento da 4ª placa costal em vista ventral. C, Placa periferal em vista dorsal. D, Plastrão incompleto em vista dorsal. Linha branca tracejada indica o local do corte. Escala: 0,5 cm (B e C); 1 cm (A, D).



Fonte: Autora.

Testudines Batsch, 1788

Pleurodira Cope 1865

Pelomedusoides Baur 1891

Bothremydidae Baur 1891

Cearachelys placidoi Gaffney et al. (2001) (Fig. 20)

Localidade: Formação Romualdo, Bacia do Araripe, Brasil; Cretáceo Inferior

Material: UFRPE 5600

Idade: Aptiana (ARAI; ASSINE, 2020)

Diagnose: Esse táxon não possui fontanelas no plastrão. O plastrão de *Cearachelys* tem um lobo anterior amplo e semicircular e um lobo posterior delgado com um entalhe do xifiplastrão pouco profundo de acordo com Gaffney et al. (2001). A sínfise do epiplastrão é curta e seu comprimento corresponde a 40 por cento do comprimento do endoplastrão. O par de escudos gulares possui forma triangular. Esses escudos estão localizados sobre o epiplastrão. O endoplastrão é trapezoidal e o sulco sagital é reto. O escudo intergular se sobrepõe à região anterior do endoplastrão, separando os escudos umerais parcialmente. Há uma leve sobreposição da região posterior dos escudos umerais sobre o hioplastrão.

Os sulcos umero-peitoral são anterolateralmente direcionados sobre o hioplastrão. Esses escudos conectam entre si medialmente na porção posterior do endoplastrão. Os escudos peitorais são os mais longos e não se sobrepõem ao epiplastrão e endoplastrão. As suturas entre o epiplastrão e o hioplastrão são interdigitadas direcionadas anterolateralmente e o hioplastrão é mais longo do que o hipoplastrão. Os sulcos pectoro-abdominal são direcionados anterolateralmente sobre o hioplastrão e cruzam a parte anterior do mesoplastrão. Uma sobreposição dos escudos marginais na região lateral do mesoplastrão é observada. O par de mesoplastra está localizado lateralmente, estas placas são mais largas do que compridas. Os escudos femorais cobrem mais da metade da parte posterior do hipoplastrão e eles alcançam a porção anterior do xifiplastrão.

O contato entre o hipoplastrão e o xifiplastrão é direcionado posterolateralmente. Os sulcos femoro-anal são subparalelos a estas suturas. Os escudos anais são localizados exclusivamente no xifiplastrão. Por sua vez, o xifiplastrão tem duas moderadas projeções posteriores e uma reentrância xifiplastral.

Figura 20 – Plastrão de *Cearachelys placidoi* (UFRPE 5600) em vista ventral. Linha branca tracejada indica o local do corte. Escala: 1 cm.



Fonte: Autora.

Testudines Batsch, 1788

Pleurodira Cope 1865

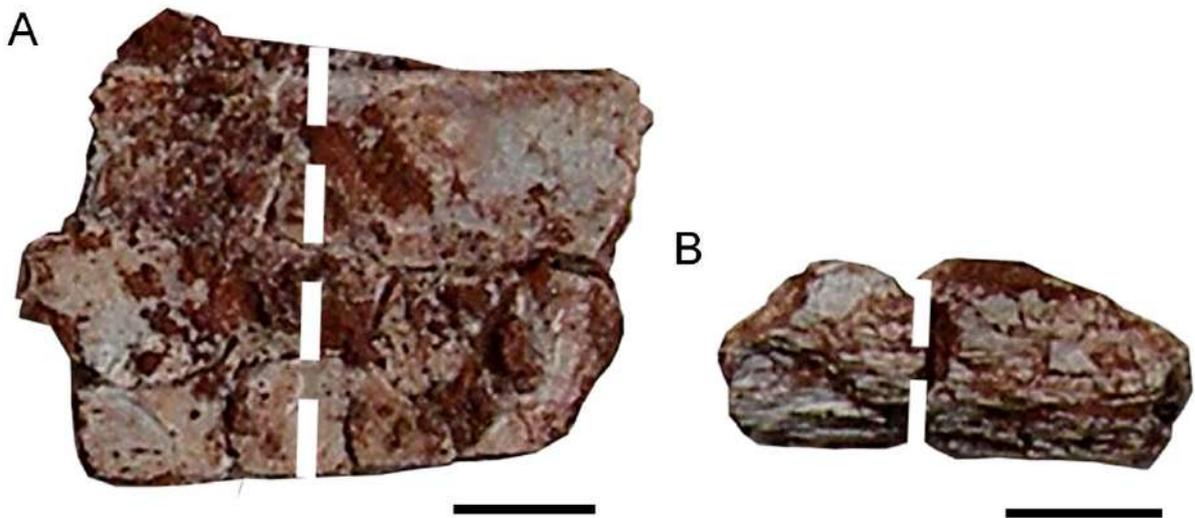
Pelomedusoides Baur 1891

Localidade: Grupo Rio Boiadeiro, Bacia do Cambambe, Brasil; Cretáceo Superior

Material: CR-CHA-1926 (Fig. 21A) e CR-CHA-1927 (Fig. 21B)

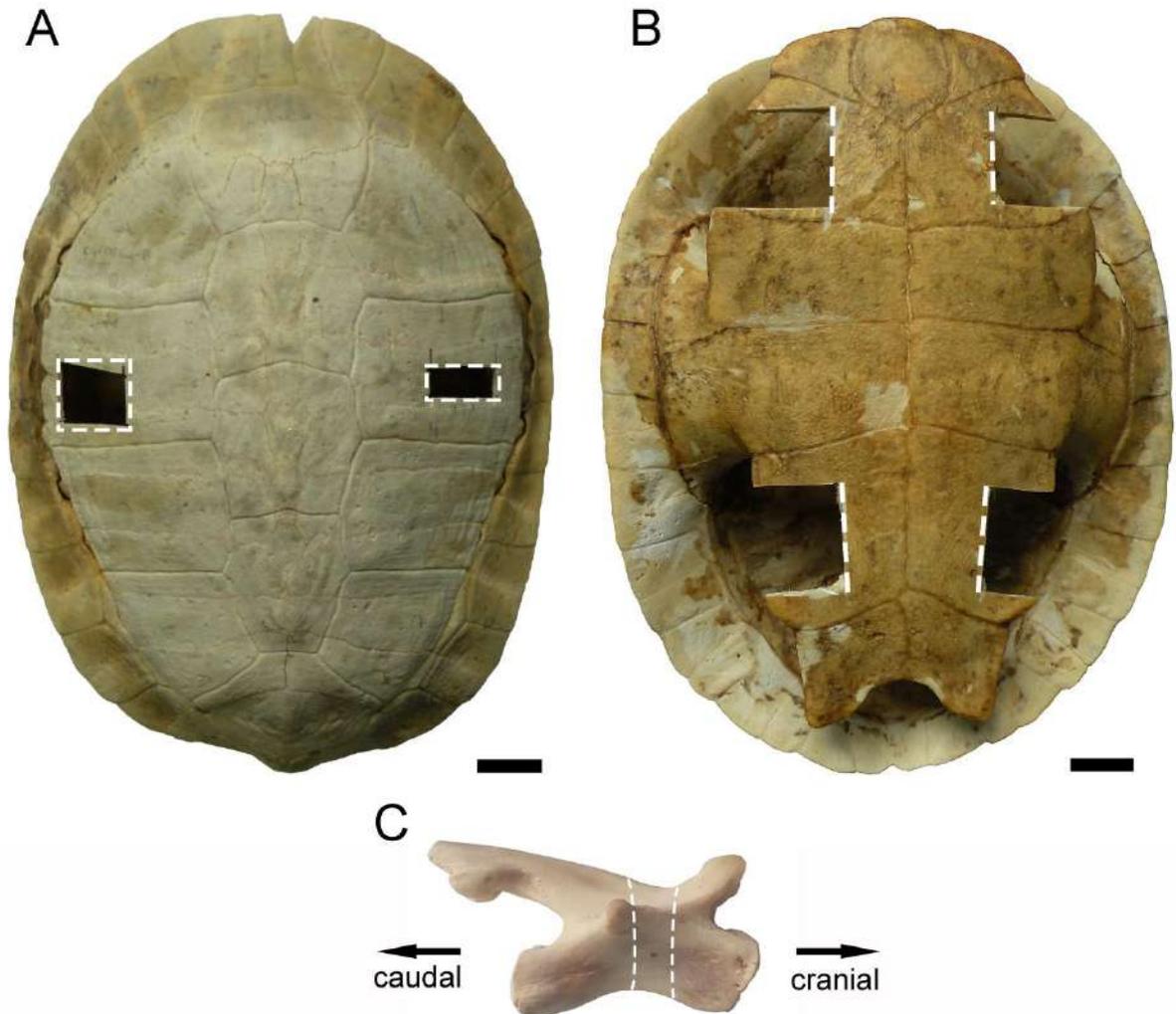
Idade: Santoniano (KUNH et al. 2020)

Figura 21 – Fragmentos de placas costais de *Pelomedusoides* indet. CR-CHA-1926 (A) e CR-CHA-1927 (B). Linha branca tracejada indica o local do corte. Escala: 1 cm.



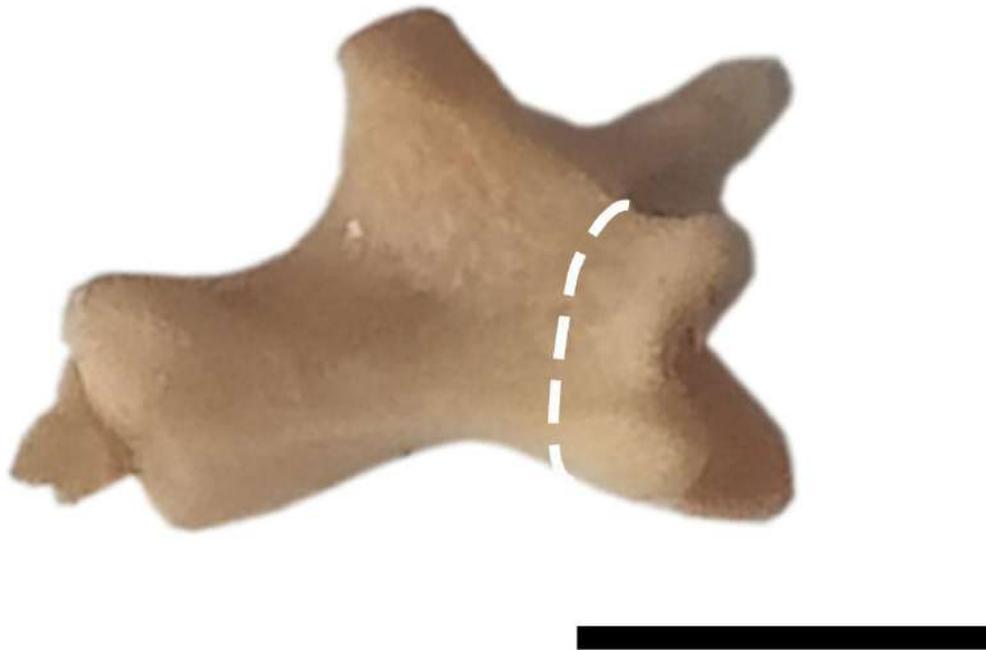
Fonte: Autora.

Figura 22 – Casco e 7ª vértebra cervical de *Phrynops geoffroanus* (CAV 0062-LAM). A, Carapaça em vista dorsal. B, Plastrão em vista ventral. C, 7ª vértebra em vista lateral direita. Linha branca tracejada indica o local do corte. Escala: 2 cm (A e B); 1 cm (C).



Fonte: Autora.

Figura 23 – 8ª vértebra de *Platemys platycephala* em vista látero-anterior. Linha branca tracejada indica o local do corte. Escala: 0.5 cm.



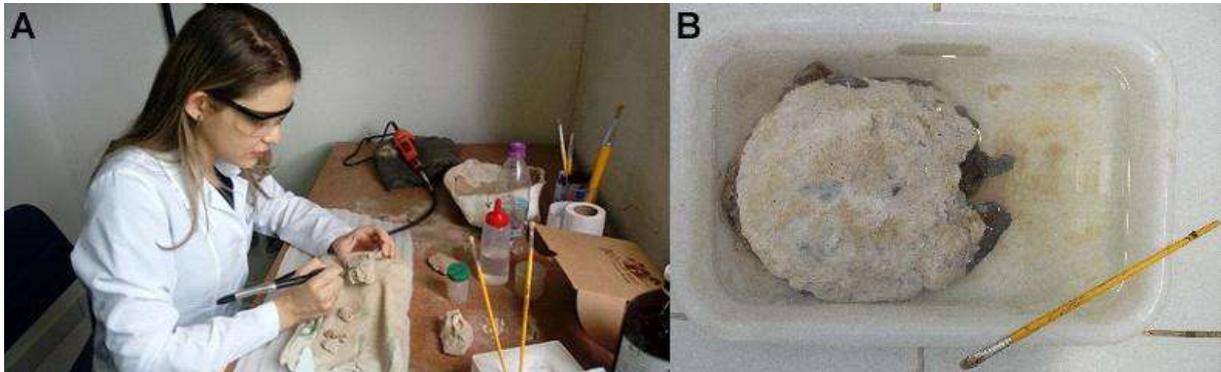
Fonte: Autora.

4.3 PREPARAÇÃO MECÂNICA E QUÍMICA DOS ESPÉCIMES

Os exemplares de *Bauruemys* UFRPE 5470 foram retirados da matriz rochosa arenítica mecanicamente, com auxílio de uma ponteira de aço inoxidável e de uma micro retífica de mão acoplada às brocas rotativas (Black & Deck RT18KA) (Fig. 24A). Já os espécimes de *Araripemys* (MPSC R 010 e UFRPE 5302) foram extraídos da sua matriz rochosa carbonática através da preparação química. Para esse último procedimento, os ossos foram protegidos com resina metacrílica, paraloide B-72 (Acryloid™) por toda sua extensão.

Após a secagem, os fósseis foram protegidos com uma camada de plastilina (diversas marcas) deixando aparente apenas a matriz rochosa (Fig. 24B). Então os exemplares foram imersos numa solução de ácido fórmico 85% P.A. 1000 mL (Dinâmica química contemporânea Ltda.) a 3% em água e monitorados a cada duas horas para observar e proteger as partes ósseas reveladas. Assim, quando novas estruturas eram reveladas, os exemplares logo eram colocados em água corrente para neutralização. Após 24 horas de neutralização os fósseis eram então deixados para secar e as novas partes eram protegidas com paraloide e envolvidas com plastilina e logo depois eram imersas no ácido. Esse processo foi repetido até a retirada da maior parte dos sedimentos.

Figura 24 – A, Autora realiza preparação mecânica de alguns materiais de *Bauruemys* UFRPE 5470 utilizados no estudo no Laboratório de Sistemática e Paleontologia da Universidade Federal Rural de Pernambuco. B, MPSC R 010 envolvido em plastilina e imerso em solução de ácido fórmico a 3% em água.



Fonte: Gustavo Oliveira e autora.

4.4 PREPARAÇÃO DAS LÂMINAS OSTEOHISTOLÓGICAS

As secções de ossos apendiculares e axiais foram transversais ou longitudinais e quando possível, foram feitas preferencialmente nas porções mediais das diáfises. Já os elementos ósseos da carapaça e do plastrão foram seccionados em planos perpendiculares e/ou paralelos ao eixo anteroposterior do casco (Quadro 1) seguindo a metodologia proposta por Scheyer (2007). As placas neurais, costais e periferais foram seccionadas perpendicularmente e paralelamente ao eixo anteroposterior. Os xifiplastrões foram seccionados paralelamente e perpendicularmente ao eixo anteroposterior. Os estilopódios (úmero e fêmur), zeugopódios (ulna e rádio) e metapodiais (metatarsos), juntamente com as vértebras foram seccionados transversalmente ao eixo do osso. Uma vez seccionados, cada amostra foi cuidadosamente etiquetada, além disso, foi feita também uma duplicata de cada secção no Laboratório Paleobiologia e Microestruturas/UFPE.

Quadro 1 – Lista com todos os elementos seccionados e analisados nesse estudo.

Táxon	Espécime	Elemento ósseo	Plano de secção	Procedência estratigráfica	Época ou Idade
<i>Araripemys barretoii</i>	MPSC R 010	7ª vértebra cervical	Transversal ao eixo longitudinal do osso	Formação Romualdo, Bacia do Araripe	Aptiano
		Úmero (epífise e diáfise)	Transversal ao eixo longitudinal do osso		
		Ulna	Transversal ao eixo longitudinal do osso		
		Rádio	Transversal ao eixo longitudinal do osso		
		Fêmur	Transversal ao eixo longitudinal do osso		
		Metapodiais (metatarsos esquerdos)	Transversal ao eixo longitudinal do osso		
		5ª Placa costal	Perpendicular ao eixo anteroposterior do animal Paralelo ao eixo anteroposterior do animal		
	Placa periferal	Paralelo ao eixo anteroposterior do animal			
<i>Cearachelys placidoi</i>	UFRPE 5302	4ª placa costal	Perpendicular ao eixo anteroposterior do animal	Formação Crato, Bacia do Araripe	
	UFRPE 5302	5ª Placa neural	Perpendicular ao eixo anteroposterior do animal		
<i>Cearachelys placidoi</i>		UFRPE 5302	Xifiplastrão	Perpendicular ao eixo anteroposterior do animal Paralelo ao eixo anteroposterior	Formação Romualdo, Bacia do Araripe
Táxon	Espécime	Elemento ósseo	Plano de secção	Procedência estratigráfica	Época ou Idade
<i>Bauruemys elegans</i>	UFRPE 5470	2ª placa costal	Perpendicular ao eixo anteroposterior do animal	Formação Adamantina, Superssequência Bauru	Campaniano-Maastrichtiano
		4ª placa costal	Paralelo ao eixo anteroposterior do animal		
		Xifiplastrão	Perpendicular ao eixo anteroposterior do animal		

		Placa periferal	Perpendicular ao eixo anteroposterior do animal		
		Placa neural	Paralelo ao eixo anteroposterior do animal		
		Placa neural	Perpendicular ao eixo anteroposterior do animal		
Podocnemididae indet.	DGM 339-R	3ª placa costal	Paralelo ao eixo anteroposterior do animal; Perpendicular ao eixo anteroposterior do animal	Bacia de São José de Itaboraí	Eoceno
Pelomedusoides indet.	CR-CHA-1926	Costal	Paralelo ao eixo anteroposterior do animal Perpendicular ao eixo anteroposterior do animal	Grupo Ribeirão Boiadero, Bacia do Cambambe	Campaniano
	CR-CHA-1927	Costal	–		
Táxon	Espécime	Elemento ósseo	Plano de secção	Procedência estratigráfica	Época ou Idade
<i>Phrynops Geoffroanus</i>		7ª vértebra cervical	Transversal ao eixo longitudinal do osso	–	Recente
	CAV0062-LAM	3ª placa costal direita	Perpendicular ao eixo anteroposterior do animal		
		3ª placa costal esquerda	Perpendicular ao eixo anteroposterior do animal		
		Epi/Hioplastrão Escudo humeral	Paralelo ao eixo anteroposterior do animal		
		Hipo/Xifiplastão Escudo femoral	Paralelo ao eixo anteroposterior do animal		
<i>Platemys platycephala</i>	CR-CHA-1926	8ª vértebra cervical	Transversal ao eixo longitudinal do osso		

Fonte: Autora.

Cada amostra foi cortada com auxílio de uma micro retífica de mão acoplada a discos de corte (Black & Deck RT18KA) (Fig. 25A). Então, seguimos com os procedimentos padronizados em Chinsamy e Raath (1992) e adaptados por Sena et al. (2018, 2020). As amostras foram incluídas em resina epóxi transparente, RESINA PLT 5067 ORG IBX, catalisada com CATALISADOR BM-G IBX de 1% a 3% (IBEX QUÍMICOS E COMPÓSITOS, Recife, Brasil) (Fig. 25B). Posterior à inclusão, as amostras foram deixadas a temperatura ambiente por 24 horas (Fig. 25C). Após esse período as secções incluídas foram cortadas com a micro retífica de mão acoplada a um disco de corte (Black & Deck RT18KA) para retirar o excesso de resina das extremidades. É importante ressaltar que quando alguma parte do osso permaneceu exposta, o que indicou risco de se desprender durante o processo de desbastamento, foi necessário realizar uma nova inclusão de resina para recobrir a parte exposta.

As secções foram desbastadas utilizando uma politriz metalográfica (lixadora) (AROPOL-E, Arotec LTDA), acoplada com lixas abrasivas com granulometrias de tamanho decrescentes (100/P120, 360/P400 e 1200) (Fig. 25D). Após essa etapa de polimento, esperamos a secagem dos blocos para fixá-los. Os blocos foram fixados em lâminas para microscopia (Precision® Glass line com espessura de 1 a 1.2 mm e dimensões de 26 a 76 mm) com resina sintética Araldite-2020® (dois tubos, componente A e B, mesma quantidade de cada e misturados em superfície limpa antes de aplicar nas secções). Esta cola é utilizada porque seu índice de refração é semelhante ao do vidro, servindo como uma “cola invisível” entre lâmina e lamínula. A face polida da secção foi fixada à lâmina. Para evitar a formação de bolhas da cola realizamos movimentos circulares pressionando a secção sobre a lâmina.

Após essa etapa aguardamos a secagem da cola por 20 minutos. Depois recomeçamos o processo de desbastar com a lixa de granulometria 100/P120 até uma espessura de 5 mm (lâmina + amostra). Em seguida, desbastamos com a lixa de granulometria 360/P400 e finalmente foi utilizada a lixa de granulometria 1200 até ser alcançada uma espessura final em torno de 60 micrômetros e retirar o excesso de ranhuras. Ao longo do polimento com a segunda e terceira lixa, as lâminas foram analisadas ao microscópio ótico a fim de monitorar e verificar se as estruturas mostravam-se evidentes (Fig. 25E).

Figura 25 – Etapas para confecção das lâminas. A: Secção de uma amostra do elemento ósseo com a micro retífica; B e C: Amostras incluídas em resina epóxi dentro das formas de silicone; D: Blocos incluídos em resina sendo desbastados na politriz metalográfica (lixadora) arrejada com água; E: Lâmina osteohistológica finalizada e pronta para ser analisada sob microscópio ótico.



Fonte: Alexssandro Pereira, Artur Guerra, Autora e Natália Ferreira.

4.5 PARÂMETROS OSTEOHISTOLÓGICOS ANALISADOS

Foram analisados os padrões das microestruturas ósseas e os tipos de matriz óssea: osso lamelar, osso entrelaçado-fibroso e osso paralelo-fibroso. Também foram analisados tecidos ósseos complexos: fibrolamelar e sistema Haversiano. Os padrões de orientação dos canais vasculares analisados foram: laminar, longitudinal, reticular e radial. A terminologia

utilizada neste estudo segue principalmente a proposta de Francillon-Vieillot et al. (1990) e para orientação dos canais vasculares seguimos Huttenlocker; Woodward e Hall (2013).

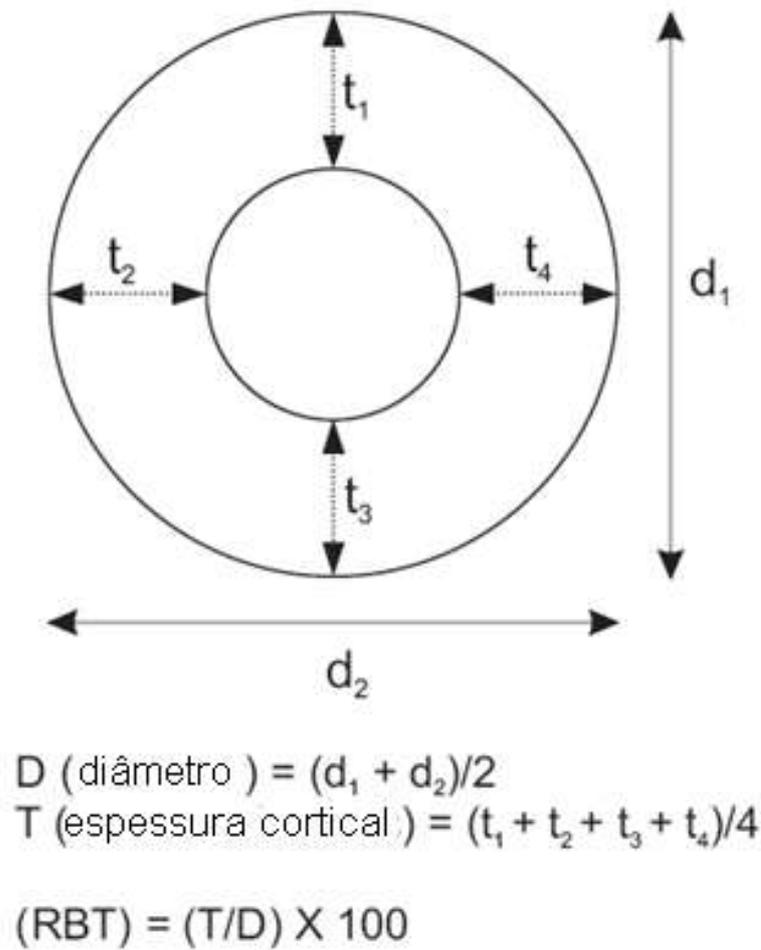
Para a microanatomia da carapaça e do plastrão seguimos os trabalhos de Scheyer (2007); Scheyer e Sánchez-Villagra (2007); e Scheyer et al. (2007). Para o casco, o termo “córtex externo” é utilizado aqui para a região em contato com a epiderme da tartaruga e o termo “córtex basal” é utilizado para a região em contato com as vísceras do animal. O termo “região interna” refere-se ao núcleo interno geralmente formado por osso esponjoso da carapaça e do plastrão.

4.6 ANÁLISES DAS SECÇÕES HISTOLÓGICAS

Para análise das microespecializações ósseas levamos em consideração principalmente os elementos ósseos que compõem o casco das tartarugas (carapaça e plastrão), visto que o casco possui a maior parte da estrutura óssea das tartarugas.

Os parâmetros de compactação óssea foram calculados utilizando a versão 4.5.8 para Windows do programa Bone Profiler™ (GIRONDOT; LAURIN, 2003). As imagens utilizadas neste programa foram primeiramente convertidas para preto e branco (preto para o osso e branco para os canais vasculares, cavidade medular e espaços intertrabeculares) no programa Adobe™ Photoshop™ CS6. As imagens processadas utilizadas para estimar a compactação óssea são mostradas nas figuras 62 e 63 e os valores obtidos estão compilados na Tabela 1. As medidas de espessura óssea relativa (tradução livre de *relative bone thickness*, RBT), ou seja, a média da espessura do osso cortical dividida pela média dos diâmetros da secção óssea foram feitas utilizando o programa Fiji (ImageJ) (SCHINDELIN et al., 2012) seguindo Botha e Chinsamy (2004) (Fig. 26) e os cálculos foram feitos com auxílio de uma calculadora.

Figura 26 – Representação esquemática das medidas da espessura relativa do córtex em porcentagem.



Fonte: Botha e Chinsamy (2004).

As lâminas foram observadas usando microscópios óptico. Imagens das secções foram obtidas utilizando uma câmera digital AxioCam (Zeiss Inc. Barcelona, Espanha), conectada a um microscópio óptico de luz transmitida Imager. M2/Axio (Zeiss Inc. Barcelona, Espanha); ou Olympus BX51 de luz transmitida (Olympus Corporation, Tóquio, Japão), acoplado a uma câmera Olympus DP26 (Olympus Corporation, Tóquio, Japão), sob luz normal e polarizada com ou sem compensador lambda (λ). As imagens foram obtidas a partir dos aumentos de 4X, 5X e 10X. Esta etapa foi realizada no Laboratório de Paleobiologia e Microestruturas (CAV/UFPE), Laboratório Integrado de Tecnologia em Petróleo, Gás e Biocombustíveis (UFPE/Sede) e no Laboratório de Gemologia (UFPE/Sede).

4.7 EDIÇÃO DE IMAGENS

Para o tratamento das imagens foi utilizado o programa AdobeTM PhotoshopTM CS6 e o programa Corel DrawTM X3.

5 RESULTADOS

Neste tópico, descrevemos osteo e histologicamente os espécimes analisados.

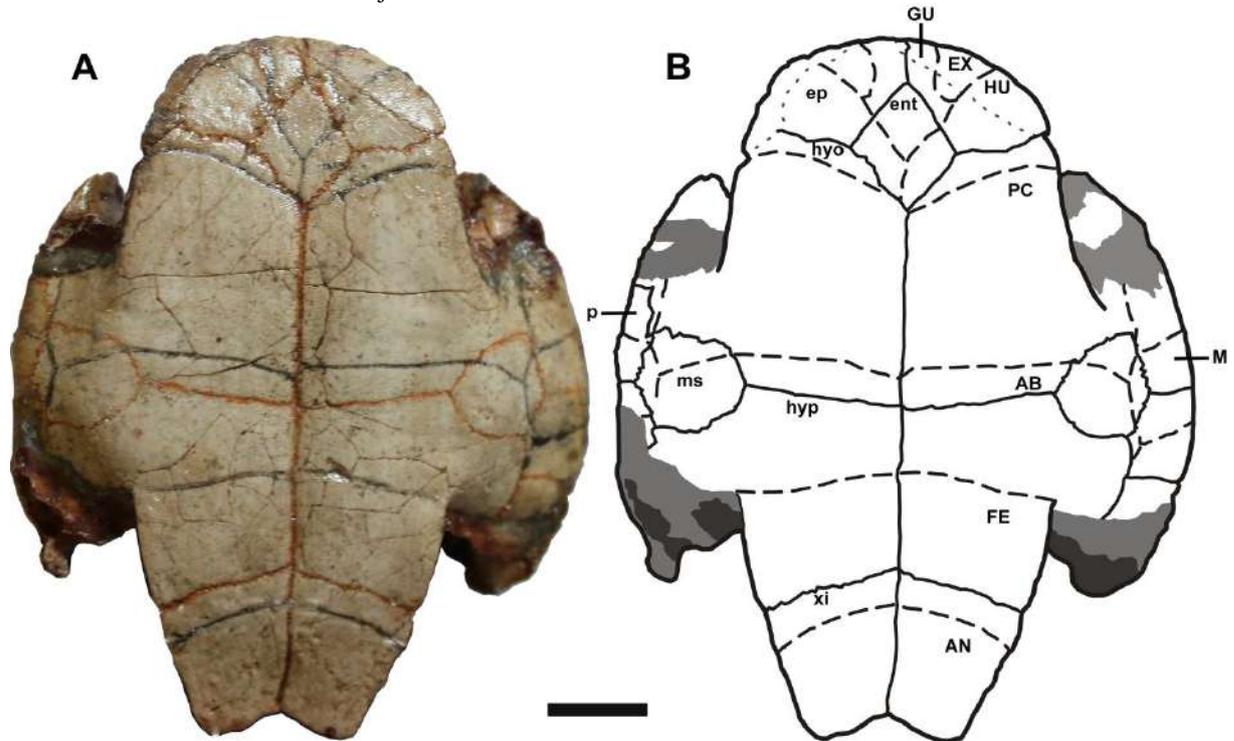
5.1 DESCRIÇÃO OSTEOLÓGICA DAS PLACAS E ESCUDOS DE *CEARACHELYS PLACIDOI*

O comprimento do plastrão UFRPE 5600 é cerca de 68 mm ao longo da linha média (Fig. 30). Esse táxon não possui fontanelas no plastrão. O plastrão de *Cearachelys* tem um lobo anterior amplo e semicircular e um lobo posterior delgado com um entalhe do xifiplastrão pouco profundo de acordo com Gaffney et al. (2001). A sínfise do epiplastrão é curta e seu comprimento corresponde a 40 por cento do comprimento do endoplastrão. O par de escudos extragulares possui forma triangular. Esses escudos estão localizados sobre o epiplastrão. O endoplastrão é trapezoidal e o sulco sagital é reto. O escudo gular se sobrepõe à região anterior do endoplastrão, separando os escudos umerais parcialmente. Há uma leve sobreposição da região posterior dos escudos umerais sobre o hioplastrão.

Os sulcos úmero-peitoral são anterolateralmente direcionados sobre o hioplastrão. Esses escudos conectam entre si medialmente na porção posterior do endoplastrão. Os escudos peitorais são os mais longos e não se sobrepõem ao epiplastrão e endoplastrão. As suturas entre o epiplastrão e o hioplastrão são interdigitadas direcionadas anterolateralmente e o hioplastrão é mais longo do que o hipoplastrão. Os sulcos pectoro-abdominal são direcionados anterolateralmente sobre o hioplastrão e cruzam a parte anterior do mesoplastrão. Uma sobreposição dos escudos marginais na região lateral do mesoplastrão é observada. O par de mesoplastra está localizado lateralmente, estas placas são mais largas do que compridas. Os escudos femorais cobrem mais da metade da parte posterior do hipoplastrão e eles alcançam a porção anterior do xifiplastrão.

O contato entre o hipoplastrão e o xifiplastrão é direcionado posterolateralmente. Os sulcos femoro-anal são subparalelos a estas suturas. Os escudos anais são localizados exclusivamente no xifiplastrão. Por sua vez, o xifiplastrão tem duas moderadas projeções posteriores e uma reentrância xifiplastral.

Figura 27 – Plastrão (A) e desenho esquemático (B) do plastrão de *Cearachelys placidoi* (UFRPE 5600) em vista ventral. Linha branca tracejada indica o local do corte. Abreviações para as placas ósseas (em letras minúsculas): ent: endoplastrão; ep: epiplastrão; hyo: hioplastrão; hyp: hipoplastrão; ms: mesoplastrão; p: periferal; e xi: xifiplastrão. Abreviações para os escudos (em letras maiúsculas): AB: abnominal; AN: anal; EX: extragular; FE: femural; GU: gular; HU: humeral; M: marginal; e PC: peitoral. Legenda para o desenho esquemático: Áreas cinzas claras: sedimentos; áreas cinzas escuras: regiões com maior profundidade; linhas cinzas pontilhadas: fraturas ósseas; linhas finas contínuas: suturas entre as placas ósseas; linhas grossas contínuas: limite do casco; e linhas tracejadas: sulcos de contato entre os escudos. Escala: 1 cm.



Fonte: Autora.

5.2 DESCRIÇÃO OSTEOHISTOLÓGICA E MICROANATÔMICA

Neste tópico, realizamos a descrição osteohistológica e microanatômico dos espécimes.

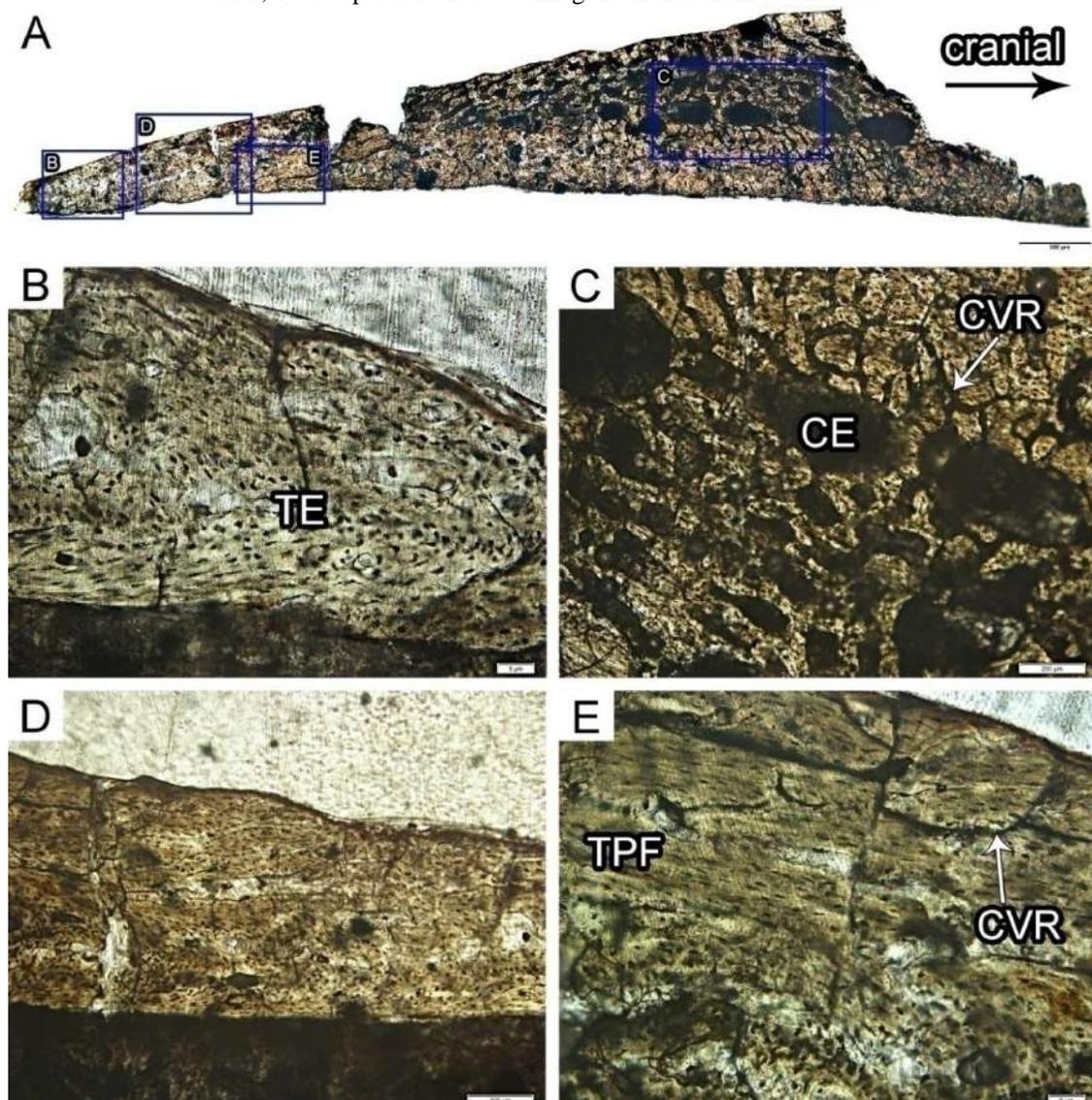
5.2.1 *Cearachelys placidoi* (Xifiplastrão)

Os córtices basal e externo exibem microanatomia semelhantes (Figs. 28A; 28A; e 30A). A secção do xifiplastrão em corte paralelo (Fig. 28A) vascularizada por canais vasculares com orientação reticular (Fig. 28C e 28E). Há uma grande quantidade de lacunas de osteócitos seguindo a orientação dos feixes de fibras (Fig. 28B). Essas lacunas podem se apresentar arredondadas ou achatadas ou fusiformes. Na região interna predomina tecido ósseo secundário caracterizado por cavidades de erosão (Fig. 28C). Na porção distal, o xifiplastrão torna-se mais compacto com ausência do osso esponjoso (Fig. 28D). Em corte

perpendicular (Figs. 29 e 30), a secção apresenta o complexo fibrolamelar caracterizado por uma matriz entrelaçada formada por feixes de fibras estruturais orientados longitudinalmente à superfície óssea (Fig. 30B–E). Além disso, a vascularização é constituída principalmente por ósteons primários (Fig. 30D–E). A região adjacente à sutura entre o ísquio e o xifiplastrão (Fig. 29B) exhibe processo de remodelamento ósseo com cavidades de erosão (Fig. 29D).

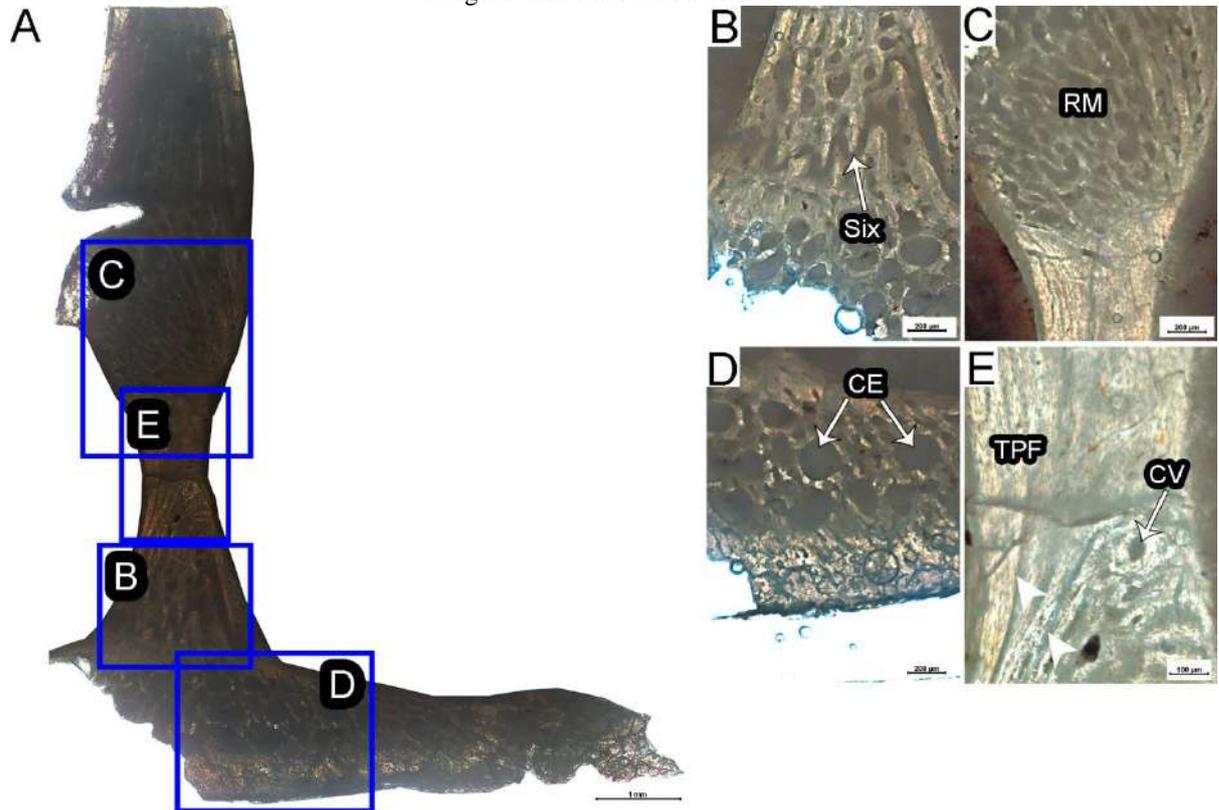
O corte longitudinal do ísquio apresenta córtex paralelo-fibroso altamente organizado na região média da diáfise (Fig. 29E). Na porção da metáfise o córtex se estreita e a região medular é preenchida por tecido esponjoso marcado por cavidades de erosão (Fig. 29C).

Figura 28 – Secção histológica do xifiplastrão em corte paralelo de *Cearachelys placidoi* (UFRPE 5600). A, Secção completa do xifiplastrão. B, Porção final do xifiplastrão formada por matriz óssea entrelaçada. C, Detalhe da região interna constituída por tecido esponjoso. D, Detalhe da região distal compacta sem osso esponjoso. E, Detalhe de porção do córtex externo formada por matriz óssea paralela-fibrosa e canais vasculares orientados reticularmente. Abreviações: CE, Cavidade de erosão; CVR, Canal vascular reticular; TE, Tecido entrelaçado; e TPF, Tecido paralelo-fibroso. Imagens: Luz transmitida normal.



Fonte: Autora.

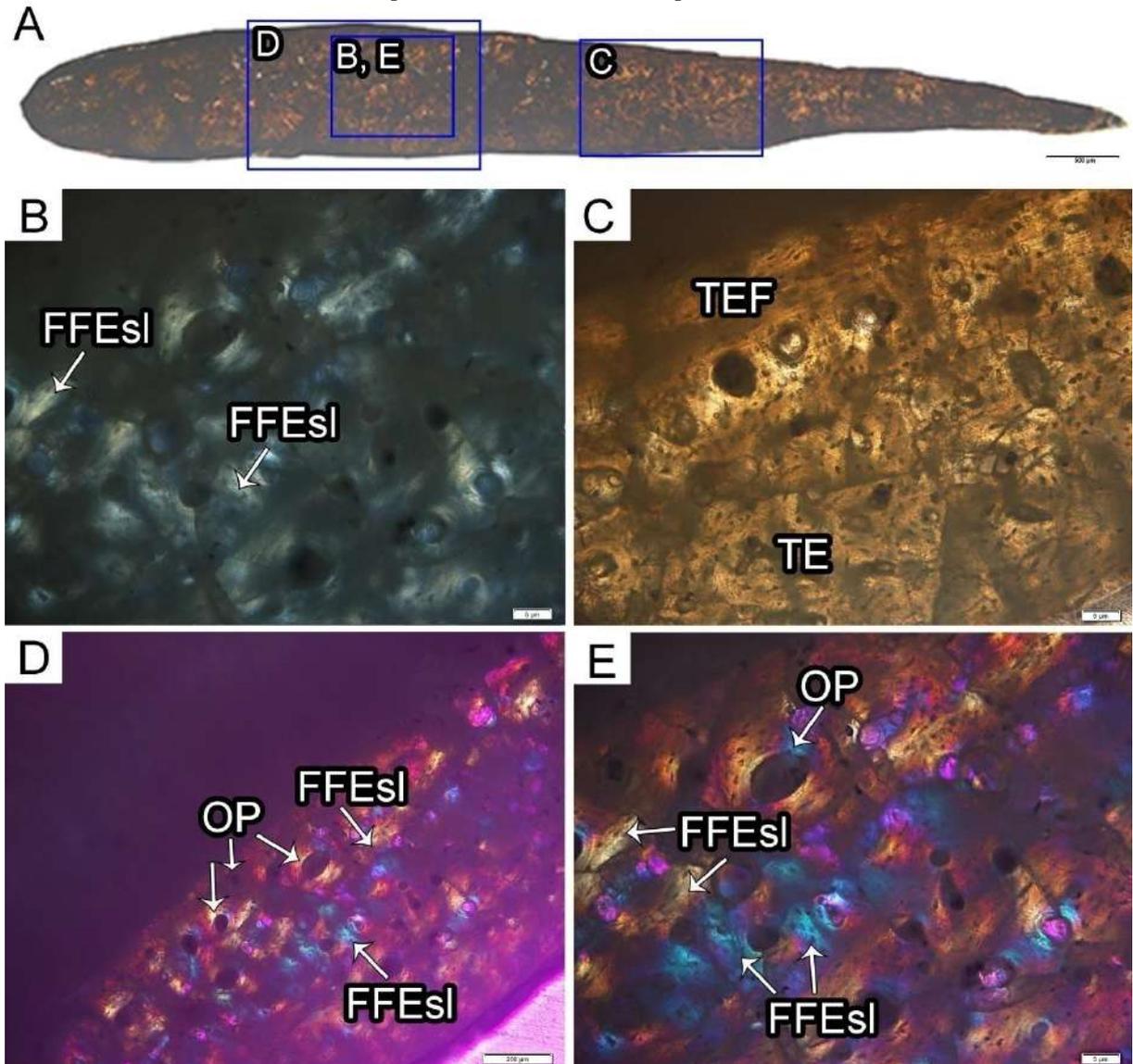
Figura 29 – Secções histológicas da porção sutural entre o xifiplastrão em corte perpendicular e o ísquio em corte longitudinal de *Cearachelys placidoi* (UFRPE 5600). A, Secção completa do xifiplastrão e do ísquio. B, Região sutural entre a porção distal do ísquio e o córtex basal do xifiplastrão apresentando contato interdigitado. C, Região da metáfise do ísquio evidenciando ampla região medular preenchida por tecido ósseo esponjoso. D, Detalhe da região interna do xifiplastrão constituída por tecido esponjoso com várias cavidades de erosão. E, Detalhe da região média da diáfise, local com maior densidade de osso compacto apresentando matriz paralela-fibrosa vascularizada e LAGs (pontas de seta branca). Abreviações: CE, Cavidade de erosão; CV, Canal vascular; RM, Região medular; Six, Sutura entre o ísquio e xifiplastrão; e TPF, Tecido paralelo-fibroso. Imagens: Luz transmitida normal.



Fonte: Autora.

Figura 30 – Secções histológicas do xifiplastrão em corte perpendicular de *Cearachelys placidoi* (UFRPE 5600).

A, Secção completa do xifiplastrão. B–E, Detalhes da secção histológica evidenciando feixes de fibras estruturais entrelaçadas seccionados longitudinalmente. Secção histológica vascularizada por diversos ósteons primários. C–E, Córtex basal formado por matriz óssea entrelaçada-fibrosa na sua porção externa. Abreviações: FFEsl, Feixe de fibras entrelaçadas seccionadas longitudinalmente; OP, Ósteon primário; TE, Tecido entrelaçado; e TEF, Tecido entrelaçado-fibroso. Imagens: Luz transmitida normal (A e C); Luz polarizada cruzada (B); e Luz polarizada cruzada com compensador lambda (D e E).



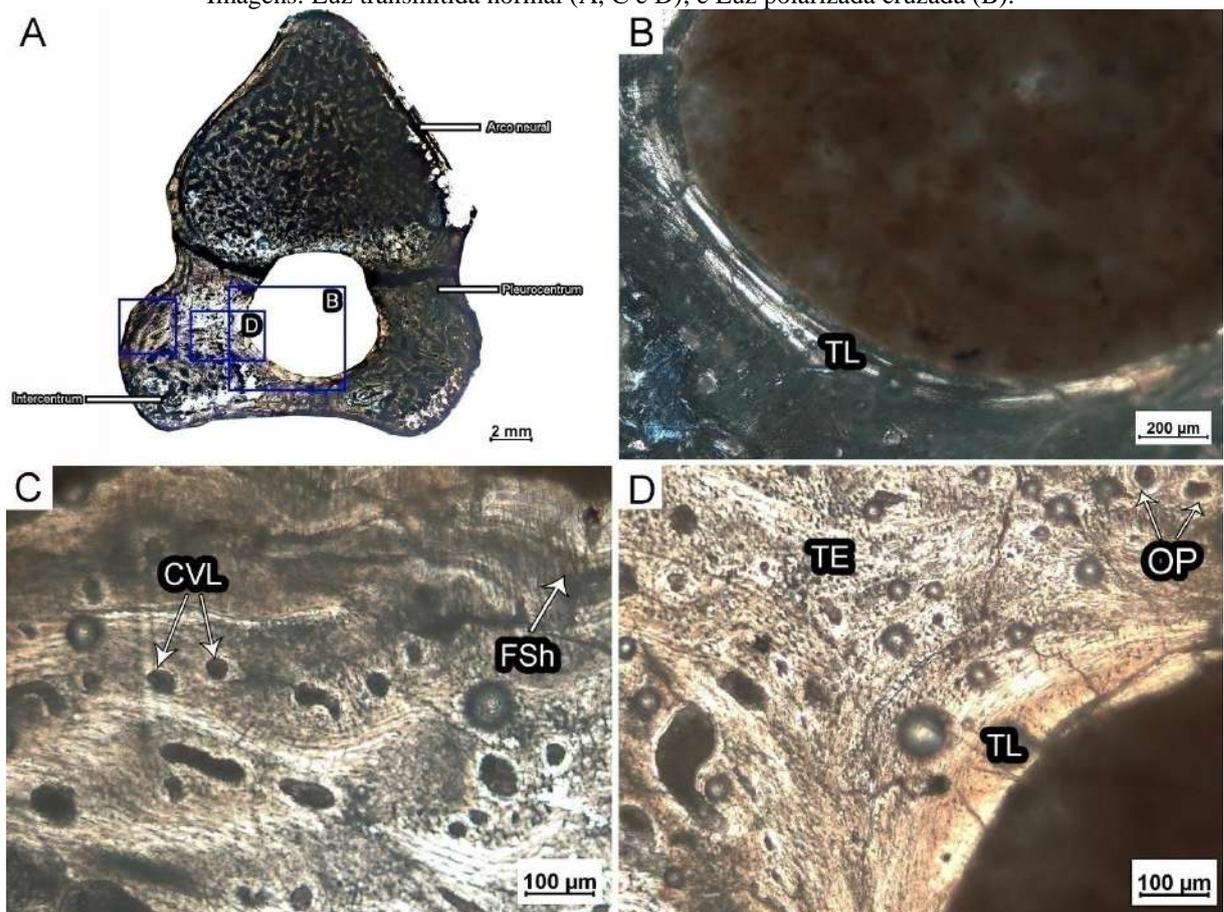
Fonte: Autora.

5.2.2 *Araripemys barretoii* (Vértebra cervical VII)

O osso periosteal primário exibe um córtex de espessura fina com osso matriz paralela-fibrosa e escassos canais vasculares. O arco neural (Fig. 31A) é fusionado e apresenta tecido ósseo esponjoso na sua porção interna caracterizada por inúmeras trabéculas constituídas por matriz lamelar. O canal neural é amplo e circundado por tecido remodelado lamelar (Fig. 31B). A região interna do pleurocentrum e do intercentrum apresenta tecido

primário com matriz entrelaçada ou paralela-fibrosa (Fig. 31C–D). As lacunas dos osteócitos possuem formato arredondado quando a matriz é entrelaçada e possuem forma achatada na matriz paralela-fibrosa e seguem a orientação das fibras nas quais estão imersas.

Figura 31 – Secção histológica da 7ª vértebra cervical de *Araripemys barretoii* (MPSC R 010). A, Secção histológica completa da 7ª vértebra cervical. B, Lamelas circunferenciais internas circundando o canal neural. C, Detalhe das Fibras de Sharpey orientadas perpendicularmente à superfície. D, Detalhe de uma porção de córtex interno formado por matriz entrelaçada vascularizada por ósteons primários. Abreviações: CVL, Canal vascular longitudinal; FSh, Fibras de Sharpey; OP, Ósteon primário; TE, Tecido entrelaçado; e TL, Tecido lamelar. Imagens: Luz transmitida normal (A, C e D); e Luz polarizada cruzada (B).

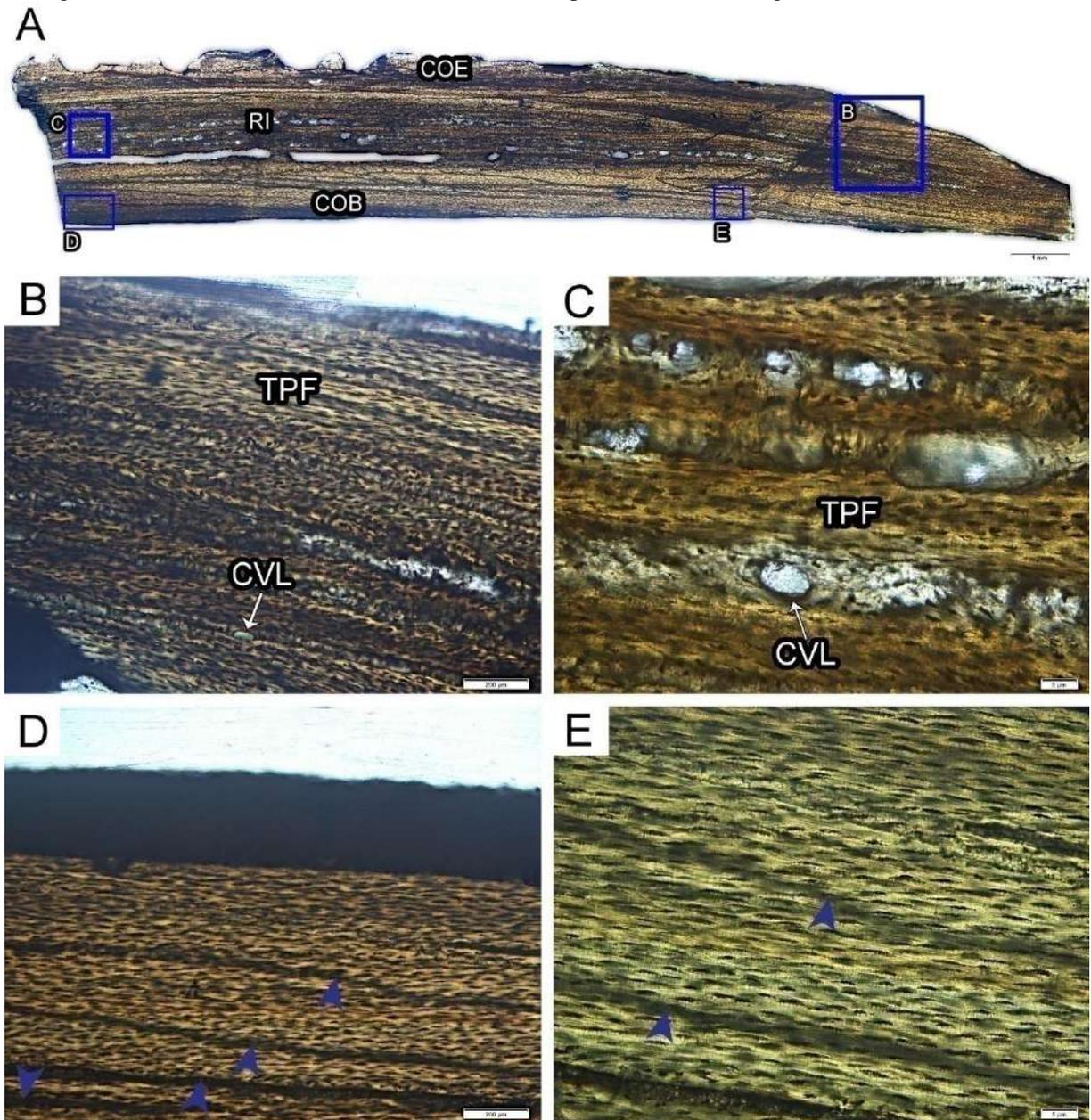


Fonte: Autora.

5.2.3 *Araripemys barretoii* (Placa costal IV)

Os córtices basal e externo são semelhantes (Fig. 32A). Esses córtices exibem matriz paralela-fibrosa com inúmeras lacunas dos osteócitos de formato achatado e alongado direcionadas paralelamente as fibras (Fig. 32B). É possível observar algumas *annuli* em ambos os córtices (Fig. 32D–E). A região interna é preenchida por matriz óssea paralela-fibrosa intercalada com espaços livres e canais vasculares primários (Fig. 32C). Há uma grande quantidade de lacunas de osteócitos, que apresentam de diversas morfologias distribuídas aleatoriamente.

Figura 32 – Secção histológica da 4ª placa costal em corte perpendicular de *Araripemys barretoii* (UFRPE 5302). A, Secção histológica completa da 4ª placa costal. B, Córtex externo da placa costal formado por tecido paralelo-fibroso. C, Região interna da placa costal com espaços vasculares reduzidos. D e E, Córtex basal formado por tecido paralelo-fibroso zoneadas por *annuli* (pontas de seta azuis). Abreviações: CVL, Canal vascular longitudinal; Ponta de seta azul, *annulus*; e TPF, Tecido paralelo-fibroso. Imagens: Luz transmitida normal.



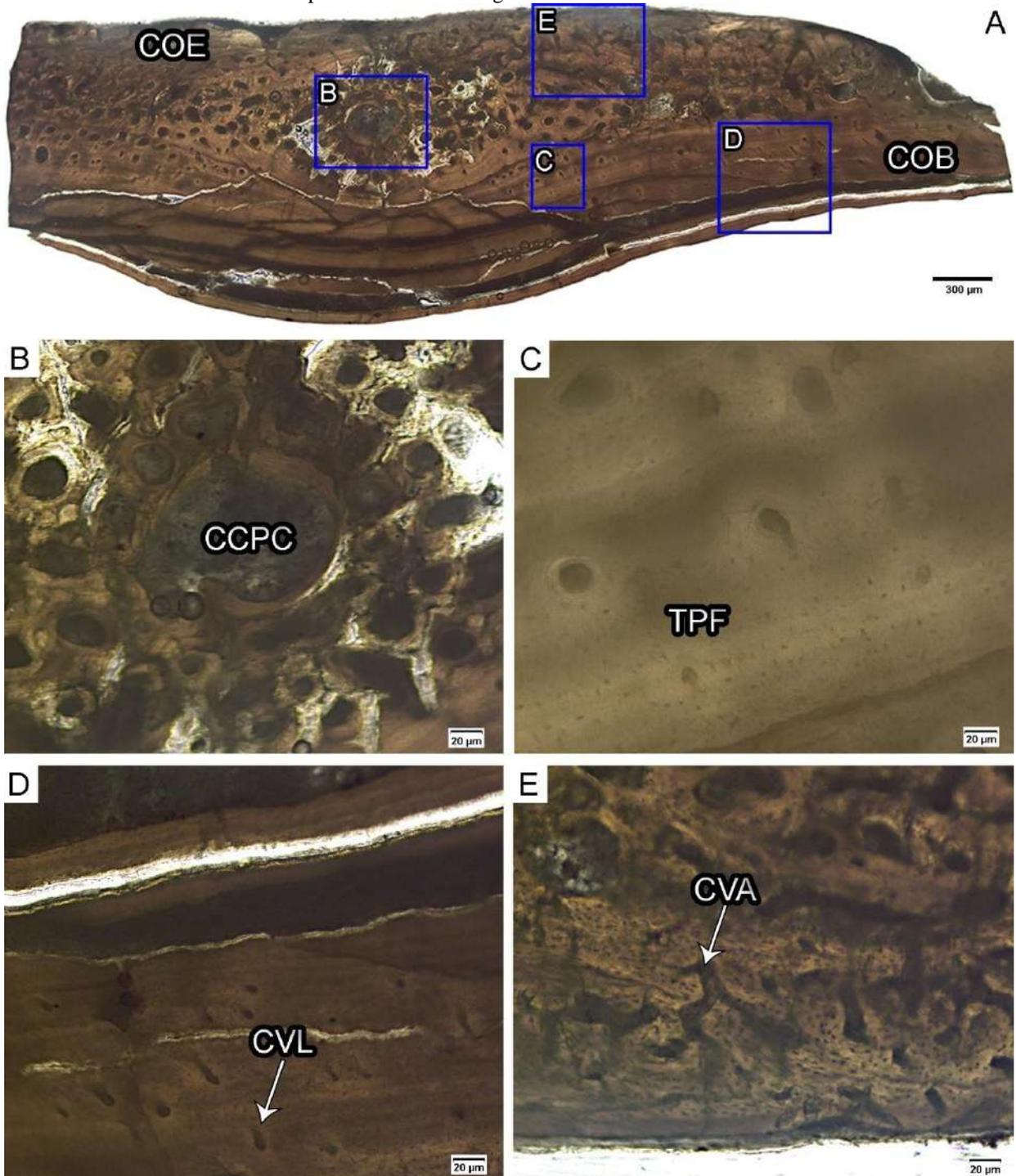
Fonte: Autora.

5.2.4 *Araripemys barretoii* (Placa costal V)

O córtex externo é mais fino que o córtex basal. A matriz óssea é entrelaçada e as lacunas dos osteócitos distribuídas aleatoriamente (Fig. 33E). A vascularização é formada por canais vasculares primários com orientação longitudinal e reticular, alguns dos quais se abrem para a superfície óssea (Fig. 33E). Na região interna há uma cavidade semi-circular no centro

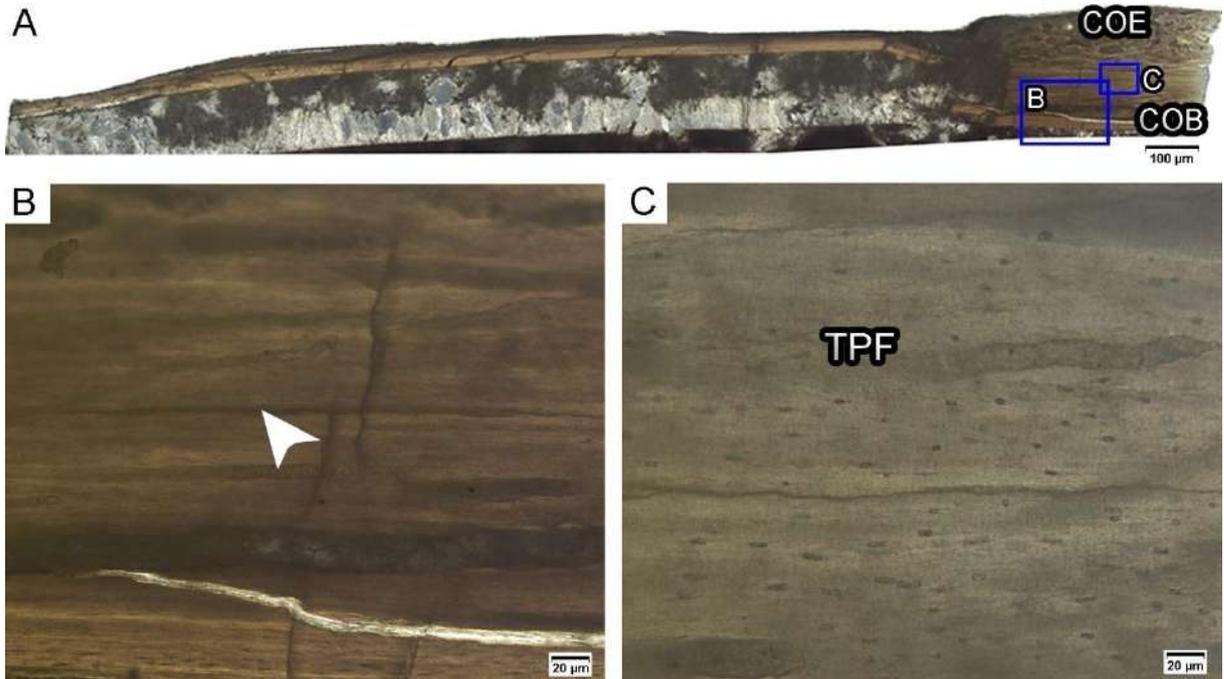
da secção esponjoso que preenche a região (Fig. 33B). Essa cavidade é interpretada como sendo o local de origem da costela cartilaginosa durante o crescimento inicial (ver CERDA et al., 2016). O córtex basal é composto por matriz paralela-fibrosa com as lacunas dos osteócitos achatadas e seguindo a direção das fibras (Figs. 33A e 33A). A vascularização no córtex basal é reduzida e formada por canais vasculares longitudinais.

Figura 33 – Secção histológica da 5ª placa costal em corte paralelo de *Araripemys barretoii* (MPSC R 010). A, Secção histológica completa da 5ª placa costal. B, Estrutura tubular representa o local originário da costela cartilaginosa no embrião. C e D, CórTEX interno da placa costal formado por tecido paralelo-fibroso moderadamente vascularizado por canais primários. E, CórTEX externo da placa costal formado por tecido entrelaçado altamente vascularizado. Abreviações: CCPC, Centro de crescimento da placa costal; COB, CórTEX basal; COE, CórTEX externo; CVA, Canal vascular anastomosado; CVL, Canal vascular longitudinal; e TPF, Tecido paralelo-fibroso. Imagens: Luz transmitida normal.



Fonte: Autora.

Figura 34 – Secção histológica da 5ª placa costal em corte perpendicular de *Araripemys barretoii* (MPSC R 010). A, Secção histológica completa da 5ª placa costal. B e C, Córtex interno formado por tecido paralelo-fibroso interrompido por marcas de crescimento. Abreviações: COB, Córtex basal; COE, Córtex externo; Ponta de seta branca, Linha de pausa de crescimento; e TPF, Tecido paralelo-fibroso. Imagens: Luz transmitida normal.

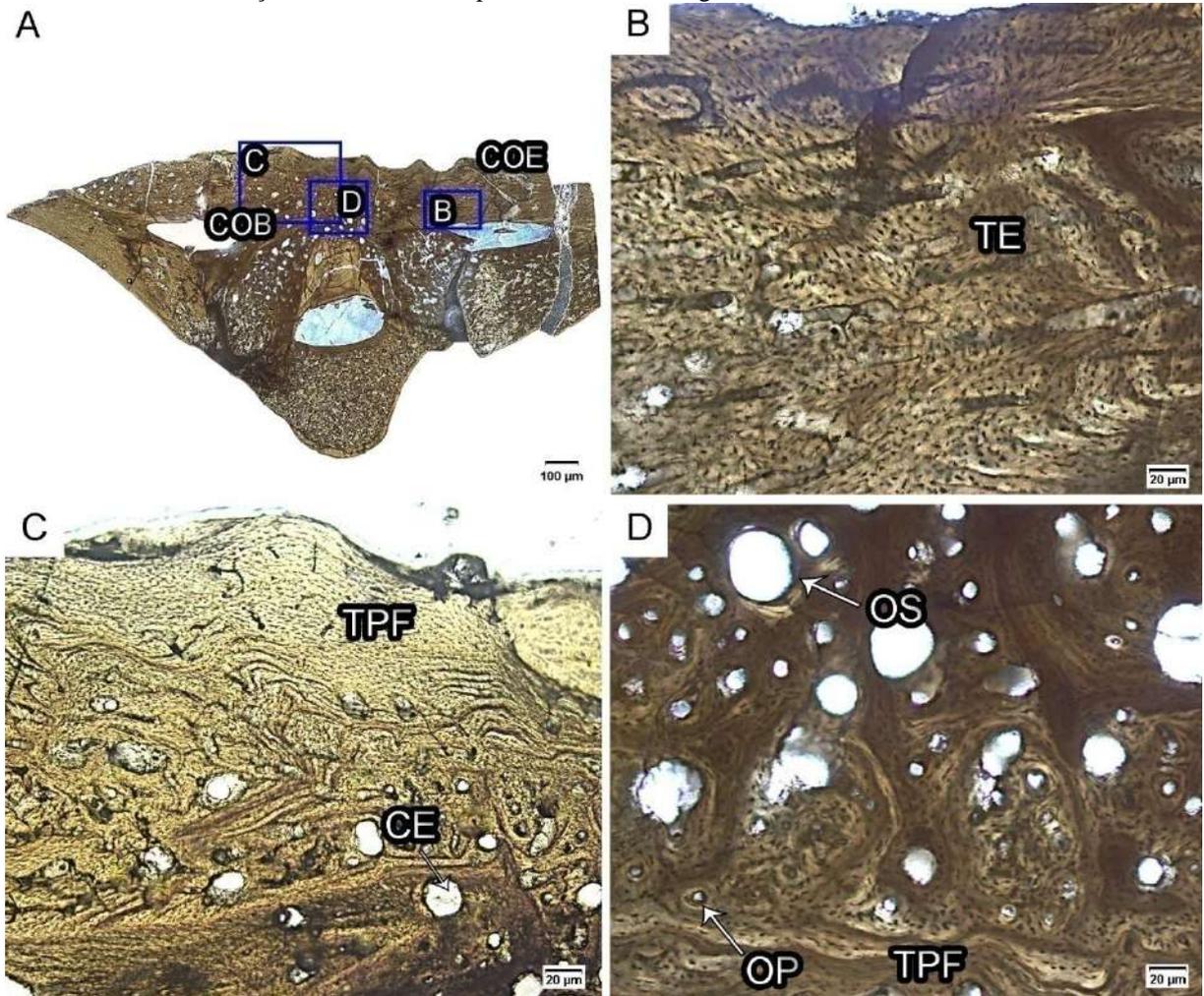


Fonte: Autora.

5.2.5 *Araripemys barretoii* (Placa neural V)

O córtex externo exhibe porções de matriz entrelaçada e paralela-fibrosa, ambas com grande quantidade de lacunas de osteócitos (Fig. 35B e 35D). A vascularização é formada por canais vasculares primários anastomosados e simples. A região interna possui porções altamente vascularizadas com presença de ósteons secundários e canais vasculares primários. Em outras porções, a região se apresenta compactada (Fig. 35C). O córtex basal é composto por matriz entrelaçada com muitas lacunas de osteócitos distribuídas aleatoriamente com vários formatos. A vascularização é reduzida e formada por canais vasculares primários longitudinais e anastomosados.

Figura 35 – Secção histológica da 5ª placa neural em corte paralelo de *Araripemys barretoii* (UFRPE 5302). A, Secção histológica completa da 5ª placa neural. B, Córtex interno formado por tecido entrelaçado. C, Detalhe mostra córtex exteno composto por tecido paralelo-fibro e região interna formada por pequenas cavidades de erosão. D, Porção da região interna vascularizada por ósteons secundários. Abreviações: CE, Cavidade de erosão; COB, Córtex basal; COE, Córtex externo; OP, Ósteon primário; OS, Ósteon secundário; TE, Tecido entrelaçado; e TPF, Tecido paralelo-fibroso. Imagens: Luz transmitida normal.

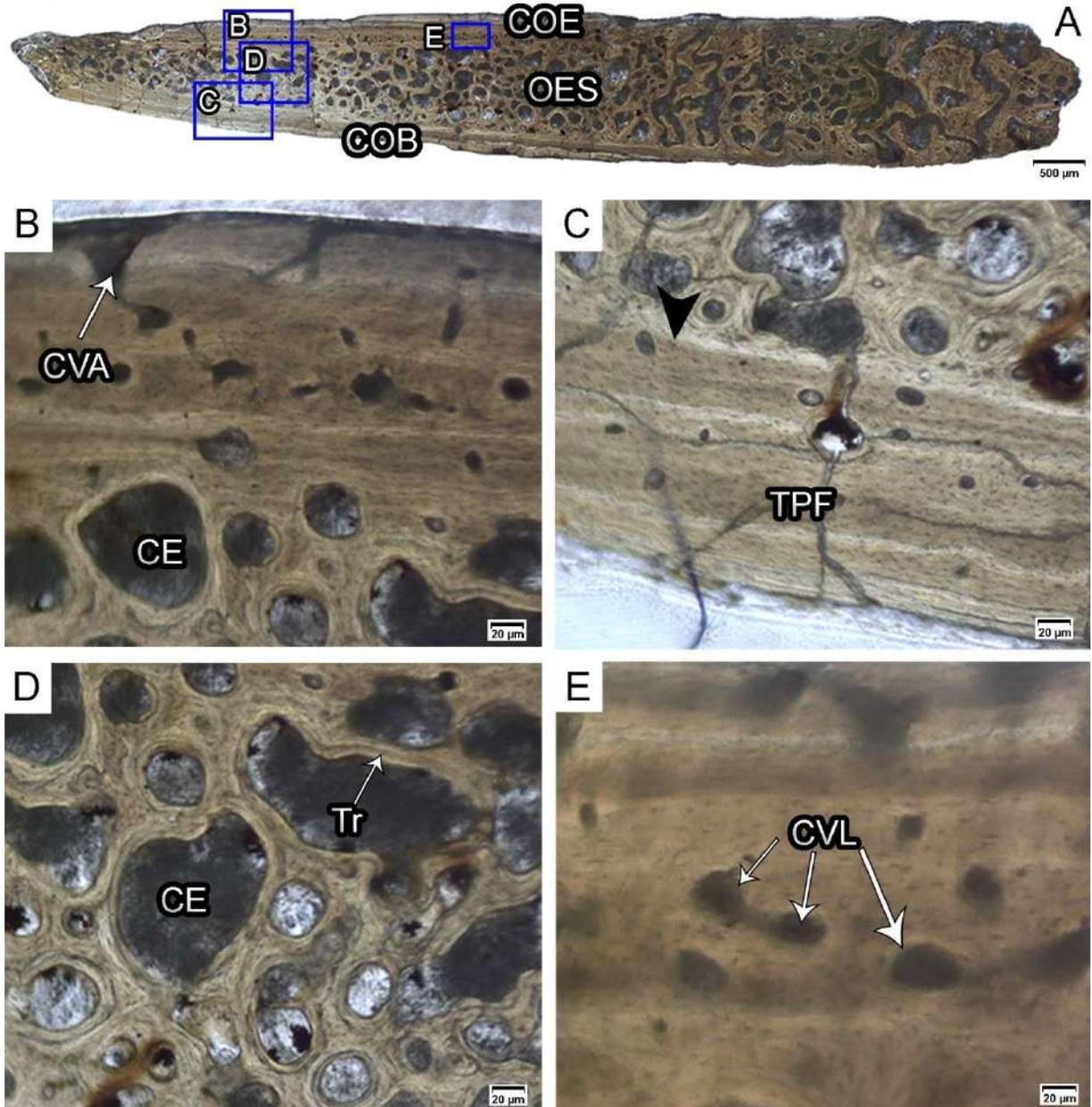


Fonte: Autora.

5.2.6 *Araripemys barretoii* (Placa periferal)

Ambos os córtices são formados por matriz paralela-fibrosa com inúmeras lacunas dos osteócitos direcionadas paralelamente as fibras (Fig. 36B e 36C). A vascularização é formada por canais vasculares primários simples e anastomosados, alguns dos quais se abrem à superfície óssea (Fig. 36B e 36E). A placa periferal é o elemento ósseo menos compactado encontrado dentre os elementos carapaciais de *Araripemys barretoii*. A região interna é preenchida por osso esponjoso caracterizado por cavidades de erosão e trabéculas (Fig. 36D).

Figura 36 – Secção histológica da placa periferal em corte paralelo de *Araripemys barretoii* (MPSC R 010). A, Secção histológica completa da placa periferal. B, Córtex externo vascularizado por canais vasculares que se abrem à superfície da placa óssea. C, Córtex interno formado por tecido paralelo-fibroso. Limite entre o córtex basal e o osso esponjoso. D, Região interna formada por osso trabecular. E, Canais vasculares primários no córtex externo. Abreviações: CE, Cavidade de erosão; COB, Córtex basal; COE, Córtex externo; CVA, Canal vascular anastomosado; CVL, Canal vascular longitudinal; RI, Região interna; OES, Osso esponjoso; Ponta de seta preta, linha de reabsorção; TPF, Tecido paralelo-fibroso; e Tr, Trabécula. Imagens: Luz transmitida normal.



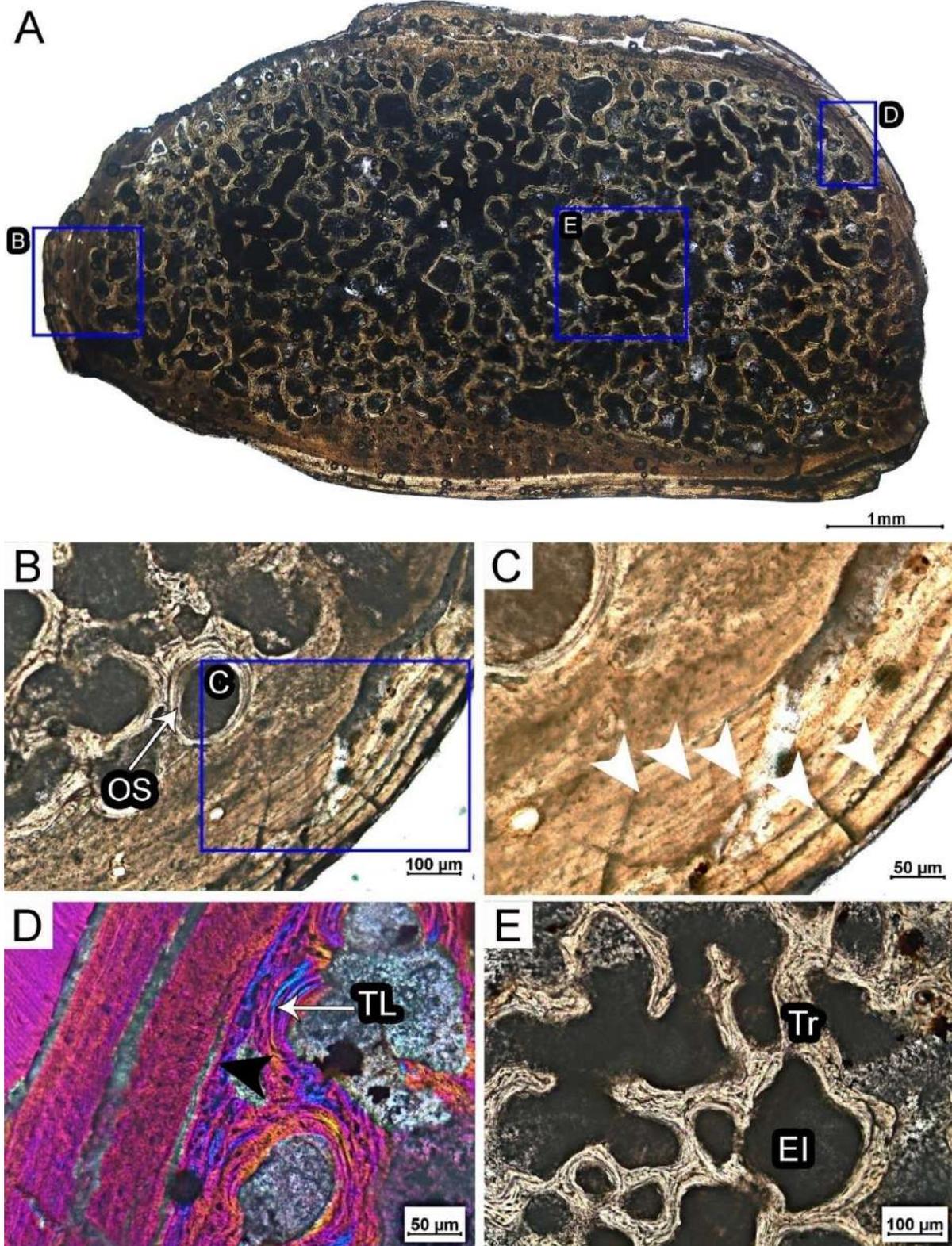
Fonte: Autora.

5.2.7 *Araripemys barretoii* (Úmero)

A microanatomia geral das secções histológicas da epífise e da diáfise do úmero é similar (Figs. 37 e 38, respectivamente). Ambas secções apresentam uma região óssea cortical distinta, a qual circunda a ampla cavidade medular preenchida por osso esponjoso (Figs. 37A e 38A). Os córtices primários são formados por matriz paralela-fibrosa interceptada por

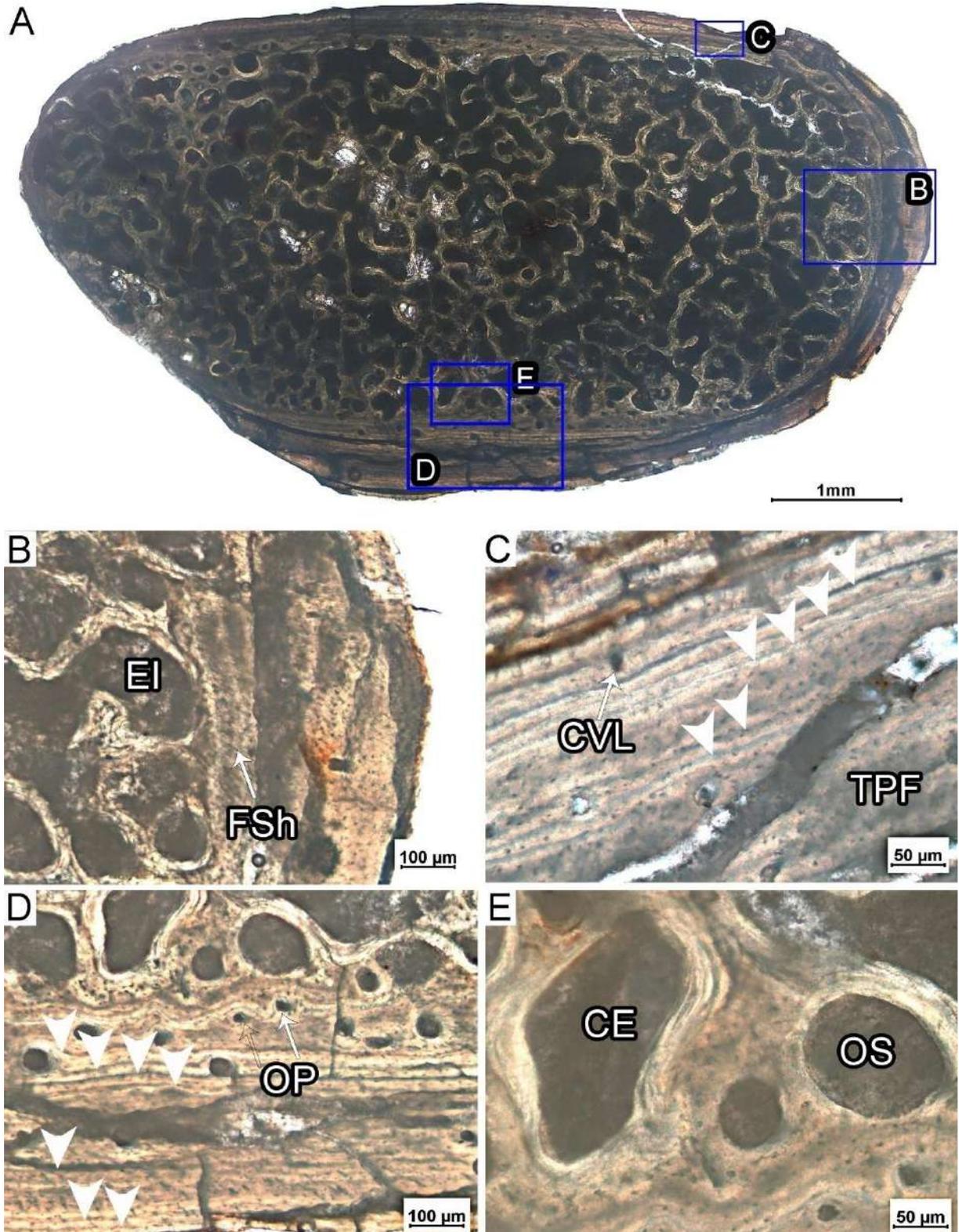
marcas de crescimento (Figs. 37C e 38C) vascularizada por escassos canais vasculares simples orientados longitudinalmente (Figs. 37B e 38D). A região medular é completamente formada por reconstrução óssea secundária representada por trabéculas preenchidas com matriz lamelar e osso primário intersticial (Figs. 37D; 37E; 38B e 38E), além de espaços intertrabeculares preenchidos por matriz sedimentar.

Figura 37 – Secção histológica da epífise do úmero de *Araripemys barretoii* (MPSC R 010). A, Secção histológica completa da epífise do úmero. B, Transição entre o tecido ósseo primário do córtex e tecido remodelado. C, Detalhe de B mostrando córtex paralelo-fibroso interrompido por LAGs (pontas de seta brancas). D, Linha de reabsorção (ponta de seta preta) evidenciando a transição entre o tecido ósseo primário e o tecido remodelado. E, Tecido ósseo esponjoso na região medular formado por delgadas trabéculas. Abreviações: EI, Espaço intertrabecular; OS, Ósteon secundário; Ponta de seta branca, Linha de pausa de crescimento; Ponta de seta preta, Linha de reabsorção; TL, Tecido lamelar; e Tr, Trabécula. Imagens: Luz normal transmitida (A, B, C e E); e Luz polarizada cruzada com compensador lambda (D).



Fonte: Autora.

Figura 38 – Secção histológica da metáfise do úmero de *Araripemys barretoii* (MPSC R 010). A, Secção histológica completa da diáfise do úmero. B, Detalhe das Fibras de Sharpey orientadas perpendicularmente à superfície. C, Córtex formado por matriz paralela-fibrosa interrompido por LAGs (pontas de seta brancas). D, Córtex periosteal pouco vascularizado e córtex endosteal altamente vascularizado por ósteons primários. E, Tecido remodelado na região perimedular. Abreviações: CE, Cavidade de erosão; CVL, Canal vascular longitudinal; EI, Espaço intertrabecular; FSh, Fibras de Sharpey; OP, Ósteon primário; OS, Ósteon secundário; Ponta de seta branca, Linha de pausa de crescimento; e TPF, Tecido paralelo-fibroso. Imagens: Luz transmitida normal.

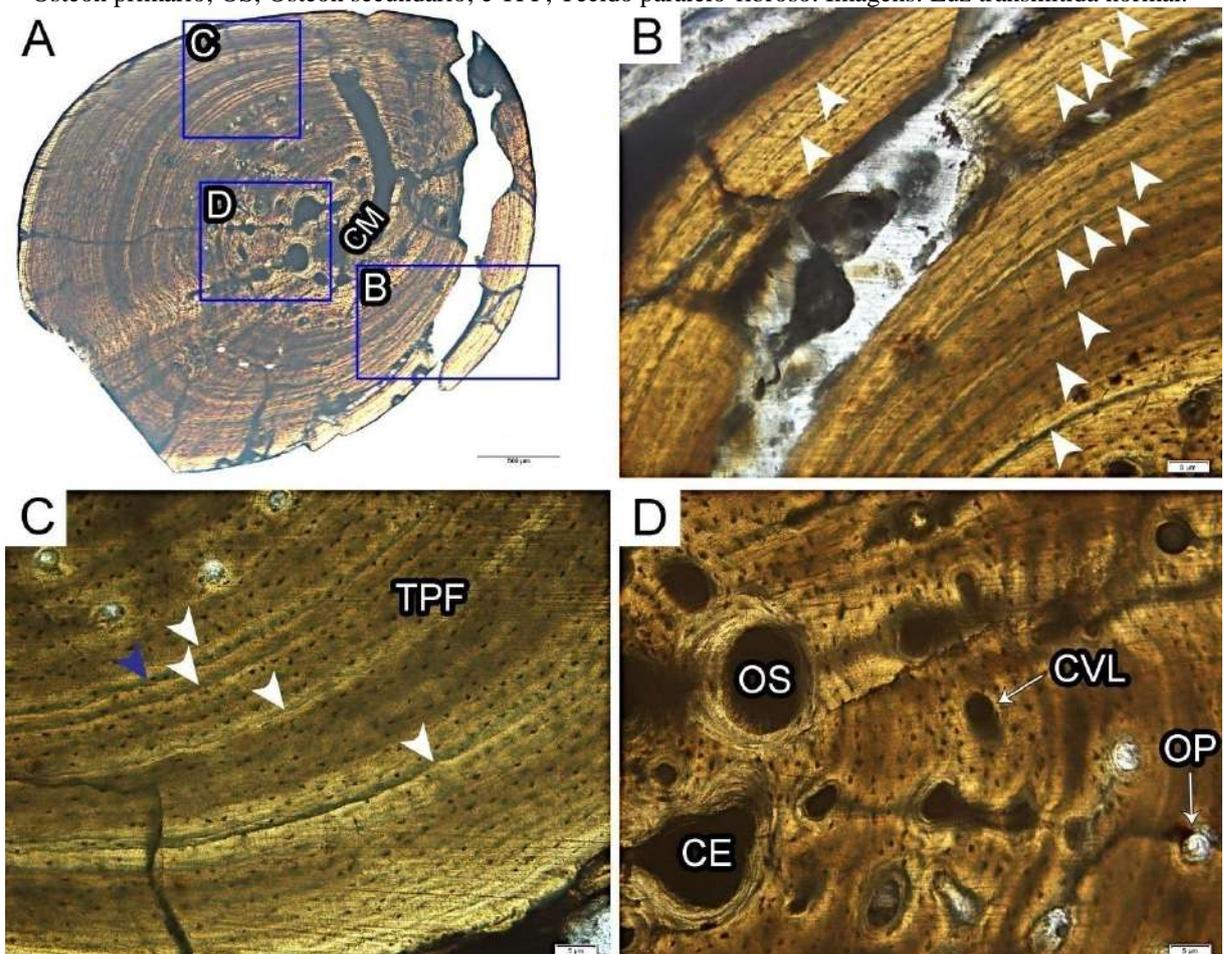


Fonte: Autora.

5.2.8 *Araripemys barretoii* (Ulna)

O córtex é formado por matriz paralela-fibrosa com várias marcas de crescimento cíclico, LAGs (Fig. 39B–C). Algumas linhas de pausa de crescimento tornaram-se zonas de microfraturas ósseas. A vascularização é formada por canais vasculares primários orientados longitudinalmente. As lacunas de osteócitos formam fileiras, possuem forma circular ou achatada e seguem a orientação das fibras da matriz. A região endosteal exibe tecido secundário remodelado, este processo é figurado por ósteons secundários que estão circundados por matriz lamelar (Fig. 39D). A cavidade medular apresenta um formato alongado e estreito interceptando a região cortical em direção à região periosteal (Fig. 39A).

Figura 39 – Secção histológica da ulna de *Araripemys barretoii* (MPSC R 010). A, Secção histológica completa da ulna. B e C, Córtex formado por matriz paralela-fibrosa interrompida por LAGs (pontas de seta brancas) e um *annulus* (ponta de seta azul). D, Córtex basal com regiões de remodelamento ativo representado por ósteon secundário e cavidade de erosão. Abreviações: CE, Cavidade de erosão; CM, Cavidade medular; CVL, Canal vascular longitudinal; Ponta de seta azul, *annulus*; Ponta de seta branca, Linha de pausa de crescimento; OP, Ósteon primário; OS, Ósteon secundário; e TPF, Tecido paralelo-fibroso. Imagens: Luz transmitida normal.

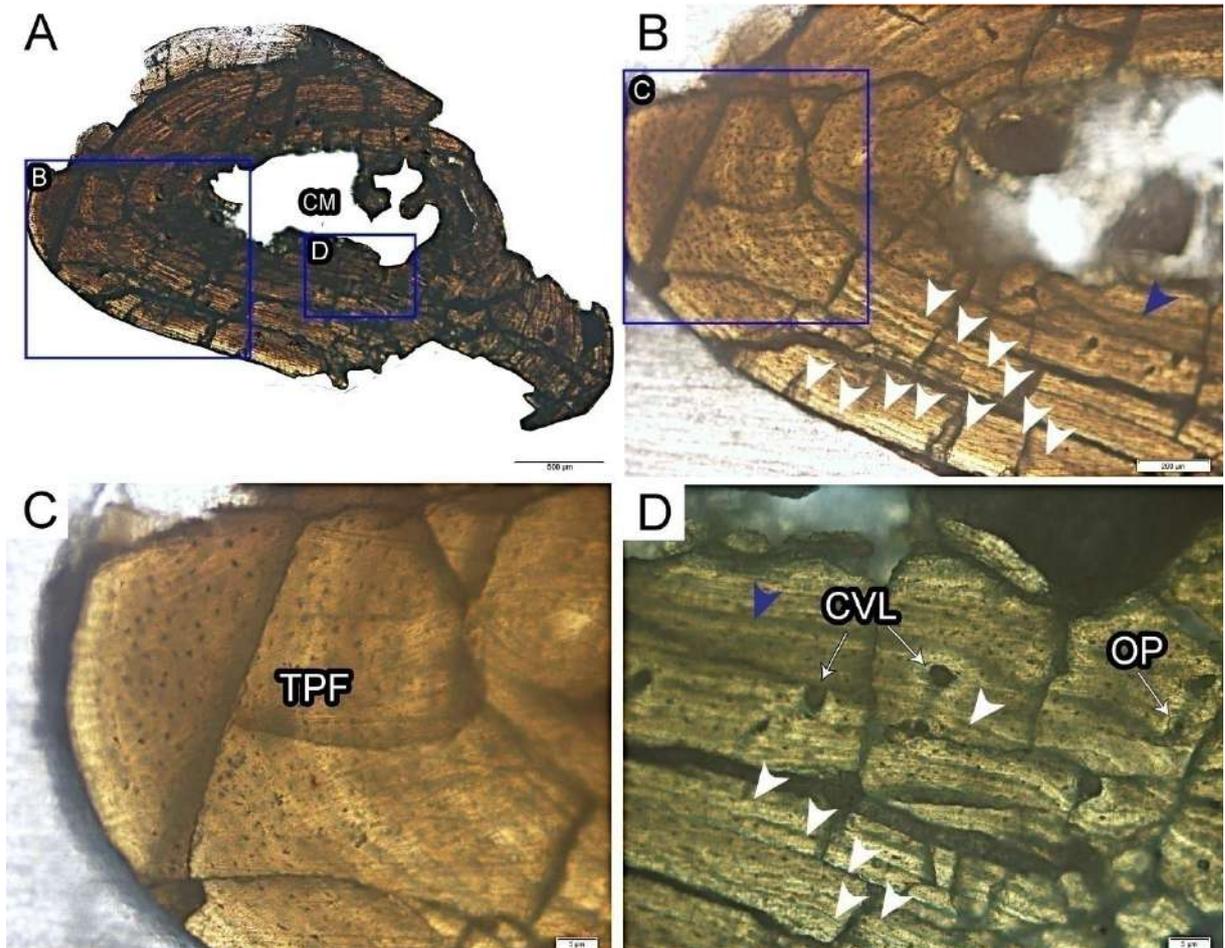


Fonte: Autora.

5.2.9 *Araripemys barretoii* (Rádio)

O córtex é formado por matriz paralela-fibrosa com várias marcas de crescimento cíclico, LAGs e um *annulus* (Fig. 40B–C). Algumas linhas de pausa de crescimento tornaram-se zonas de microfraturas ósseas (Fig. 43A). A vascularização é formada por ósteons primários e canais vasculares primários orientados longitudinalmente (Fig. 40D). As lacunas de osteócitos formam fileiras, possuem forma circular ou achatada e seguem a orientação das fibras da matriz. A região perimedular exhibe regiões em processo de remodelamento com matriz lamelar envolta da cavidade medular livre (Fig. 40D).

Figura 40 – Secção histológica do rádio de *Araripemys barretoii* (MPSC R 010). A, Secção histológica completa do rádio. B, Córtex interrompido por marcas de crescimento. C, Detalhe de B mostrando córtex formado por matriz paralela-fibrosa. D, Córtex endosteal vascularizado e interrompido por LAGs e um *annulus*. Abreviações: CM, Cavidade medular; CVL, Canal vascular logitudinal; OP, Ósteon primário; Ponta de seta azul, *annulus*; Ponta de seta branca, Linha de pausa de crescimento; e TPF, Tecido paralelo-fibroso. Imagens: Luz transmitida normal.

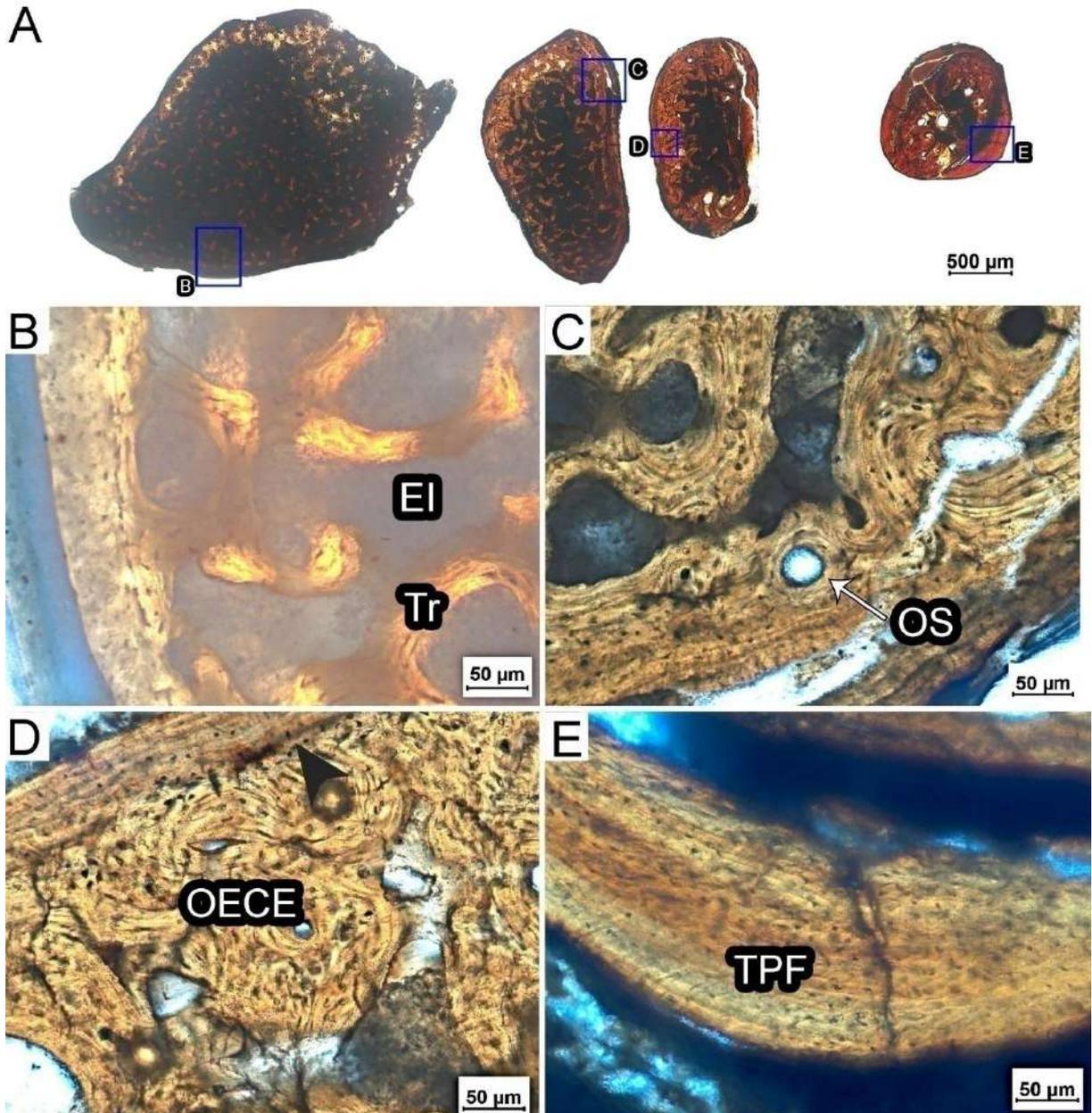


Fonte: Autora.

5.2.10 *Araripemys barreto* (Metatarsos esquerdos)

Os metatarsos (Fig. 41A) em geral apresentam córtices com tecido primário de matriz paralela-fibrosa avascular. O metatarso I exhibe a menor espessura de tecido ósseo primário, já o metatarso IV exhibe a maior espessura de osso compacto (Fig. 41B e 41E). Estes metapodiais não possuem cavidade medular livre, invés disso a região medular é preenchida com tecido remodelado constituído por trabéculas de diferentes espessuras e formadas por matriz lamelar e escassos ósteons secundários (Fig. 41C). A região endosteal do metatarso III exhibe osso esponjoso compactado espesso, OECE (livre tradução para *compact* ou *compacted coarse cancellous bone*, CCCB) (Fig. 41D) formado provavelmente pelo preenchimento intertrabecular e compactação das trabéculas que se tornaram convolutas. Nesse mesmo metatarso há também uma linha de reabsorção separando a matriz paralela-fibrosa do osso OECE.

Figura 41 – Secção histológica dos metatarsos esquerdos de *Araripemys barretoii* (MPSC R 010). A, Secção histológica completa dos metatarsos. B, Metatarso I exibindo córtex com espessura fina e osso esponjoso secundário preenchendo a região medular. C, Metatarso II mostrando processo de remodelamento ativo na região perimedular. D, Metatarso III indicando porção interna formada por osso esponjoso compacto espesso. E, Metatarso IV mostrando córtex formado por matriz paralela-fibrosa. Abreviações: EI, Espaço intertrabecular; OECE, Osso esponjoso convoluto espesso; OS, Ósteon secundário; TPF, Tecido paralelo-fibroso; e Tr, Trabécula. Imagens: Luz transmitida normal.



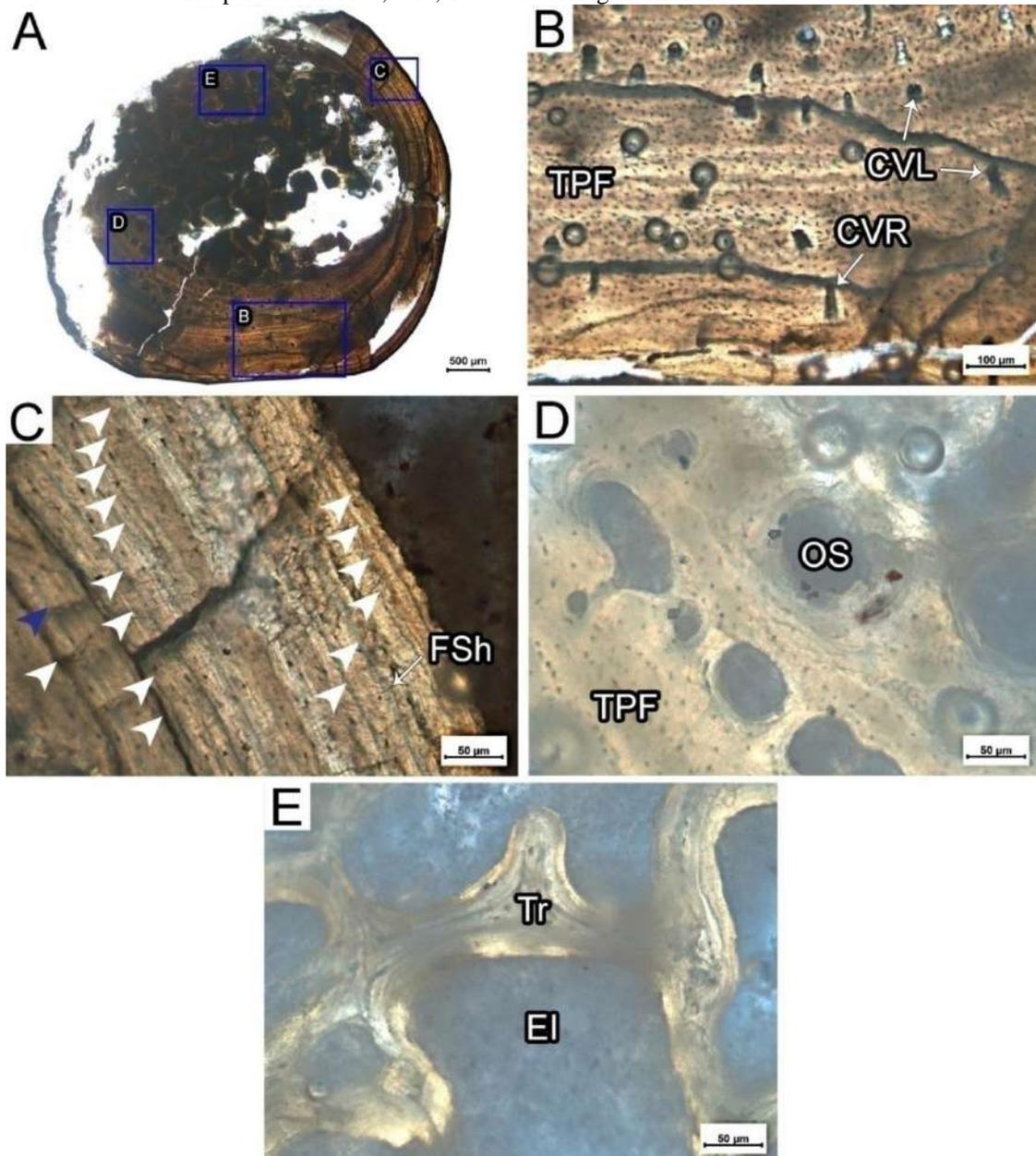
Fonte: Autora.

5.2.11 *Araripemys barretoii* (Fêmur)

O córtex é formado por matriz paralela-fibrosa com marcas de crescimento cíclico, um possível *annulus* e várias LAGs (Fig. 42B–C). Algumas fibras de Sharpey estão presentes na margem periosteal do córtex (Fig. 42C). A vascularização é escassa e formada por canais

vasculares primários com orientação longitudinal ou radial (Fig. 42B). Há reconstrução secundária na região perimedular com ósteons secundários nesta área (Fig. 42D). A região medular é completamente preenchida por uma rede frouxa de trabéculas (Fig. 42A e 42E) formadas por tecido secundário remodelado com matriz lamelar. As lacunas de osteócitos possuem forma circular e estão distribuídas aleatoriamente na matriz óssea.

Figura 42 – Secção histológica do fêmur de *Araripemys barretoii* (MPSC R 010). A, Secção histológica completa do fêmur. B, Córtex formado por matriz paralela-fibrosa vascularizado por canais vasculares com orientação longitudinal e radial. C, Córtex interrompido por LAGs (pontas de seta brancas) e *annulus* (ponta de seta azul). Fibras de Sharpey aparecem em algumas regiões orientadas perpendicularmente à superfície. D, A região endosteal apresenta remodelamento ativo caracterizado por ósteons secundários. Abreviações: CVL, Canal vascular longitudinal; CVR, Canal vascular reticular; EI, Espaço intertrabecular; FSh, Fibras de Sharpey; OS, Ósteon secundário; Ponta de seta azul, *annulus*; Ponta de seta branca, Linha de pausa de crescimento; TPF, Tecido paralelo-fibroso; e Tr, Trabécula. Imagens: Luz transmitida normal.



Fonte: Autora.

5.2.12 *Bauruemys elegans*

As placas costais, neurais e xifiplastrão são finas e achatadas (Figs. 43A; 44A; 45A; 46A e 47A), já a placa periferal (Fig. 47A) da região da ponte apresenta um formato sub-triangular na secção. Todas as placas ósseas do casco de *Bauruemys* apresentam estrutura díploe formada por córtices basal e externo emoldurando a região interior de osso esponjoso. O córtex externo exhibe geralmente uma espessura maior do que o córtex basal. O osso esponjoso ocupa considerável porção da microanatomia óssea. Estes elementos ósseos possuem características microestruturais semelhantes.

5.2.12.1 Placas costais

As placas costais exibem uma microanatomia díploe (Figs. 43A e 44A) com o córtex externo mais largo que o córtex basal, porém a espessura dos córtices varia ao longo na secção.

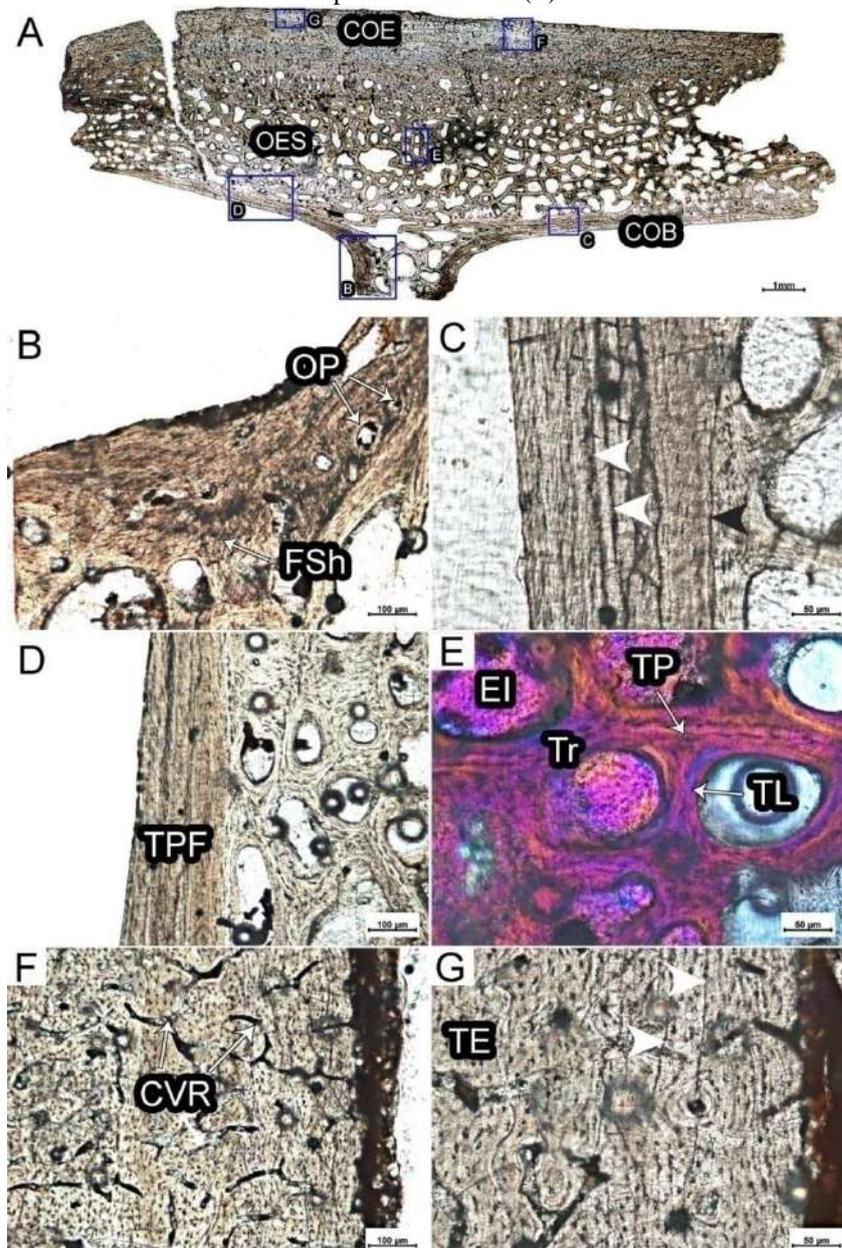
A matriz óssea entrelaçada forma o córtex externo (Figs. 43F–G e 44B–C) com algumas marcas de crescimento cíclico. As lacunas dos osteócitos possuem formato arredondado. A vascularização é formada por canais vasculares anastomosados com orientação oblíqua tornando-se reticular (anastomose dos canais ocorre de modo paralelo e perpendicular à superfície externa) em algumas porções.

Região interna ocupa a maior parte da secção é formada por osso esponjoso remodelado caracterizado por trabéculas formadas por matriz lamelar depositada centripetamente ao redor dos espaços intertrabeculares (Figs. 43E; e 44D–E). Esses espaços possuem formato irregular, ou circular ou sub-circular. As regiões intersticiais entre as trabéculas apresentam tecido ósseo primário. As lacunas dos osteócitos são achatadas seguem a orientação da matriz lamelar e são distribuídas aleatoriamente na matriz entrelaçada.

O córtex basal é formado por matriz paralela-fibrosa (Figs. 46C–D e 44F–H) com as fibras orientadas paralelamente ou sub-paralelamente à superfície externa do córtex. Há numerosas lacunas dos osteócitos que possuem forma achatada e seguem a orientação das fibras. O córtex é pouco vascularizado e exhibe alguns canais vasculares com orientação reticular. Na porção entre o córtex basal e a região interna o limite entre o córtex basal e a região interna é bem delimitado, evidenciando em algumas partes uma linha de reabsorção. Há preservação de marcas de crescimento cíclico, linhas de pausa de crescimento (LAGs), porém não são contínuas (Fig. 44G–H). Na região de inserção do apoio axilar na placa costal

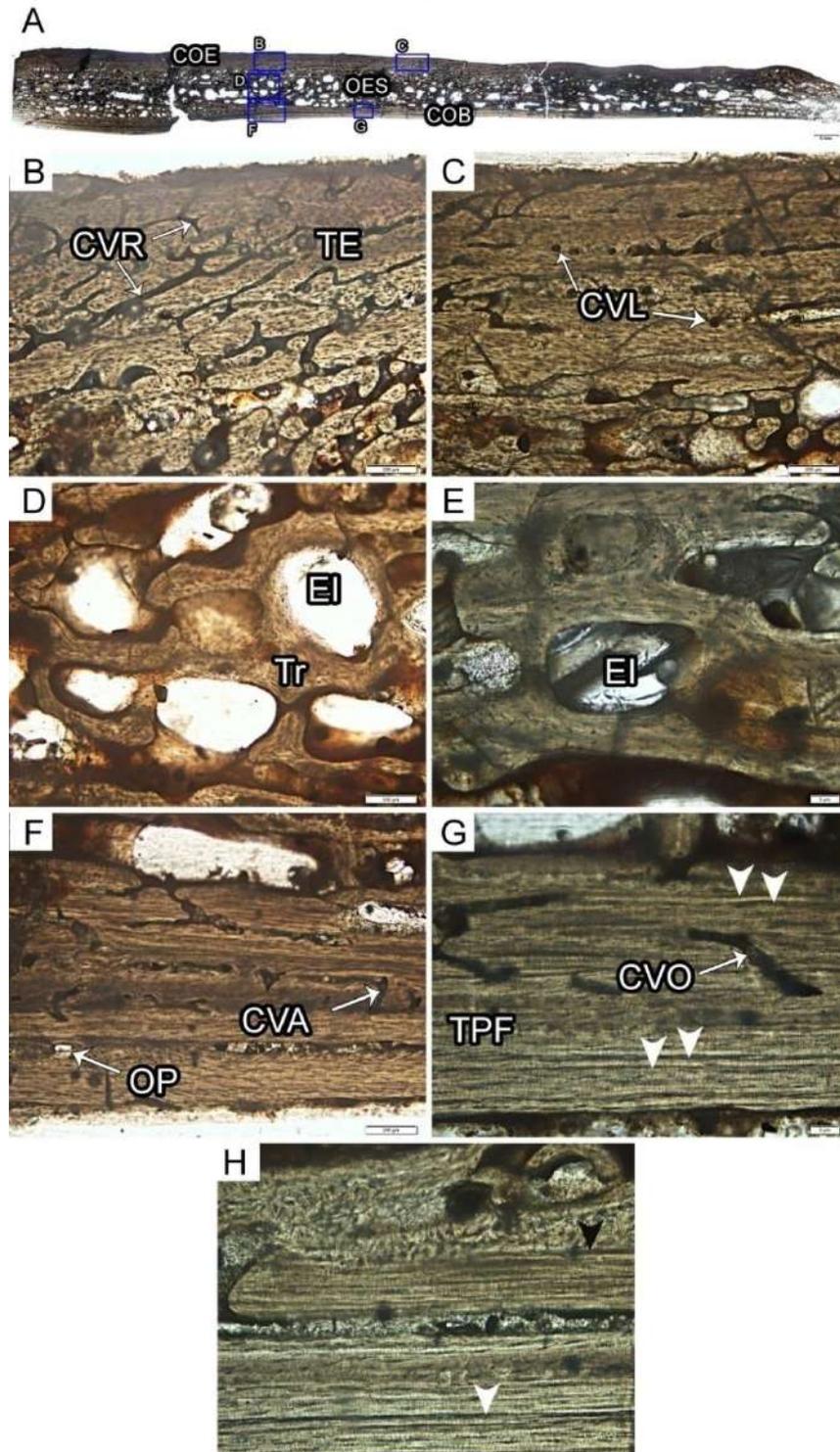
o córtex primário apresenta vascularização formada por escassos canais vasculares orientados longitudinalmente e ósteons primários com tecido remodelado formado por finas trabéculas com matriz lamelar na região interna (Fig. 43B).

Figura 43 – Secção histológica da 4ª placa costal em corte paralelo de *Bauruemys elegans* (UFRPE 5470). A, Secção histológica completa da placa costal. B, Córtex basal na região de transição entre costela-placa costal e porções com fibras de Sharpey. C, LAGs (pontas de seta brancas) interrompem a deposição da matriz óssea no córtex basal. Uma linha de reabsorção (ponta de seta preta) indica o limite entre o córtex basal e a região interna. D, Córtex basal formado por matriz paralela-fibrosa. E, Região interna formada por osso remodelado esponjoso e porções de tecido ósseo primário intersticial. F, Córtex externo com canais vasculares de orientação reticular. G, Córtex externo apresentando LAGs (pontas de seta brancas). Abreviações: COB, Córtex basal; COE, Córtex externo; CVR, Canal vascular reticular; EI, Espaço intr trabecular; FSh, Fibras de Sharpey; OES, Osso esponjoso; OP, Ósteon primário; Ponta de seta branca, Linha de pausa de crescimento; Ponta de seta preta, Linha de reabsorção; TE, Tecido entrelaçado; TL, Tecido lamelar; TP, Tecido primário; TPF, Tecido paralelo-fibroso; e Tr, Trabécula. Imagens: Luz transmitida normal (A, B, C, D, F e G); e Luz polarizada cruzada com compensador lambda (E).



Fonte: Autora.

Figura 44 – Secção histológica da 2ª placa costal em corte perpendicular de *Bauruemys elegans* (UFRPE 5470). A, Secção histológica completa da placa costal. B, Córtex externo caracterizado por uma ampla rede vascular com padrão reticular. C, Regiões do córtex externo com escassos canais vasculares orientados longitudinalmente. D, Região interna formada por osso trabecular. E, Detalhe de um espaço intertrabecular na região interna. F, Córtex basal moderadamente vascularizado. G, Detalhe do córtex basal formado por matriz paralela-fibrosa interrompido por LAGs (pontas de seta brancas) e canal vascular oblíquo. H, Linha de reabsorção (ponta de seta preta) definindo o limite entre córtex basal e região interna. Abreviações: COB, Córtex basal; COE, Córtex externo; CVA, Canal vascular anastomosado; CVL, Canal vascular longitudinal; CVO, Canal vascular oblíquo; CVR, Canal vascular reticular; EI, Espaço intertrabecular; OES, Osso esponjoso; OP, Ósteon primário; Ponta de seta branca, Linha de pausa de crescimento; TE, Tecido entrelaçado; TPF, Tecido paralelo-fibroso; e Tr, Trabécula. Imagens: Luz transmitida normal.



Fonte: Autora.

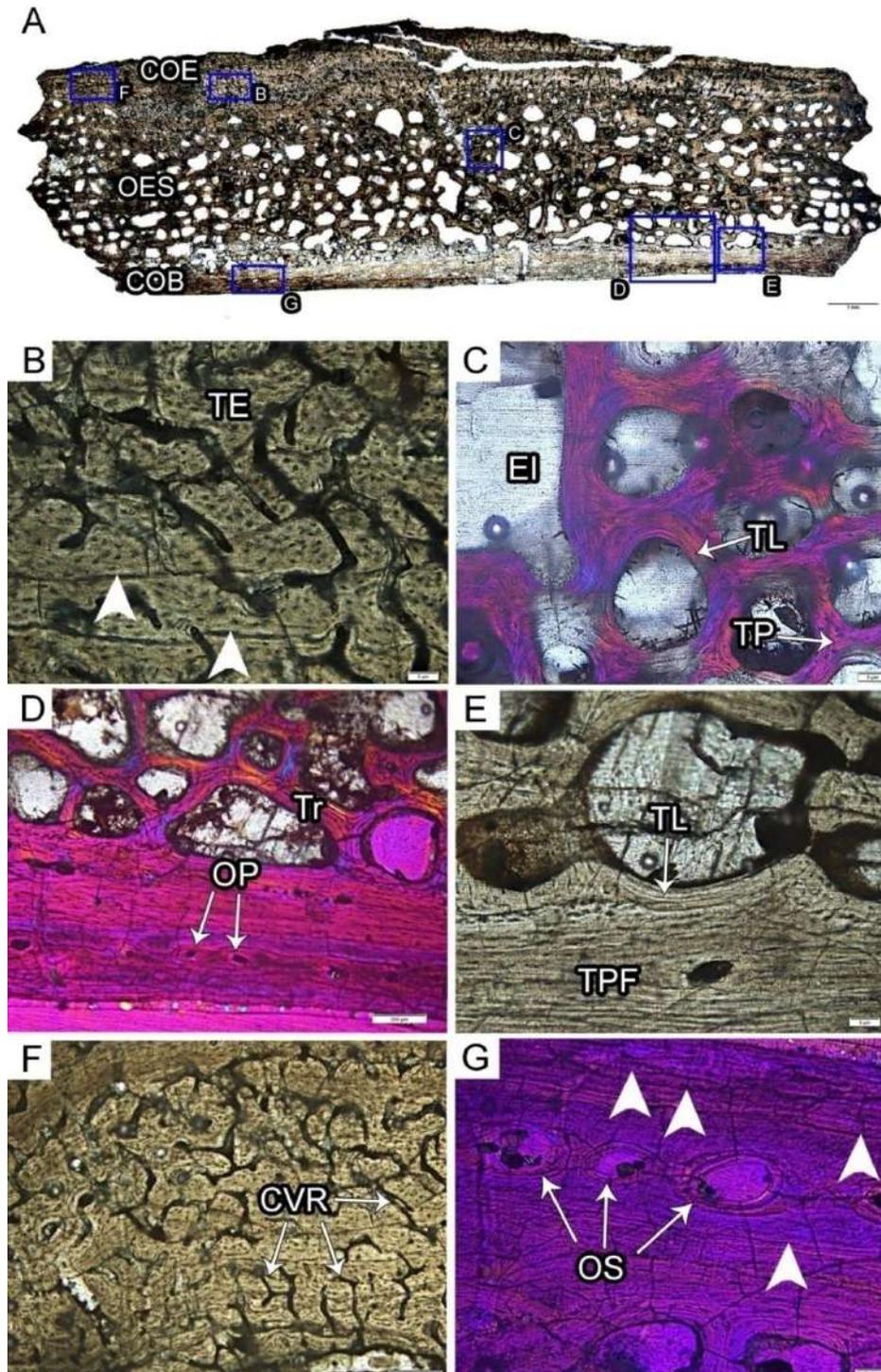
5.2.12.2 Placas neurais

A secção mostra uma espessa região interna formada por osso esponjoso e córtex externo e basal formado por osso compacto (Figs. 45A e 46A). O córtex externo é mais espesso do que o córtex basal e mais vascularizado. A matriz óssea é entrelaçada e as lacunas dos osteócitos distribuídas aleatoriamente (Fig. 46G). É possível observar um *annulus* nesta matriz (Fig. 46E). A vascularização é formada principalmente por canais vasculares anastomosados com orientação reticular ou radial (Fig. 45B e 45F). A região interna é composta por osso esponjoso formado por trabéculas e espaços intertrabeculares (Fig. 45D), estes possuem diferentes diâmetros. As trabéculas circundam os espaços intertrabeculares sendo formadas por tecido ósseo lamelar secundário. Tecido ósseo primário intersticial preenche os espaços entre as trabéculas (Figs. 45C e 46D).

O córtex basal é composto por matriz paralela-fibrosa com as lacunas dos osteócitos achatadas e seguindo a direção das fibras (Figs. 45E e 46B–C). Algumas fibras de Sharpey estão presentes e orientadas perpendicularmente à superfície interceptando algumas linhas de pausa de crescimento (LAGs) (Fig. 45G), estas marcas de crescimento cíclico representam pausa do processo de osteogênese (CASTANET et al., 1993). A vascularização é escassa sendo formada por raros canais vasculares com orientação longitudinal e ósteons primários e secundários circundados por tecido lamelar. O limite entre a região interna e o córtex basal é bem definido (Fig. 46B). Em ambas as secções a histologia é similar, porém na secção em corte perpendicular há o preenchimento de osso esponjoso na região onde a placa neural se funde com o arco neural vertebral (Fig. 46F).

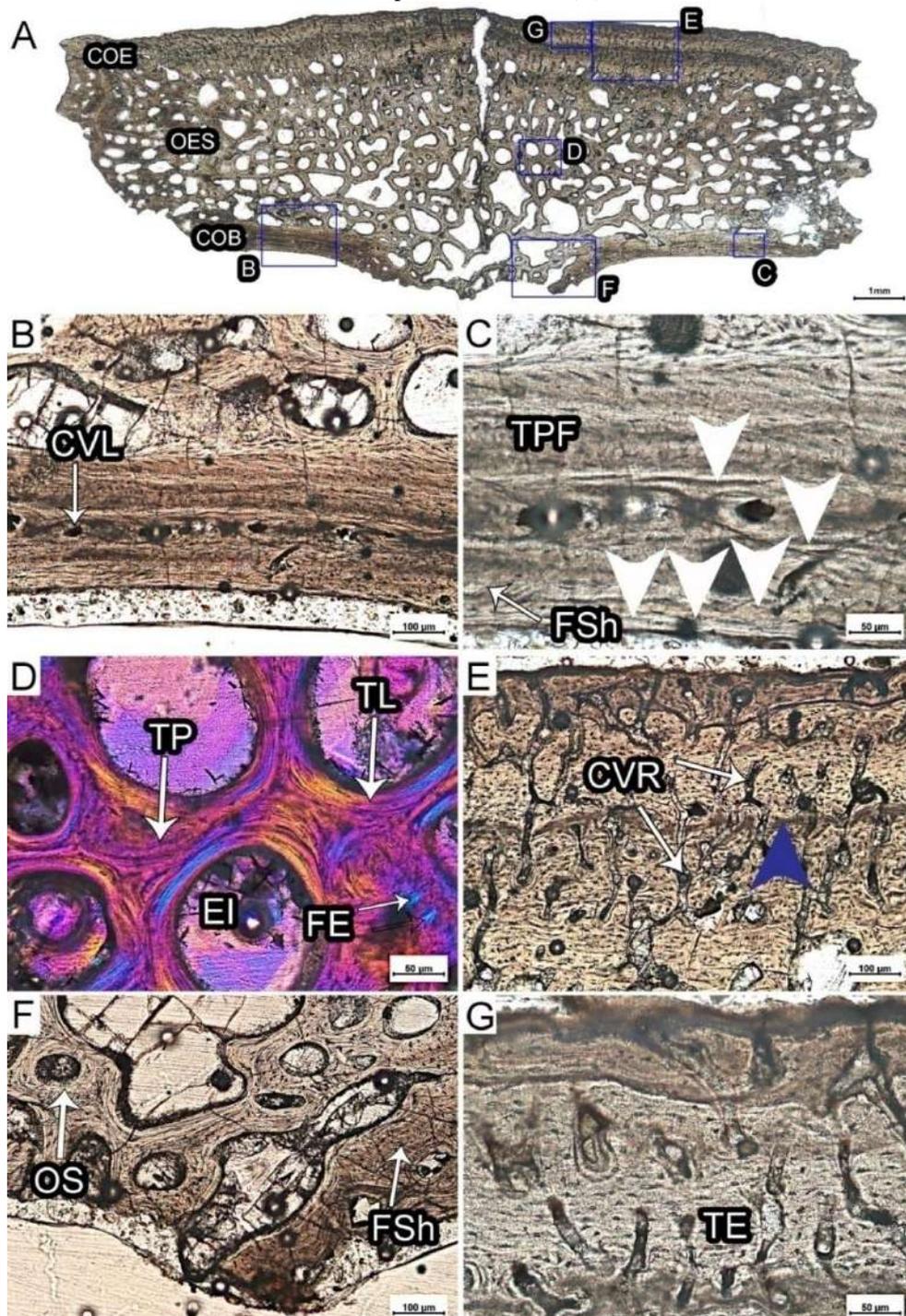
Figura 45 – Secção histológica da placa neural em corte paralelo de *Bauruemys elegans* (UFRPE 5470). A, Secção histológica completa da placa neural. B, Córtex externo formado por matriz óssea entrelaçada e LAGs (pontas de seta brancas). C, Região interna formada por osso remodelado esponjoso e porções de tecido ósseo primário intersticial. D, Detalhe da abrupta transição entre córtex basal compacto e região interna trabecular. E, Córtex basal formado por matriz óssea paralela-fibrosa, enquanto as trabéculas da região interna são formadas por matriz lamelar. F, Córtex externo vascularizado por uma ampla rede vascular com padrão reticular. G, Córtex basal com regiões de remodelamento ativo e paradas de crescimento (pontas de seta brancas).

Abreviações: COB, Córtex basal; COE, Córtex externo; CVR, Canal vascular reticular; EI, Espaço intertrabecular; OES, Osso esponjoso; OP, Ósteon primário; OS, Ósteon secundário; Ponta de seta branca, Linha de pausa de crescimento; TE, Tecido entrelaçado; TL, Tecido lamelar; TP, Tecido primário; TPF, Tecido paralelo-fibroso; e Tr, Trabécula. Imagens: Luz transmitida normal (A, B, E e F); e Luz polarizada cruzada com compensador lambda (C, D, e G).



Fonte: Autora.

Figura 46 – Secção histológica da placa neural em corte perpendicular de *Bauruemys elegans* (UFRPE 5470). A, Secção histológica completa da placa neural. B, Córtex basal com canais vasculares orientados longitudinalmente. C, Detalhe da porção mais externa do córtex basal com LAGs (pontas de seta brancas) e fibras de Sharpey. D, Região interna formada por osso remodelado esponjoso e porções de tecido ósseo primário intersticial. Alguns feixes de fibras estruturais também são observados nesta região. E, Córtex externo com ampla rede vascular de padrão reticular e um *annulus* (ponta de seta azul). F, Córtex basal na região de transição entre arco neural–placa neural mostrando porções com fibras de Sharpey e tecido ósseo esponjoso. G, Córtex externo formado por matriz óssea entrelaçada. Abreviações: CVL, Canal vascular longitudinal; CVR, Canal vascular reticular; COB, Córtex basal; COE, Córtex externo; EI, Espaço intertrabecular; FE, Fibras estruturais; FSh, Fibras de Sharpey; OES, Osso esponjoso; OS, Ósteon secundário; Ponta de seta azul, *annulus*; Ponta de seta branca, Linha de pausa de crescimento; TE, Tecido entrelaçado; TL, Tecido lamelar; TP, Tecido primário; e TPF, Tecido paralelo-fibroso. Imagens: Luz transmitida normal (A, B, C, E, F e G); e Luz polarizada cruzada com compensador lambda (D).



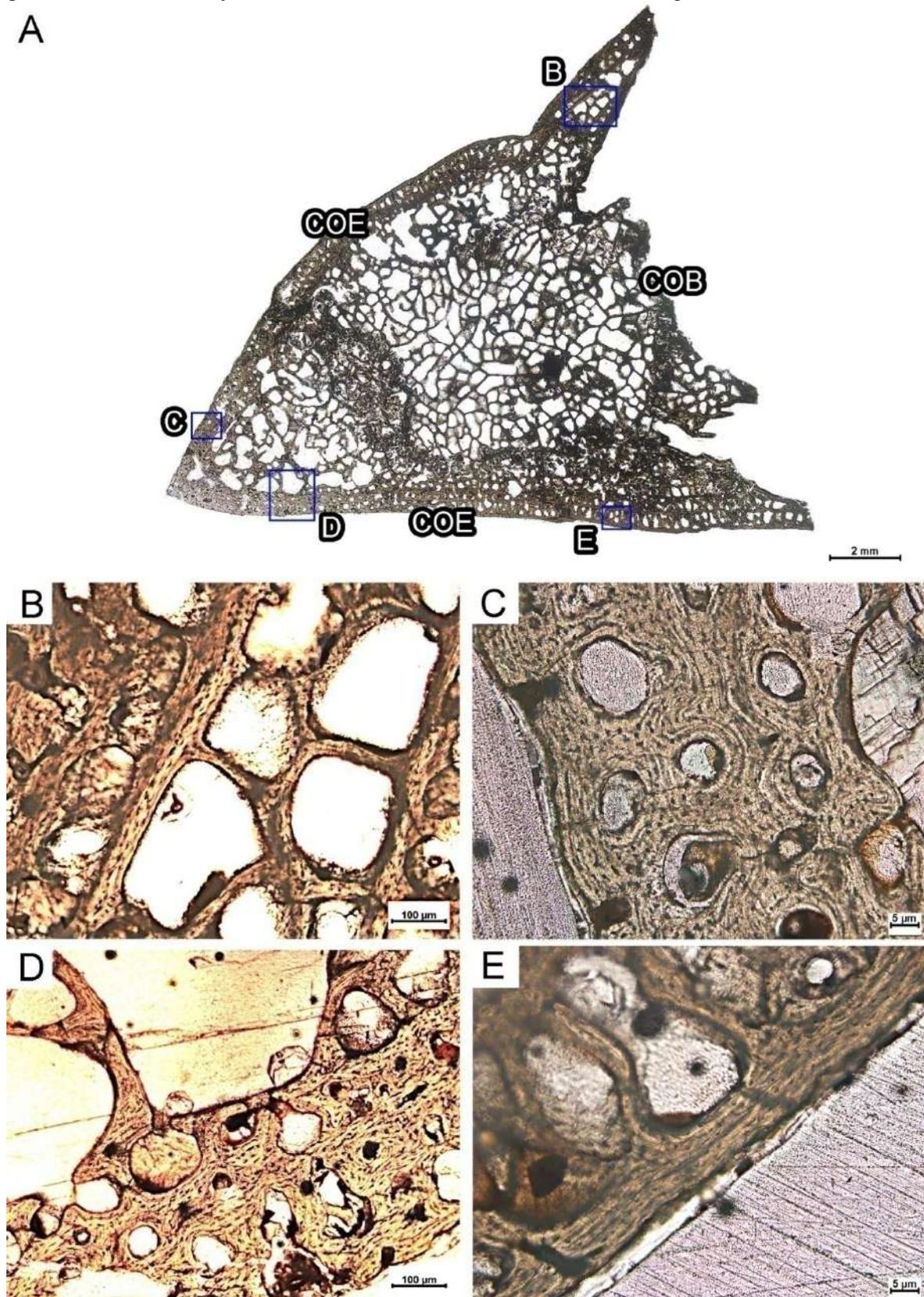
Fonte: Autora.

5.2.12.3 Placa periferal

A placa periferal faz parte da ponte, com uma parte pertencente à carapaça e outra ao plastrão (Fig. 47A). Os córtices basal e externo são extremamente limitados formados por uma fina camada de tecido paralelo-fibroso com escassos e dispersos canais vasculares com orientação longitudinal (Fig. 47E).

Um extensivo remodelamento ocupa a maior parte da secção, é formado por finas trabéculas (Fig. 47B), ósteons secundários e espaços intertrabeculares de variados tamanhos (Fig. 47C) exibindo o menor índice de compactação óssea dentre os elementos ósseos (Tab. 1). Algumas destas cavidades se confluíram e formaram espaços maiores (Fig. 47D). As trabéculas são formadas por matriz lamelar depositadas com lacunas dos osteócitos achatadas seguindo a orientação das fibras.

Figura 47 – Secção histológica da placa periferal em corte perpendicular de *Bauruemys elegans* (UFRPE 5470). A, Secção histológica completa da placa periferal. B, Trabéculas delgadas formando o osso esponjoso. C e D, Osso compacto com canais vasculares secundários. E, Córtex externo de fina espessura formado por matriz óssea paralela-fibrosa. Abreviações: COB, Córtex basal; e COE, Córtex externo. Imagens: Luz transmitida normal.

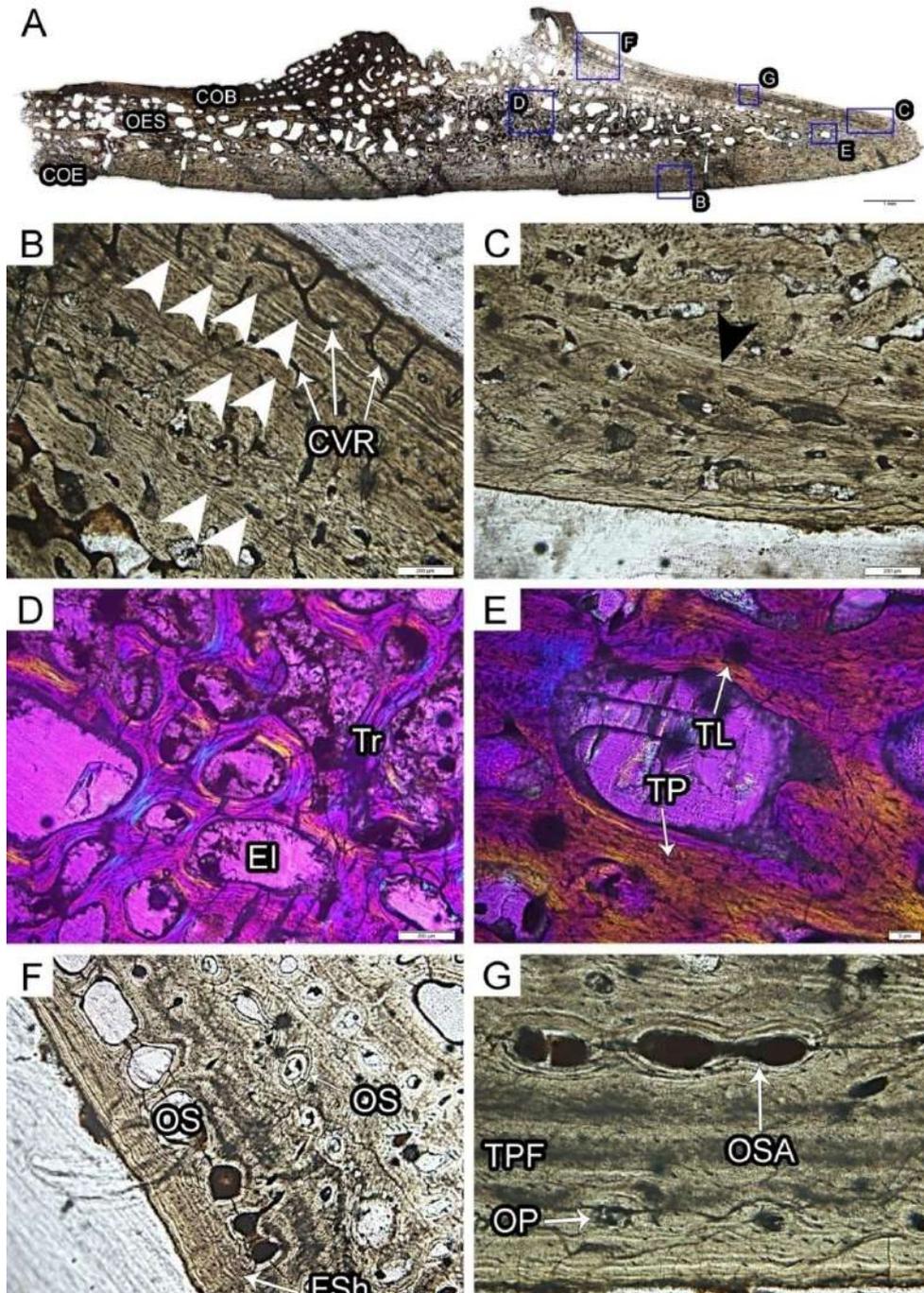


Fonte: Autora.

5.2.12.4 Xifiplastrão

O xifiplastrão foi seccionado na região da inserção do púbis estando esta cicatriz pubiana na porção do córtex basal da secção delgada (Fig. 48A). O córtex externo apresenta porções de matriz entrelaçada e paralela-fibrosa (Fig. 48B–C). Há marcas de crescimento cíclico, LAGs, nas porções com matriz paralela-fibrosa. A vascularização é formada por ósteons primários e secundários, canais vasculares simples e anastomosados com orientação reticular que se estendem e se abrem até a margem externa do córtex. A região interna preenchida com tecido esponjoso caracterizado por apresentar espaços intertrabeculares de diversos tamanhos circundadas por tecido lamelar (Fig. 48D). Nos espaços intersticiais há tecido ósseo primário (Fig. 48E). Na matriz entrelaçada, as lacunas dos osteócitos apresentam-se de diversas formas e estão distribuídas aleatoriamente na matriz óssea, já na matriz lamelar as lacunas estão em menor quantidade elas seguem a orientação das fibras e possuem a forma achatada. A região de inserção púbica exhibe extensa reabsorção óssea (Fig. 48F). A matriz óssea mostra-se paralela-fibrosa com lacunas dos osteócitos achatadas. Algumas LAGs são evidenciadas, porém algumas podem ter sido obliteradas devido à reabsorção óssea exibida em algumas partes deste córtex com ósteons secundários anastomosados circundados por tecido lamelar (Fig. 48G). Há poucos canais vasculares e ósteons primários em relação ao córtex externo.

Figura 48– Secção histológica do xifiplastrão de *Bauruemys elegans* (UFRPE 5470). A, Secção histológica completa do xifiplastrão. B, Córtex externo com canais vasculares orientados longitudinalmente e reticularmente. Porções do córtex apresentam LAGs (pontas de seta brancas), algumas bem marcadas e outras mais suaves. C, Uma provável linha de reabsorção (ponta de seta preta) no córtex basal. D, Região interna formada por tecido ósseo remodelado trabecular. E, Detalhe da região interna, o tecido ósseo trabecular é formado por matriz lamelar depositada secundariamente e porções de tecido ósseo primário intersticial. F, Porções do córtex basal perto da região de sutura entre pubis–xifiplastrão exibem remodelamento ativo com presença de fibras de Sharpey orientadas perpendicularmente à superfície. G, Córtex basal formado por matriz óssea paralela-fibrosa vascularizada por osteons primários e secundários. Abreviações: CVR, Canal vascular reticular; EI, Espaço intertrabecular; FSh, Fibras de Sharpey; OP, Ósteon primário; OS, Ósteon secundário; OSA, Ósteons secundários anastomosados; Ponta de seta branca, Linha de pausa de crescimento; Ponta de seta preta, Linha de reabsorção; TL, Tecido lamelar; TP, Tecido primário; TPF, Tecido paralelo-fibroso; e Tr, Trabécula. Imagens: Luz transmitida normal (A, B, C, F e G); e Luz polarizada cruzada com compensador lambda (D e E).



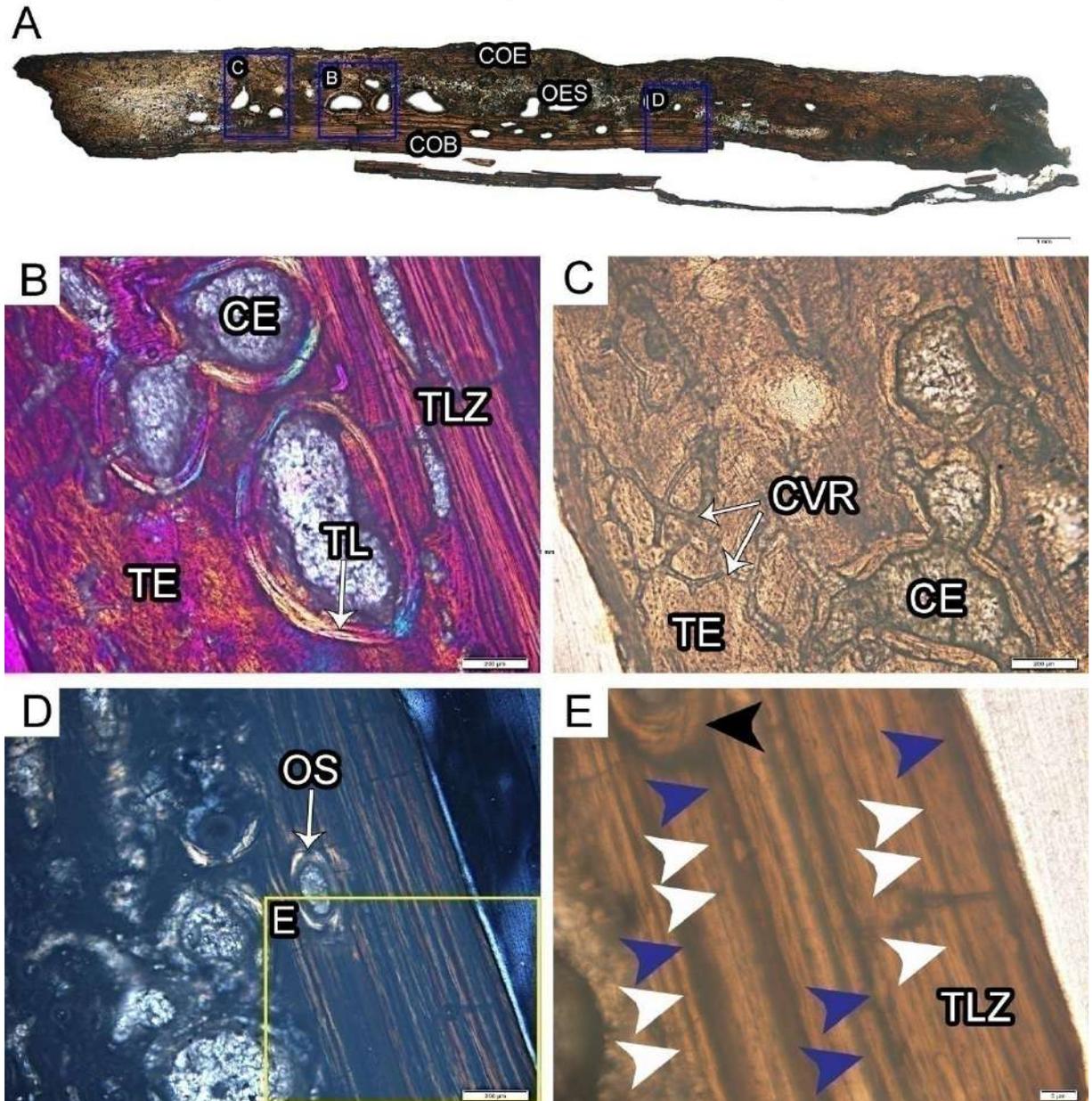
Fonte: Autora.

5.2.13 Podocnemididae indet. (Placa costal III)

A placa costal apresenta estrutura díploe (Figs. 49A e 50A). O córtex externo possui matriz formada por feixes de fibras entrelaçadas com orientação diagonal e sub-paralela a superfície externa da secção (Figs. 49C; 50B e 50G). Em direção à região interna o córtex apresenta porções formadas por matriz paralela-fibrosa com LAGs descontínuas (Fig. 50D). A vascularização é constituída por ósteons primários, canais vasculares anastomosados com orientação reticular ou radial oblíqua. As lacunas de osteócitos são arredondadas e seguem a orientação dos feixes de fibras entrelaçadas. A região interna apresenta remodelamento ósseo figurado por cavidades de erosão delimitadas por tecido lamelar (Figs. 49B; 50C e 50F). A secção mostra que o processo de remodelamento estava seguindo em direção ao córtex basal.

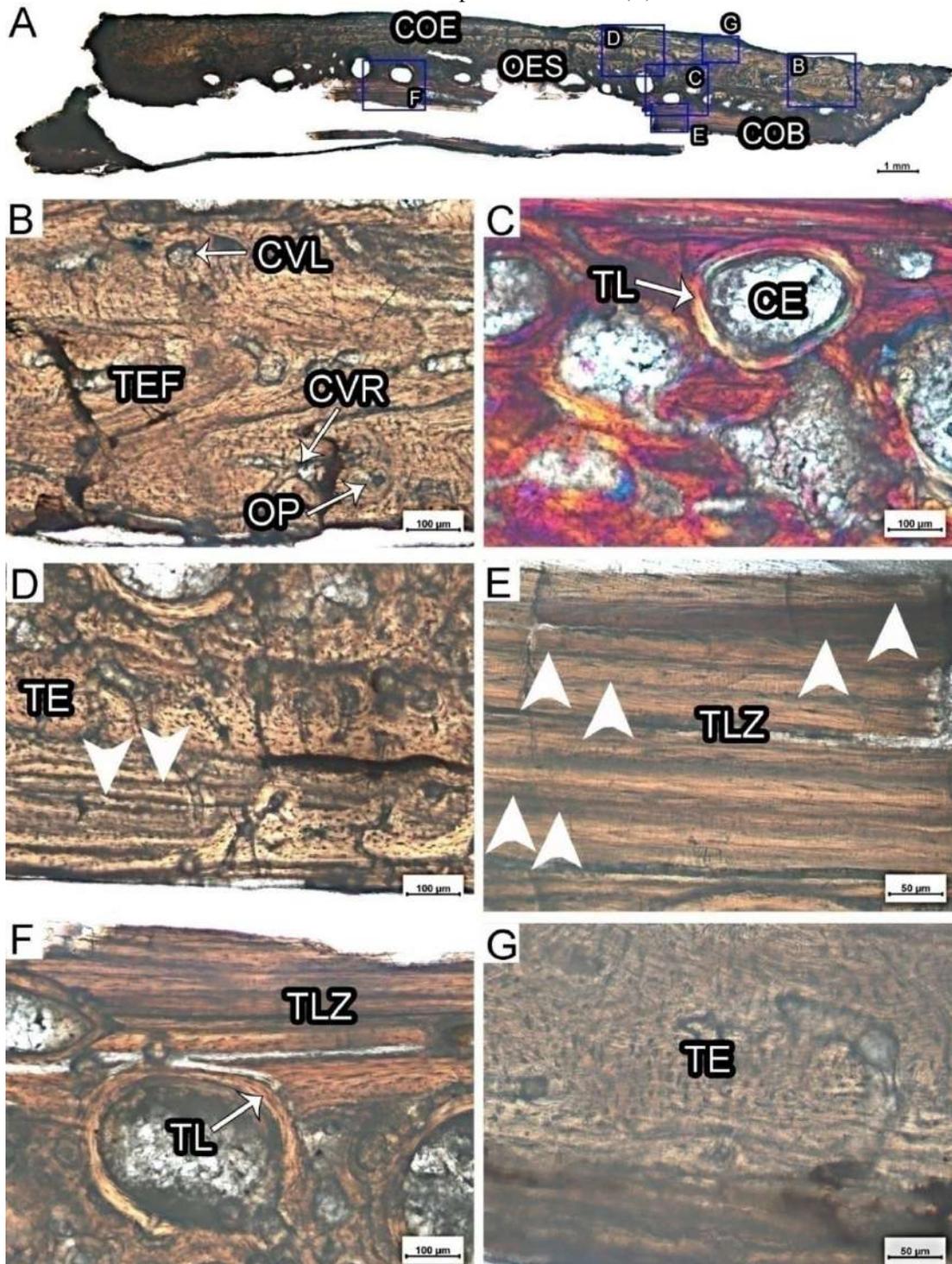
Em algumas partes os ósteons secundários se anastomosam e formam cavidades de erosão. O córtex basal consiste de matriz lamelar com marcas de crescimento cíclico (Figs. 49E e 50E). A vascularização é formada por raros ósteons secundários com lamelas depositadas ao seu redor de maneira centrípeta (Figs. 49D). As lacunas dos osteócitos são achatadas e alongadas ou fusiformes organizam-se em fileiras e seguem a orientação das fibras.

Figura 49 – Secção histológica do fragmento da 3ª placa costal em corte paralelo de Podocnemididae indet. (DGM 339-R). A, Secção completa da placa costal. B, Detalhe mostrando a estrutura díploe da placa costal. C, Córtex externo apresenta rede vascular com padrão reticular. D, Região interna formada por cavidades de erosão e córtex basal invadido por remodelamento representado por ósteon secundário. E, Córtex basal formado por tecido lamelar-zonal com aspecto estratificado. Detalhe da linha de reabsorção (ponta de seta preta) delimitando a área do ósteon secundário e marcas de crescimento, LAGs (pontas de seta brancas) e *annuli* (pontas de seta azuis). Abreviações: CE, Cavidade de erosão; CVR, Canal vascular reticular; OS, Ósteon secundário; Ponta de seta azul, *annulus*; Ponta de seta branca, Linha de pausa de crescimento; Ponta de seta preta, linha de reabsorção; TE, Tecido entrelaçado; TL, Tecido lamelar; e TLZ, Tecido lamelar-zonal. Imagens: Luz transmitida normal (A, C e E); Luz polarizada cruzada (D); e Luz polarizada cruzada com compensador lambda (B).



Fonte: Autora.

Figura 50 – Secção histológica do fragmento da 3ª placa costal em corte perpendicular do Podocnemididae indet. (DGM 339-R). A, Secção completa da placa costal. B, Córtex externo formado por matriz entrelaçada-fibrosa vascularizada por ósteons primários e canais vasculares. C, Região interna formada por cavidades de erosão circundadas por matriz lamelar depositada de maneira centrípeta. D, Córtex externo apresenta LAGs (pontas de seta brancas). E, Córtex basal formado por matriz lamelar-zonal exibindo LAGs (pontas de seta brancas). F, Porção do córtex basal apresentando evidências de remodelamento ativo. G, Porção de tecido entrelaçado no córtex externo. Abreviações: CE, Cavidade de erosão; COB, Córtex basal; COE, Córtex externo; CVL, Canal vascular longitudinal; CVR, Canal vascular reticular; OES, Osso esponjoso; OP, Ósteon primário; Ponta de seta branca, Linha de pausa de crescimento; TE, Tecido entrelaçado; TEF, Tecido entrelaçado-fibroso; TL, Tecido lamelar; e TLZ, Tecido lamelar-zonal. Imagens: Luz transmitida normal (A, B, D, E, F e G); e Luz polarizada cruzada com compensador lambda (C).



Fonte: Autora.

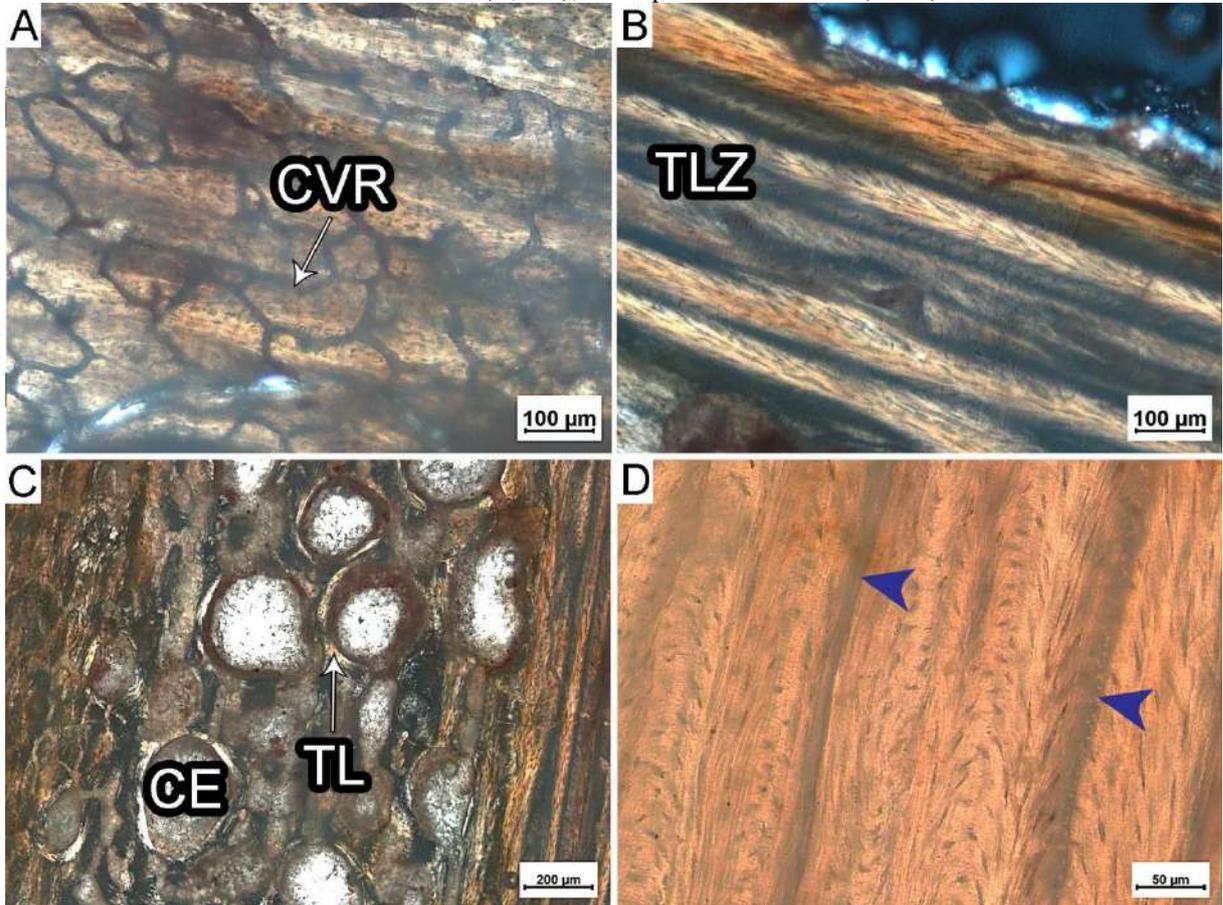
5.2.14 Pelomedusoides indet. (Placa costal indet. CR-CHA-1926)

A placa costal apresenta estrutura díploe (Fig. 51C). O córtex externo apresenta uma matriz óssea paralela-fibrosa caracterizada por um amplo sistema reticular (Fig. 51A) de canais vasculares primários. As lacunas das células ósseas possuem formato achatado ou arredondado e estão dispersas na matriz óssea.

A região interna é preenchida por osso esponjoso, que compreende trabéculas formadas por osso lamelar remodelado e espaços intertrabeculares alongados e arredondados de tamanhos distintos. Estes espaços estão preenchidos por pirita ou carbonato de cálcio.

O córtex basal consiste de tecido paralelo-fibroso com gradação para tecido ósseo lamelar interrompido por marcas de crescimento cíclico formando um tecido lamelar-zonal (Fig. 51C). O córtex basal apresenta uma específica organização das fibras, denominado *twisted plywood-like* (Fig. 51D). Neste padrão, os feixes de fibras apresentam-se seccionados longitudinalmente intercalados com os seccionados obliquamente. Sob luz polarizada, há um padrão de extinção bandeado com faixas escuras e claras.

Figura 51 – Histologia de um fragmento de placa costal de um *Pelomedusoides* indet. (CR-CHA-1926). A, Córtex externo formado por extenso padrão vascular reticular. B, Notam-se lamelas com padrão de extinção exibindo zonas claras e escuras no córtex basal. C, Estrutura díploe da placa costal. D, Detalhe do padrão *twisted plywood-like* do córtex basal. Notam-se camadas com fibras orientadas horizontalmente e outras camadas com fibras que mudam drasticamente o ângulo semelhante ao movimento de “retorno”. Prováveis *annuli* (pontas de seta azuis) também são observadas na região. Abreviações: CE, Cavidade de erosão; CVR, Canal vascular reticular; Ponta de seta azul, *annulus*; TL, Tecido lamelar; e TLZ, Tecido lamelar-zonal. Imagens: Luz transmitida normal (A, e D); e Luz polarizada cruzada (B e C).



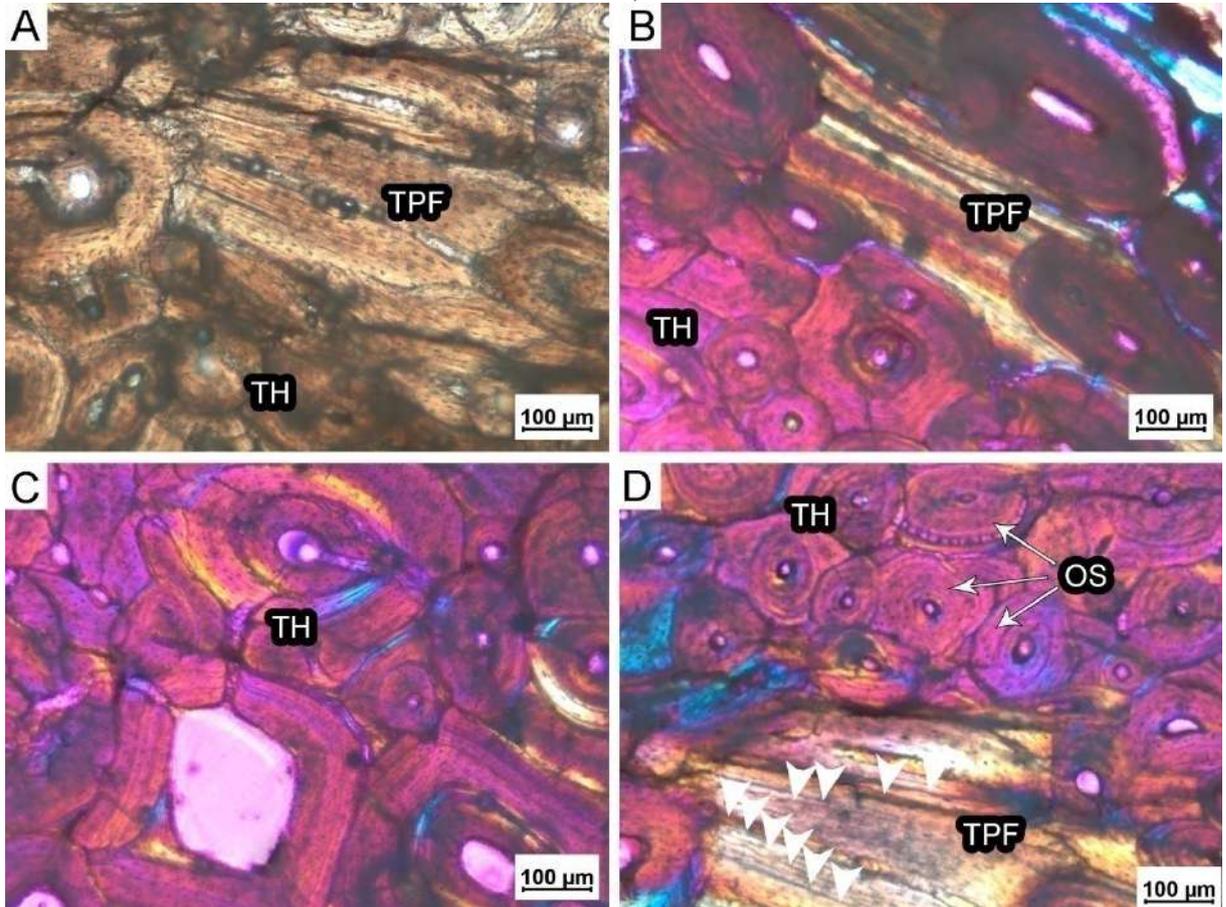
Fonte: Autora.

5.2.15 *Pelomedusoides* indet. (Placa costal indet. CR-CHA-1927)

O córtex está densamente remodelado sendo composto por tecido ósseo Haversiano (Fig. 52C) formado por ósteons secundários de diferentes gerações (Fig. 52D). Há porções isoladas de tecido ósseo primário (Fig. 52A–B) que não foram totalmente obliteradas pelo remodelamento. Assim o tecido primário com matriz paralela-fibrosa avascular ainda encontra-se preservado mostrando-se anisotrópico sob luz polarizada. No tecido primário as lacunas das células são achatadas e apresentam-se em fileiras. No tecido Haversiano as lacunas dos osteócitos seguem a orientação do tecido lamelar que se deposita de maneira centrípeta e forma os ósteons secundários.

Figura 52 – Histologia de um fragmento de placa costal de um *Pelomedusoides* indet. (CR-CHA-1927). A, Ilhas de tecido ósseo primário circundadas por tecido remodelado. B, Tecido ósseo primário com padrão de extinção caracterizado por zonas claras e escuras. C, O remodelamento é completamente caracterizado por tecido ósseo Haversiano. D, O tecido ósseo Haversiano é formado por arranjos de ósteons secundários de diferentes gerações.

Notam-se porções de tecido primário paralelo-fibroso interrompido por diversas LAGs. Abreviações: OS, Ósteon secundário; Ponta de seta branca, Linha de pausa de crescimento; TH, Tecido Haversiano; e TPF, Tecido paralelo-fibroso. Imagens: Luz transmitida normal (A); e Luz polarizada cruzada com compensador lambda (B, C e D).

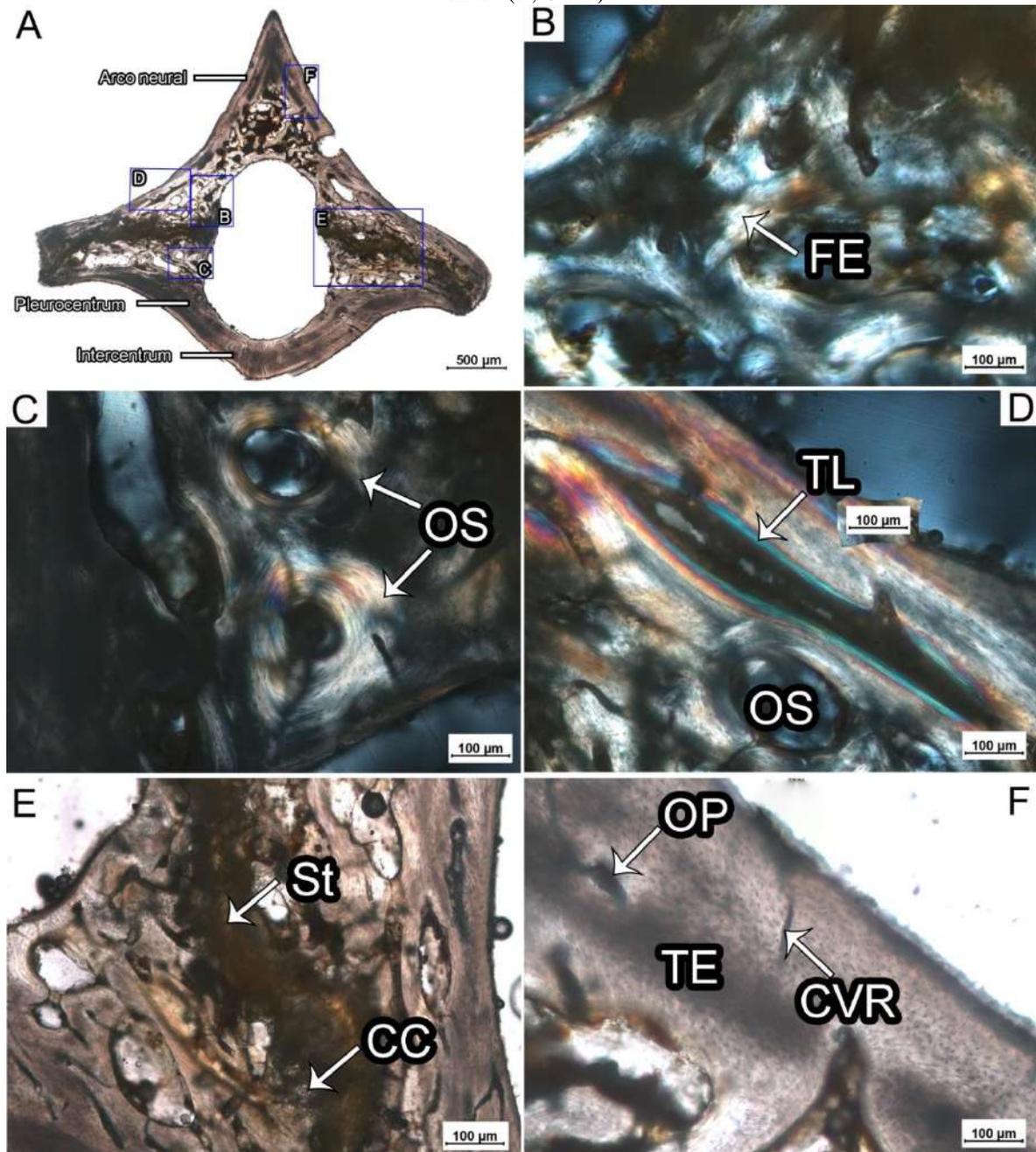


Fonte: Autora.

5.2.16 *Phrynops geoffroanus* (Vértebra cervical VII)

O arco neural é separado do centrum por um amplo canal neural (Fig. 53A). O pleurocentrum e o arco neural são fusionados. Na região sutural entre o centrum e o arco neural pode-se observar cartilagem calcificada (Fig. 53E). O osso periosteal forma uma camada externa compacta de tecido ósseo primário paralelo-fibroso e a vascularização formada por poucos canais vasculares simples com orientação radial ou reticular (Fig. 53F). A região interna é composta de osso esponjoso formado por trabéculas compostas por tecido ósseo lamelar remodelado (Fig 53B), cavidades de erosão e ósteons secundários (Fig. 53C–D). Os osteócitos apresentam uma forma achatada na matriz lamelar e estão em grande quantidade no osso primário do que no osso esponjoso.

Figura 53 – Secção histológica da 7ª vértebra cervical do Chelidae recente *Phrynops geoffroanus* (CR-CHA-1926). A, Secção histológica completa da 7ª vértebra cervical. B, Região do pleurocentrum apresenta feixes de fibras seccionadas longitudinalmente. C e D, Porções mostrando remodelamento ativo caracterizado por ósteons secundários de diferentes gerações e cavidades de erosão alongadas delimitadas por tecido lamelar. E, Detalhe mostrando o contato sutural entre o pleurocentrum e o intercentrum. Região da sutura demonstra presença de ossificação endocondral com cartilagem calcificada. F, Porção de córtex primário formado por matriz entrelaçada vascularizada por ósteons primários e canais vasculares. Abreviações: CC, Cartilagem calcificada; CVR, Canal vacular reticular; FE, Fibras estruturais; OP, Ósteon primário; OS, Ósteon secundário; St, Sutura; TE, Tecido entrelaçado; e TL, Tecido lamelar. Imagens: Luz transmitida normal (A, E e F); e Luz polarizada cruzada (B, C e D).

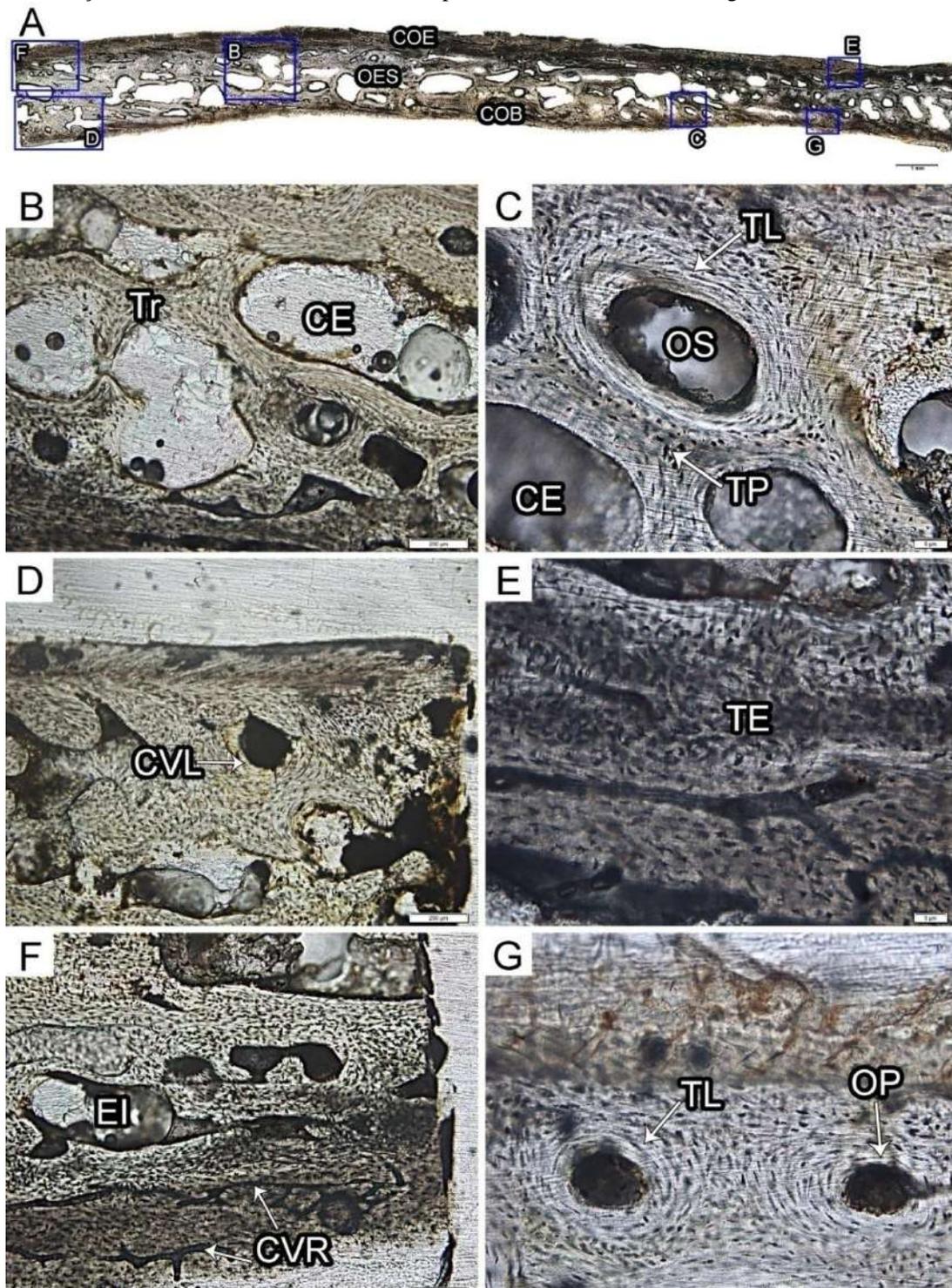


Fonte: Autora.

5.2.17 *Phrynops geoffroanus* (Placas costais III)

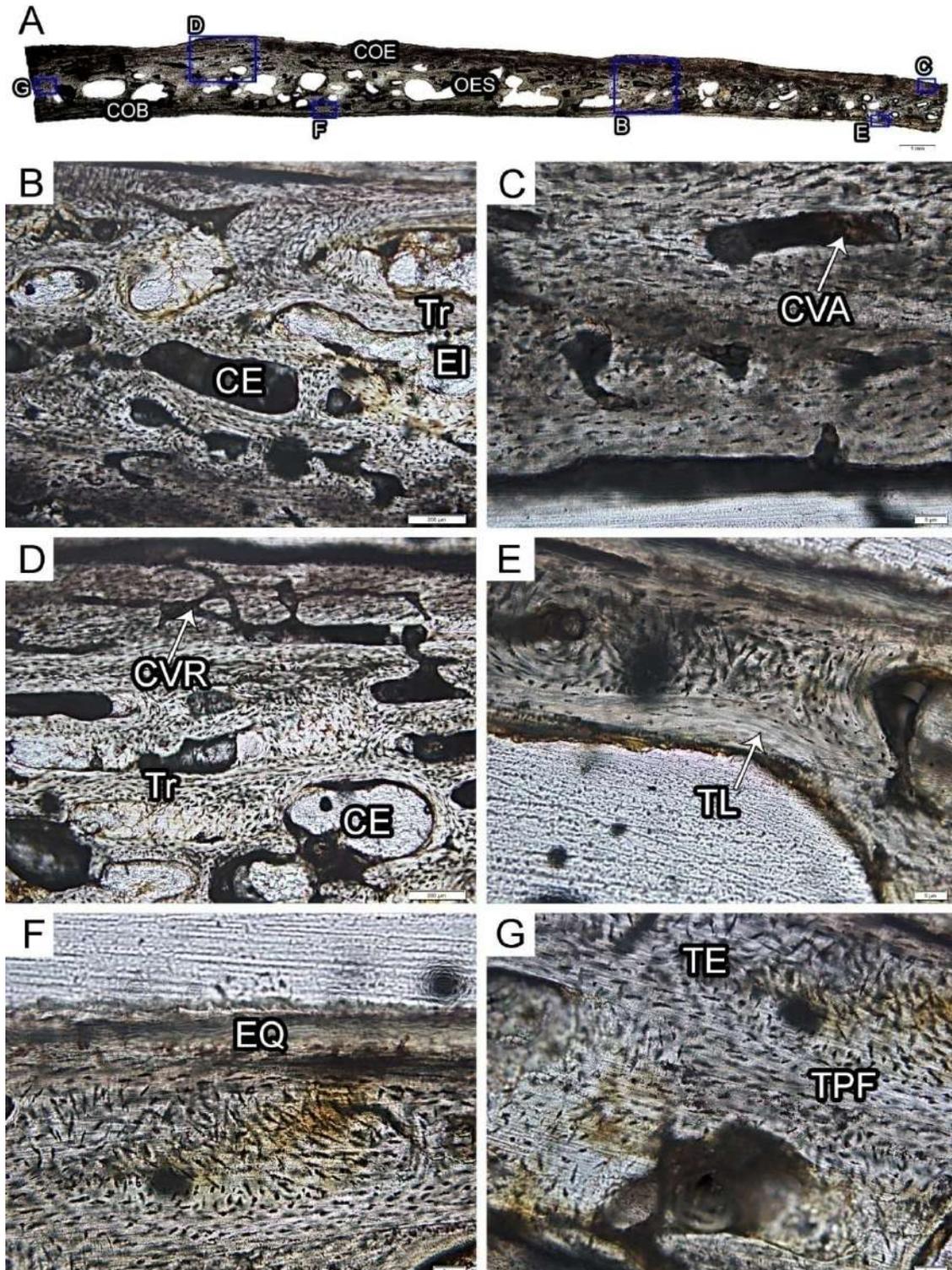
O córtex externo é mais espesso e mais vascularizado do que o córtex basal. Ambos os córtices possuem microanatomia similar apresentando matriz óssea entrelaçada (Figs. 54A e 55A). Na placa costal esquerda há porções com matriz paralela-fibrosa (Fig. 55G) com camada de escudo queratinoso sobreposto (Fig. 55F). A vascularização é formada principalmente por canais vasculares anastomosados com orientação reticular e ósteons primários (Figs. 54D; 54F–G e 55C–D). A região interna ocupa a maior parte da secção formada por osso esponjoso remodelado caracterizado por trabéculas espessas formadas por matriz lamelar depositada centripetamente ao redor dos espaços intertrabeculares (Figs. 54B–C; 55B e 55E). As regiões intersticiais entre as trabéculas apresentam tecido ósseo primário (Fig. 54C). As lacunas de osteócitos são inúmeras possuem formato arredondado ou achatado alongado (Fig. 57E), elas estão organizadas em fileiras e seguem a orientação dos feixes de fibras. Na matriz lamelar e paralela-fibrosa, estas lacunas tornam-se achatadas e em menor quantidade.

Figura 54 – Secção histológica da 3ª placa costal direita do Chelidae recente *Phrynops geoffroanus* (CAV 0062-LAM). A, Secção histológica completa da 3ª placa costal. B, Região interna formada por trabéculas. C, Matriz lamelar depositada de forma centrípeta ao redor do ósteon secundário e tecido ósseo primário intertrabecular. D, Canal vascular primário orientado longitudinalmente no córtex basal e osso esponjoso na região interna. E, Detalhe do córtex externo formado por matriz óssea entrelaçada com abundância de lacunas celulares. F, Córtex externo com vascularização reticular e região interna formada por tecido esponjoso. G, Detalhe mostra ósteons primários circundados por matriz lamelar no córtex basal. Abreviações: CE, Cavidade de erosão; COB, Córtex basal; COE, Córtex externo; CVL, Canal vascular longitudinal; CVR, Canal vascular reticular; EI, Espaço intertrabecular; OES, Osso esponjoso; OP, Ósteon primário; OS, Ósteon secundário; TE, Tecido entrelaçado; TL, Tecido lamelar; TP, Tecido primário; e Tr, Trabécula. Imagens: Luz transmitida normal.



Fonte: Autora.

Figura 55 – Secção histológica da 3ª placa costal esquerda do Chelidae recente *Phrynops geoffroanus* (CAV 0062-LAM). A, Secção histológica completa da 3ª placa costal. B, Trabéculas e cavidades de erosão indicam remodelamento ativo na região interna. C, Detalhe do córtex externo mostra canal vascular primário anastomosado. D, Córtex externo com padrão reticular de vascularização e região interna formada por tecido ósseo esponjoso. E, Detalhe da matriz lamelar delimitando uma cavidade de erosão na região interna. F, Detalhe mostra escudo queratinoso sobreposto ao córtex externo. G, Detalhe da região interna mostra porção formada por matriz entrelaçada e outra parte constituída por matriz paralela-fibrosa. Abreviações: CE, Cavidade de erosão; COB, Córtex basal; COE, Córtex externo; CVA, Canal vascular anastomosado; CVR, Canal vascular reticular; EI, Espaço intertrabecular; EQ, Escudo queratinoso; OES, Osso esponjoso; TE, Tecido entrelaçado; TL, Tecido lamelar; TPF, Tecido paralelo-fibroso; e Tr, Trabécula. Imagens: Luz transmitida normal.



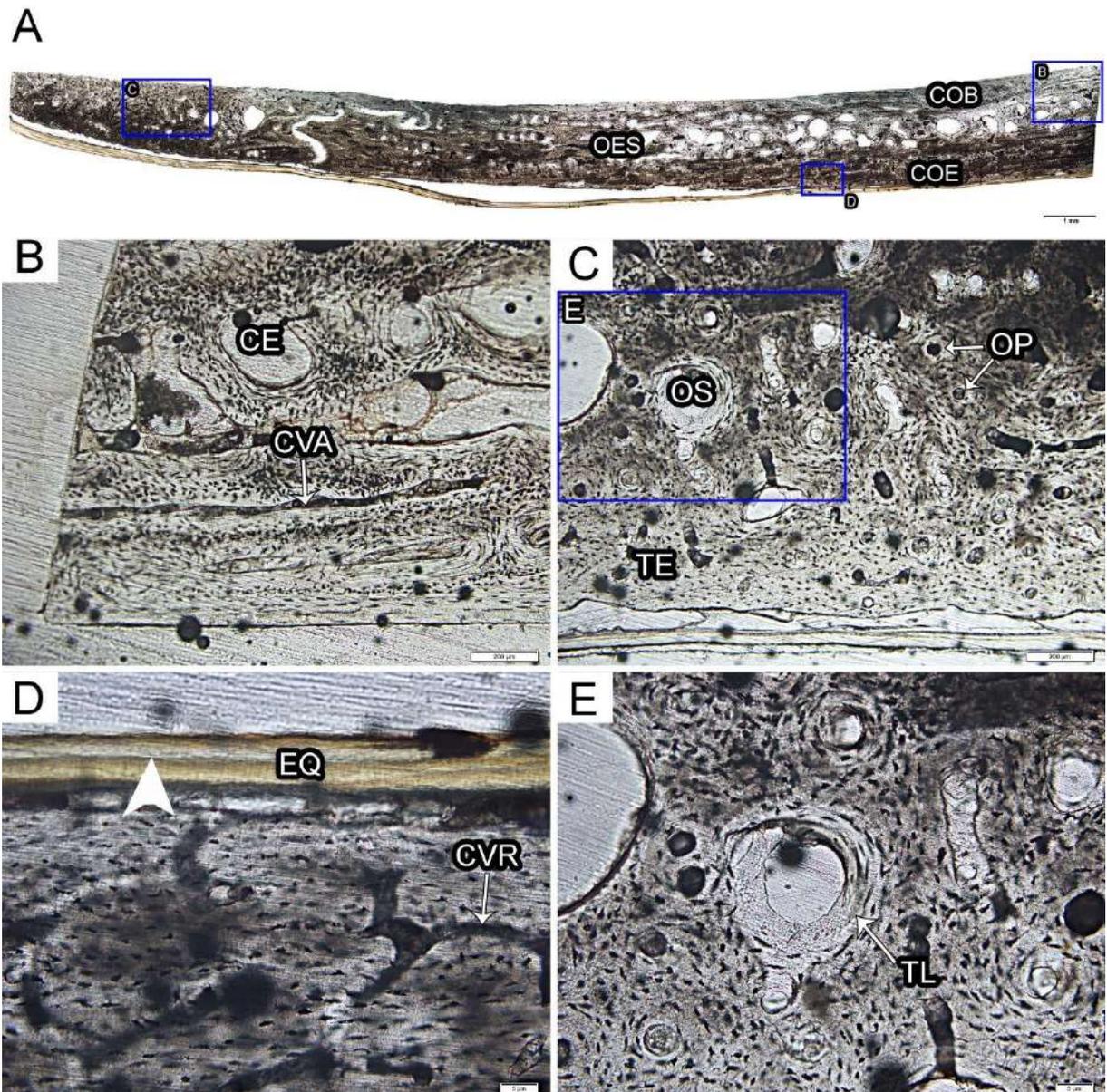
Fonte: Autora.

5.2.18 *Phrynops geoffroanus* (Epi/Hioplastrão)

A sutura entre o epiplastrão e o hioplastrão mostra-se interdigitada (Fig. 56A). Finas camadas queratinosas estão depositadas sobre o córtex externo e formam o escudo queratinoso observado sob a luz transmitida normal com uma tonalidade amarelada e uma LAG depositada (Fig. 56D). O córtex externo apresenta matriz entrelaçada e canais vasculares com orientação reticular ou longitudinal (Fig. 56D). As lacunas de osteócitos são inúmeras possuindo formato arredondado ou achatado alongado, elas estão organizadas em fileiras e seguem a orientação dos feixes de fibras. Na matriz paralela-fibrosa, estas lacunas tornam-se achatadas e em menor quantidade.

A região interna apresenta tecido secundário remodelado com ósteons secundários circundados por tecido lamelar, trabéculas e cavidades de erosão. Nesta região também há tecido primário representado por feixes de fibras com matriz entrelaçada com orientação transversal e sub-paralela à superfície externa vascularizado por ósteons primários (Fig. 56C e 56E). O córtex basal exhibe porções com matriz entrelaçada e outras com matriz paralela-fibrosa (Fig. 56B). A região com matriz entrelaçada é vascularizada por canais primários anastomosados.

Figura 56 – Secção histológica do Epi/Hioplastrão do Chelidae recente *Phrynops geoffroanus* (CAV 0062-LAM). A, Secção histológica completa do Epi/Hioplastrão. B, Transição entre córtex basal vascularizado por canais vasculares primários anastomosados e região interna formada por tecido ósseo esponjoso. C, Porções do córtex basal e região interna formada por complexo fibrolamelar. D, Fina camada de tecido conjuntivo depositada entre o escudo queratinoso e o córtex externo. Possível marca de crescimento (ponta de seta branca) no escudo queratinoso. E, Detalhe de C, mostrando remodelamento ativo na região interna com ósteon secundário delimitado por matriz lamelar. Abreviações: CE, Cavidade de erosão; COB, Córtex basal; COE, Córtex externo; CVA, Canal vascular anastomosado; CVR, anal vascular reticular; EQ, Escudo queratinoso; OES, Osso esponjoso; OP, Ósteon primário; OS, Ósteon secundário; Ponta de seta branca, Linha de pausa de crescimento; TE, Tecido entrelaçado; e TL, Tecido lamelar. Imagens: Luz transmitida normal.



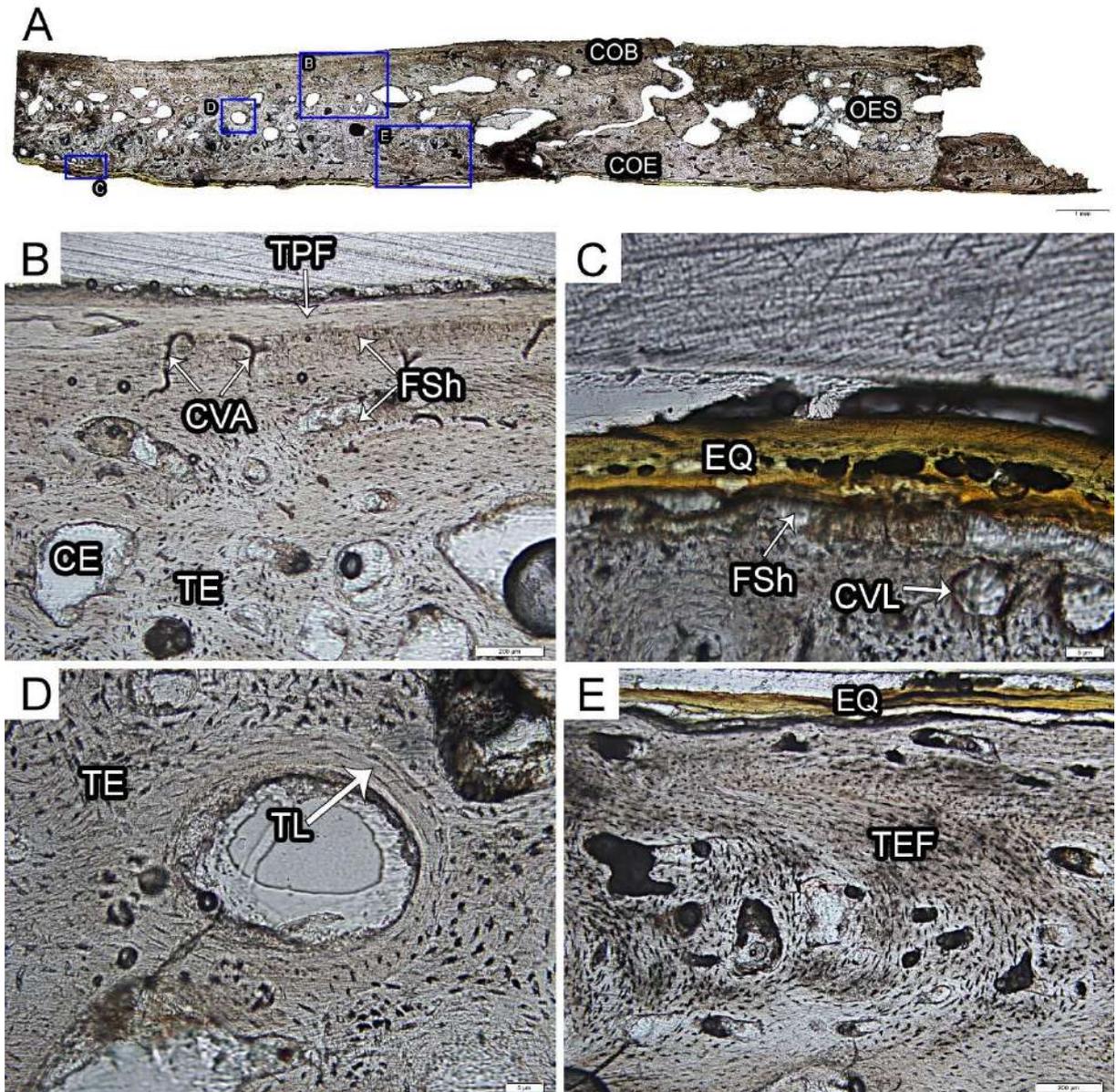
Fonte: Autora.

5.2.19 *Phrynops geoffroanus* (Hipo/Xifiplastrão)

A sutura entre o epiplastrão e o hioplastrão mostra-se interdigitada (Fig. 57A). Uma fina camada queratinosa foi depositada sob o córtex externo e forma o escudo queratinoso observado sob luz transmitida normal com uma tonalidade amarelada (Fig. 57C). O córtex

externo apresenta matriz entrelaçada-fibrosa (Fig. 57E), canais vasculares com orientação longitudinal, ósteons primários e secundários (Fig. 57D). As lacunas de osteócitos são inúmeras, estas possuem formato arredondado ou achatado alongado organizadas em fileiras e seguem a orientação dos feixes de fibras. Na matriz paralela-fibrosa, estas lacunas tornam-se achatadas e em menor quantidade. A região interna apresenta tecido secundário remodelado com ósteons secundários circundados por tecido lamelar e cavidades de erosão, também exhibe tecido primário representado por feixes de fibras com matriz entrelaçada com orientação transversal e sub-paralela à superfície externa vascularizado por canais vasculares com orientação longitudinal e ósteons primários. As fibras de Sharpey (Fig. 57B) estão orientadas perpendicularmente à superfície. Estas fibras estão situadas próximas à margem externa do córtex basal. O córtex basal exhibe matriz entrelaçada e na margem externa da secção a matriz torna-se paralela-fibrosa. Os canais vasculares oblíquos exibem orientação radial (Fig. 57B).

Figura 57 – Secção histológica do Hipo/Xifiplastrão do Chelidae recente *Phrynops Geoffroanus* (CAV 0062-LAM). A, Secção histológica completa do Hipo/Xifiplastrão. B, Transição entre córtex basal vascularizado por canais vasculares primários anastomosados e região interna formada por tecido ósseo esponjoso. Na margem mais superficial do córtex basal houve a deposição de matriz paralela-fibrosa sobreposta às fibras de Sharpey. C, Camada de tecido conjuntivo depositada entre o escudo queratinoso e córtex externo. Nessa região observamos a presença de fibras de Sharpey. D, Detalhe de matriz lamelar e matriz entrelaçada na região interna. Nota-se a mudança na morfologia das lacunas das células nas diferentes matrizes ósseas. E, Escudo queratinoso sobreposto ao córtex externo. Abreviações: CE, Cavidade de erosão; COB, Córtex basal; COE, Córtex externo; CVA, Canal vascular anastomosado; CVL, Canal vascular longitudinal; EQ, Escudo queratinoso; FSh, Fibras de Sharpey; OES, Osso esponjoso; TE, Tecido entrelaçado; TEF, Tecido entrelaçado-fibroso; TL, Tecido lamelar; e TPF, Tecido paralelo-fibroso. Imagens: Luz transmitida normal.

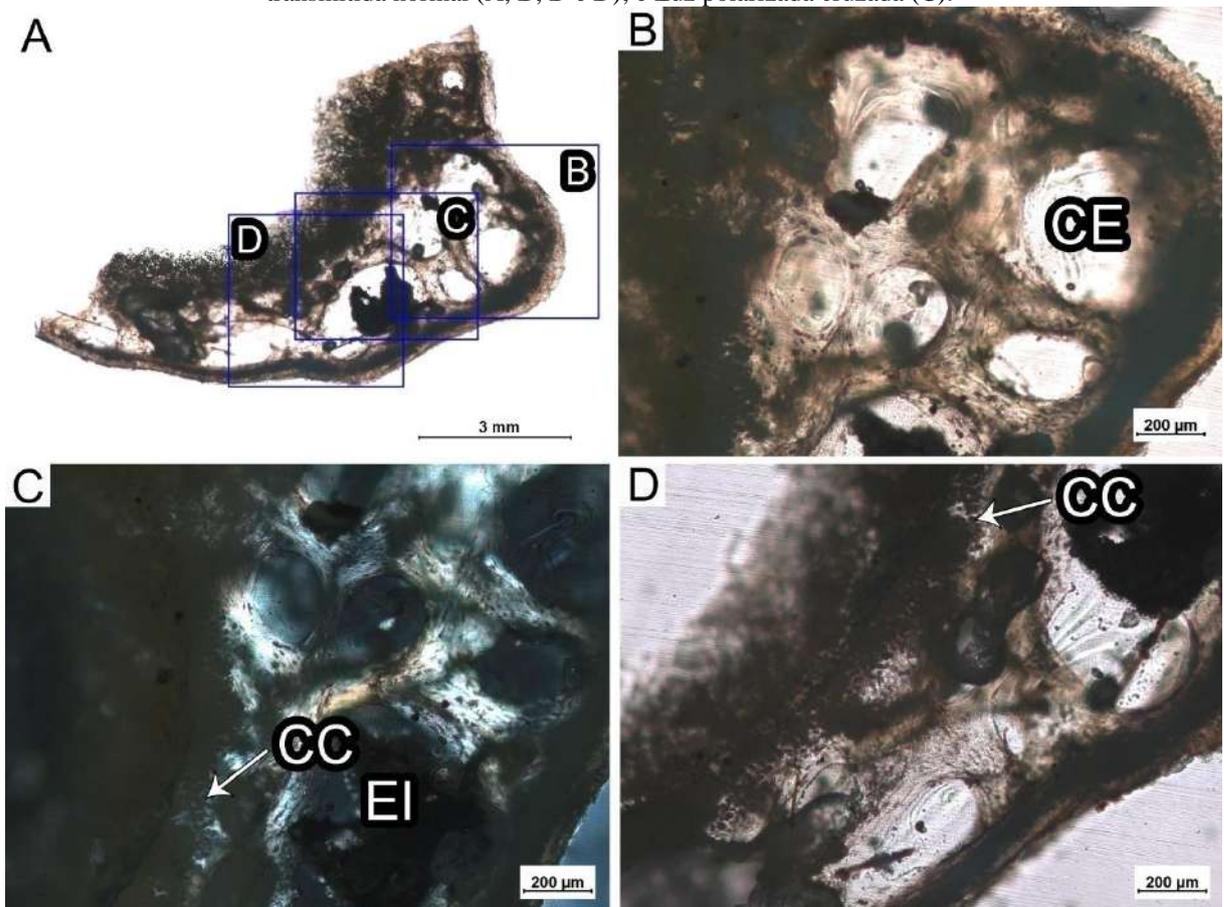


Fonte: Autora.

5.2.20 *Platemys platycephala* (Vértebra cervical VIII)

Osso periosteal formado por tecido primário avascular (Fig. 58A). A região interna é formada por osso esponjoso (Fig. 58B) remodelado caracterizado por trabéculas de origem endocondral composta de tecido ósseo lamelar e cavidades de erosão (Fig. 58C). Na região circundando o canal neural pode-se observar vários *globuli ossei* indicando ossificação endocondral incompleta (Fig. 58D) (ENLOW, 1963) e crescimento lento (QUILHAC et al., 2014).

Figura 58 – Secção histológica do fragmento da 8ª vértebra cervical do Chelidae recente *Platemys platycephala* (CR-CHA-1926). A, Secção completa do fragmento da 8ª vértebra cervical. B, Trabéculas e espaços vasculares do tecido esponjoso. C, Osso esponjoso remodelado destacado e na zona de extinção observa-se cartilagem calcificada. D, Inúmeras vesículas globulosas formam os *globuli ossei* constituindo a zona endocondral. Abreviações: CC, Cartilagem calcificada; CE, Cavidade de erosão; e EI, Espaço intertrabecular. Imagens: Luz transmitida normal (A, B, D e D); e Luz polarizada cruzada (C).



Fonte: Autora.

6 DISCUSSÃO

Neste tópico discutimos sobre a provável origem do casco das tartarugas a partir dos dados osteohistológicos. Além disso, inferimos sobre os hábitos de vida e ecologia dos indivíduos fósseis comparando com seus correlatos viventes.

6.1 A RELAÇÃO ENTRE A ORIGEM DO CASCO E SUA OSTEOHISTOLOGIA

A osteohistologia das costais e neurais analisadas corrobora a origem endoesquelética da carapaça proposta por Hirasawa, Nagashima e Kuratani (2013), já que observamos uma continuidade da microestrutura das costelas e dos arcos neurais sugerindo a hipertrofia desses elementos para formar as placas costais e neurais, respectivamente. A expansão periosteal também forma o osso trabecular da região interna das costelas e das neurais (HIRASAWA; NAGASHIMA; KURATANI, 2013). Já as placas periferais possuem seu crescimento a partir da margem exterior da carapaça e se expande lateralmente e internamente ao longo do seu desenvolvimento (GILBERT et al., 2001; VIEIRA et al., 2016).

As análises histológicas devem ser baseadas na análise embriológica, pois ossos com histologia similar podem ter origens diferentes. Esta similaridade pode ocorrer por adaptações fisiológicas, por exemplo, os ossos do casco atuam como reservatório de água e de lipídeos (GILBERT et al., 2001); auxiliam ainda no tamponando da acidose metabólica causada pela redução do pH, devido ao aumento da pressão arterial do gás carbônico durante a prolongada apneia dos mergulhos (CLARAC et al., 2020).

A etapa de ossificação metaplástica da camada tegumentar é figurada por feixes de fibras estruturais entrelaçadas presentes na osteohistologia do casco de algumas tartarugas (SCHEYER; SANDER, 2007) tais como, placas costais dos quelídeos, *Hydromedusa casamayorensis* (MANIEL et al., 2018), de *Mendozachelys wichmanni* (DE LA FUENTE et al., 2017b) e do testudinata *Condorchelys antiqua* (CERDA; STERLI; SCHEYER, 2016). Essas fibras representam feixes de fibras colágenas dérmicas que foram mineralizadas (CERDA; STERLI; SCHEYER, 2016).

Costais de *Linderochelys rinconensis* e *Yaminuechelys* spp. apresentam o córtex externo formado por tecido paralelo-fibroso, uma característica incomum para osteohistologia de Testudines (JANNELLO; CERDA; DE LA FUENTE, 2016; JANNELLO et al., 2018). De acordo com Scheyer e Sander (2009), Testudines terrestres possuem o córtex externo pouco vascularizado reduzindo sua capacidade de retenção de água (LICHTIG; LUCAS, 2017). A

morfologia externa achatada da carapace é refletida na micromorfologia de *Araripemys*. A reduzida camada de tecido esponjoso de *Araripemys barretoii* combinada as placas costais e neurais altamente compactadas diminuem a capacidade de armazenar nutrientes e água. Já a placa periferal apresenta a camada esponjosa mais desenvolvida, o que permite uma maior capacidade de estocagem em comparação aos outros elementos carapaciais supracitados. Ela habitava um ambiente com períodos de elevada salinidade no paleolago do Crato e provavelmente para evitar a desidratação mantinha um alto gradiente osmótico no sangue a partir do aumento da pressão osmótica plasmática em relação ao meio externo como ocorre na estuarina *Malaclemys terrapin* (GILLES-BAILLEN, 1970).

Baseado na comparação com representantes fósseis e recentes, a costal V apresenta um espaço circular destacado na região interna. Esse espaço vascular central já foi identificado em *Condorchelys antiqua* e *Heckerochelys romani* e interpretado como o centro embrionário do colar periosteal da costela no início do crescimento da placa costal (SCHEYER et al. 2014; CERDA et al., 2016; VIEIRA et al., 2016).

As características plesiomórficas para o casco dos Testudines são: estrutura díploe; feixes de fibras estruturais entrelaçadas no córtex externo; córtex basal mais fino formado por matriz óssea paralela-fibrosa; e presença de fibras de Sharpey (SCHEYER et al., 2007; SCHEYER; SÁNCHEZ-VILLAGRA, 2007). Essas características já foram registradas para a Pan-Chelidae, *Rionegrochelys caldieroii* (DE LA FUENTE et al., 2017a), os quelídeos *Mendozachelys wichmanni* (DE LA FUENTE et al., 2017b), *Yaminuechelys* spp. (JANNELLO; CERDA; DE LA FUENTE, 2016); e Testudines como a jurássica *Condorchelys antiqua* (JANNELLO; CERDA; DE LA FUENTE, 2016).

A placa costal da jurássica *Annemys* sp. (DANILOV et al., 2018) e da Pan-chelidae *Linderochelys rinconensis* (JANNELLO et al., 2018) diferem desse padrão plesiomórfico por apresentarem um córtex externo formado por tecido paralelo-fibroso. Placas neurais e costais de *Dortoka vasconica* possuem córtex externo bem vascularizado com espessura reduzida em relação ao córtex basal formado por tecido paralelo-fibroso/lamelar (PEREZ-GARCIA; SCHEYER; MURELAGA, 2012).

Algumas dessas características foram observadas em Pelomedusoides indet. (CRCHA-1926), Podocnemididae indet. (DGM 339-R), *Bauruemys elegans* (UFRPE 5470) e *Phrynops Geoffroanus* (CAV 0062-LAM), tais como: estrutura díploe; córtex externo bem desenvolvido e vascularizado; a redução da espessura e da vascularização do córtex basal em relação ao córtex externo; e córtex basal formado por tecido ósseo paralelo-fibroso. Placas costais com córtex basal formado por tecido ósseo paralelo-fibroso também foram registradas

em criptódios fósseis aquáticos, *Adocus* sp. (SCHEYER; SYROMYATNIKOVA; DANILOV, 2017) e o pan-caretochelyídeo *Kizylkumemys schultzi* (SKUTSKAS et al., 2017), além do pleuródio *Hydromedusa casamayorensis* (MANIEL et al., 2018). Este padrão está presente nas placas neurais e costais dos Podocnemididae e Pelomedusoides indet. As placas costais e neurais de *Bauruemys elegans*, do Podocnemididae indet. (DGM 339-R) e do Pelomedusoides indet. (CR-CHA-1926) apresentam córtex externo com rápida taxa de crescimento representada por tecido primário entrelaçado e alta vascularização sugerindo córtices externos com rápidas taxas de crescimento.

Porém, a matriz óssea entrelaçada do córtex externo das costais dos pleuródios analisados difere da encontrada nas costais de alguns táxons Cryptodira, por exemplo, Solemydidae, o pan-Caretochelyidae *Kizylkumemys schultzi*, e o pan-trioniquídeo que apresentam córtices externos formados por tecido ósseo paralelo-fibroso (SCHEYER; PÉREZ-GARCÍA; MURELAGA, 2015; SKUTSCHAS et al., 2017) e lamelar (VLACHOS; CERDA; TSOUKALA, 2015) sugerindo que os pleuródios, Podocnemididae indet. (DGM 339-R) e Pelomedusoides indet. (CR-CHA-1926) apresentam taxa de crescimento da carapaça mais altas.

Os feixes de fibras estruturais seccionadas longitudinalmente no xifiplastrão de *Cearachelys placidoi* evidenciam que o processo metaplástico forma a maior parte da porção distal do plastrão corroborando a hipótese exoesquelética. Schoch et al. (2019) indicaram que a taxa de crescimento do plastrão é mais rápida do que a carapaça. Dentre os plastrões analisados, o quelídeo recente *Phrynops Geoffroanus* indica ter a taxa de crescimento mais rápida. O xifiplastrão da jurássica *Annemys* sp. exibe córtex externo espesso formado por tecido paralelo-fibroso, extenso osso esponjoso e córtex basal fino (DANILOV et al., 2018).

Para indicar o provável hábito de vida utilizamos as categorias sugeridas por Jannelo, Cerda e de La Fuente (2020) baseada em Scheyer (2007): **Categoria I** Histologia terrestre – córtices espessos com espessura similar, pouco vascularizados, osso esponjoso exibe trabéculas pequenas e espessas com pequenos espaços intertrabeculares. **Categoria II** Histologia dulcícolas – córtices compactos e altamente vascularizados com o córtex basal mais fino que o córtex externo. A organização trabecular é semelhante ao padrão histológico terrestre. **Categoria III** Histologia marinha – redução da espessura cortical e aumento da vascularização cortical. Ao todo o elemento apresenta padrão esponjoso com o limite entre o osso compacto e o osso esponjoso indistinguível e gradual. Utilizamos principalmente as placas costais com referência, pois ocupam a maior parte da carapaça.

A osteohistologia de Testudines dulciaquícolas e marinhos costeiros são semelhantes, este último é o caso de *Cearachelys placidoi*. Além disso, bothremydídeos são encontrados em ambientes deposicionais dulcícola e marinho costeiro (GAFFNEY et al., 2001; GAFFNEY et al., 2006), portanto o padrão histológico II (JANNELLO; CERDA; DE LA FUENTE, 2020) deve ser funcional em ambos ambientes.

Para os espécimes que não tinham placa costal amostrada, utilizamos os elementos do plastrão. Este foi o caso de *Cearachelys placidoi* que apresenta no corte paralelo a redução gradativa de osso esponjoso no sentido craniocaudal. Adotamos a secção mais proximal em corte perpendicular como parâmetro para o táxon. Utilizar o xifiplastrão para inferir o modo de vida pode ser problemático devido à variação de osso esponjoso ao longo do eixo paralelo ao plano corporal.

A histologia da costal de *Tacuarembemys kusteræ* indica mais provavelmente um padrão semiaquático (PEREA et al., 2014) de acordo com Scheyer (2007) com histologia similar à *Bauruemys elegans*, ao Podocnemididae indet. e ao Pelomedusoides indet. Assim, as análises concordam com os ambientes deposicionais, nos quais os espécimes foram coletados confirmando o hábito dulcícola dos táxons amostrados.

Os quelídeos analisados por Scheyer (2009) que mostraram a histologia do casco com estrutura díploe e córtices basais de espessura reduzida em relação aos córtices externos foram: *Emydura* sp., *Chelodina longicollis* e *Chelus fimbriatus*. Enquanto *Platemys platycephala*, *Phrynops Geoffroanus* e *Hydromedusa* mostraram córtices com espessura semelhantes. Nas placas costais da carapaça do quelídeo analisado no presente estudo, *Phrynops Geoffroanus*, o córtex externo apresenta espessura maior do que o córtex basal. No enquanto a histologia do epi/hioplastrão e do hipo/xifiplastrão mostra córtices com espessuras similares. O xifiplastrão de *Bauruemys elegans* e *Cearachelys placidoi* mostra córtices externos com espessura maior do que os córtices basais. Esses dados indicam que a correlação entre a espessura do córtex externo e do córtex basal sofre variações em táxons semiaquáticos/aquáticos não devendo ser um critério determinante na classificação categórica, pelo menos à análise histológica do plastrão.

6.1.1 Fibras de Sharpey

As fibras de Sharpey presentes nas secções das costais e neural possuem a função de sustentar o escudo queratinoso depositado sobre as placas ósseas, nas regiões de contato entre placa costal–costela e placa neural–arco neural. Na região de contato entre costela–placa

costal de *Bauruemys* a presença dessas fibras deve estar associada à inserção dos músculos locomotores e respiratórios como já indicado por Lyson et al. (2013).

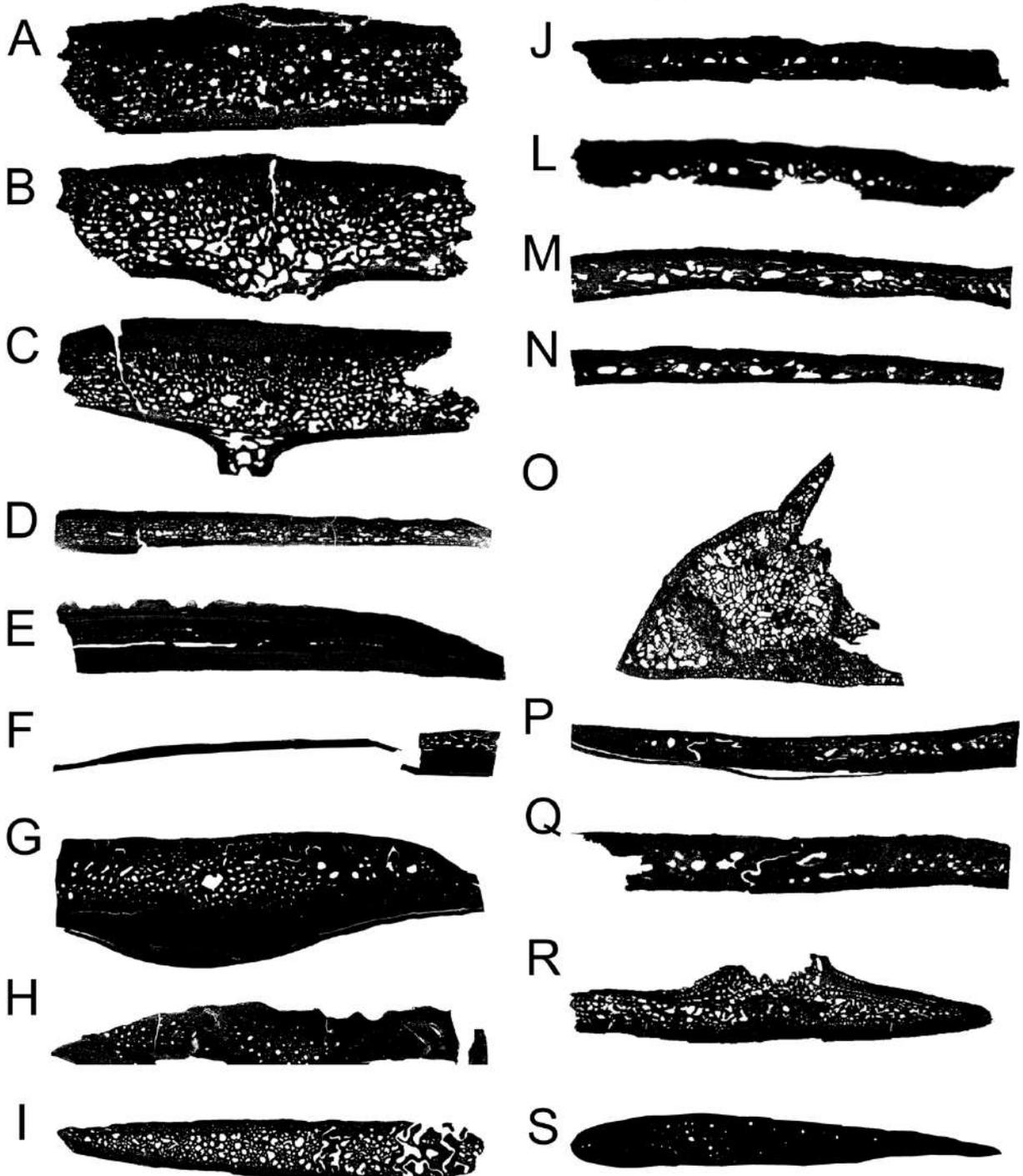
6.1.2 Marcas de crescimento

As marcas de crescimento foram depositadas apenas no córtex basal das placas neural e costais dos podocnemídeos e dos Pelomedusoides indet., no xifiplastrão de *Bauruemys elegans* observamos a deposição de LAGs no córtex externo. O quelídeo recente *Phrynops geoffroanus* não apresenta marcas de crescimento tanto nos elementos da carapaça quanto do plastrão. A placa costal de *Araripemys barretoii* é bem diferenciada dos outros grupos, sem evidência de parada de crescimento, mas com períodos de redução de crescimento (*annuli*) em ambos os córtices.

6.2 MICROANATOMIA DO CASCO E HÁBITOS DE VIDA

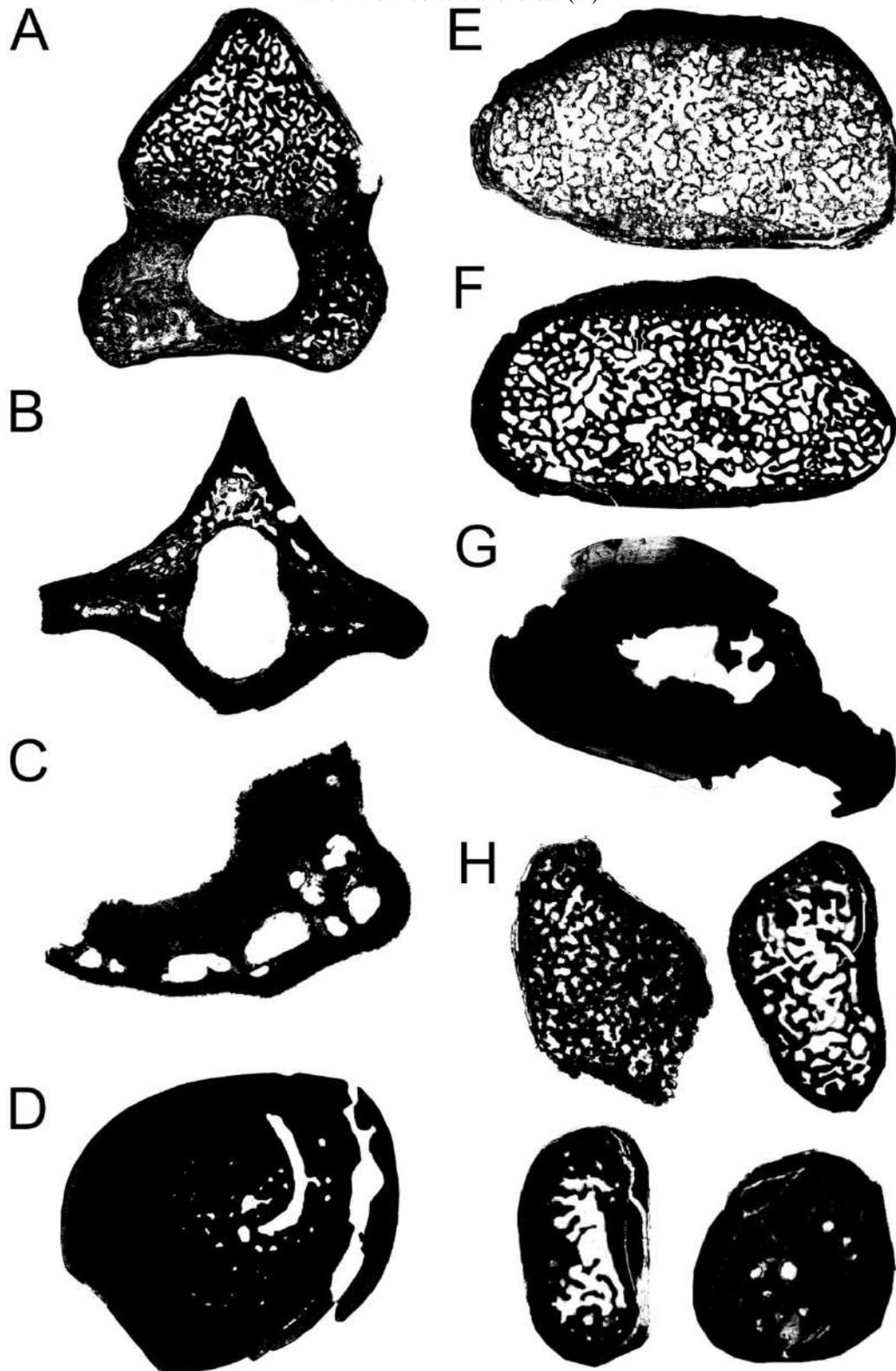
As placas ósseas do casco de *Araripemys barretoii*, *Cearachelys placidoi*, *Bauruemys elegans*, *Phrynops geoffroanus*, Pelomedusoides indet. e Podocnemididae indet. indicam ossos compactos. Na análise de compactação óssea realizada pelo programa Bone Profiler (GIRONDOT; LAURIN, 2003) (Figs. 59 e 60) mostraram altos índices de compactação nas placas costais de *A. barretoii* (98.5%), *Bauruemys* (84.9% e 97.5%); Podocnemididae indet. (96.6–97.8%); e de *Phrynops geoffroanus* (86.5% e 90.5%) (Tabela 1). Estes valores são similares ao encontrado na tartaruga terrestre *Solemys* (88.4–95.3% placas costais) (SCHEYER; PÉREZ-GARCÍA; MURELAGA, 2015). Testudines com hábitos semiaquáticos a aquáticos exibem índices de compactação das placas costais mais baixos, por exemplo, *Heckerochelys romani* (56.3–60.3%) (SCHEYER et al., 2014); *Condorchelys antiqua* (61.8–78.9 %) (CERDA; STERLI; SCHEYER, 2016); *Mendozachelys wichmanni* (68.8 %) (DE LA FUENTE et al., 2017b); *Yaminuechelys* spp. (63.2–68%) (JANNELLO; CERDA; DE LA FUENTE, 2016); e *Dortoka vasconica* (79.3%) (PÉREZ-GARCÍA; SCHEYER; MURELAGA, 2012).

Figura 59 – Imagens binárias das secções histológicas do casco usadas para análise de compactação óssea. O tecido ósseo é representado em preto, enquanto que os canais vasculares, cavidades de reabsorção e cavidades medulares são representados em branco. A –D, *Bauruemys elegans*, Placa neural em corte paralelo (A) e em corte perpendicular (B). 4ª placa costal em corte paralelo (C) e 2ª placa costal em corte perpendicular (D). E – I, *Araripemys barretoii*, 4ª placa costal em corte perpendicular (E), e 5ª placa costal em corte perpendicular (F) e paralelo (G). H, 5ª placa neural em corte perpendicular. I, Placa periferal em corte paralelo. J – L, Podocnemididae indet., 3ª placa costal em corte paralelo (J) e em corte perpendicular (L). M –N, *Phrynops geoffroanus* 3ª placa costal direita (M) e esquerda (N) em corte perpendicular. O, Placa periferal em corte perpendicular de *Bauruemys* sp. P – Q, *Phrynops geoffroanus*, Epi/Hioplástico em corte paralelo (P) Hipo/Xifiplástico em corte paralelo (Q). R, *Bauruemys elegans*, Xifiplástico em corte perpendicular. S, Xifiplástico de *Cearachelys placidoi* em corte perpendicular.



Fonte: Autora.

Figura 60 – Imagens binárias das secções histológicas do esqueleto axial e apendicular usadas para análise de compactação óssea. O tecido ósseo é representado em preto, enquanto que os canais vasculares, cavidades de reabsorção e cavidades medulares são representados em branco. A, 7ª vértebra cervical em corte transversal de *Araripemys barretoii*. B, 7ª vértebra cervical em corte transversal de *Phrynops geoffroanus*. C, 8ª vértebra cervical em corte transversal de *Platemys platycephala*. D – H, *Araripemys barretoii*, Ulna em corte transversal (D). Úmero em corte transversal da epífise (E) e da diáfise (F). Rádio em corte transversal (G). Metatarsos I, II, III e IV em corte transversal (H).



Fonte: Autora.

Tabela 1 – Valores de compactação obtidos dos elementos ósseos analisados. (*) Material incompleto.

Táxon	Espécime	Elemento ósseo	Plano de secção	Compactação	RBT (%)
Araripemydidae	MPSC 010	R Úmero (epífise)	Transversal ao eixo longitudinal do osso	0.511	8.4
	MPSC 010	R Úmero (diáfise)	Transversal ao eixo longitudinal do osso	0.682	7.82
	MPSC 010	R 7ª vértebra cervical	Transversal ao eixo longitudinal do osso	0.822	–
	MPSC 010	R Rádio	Transversal ao eixo longitudinal do osso	0.891	17.6
	MPSC 010	R Ulna	Transversal ao eixo longitudinal do osso	0.96	42.98
	MPSC 010	R Fêmur	Transversal ao eixo longitudinal do osso	–	18.54
	UFRPE-5302	4ª placa costal	Perpendicular ao eixo anteroposterior do animal	0.985	–
	MPSC 010	R 5ª placa costal	Perpendicular ao eixo anteroposterior do animal	0.999	–
	MPSC 010	R 5ª placa costal	Paralelo ao eixo anteroposterior do animal	0.939	–
	MPSC 010	R 5ª placa neural	Perpendicular ao eixo anteroposterior do animal	0.951	–
	MPSC 010	R Placa periferal	Paralelo ao eixo anteroposterior do animal	0.835	–
	MPSC 010	R Metatarso I	Transversal ao eixo longitudinal do osso	0.859	–
	MPSC 010	R Metatarso II	Transversal ao eixo longitudinal do osso	0.722	–
	MPSC 010	R Metatarso III	Transversal ao eixo longitudinal do osso	0.795	–
MPSC 010	R Metatarso IV	Transversal ao eixo longitudinal do osso	0.971	–	
Bothremyidae	UFRPE 5600	Xifiplastrão	Perpendicular ao eixo anteroposterior do animal	0.992	–

Podocnemididae	<i>Bauruemys</i>	UFRPE 5470	2ª placa costal	Perpendicular ao eixo anteroposterior do animal	0.975	–
		UFRPE 5470	4ª placa costal	Paralelo ao eixo anteroposterior do animal	0.849	–
		UFRPE 5470	Xifiplastrão	Perpendicular ao eixo anteroposterior do animal	0.886	–
		UFRPE 5470	Placa periferal	Perpendicular ao eixo anteroposterior do animal	0.72	–
		UFRPE 5470	Placa neural	Paralelo ao eixo anteroposterior do animal	0.914	–
		UFRPE 5470	Placa neural	Perpendicular ao eixo anteroposterior do animal	0.813	–
Pelomedusoides	Podocnemididae indet.	DGM 339-R	3ª placa costal*	Paralelo ao eixo anteroposterior do animal	0.978	–
		DGM 339-R	3ª placa costal*	Perpendicular ao eixo anteroposterior do animal	0.966	–
	Pelomedusoides indet.	CR-CHA-1926	Costal indeterminada	Paralelo ao eixo anteroposterior do animal	–	–
		CR-CHA-1927	Costal indeterminada	Perpendicular ao eixo anteroposterior do animal	–	–
Chelidae	<i>Phrynops geoffroanus</i>	CAV0062-LAM	7ª vértebra cervical	Transversal ao eixo longitudinal do osso	0.923	–
			3ª placa costal direita	Perpendicular ao eixo anteroposterior do animal	0.865	–

	CAV0062-LAM	3ª placa costal esquerda	Perpendicular ao eixo anteroposterior do animal	0.905	–
	CAV0062-LAM	Epi/Hioplastrão	Paralelo ao eixo anteroposterior do animal	0.912	–
	CAV0062-LAM	Hipo/Xifiplastão	Paralelo ao eixo anteroposterior do animal	0.93	–
<i>Platemys platycephala</i>	–	8ª vértebra cervical*	Transversal ao eixo longitudinal do osso	0.845	–

Fonte: Autora

O alto índice de compactação óssea dos espécimes analisados indica hábito terrestre. Embora os dados tafonômicos e morfológicos refutem essa hipótese para *Araripemys barretoii* proveniente de estratos lacustre e marinho raso (ASSINE et al., 2014; CUSTÓDIO et al., 2017; NEUMANN; CABRERA, 1999; OLIVEIRA; KELLNER, 2017) e para *Bauruemys elegans* originária de depósitos fluviais (FERNANDES; RIBEIRO, 2015) indicando hábito aquático às espécies. O mesmo caso ocorre no pan-quelídeo, *Rionegrochelys caldieroi* (DE LA FUENTE et al., 2017a), espécie considerada semiaquática/aquática de acordo com o ambiente deposicional fluvial e terrestre seguindo dados microanatômicos (DE LA FUENTE et al., 2017a). Uma possível interpretação seria que se trata de espécies semiaquáticas que dispõem um tempo de vida no ambiente terrestre como indicado por de La Fuente et al. (2017a). Porém, índices relativamente altos de compactação em placas costais de tartarugas marinhas também já foram registrados em *Chelonioidea insertae sedis* (70.6%) e na atual *Chelonia mydas* (85.8%) (JANNELLO; CERDA; DE LA FUENTE, 2020).

Assim, é possível que a microestrutura do osso do casco possa predizer incorretamente o paleoambiente em que esses táxons viviam. É importante registrar que as placas carapaciais de *Araripemys* possuem uma densidade maior de launas de osteócitos, o que indica uma taxa metabólica maior do que os ossos apendiculares amostrados da espécie.

A morfologia externa plana das placas carapaciais se reflete em sua micromorfologia. A maior parte da carapaça é composta por placas costais e neurais altamente compactadas. Por outro lado, a placa periferal apresenta uma camada esponjosa mais desenvolvida. De acordo com Clarac et al. (2020) cascos maciços facilitam os esforços da tartaruga para mergulhar e permanecer no fundo do lago ou rio. *Araripemys barretoii* habitou o paleolago do Crato, que se caracteriza como um ambiente de alta salinidade e altas taxas de evaporação associadas a longos períodos de seca (Martill et al. 2007). Além disso, por causa de suas

placas ósseas altamente compactadas, *Araripemys* provavelmente possuía uma baixa capacidade de tamponamento ósseo, o que dificulta a apneia de longo prazo.

A placa neural de *Bauruemys elegans* exhibe variação de compactação óssea em diferentes cortes, paralelo (91.4%) e perpendicular (81.3%), mas ambos são maiores do que a compactação registrada nas neurais das espécies aquáticas *Condorchelys antiqua* (54.8%) (CERDA; STERLI; SCHEYER, 2016) e *Dortoka vasconica* (76.7 %) (PÉREZ-GARCÍA; SCHEYER; MURELAGA, 2012).

Quanto à placa periferal, em *Bauruemys elegans* (72%) apresenta a menor compactação óssea dentre os elementos do casco analisados e seu índice de compactação é similar ao da *Dortoka vasconica* (74.4%) (PÉREZ-GARCÍA; SCHEYER; MURELAGA, 2012) e maior do que *Yaminuechelys* spp. (63.2%) (JANNELLO; CERDA; DE LA FUENTE, 2016). De acordo com a microanatomia das placas costais e neurais *A. barretoii* e *B. elegans* teriam hábitos terrestres. Porém, falar da mortandade aglomerada na planície de inundação do tartaruguito indica hábitos aquáticos já que uma tartaruga terrestre teria comportamento de fuga de um ambiente hostil.

Os elementos do plastrão dos quelídeos aquáticos também mostraram índices de compactação variados. O hipoplastrão de *Yaminuechelys* spp. (64%) (JANNELLO; CERDA; DE LA FUENTE, 2016) exhibe baixa compactação e o hipo-xifiplastrão de *Phrynops geoffroanus* (93%) evidencia um alto índice de compactação. Já o xifiplastrão do podocnemidídeo *Bauruemys elegans* (88.6%) apresenta valor intermediário ao dos Chelidae. O bothremydídeo *Cearachelys placidoi* (99.2%) exhibe extrema compactação óssea na porção final do seu xifiplastrão mostrando o aumento da compactação óssea no sentido craniocaudal.

Concluimos que espécies com mesmo hábito de vida podem apresentar grandes variações nos índices de compactação da carapaça e do plastrão mostrando não ser uma boa ferramenta para inferir modos de vida em Testudines. Além disso, a compactação óssea pode variar dentro da mesma placa plastral como no caso de *Cearachelys placidoi*.

6.3 PRESENÇA DE TECIDO SECUNDÁRIO REMODELADO

Como já observado por Scheyer e Sánchez-Villagra (2007) e confirmado no presente estudo, a presença de tecido primário intersticial na região interna das placas costais e neural de *Bauruemys elegans*, Podocnemididae indet. e *Phrynops geoffroanus* indicam origem óssea primária ao tecido ósseo esponjoso do casco. Nas regiões de cicatrizes ósseas no casco há uma extensa atividade osteoclástica, provavelmente necessária para a inserção óssea.

O amplo remodelamento de tecido Haversiano formado pela deposição de várias gerações de ósteons secundários na costal do Pelomedusoides indet. (CR-CHA-1927) deve estar relacionado com a ontogenia avançada do espécime corroborada pelas LAGs estreitamente espaçadas nas regiões preservadas do córtex primário.

Nos elementos apendiculares registramos a reconstrução secundária caracterizada por osso esponjoso compacto espesso (*compact or compacted coarse cancellous bone*) depositado na região endosteal e perimedular no metatarso III de *A. barretoii* MPSC R 010. A formação desse tipo de tecido remodelado se origina por meio da compactação do osso trabecular reduzindo os espaços intertrabeculares (ENLOW, 1962). Bhat et al. (2019) identificou um aumento de deposição de OECE nos úmeros do jabuti *Chersina angulata* ao longo do seu desenvolvimento ontogenético. A deposição de OECE sugere um estágio ontogenético avançado a MPSC R 010.

6.4 CARTILAGEM E FIBRAS DE SHARPEY EM VÉRTEBRAS CERVICAIS

O processo de ossificação dos segmentos da coluna vertebral em Testudines ocorre no sentido craniocaudal (VIEIRA et al., 2016). A região basal dos arcos neurais das vértebras cervicais de exemplares juvenis e adultos de *Trachemys dorbignyi* é cartilaginosa (SOUZA; MALVASIO; LIMA, 2000). Nas regiões de sutura da vértebra cervical de *Phrynops geoffroanus* e na região do arco neural da vértebra cervical *Platemys platycephala* há zonas de cartilagem calcificada identificadas pela alta densidade de *globuli ossei*, que são vesículas de matriz óssea secretadas por condrócitos hipertrofiadas formando cristais de hidroxapatita que rompem a membrana e formam os glóbulos calcificados (QUILHAC et al., 2014). O domínio endocondral nos arcos neurais não parece ser relacionado à ontogenia. As regiões cartilaginosas em zonas de sutura ou contato são comuns em Testudines, principalmente, entre placas ósseas do casco (VIEIRA et al., 2016).

As vértebras cervicais de *Araripemys barretoii* e *Phrynops geoffroanus* possuem padrão histológico conservativo, porém *Platemys platycephala* sugere que espécies menores possuem esqueleto axial mais poroso. As fibras de Sharpey diagonais estão associadas às inserções de músculos e tendões na região cervical que possibilitam a flexibilidade e a mobilidade do pescoço (JAQUIER; SCHEYER, 2017).

6.5 VARIAÇÃO OSTEOHISTOLÓGICA E MICROANATÔMICA ENTRE O ESQUELETO APENDICULAR

Todos os elementos apendiculares apresentam taxa de crescimento moderada (AMPRINO, 1947) indicado pela deposição de tecido ósseo primário paralelo-fibroso com intervalos de paradas ou redução do crescimento figurados por LAGs e *annuli*, respectivamente. Observamos uma variação intra-esquelética em *Araripemys barretoii*. O córtex das secções umerais é mais estreito que o córtex do fêmur. Embora na região medular ambos apresentem o mesmo tipo de tecido ósseo trabecular frouxo. O córtex mais fino do úmero de *A. barretoii* deve ocorrer ao longo do osso, pois ambas as secções (epífise e metáfise) apresentam um córtex estreito, característica que sugere uma maior densidade do fêmur em relação ao úmero. Testudines apresentam ossos longos geralmente com córtex formado por tecido primário paralelo-fibroso com vários graus de vascularização interrompido por LAGs (HOUSSAYE, 2013). Ossos apendiculares de tartarugas marinhas, *Chelonia mydas* (LAURIN; CANOVILLE; GERMAIN, 2011), *Dermochelys coriacea*, além de ictiossauros mostraram secções formadas quase inteiramente por osso esponjoso (HOUSSAYE, 2013). A redução de massa óssea também é registrada no úmero de *Araripemys barretoii*, (indica hábito aquático, contraponhe sua carapaça maciça, a microanatomia dos ossos apendiculares deve ser levada em consideração na análise do hábito), porém não tão acentuada quanto nas tartarugas marinhas. Embora seja similar à secção umeral do criptódiro dulcícola *Annemys* sp. (DANILOV et al., 2018).

Os rádios de tartarugas aquáticas e terrestres não apresentam diferenças microanatômicas significativas. O jabuti *Testudo graeca* apresenta extenso osso esponjoso, já *Geochelone carbonaria* e *Homopus femoralis* mostram rádios com córtices espessos e cavidades medulares livres (LAURIN; CANOVILLE; GERMAIN, 2011). A dulcícola *Chelydra serpentina* mostra a mesma microestrutura apresentando córtex espesso e osso esponjoso preenchendo a região medular (CANOVILLE; LAURIN, 2010). No geral testudinos de diferentes ecologias possuem alto índice de compactação óssea (KRILLOF et al., 2008). O rádio de *A. barretoii* exhibe uma microanatomia similar aos jabutis *Geochelone carbonaria* e *Homopus femoralis*.

Os úmeros dos quelônios com diferentes modos de vida analisados por Laurin, Canoville e Germain (2011) mostraram o mesmo arranjo microestrutural, osso esponjoso preenchendo a região medular e um córtex espesso. Inferir o estilo de vida em Testudines a partir da microestrutura e microanatomia radial não se mostrou viável em Germain e Laurin (2005), apenas para a tartaruga marinha *Chelonia mydas* e o dulcícola *Chelus fimbriatus*. O

alto índice de compactação óssea do rádio sugere relação com restrições biomecânicas por causa do casco do que com a ecologia, ou seja, indicando singularidades taxonômicas.

A osteohistologia e o índice de compactação de ossos longos de testudinos sugerem pouca interferência do modo de vida a não ser para as tartarugas marinhas. A diversificação no arranjo microestrutural dos ossos apendiculares deve-se ao remodelamento epigenético do tecido devido aos estímulos biomecânicos durante o desenvolvimento (CORDERO; QUINTEROS, 2015; LYSON et al., 2013).

A alta espessura cortical é indicada para répteis semiaquáticos enquanto répteis terrestres possuem córtices mais estreitos (CHINSAMY, 1991), embora para os testudinos essa prerrogativa não seja aplicada. Krillof et al. (2008) indicaram que Testudines possuem tendência reversa a outros Amniota. Além disso, algumas tartarugas terrestres mostraram possuir córtices espessos (BHAT; CHINSAMY; PARKINGTON, 2019; LYSON et al., 2016). Porém, a aplicação da análise de espessura cortical relativa (tradução livre para *relative bone thickness*, RBT) é útil para averiguar comportamento fossorial em tartarugas. A análise de RBT nos ossos longos do jabuti terrestre, *Chersina angulata*, sugeriu que os valores altos (acima de 30%) encontrados referem-se ao comportamento fossorial/escavador da espécie (BHAT; CHINSAMY; PARKINGTON, 2019). Os valores de RBT encontrados nos ossos longos de *A. barretoii* são baixos (abaixo de 20%), exceto para a ulna (42%) que mostra um caso de osteoesclerose. De acordo com estes resultados *A. barretoii* não teria hábito fossorial.

O aumento da compactação óssea é uma microespecialização óssea denominada paquiosteosclerose (RICQLÈS; BUFFRÉNIL, 2001) observada na ulna de *Araripemys barretoii* e já foi registrada no fêmur *Pappochelys rosinae*, ancestral da linhagem dos Testudines (SCHOCH et al., 2019). Esta microespecialização está relacionada ao hábito semiaquático em crocodilos (SAYÃO et al., 2016) e répteis marinhos (KLEIN; GRIEBELER, 2016) porém, para Testudines e seus ancestrais esta associação entre o estilo de vida e a microanatomia em ossos longos ainda não está esclarecida. Podemos correlacionar a osteoesclerose da ulna de *Araripemys barretoii* com o hábito semiaquático já proposto à espécie, entretanto *Pappochelys rosinae* não possui estilo de vida definido podendo ter hábito fossorial terrestre ou aquático (SCHOCH et al., 2019).

6.5.1 Microestruturas e esqueletocronologia em ossos longos de *Araripemys barretoii*: maturidade sexual e ontogenia

A utilização das marcas de crescimento para inferir a ontogenia em tartarugas já foi validada em estudos tais como, Snover e Hohn (2004) e Snover et al. (2011). Isto indica que as LAGs são formadas anualmente nos ossos longos em tartarugas. Seguimos a redomendação de Snover e Hohn (2004) considerando múltiplas LAGs independentemente, pois de acordo com os autores esta forma foi a mais fiel da idade real das tartarugas viventes analisadas pelos autores. O fêmur é o osso longo que preserva mais marcas de crescimento, por isso, o utilizamos para inferir a esqueletocronologia do espécime. De acordo com a quantidade de LAGs no córtex, o indivíduo de *Araripemys barretoii* (MPSC R 010) possuía cerca de 16 anos de idade quando morreu.

Algumas LAGs suplementares, ou seja, linhas menos acentuadas que não aparecem em toda a secção osteohistológica foram identificadas, porém não foram consideradas na esqueletocronologia. Estas LAGs estão associadas com períodos de estiagem prolongada, nos quais o animal sofre estresse fisiológico ocasionando a formação anormal de LAGs (SNOVER; HOHN, 2004). Mesmo com a ausência do Sistema Fundamental Externo *sensu* Horner, Ricqlès e Padian (1999) e das lamelas circunferenciais internas (CHINSAMY-TURAN, 2005), podemos inferir que o indivíduo de *Araripemys barretoii* já teria atingido sua maturidade sexual sendo um subadulto ou adulto devido à deposição consecutiva de zonas estreitas em direção a superfície periosteal que sugerem a ontogenia avançada de acordo com a análise realizada Chinsamy e Valenzuela (2008) em *Podocnemis expansa*.

Os quelônios atuais utilizam a maturidade sexual tardia como estratégia evolutiva (TURTLE CONSERVATION FUND, 2002). Os cágados do gênero *Hydromedusa* (Chelidae) atingem maturidade sexual tardia, os machos atingem com 12 anos de idade e as fêmeas aos 15 anos (FAMELLI et al., 2011). A idade estimada para a maturidade sexual para ambos os sexos de *Podocnemis erythrocephala* (Podocnemididae) foi de nove anos (BERNHARD, 2010). Sabemos que *Pelomedusa galeata* atinge a maturidade sexual quando alcança o tamanho de 110 a 160 mm (HOFMEYR; FRITZ, 2018), esse tamanho corresponde a uma faixa de comprimento reto da carapaça que é inferior ao nosso espécime, este possui 205 mm de comprimento. A partir dessa análise comparativa concluímos que o espécime de *A. barretoii* (MPSC R 010) era um indivíduo adulto que já tinha atingido sua maturidade sexual com características microanatômicas semelhantes aos indivíduos adultos do jabuti africano *Stigmochelys pardalis* que apresentam aumento da reabsorção óssea e preenchimento por osso trabecular da cavidade medular dos estilopodiais (BOTHAS; BOTHAS, 2019).

Além disso, a histologia femoral de *Stupendemys geographicus* (CADENA et al., 2020) e *Araripemys barretoii* são similares, isto é córtex paralelo-fibroso com região medular

preenchida por osso esponjoso. Porém, *S. geographicus* mostra tecido haversiano na zonal periosteal, o qual é explicado pelos autores por se tratar de um animal que apresenta gigantismo.

6.6 PRESENÇA DO PADRÃO *PLYWOOD-LIKE* EM PELOMEDUSOIDES

O tecido *plywood* consiste em camadas de fibras sobrepostas. Em cada camada, as fibras são paralelas, mas a direção delas muda de uma camada para outra. Existem diferentes arranjos de tecido *plywood-like* (ZYLBERBERG et al., 1989). O córtex basal da costal do Pelomedusoides indet. (CR-CHA-1926) foi descrito como lamelar-zonal com padrão *plywood-like* de deposição das camadas. Esse padrão encontrado de organização das fibras ósseas é diferente do encontrado nos córtices externos das carapaças dos trioniquídeos (NAKAJIMA et al., 2017; SCHEYER; ANQUETIN, 2008; VLACHOS; CERDA; TSOUKALA, 2015), no qual os feixes de fibras estruturais estão dispostos paralelos entre si na mesma camada, mas mudam em 90° de uma camada para outra, denominado de arranjo *plywood* ortogonal (ZYLBERBERG et al., 1989).

O padrão encontrado no Pelomedusoides indet. é similar ao *plywood* retorcido (livre tradução para *twisted plywood*) baseado em Giraud-Guille (1988). Neste padrão, várias lamelas mantêm uma faixa de orientações semelhantes, exceto que algumas fibras fazem um "retorno", ou seja, mudam a direção e drasticamente o ângulo, sendo este ângulo menor do que 90°. O arranjo *plywood-like* aumenta a resistência do casco contra microfraturas ou microfissuras em Testudines (SCHEYER et al., 2017) trazendo uma proteção e resistência adicional ao casco do Pelomedusoides indet.

7 CONCLUSÃO

Cearachelys exibe o padrão histológico II (JANNELLO; CERDA; DE LA FUENTE, 2020) podendo habitar desde ambientes dulcícolas até marinhos costeiros. Porém, há uma variação microanatômica do plastrão devido à redução do tecido esponjoso no sentido craniocaudal. Portanto, indicamos utilizar placas ósseas da carapaça para esse tipo de análise, já que estas mostram padrões histológicos conservativos ao longo do seu eixo paralelo ao plano corporal. Também foi identificado que a relação entre a espessura do córtex externo–córtex basal das placas do plastrão sofre variações em táxons semiaquáticos/aquáticos não devendo ser um critério determinante na classificação categórica. Além disso, as características osteohistológicas evidenciam a incorporação metaplástica por meio dos feixes de fibras dérmicas estruturais entrelaçadas. O xifiplastrão de *C. placidoi* mostra o aumento da compactação óssea ao longo do seu eixo craniocaudal.

Bauruemys elegans, Podocnemididae indet. e o Pelomedusoides indet. exibem o padrão histológico II (sensu JANNELLO; CERDA; DE LA FUENTE, 2020) sendo consensual aos ambientes deposicionais aquáticos dos quais eles provêm. A análise do índice de compactação das placas costais e neural de *Bauruemys* sugere hábito terrestre confrontando o padrão histológico e deposicional. Invalidamos neste estudo a utilização do índice de compactação óssea para identificar hábitos de vida em Testudines, já que o quelídeo aquático recente, *Phrynops geoffroanus*, também mostra alto índice de compactação óssea.

Araripemys barretoii exibe o padrão histológico I (sensu JANNELLO; CERDA; DE LA FUENTE, 2020) indicando estilo de vida terrestre, contrastando com os ambientes aquáticos nos quais os espécimes já foram coletados.

Esse padrão histológico pode estar mais relacionado ao papel funcional aumentando a resistência do casco para compensar a fragilidade causada pelas inúmeras fontanelas do que ao hábito, porém mais estudos são necessários para confirmar essa hipótese. Trionychidade, grupo sem escudos dérmicos, também apresenta a carapaça mais densa. Além disso, *Araripemys* provavelmente foi um nadador lento, apresentava mergulhos de curta duração e caminhava no substrato do corpo d'água com facilidade devido ao seu casco altamente compacto. De acordo com a análise esqueletocronológica MPSC R 010 trata-se de um indivíduo que já teria atingido sua maturidade sexual sendo um subadulto ou adulto.

Pelomedusoides indet. CR-CHA-1927 indica pertencer a um espécime com estágio ontogenético avançado. Já o Pelomedusoides indet. CR-CHA-1926 apresenta o padrão *plywood-like* com organização *twisted plywood*. Em Testudines este padrão foi apenas

registrado em trioniquídeos organização ortogonal das fibras (NAKAJIMA et al., 2017; SCHEYER; ANQUETIN, 2008; VLACHOS; CERDA; TSOUKALA, 2015). Assim, apresentamos o primeiro registro de tecido *plywood-like* em pleuródios. A estrutura *plywood-like* pode ter algum tipo de vantagem biomecânica, seja uma maior resistência contra esmagamento ou prevenção de rachaduras, ou simplesmente um aumento na estabilidade do disco carapacial achatado.

REFERÊNCIAS

- ALMEIDA, F. F. M. DE. Tectônica da Bacia do Paraná no Brasil. São Paulo: Instituto de Pesquisas Tecnológicas do Estado de São Paulo S/A. 1980. 187p.
- AMPRINO, R. La structure du tissu osseux envisagée comme expression de différences dans la vitesse de l'accroissement. **Archives of biological sciences**, v. 58, p. 315–330, 1947.
- ANDRADE, R. C. L. P. et al. New data about the presence and absence of the external fundamental system in archosaurs. **Caderno de Cultura e Ciência**, v. 14, n. 1, p. 200–211, 2015.
- ANQUETIN, J. Evolution and palaeoecology of early turtles: a review based on recent discoveries in the Middle Jurassic. **Bulletin de la Societe Geologique de France**, v. 182, n. 3, p. 231–240, 2011.
- ANQUETIN, J.; TONG, H.; CLAUDE, J. A Jurassic stem pleurodire sheds light on the functional origin of neck retraction in turtles. **Scientific Reports**, v. 7, 42376, 2017.
- ANTUNES, M. T.; BROIN, F. DE. Le Crétacé terminal de Beira Litoral, Portugal: remarques stratigraphiques et écologiques, étude complémentaire de *Rosasia soutoi* (Chelonii, Bothremydidae). **Ciências da Terra**, v. 9, 2009.
- ARAI, M.; ASSINE, M. L. Chronostratigraphic constraints and paleoenvironmental interpretation of the Romualdo Formation (Santana Group, Araripe Basin, Northeastern Brazil) based on palynology. **Cretaceous Research**, v. 116, p. 104610, 2020.
- ARAUJO, C. E. G.; WEINBERG, R. F.; CORDANI, U. G. Extruding the Borborema Province (NE-Brazil): a two-stage Neoproterozoic collision process. **Terra Nova**, v. 26, n. 2, p. 157–168, 2013.
- ASSINE, M. L. Análise estratigráfica da Bacia do Araripe, Nordeste do Brazil. **Brazilian Journal of Geology**, v. 22, n. 3, p. 289–300, 1992.

ASSINE, M. L. Bacia do Araripe. **Boletim de Geociências da Petrobrás**, v. 15, n. 2, p. 371–389, 2007.

ASSINE, M. L. et al. Sequências deposicionais do Andar Alagoas da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Boletim de Geociências da Petrobrás**, v. 22, n. 1, p. 3–28, 2014.

AZEVEDO, R. P. F.; SIMBRAS, F. M. New titanosaur sauropod remains from the Bauru Group (Late Cretaceous) of the Alfredo Marcondes Region, São Paulo State. In: XXIV JORNADAS ARGENTINAS DE PALEONTOLOGÍA DE VERTEBRADOS, 2009, San Rafael. **Libro de Resúmenes**. San Rafael: Museo Municipal de Historia Natural de San Rafael, p. 15.

BANDEIRA, K. L. et al. A New Giant Titanosauria (Dinosauria: Sauropoda) from the Late Cretaceous Bauru Group, Brazil. **PLoS ONE**, v. 11, n. 10, e0163373, 2016.

BANTIM, R. A. M. et al. A new toothed pterosaur (Pterodactyloidea: Anhangueridae) from the Early Cretaceous Romualdo Formation, NE Brazil. **Zootaxa**, v. 3869, n. 3, p. 201–223, 2014.

BARCELOS, J. H. **Reconstrução paleogeográfica da sedimentação do Grupo Bauru baseada na sua redefinição estratigráfica parcial em território paulista e no estudo preliminar fora do Estado de São Paulo**. 1984. 190 f. Tese de (Livre-Docência)–Instituto de Geociências e Ciências Exatas, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 1984.

BATEZELLI, A. Arcabouço tectono-estratigráfico e evolução das Bacias Caiuá e Bauru no Sudeste brasileiro. **Brazilian Journal of Geology**, v. 40, n. 2, p. 265–285, 2010.

BATEZELLI, A. et al. Facies and palaeosol analysis in a progradational distributive fluvial system from the Campanian–Maastrichtian Bauru Group, Brazil. **Sedimentology**, v. 66, n. 2, p. 699–735, 2018.

BERGQVIST, L. P. et al. Bacia São José de Itaboraí, RJ Berço dos mamíferos no Brasil. In: WINGE, M. et al. (Org.). **Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil, V. II**. Brasília: DNPM, 2009. p. 1–15.

BERNHARD, R. **Dinâmica populacional de *Podocnemis erythrocephala*, no rio Ayuanã, Amazonas, Brasil**. 2010. 120 f. Tese de doutorado–Programa de Pós-graduação em Ecologia, Instituto de Pesquisas da Amazônia, Manaus, 2010.

BHAT, M. S.; CHINSAMY, A.; PARKINGTON, J. Long bone histology of *Chersina angulata*: interelement variation and life history data. **Journal of Morphology**, v. 280, n. 2, p. 1–19, 2019.

BITTENCOURT, J. S.; KELLNER, A. W. A. Abelisauria (Theropoda, Dinosauria) teeth from Brazil. **Boletim do Museu Nacional. Nova serie geologia**, n. 63, p. 1–8, 2002.

BOCQUENTIN, J.; GUILHERME, E.; NEGRI, F. R. Duas espécies do gênero *Chelus* (Pleurodira, Chelidae) no Mioceno superior Plioceno da Amazônia sul-ocidental. **Geociências**, v. VI, n. 6, p. 50 – 55, 2001.

BOCQUENTIN, J. C.; RODRIGUES, A. M.; SILVA, G. F. Novos restos de um grande *Chelonoidis* (Chelonii, Cryptodira, Testudinidae) procedentes do Neógeono do Acre. **Encontro de Pesquisadores da Amazônia**. Resumos, p. 184. 1996.

BOTHA, A. E.; BOTHA J. Ontogenetic and inter-elemental osteohistological variability in the leopard tortoise *Stigmochelys pardalis*. **PeerJ**, v. 7, e8030, 2019.

BOTHA, J.; CHINSAMY, A. Growth and life habits of the Triassic cynodont *Trirachodon*, inferred from bone histology. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 49, n. 4, p. 619–627, 2004.

BOWER, D. S. et al. Salinity tolerances of two Australian freshwater turtles, *Chelodina expansa* and *Emydura macquarii* (Testudinata: Chelidae). **Conservation Physiology**, v. 4, p. 1–9, 2016.

BRITO, I. M. Geologia e paleontologia da bacia calcária de São José de Itaboraí, estado do Rio de Janeiro, Brasil. **Anuário do Instituto de Geociências**, v. 12, p. 56–64, 1989.

BROIN, F. Les Tortues et le Gondwana. Examen des repports entre le fractionnement du Gondwana et la dispersion géographique des tortues pleurodires à partir du Crétacé. **Stvdia Paleocheloniologica**, v. 2, n. 5, p. 103–142, 1988.

BROIN, F. DE.; DE LA FUENTE, M. S. Les tortues fossiles d' Argentine: première synthèse. Actes Table Ronde Européenne, Paléontologie et Stratigraphie d'Amérique latine, Lyon, 1992. **Documents des laboratoires de Géologie Lyon**, v. 125, p. 73–84, 1993a.

BROIN, F. DE.; DE LA FUENTE, M. S. Les tortues fossiles d'Argentine: Synthèse. **Annales de Paléontologie**, v. 79, n. 3, p. 169–232, 1993b.

BRUSATTE, S. L.; CANDEIRO, C. R. A.; SIMBRAS, F. M. The last dinosaurs of Brazil: The Bauru Group and its implications for the end-Cretaceous mass extinction. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 89, n. 3, p. 1465–1485, 2017.

BUFFRÉNIL, V. DE. Données préliminaires sur la structure des marques de croissance squelettiques chez les crocodiliens actuels et fossiles. **Bulletin de la Société Zoologique de France**. v. 278, n. 105, p. 355–361, 1980.

BUFFRÉNIL, V. DE. et al. Evolution of sirenian pachyosteosclerosis, a model-case for the study of bone structure in aquatic tetrapods. **Journal of Mammalian Evolution**, v. 17, n. 2, p. 101–120, 2010.

BUFFRÉNIL, V. DE. et al. Variation in bone histology of middle Eocene sirenians from western Europe. **Geodiversitas**, v. 30, n. 2, p. 425–432, 2008.

BUFFRÉNIL, V. DE.; BUFFETAUT, E. Growth lines in an Eocene crocodylian skull from Wyoming as indicators of ontogenic age and paleoclimatic conditions. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 1, n. 1, p. 57–66, 1981.

BUFFRÉNIL, V. DE.; RAGE, J. C. La “pachyostose” vertébrale de *Simoliophis* (Reptilia, Squamata): données comparatives et considérations fonctionnelles. **Annales de Paléontologie**, v. 79, n. 4, p. 315–355, 1993.

BUFFRÉNIL, V. DE.; SCHOEVAERT, D. On how the periosteal bone of the delphinid humerus becomes cancellous: ontogeny of a histological specialization. **Journal of Morphology**, v. 198, n. 2, p. 149–164, 1988.

BURKE, A. C. The development and evolution of the turtle body plan: inferring intrinsic aspects of the evolutionary process from experimental embryology. **American Zoologist**, v. 31, n. 4, p. 616–627, 1991.

BYBEE, P. J.; LEE, A. H.; LAMM, E. T. Sizing the Jurassic theropod dinosaur *Allosaurus*: assessing growth strategy and evolution of ontogenetic scaling of limbs. **Journal of Morphology**, v. 267, n. 3, p. 347–359, 2006.

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

CADENA, E. A. et al. New pelomedusoid turtles from the late Palaeocene Cerrejón Formation of Colombia and their implications for phylogeny and body size evolution. **Journal of Systematic Palaeontology**, v. 10, n. 2, p. 313–331, 2012.

CADENA, E. A. et al. The anatomy, paleobiology, and evolutionary relationships of the largest extinct side-necked turtle. **Science Advances**, v. 6, n. 7, p. eaay4593, 2020.

CADENA, E. A.; SCHWEITZER, M. H. Variation in osteocytes morphology vs bone type in turtle shell and their exceptional preservation from the Jurassic to the present. **Bone**, v. 51, n. 3, p. 614–620, 2012.

CAMPOS, D. A. et al. On a new peirosaurid crocodyliform from the Upper Cretaceous, Bauru Group, Southeastern Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 83, n. 1, p. 317–327, 2011.

CANDEIRO, C. R. A.; CAU, A.; FANTI, F.; NAVA, W.; NOVAS, F. E. First evidence of an unenlagiid (Dinosauria, Theropoda, Maniraptora) from the Bauru Group, Brazil. **Cretaceous Research**, v. 37, p. 223–226, 2012.

CANDEIRO, C. R. A. et al. New reports of Late Cretaceous reptiles from the Bauru Group of southern Goiás State, Brazil. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 85, p. 229–235, 2018.

CANOVILLE, A.; LAURIN, M. Evolution of humeral microanatomy and lifestyle in amniotes, and some comments on palaeobiological inferences. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 100, n. 2, p. 384–406, 2010.

CARVALHO, A. R. A.; GHILARDI, A. M.; BARRETO, A. M. F. A new side-neck turtle (Pelomedusoides: Bothremydidae) from the Early Paleocene (Danian) Maria Farinha Formation, Paraíba Basin, Brazil. **Zootaxa**, v. 4126, n. 4, p. 491–513, 2016.

CASTANET, J. et al. Bone and individual aging. **Bone**, v. 7, p. 245–283, 1993.

CERDA, I.; STERLI, J.; SCHEYER, T. M. Bone shell microstructure of *Condorchelys antiqua* Sterli, 2008, a stem turtle from the Jurassic of Patagonia. **Comptes Rendus Palevol**, v. 15, n. 1–2, p. 128–141, 2016.

CHAGAS, D. B.; ASSINE, M. L.; FREITAS, F. I. Facies sedimentares e ambientes deposicionais da Formação Barbalha no Vale do Cariri, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. **Geociências**, v. 26, n. 4, p. 313–322, 2007.

CHIARI, Y. et al. Phylogenomic analyses support the position of turtles as the sister group of birds and crocodiles (Archosauria). **BMC Biology**, v. 10, n. 65, p. 1–14, 2012.

CHINSAMY, A. **The osteohistology of femoral growth within a clade: A comparison of the crocodile *Crocodylus niloticus*, the dinosaurs *Massospondylus* and *Syntarsus*, and the birds, *Struthio* and *Sagittarius***. 1991. 200 f. Tese de doutorado, University of Witwatersrand, Johannesburg, 1991.

CHINSAMY, A.; RAATH, M. A. Preparation of bone for histological study. **Palaeontologia Africana**, v. 29, p. 39–44, 1992.

CHINSAMY, A. Assessing the biology of fossil vertebrates through bone histology. **Palaeontologia Africana**, v. 33, p. 29–35, 1997.

CHINSAMY-TURAN, A. **The microstructure of dinosaur bone: deciphering biology with fine scale techniques**. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2005. 195 p.

CHINSAMY, A., VALENZUELA, N. Skeletochronology of the endangered side-neck turtle, *Podocnemis expansa*. **South African Journal of Science**, v. 104, n. 7–8, p. 311–314, 2008.

CLARAC, F. et al. The evolution of dermal shield vascularization in Testudinata and Pseudosuchia: phylogenetic constraints versus ecophysiological adaptations. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences**, v. 375, n. 1793, p. 20190132, 2020.

CLARKE, B. Normal bone anatomy and physiology. **Clinical Journal of the American Society of Nephrology**, v. 3, n. 3, p. 131–139, 2008.

CLAUDE, J. et al. A geometric morphometric assessment of the effects of environment and cladogenesis on the evolution of the turtle shell. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 79, n. 3, p. 485–501, 2003.

COLES, W. C.; MUSICK, J. A.; WILLIAMSON, L. A. Skeletochronology validation from an adult loggerhead (*Caretta caretta*). **Copeia**, v. 1, p. 240–242, 2001.

CORDERO, G. A.; QUINTEROS, K. Skeletal remodelling suggests the turtle's shell is not an evolutionary straitjacket. **Biology Letters**, v. 11, p. 20150022, 2015.

CRAWFORD, N. G. et al. A phylogenomic analysis of turtles. v. 83, p. 250–25, 2015.

CRAWFORD, N. G. et al. More than 1000 ultraconserved elements provide evidence that turtles are the sister group of archosaurs. **Biology Letters**, v. 8, n. 5, p. 783–786, 2012.

CUBO, J. et al. Paleohistological estimation of bone growth rate in extinct archosaurs. **Paleobiology**, v. 38, n. 2, p. 335–349, 2012.

CUBO, J. et al. Phylogenetic, functional, and structural components of variation in bone growth rate of amniotes. **Evolution & development**, v. 10, n. 2, p. 217–227, 2008.

CULLEN, T. M. et al. Osteohistological variation in growth marks and osteocyte lacunar density in a theropod dinosaur (Coelurosauria: Ornithomimidae). **BMC Evolutionary Biology**, v. 14, n. 231, p. 1–14, 2014.

CUSTÓDIO, M. A. et al. The transgressive-regressive cycle of the Romualdo Formation (Araripe Basin): Sedimentary archive of the Early Cretaceous marine ingression in the interior of Northeast Brazil. **Sedimentary Geology**, v. 359, p. 1–15, 2017.

DANILOV, I. G. et al. Diversity of middle Jurassic turtles from the Berezovsk Quarry locality, Krasnoyarsk Region, Russia: morphology and histological study. **Paleontologicheskii Zhurnal**, v. 52, n. 2, p. 78–91, 2018.

DE CASTRO, D. L.; CASTELO BRANCO, R. M. G. Caracterização da arquitetura interna das bacias do Vale do Cariri (NE do Brasil) com base em modelagem gravimétrica 3-D. **Revista Brasileira de Geofísica**, v.17, n.2–3, p. 129–144, 1999.

DE LA FUENTE, M. S. et al. New chelid turtles of the lower section of the Cerro Barcino formation (Aptian-Albian?), Patagonia, Argentina. **Cretaceous Research**, v. 32, n. 4, p. 527–537, 2011.

DE LA FUENTE, M. S. et al. Unusual shell anatomy and osteohistology in a new Late Cretaceous panchelid turtle from northwestern Patagonia, Argentina. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 62, n. 3, p. 585–601, 2017a.

DE LA FUENTE, M. S. et al. A new large panchelid turtle (Pleurodira) from the Loncoche Formation (upper Campanian-lower Maastrichtian) of the Mendoza Province (Argentina): morphological, osteohistological studies, and a preliminary phylogenetic analysis. **Cretaceous Research**, v. 69, p. 147–168, 2017b.

DE LA FUENTE, M. S. Two new pleurodiran turtles from the portezuelo formation (Upper Cretaceous) of northern Patagonia, Argentina. **Journal of Paleontology**, v. 77, n. 3, p. 559–575, 2003.

DE LA FUENTE, M. S.; ITURRALDE-VINENT, M. A new pleurodiran turtle from the Jagua Formation (Oxfordian) of western Cuba. **Jornal od Paleontology**, v. 75, n. 4, p. 860–869, 2001.

DOMNING, D. P.; BUFFRÉNIL, V. DE. Hydrostasis in the Sirenia: quantitative data and functional interpretations. **Marine Mammal Science**, v. 7, n. 4, p. 331–368, 1991.

ENLOW, D. H. **Principles of Bone Remodelling**. Springfield: Ch C Thomas, 1963.

ENLOW, D. H. A study of the post-natal growth and remodeling of bone. **American Journal of Anatomy**, v. 110, p. 79–101, 1962.

ENLOW, D. H. The bone of reptiles. In: GANS, C.; BELLAIRS, A.; PARSONS, T. (Org.). **Biology of the reptilia**. London: Academic Press, 1969. p. 45–77.

ENLOW, D. H.; BROWN S. O. A comparative histological study of fossil and recent bone tissues. Part II. **Texas Journal of Science**, v. 9, p. 185–214, 1957.

ERNST, C. H.; BARBOUR, R. W. **Turtles of the World**. Washington: Smithsonian Institution Press, 1989. 313 p.

ESTES, R; PRICE, L. I. Iguanid lizard from the Upper Cretaceous of Brazil. **Science**, v. 180, n. 4087, p. 748–751, 1973.

FABIN, C. E. et al. Stratigraphic relations of the Ipubi Formation: Siliciclastic-Evaporitic succession of the Araripe Basin. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 90, n. 2, p. 2049–2071, 2018.

FAMELLI, S. et al. Structure of a population of *Hydromedusa maximiliani* (Testudines, Chelidae) from Parque Estadual da Serra do Mar, an atlantic rainforest preserve in Southeastern Brazil. **Chelonian Conservation and Biology**, v. 10, n. 1, p. 132–137, 2011.

FERNANDES, L. A.; COIMBRA, A. M. A Bacia Bauru (Cretáceo Superior, Brasil). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 68, n. 2, p. 195–205, 1996.

FERNANDES, L. A.; COIMBRA, A. M. Revisão estratigráfica da parte oriental da bacia Bauru, (Neocretáceo). **Revista Brasileira de Geociências**, v. 30, n. 4, p. 717–728, 2000.

FERNANDES, L. A.; RIBEIRO, C. M. M. Evolution and palaeoenvironment of the Bauru Basin (Upper Cretaceous, Brazil). **Journal of South American Earth Sciences**, v. 61, p. 71–90, 2015.

FERREIRA, G. S. et al. Phylogeny, biogeography and diversification patterns of side-necked turtles (Testudines: Pleurodira). **Royal society open science**, v. 5, p. 171773, 2018.

FERREIRA, G. S. et al. The last marine pelomedusoids (Testudines: Pleurodira): a new species of *Bairdemys* and the paleoecology of *Stereogenyina*. **PeerJ**, v. 3, p. e1063, 2015.

FERREIRA, G. S.; LANGER, M. C. A pelomedusoid (Testudines, Pleurodira) plastron from the Lower Cretaceous of Alagoas, Brazil. **Cretaceous Research**, v. 46, p. 267–271, 2013.

FIELDING, S.; MARTILL, D. M.; NAISH, D. Solnhofen-style soft-tissue preservation in a new species of turtle from the Crato Formation (Early Cretaceous, Aptian) of North-east Brazil. **Palaeontology**, v. 48, n. 6, p. 1301–1310, 2005.

FLEISCHLE, C. V.; WINTRICH, T.; SANDER, P. M. Quantitative histological models suggest endothermy in plesiosaurs. **PeerJ**, v. 6, n. 6, p. e4955, 2018.

FRANCILLON-VIEILLOT, H. et al. Microstructure and mineralization of vertebrate skeletal tissues. In: CARTER, J. G. (Ed.). **Skeletal biomineralization: Patterns, processes and evolutionary trends**. New York: Van Nostrand Reinhold, 1990. p. 471–530.

FRANÇA, M. A. G.; LANGER, M. C. A new freshwater turtle (Pleurodira, Podocnemididae) from the Upper Cretaceous (Maastrichtian) of Minas Gerais, Brazil. **Geodiversitas**, v. 27, n. 3, p. 391–411, 2005.

GAFFNEY, E. S. A revision of the side-necked turtle *Taphrosphys sulcatus* (Leidy) from the Cretaceous of New Jersey. **American Museum Novitates**, v. 2571, p. 1–24, 1975.

GAFFNEY, E. S. et al. Evolution of the side-necked turtles: the family Podocnemididae. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 350, p. 1–236, 2011.

GAFFNEY, E. S.; CAMPOS, D. A.; HIRAYAMA, R. *Cearachelys*, a new side-necked turtle (Pelomedusoides: bothremydidae) from the early cretaceous of Brazil. **American Museum Novitates**, v. 3319, p. 1–20, 2001.

GAFFNEY, E. S.; KRAUSE, D. W.; ZALMOUT, I. S. *Kinkonychelys*, a new side-necked turtle (Pelomedusoides: Bothremydidae) from the Late Cretaceous of Madagascar. **American Museum Novitates**, v. 3662, p. 1–25, 2009.

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

GAFFNEY, E. S.; MEYLAN, P. A. A phylogeny of turtles. In: BENTON, M. D. (Org.). **The phylogeny and classification of tetrapods: amphibians, reptiles, birds**. Oxford: Clarendon, 1988. p. 157–219.

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

GERMAIN, D.; LAURIN, M. Microanatomy of the radius and lifestyle in amniotes (Vertebrata, Tetrapoda). **Zoologica Scripta**, v. 34, n. 4, p. 335–350, 2005.

GILBERT, S. F. et al. Morphogenesis of the turtle shell: the development of a novel structure in tetrapod evolution. **Evolution & Development**, v. 3, n. 2, p. 47–58, 2001.

GILLES-BAILLEN, M. Urea and osmoregulation in the diamond back terrapin *Malaclemys centrata centrata* (Latreille). **Journal of Experimental Biology**, v. 52, p. 691–697, 1970.

GIRAUD-GUILLE, M. M. Twisted plywood architecture of collagen fibrils in human compact bone osteons. **Calcified Tissue International**, v. 42, n. 3, p. 167–180, 1988.

GIRONDOT, M.; LAURIN, M. Bone Profiler: a tool to quantify, model, and statistically compare bone-section compactness profiles. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 23, n. 2, p. 458–461, 2003.

GOBBO-RODRIGUES, S. R. et al. Biostratigraphic Correlations Between Bauru, Neuquén and Congo Basins, Using Non-Marine Ostracodes. In: SIMPÓSIO INTERNACIONAL DE PALEOARTROPODOLOGIA, 2000, Ribeirão Preto. **Abstracts**. Ribeirão Preto: USP, 2000. p. 87–88.

GOMES SANT'ANNA, L.; RICCOMINI, C. Cimentação hidrotermal em depósitos sedimentares paleogênicos do rift continental do sudeste do Brasil: mineralogia e relações tectônicas. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 31, n. 2, p. 231–240, 2001.

HIRAO, M. et al. Oxygen tension is an important mediator of the transformation of osteoblasts to osteocytes. **Journal of bone and mineral metabolism**, v. 25, n. 25, p. 266–276, 2007.

HIRASAWA, T.; NAGASHIMA, H.; KURATANI, S. The endoskeletal origin of the turtle carapace. **Nature Communications**, v. 4, n. 2107, p. 1–7, 2013.

HIRAYAMA, R. Oldest known sea turtle. **Nature**, v. 392, p. 705–708, 1998.

HOCHSCHEID, S.; BENTIVEGNA, F.; SPEAKMAN, J. R. The dual function of the lung in chelonian sea turtles: buoyancy control and oxygen storage. **Journal of Experimental Marine Biology and Ecology**, v. 297, n. 2, p. 123–140, 2003.

HOFMEYR, M. D.; FRITZ, U. *Pelomedusa galeata*. The IUCN Red List of Threatened Species 2018. e.T113551736A113551752, 2018.

HORNER, J. R.; RICQLÈS, A. J. DE.; PADIAN, K. Variation in dinosaur skeletochronology indicators: implications for age assessment and physiology. **Paleobiology**, v. 25, n. 3, p. 295–304, 1999.

HOUSSAYE, A. “Pachyostosis” in aquatic amniotes: a review. **Integrative Zoology**, v. 4, n. 4, p. 325–340, 2009.

HOUSSAYE, A. Bone histology of aquatic reptiles: what does it tell us about secondary adaptation to an aquatic life? **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 108, n. 1, p. 3–21, p. 2013.

HOUSSAYE, A. et al. A new look at ichthyosaur long bone microanatomy and histology: implications for their adaptation to an aquatic life. **PLoS ONE**, v. 9, n. 4, 2014.

HOUSSAYE, A., SANDER, P. M., KLEIN, N. Adaptive Patterns in aquatic amniote bone microanatomy—more complex than previously thought. **Integrative and Comparative Biology**, v. 56, n. 6, p. 1349–1369, 2016.

HUTTENLOCKER, A. K.; WOODWARD, H. N.; HALL, B. K. The biology of bone. In: PADIAN, K.; LAMM, E. T. (Org.). **Bone histology of fossil tetrapods**. Berkeley: University of California Press, 2013. p. 13–34.

JANNELLO, J. M.; CERDA, I. A.; DE LA FUENTE, M. S. Shell bone histology of the long-necked chelid *Yaminuechelys* (Testudines: Pleurodira) from the late Cretaceous—early Palaeocene of Patagonia with comments on the histogenesis of bone ornamentation. **Die Naturwissenschaften**, v. 103, n. 3–4, 2016.

JANNELLO, J. M.; CERDA, I. A.; DE LA FUENTE, M. S. The relationship between bone shell microanatomy and palaeoecology in Testudinata from South America. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, v. 537, p. 109412, 2020.

JANNELLO, J. M. et al. *Linderochelys rinconensis* (Testudines: Pan-Chelidae) from the Upper Cretaceous of northern Patagonia: New insights from shell bone histology, morphology and diagenetic implications. **Cretaceous Research**, v. 83, n. 3, p. 47–61, 2018.

JAQUIER, V. P.; SCHEYER, T. M. Bone histology of the Middle Triassic long-necked reptiles *Tanystropheus* and *Macrocnemus* (Archosauromorpha, Protorosauria). **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 37, n. 2, p. e1296456, 2017.

JONES, M. E. H. et al. The head and neck anatomy of sea turtles (Cryptodira: Chelonioida) and skull shape in Testudines. **PLoS ONE**, v. 7, n. 11, p. e47852, 2012.

JOYCE, L. A. et al. Climate change and North American rangelands: assessment of mitigation and adaptation strategies. **Rangeland Ecology & Management**, v. 66, p. 512–528, 2013.

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

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

JOYCE, W. G.; PARHAM, J. F.; GAUTHIER J. A. Developing a protocol for the conversion of rank-based taxon names to phylogenetically defined clade names, as exemplified by turtles. **Journal of Paleontology**, v. 78, n. 5, p. 989–1013, 2004.

KAWASHIMA-OHYA, Y. et al. Hepatocyte growth factor is crucial for development of the carapace in turtles. **Evolution & development**, v. 13, n. 3, p. 260–268, 2011.

KELLNER, A. W. A. Membro Romualdo da Formação Santana, Chapada do Araripe, CE - um dos mais importantes depósitos fossilíferos do Cretáceo brasileiro. In: **Sítios Geológicos e Paleontológicos do Brasil**. Brasília: DNPM/CPRM - Comissão Brasileira de Sítios Geológicos e Paleobiológicos (SIGEP), 2002. p. 121–130.

KELLNER, A. W. A.; CAMPOS, D. A. Brief review of dinosaur studies and perspectives in Brazil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 72, n. 4, p. 509–539, 2000.

KISCHLAT, E. E.; BARBERENA, M. C.; TIMM, L. L. Considerações sobre a queloniofauna do Grupo Bauru, Neocretáceo do Brasil. In: BOLETIM DO III SIMPÓSIO SOBRE O CRETÁCEO DO BRASIL. 1994, Rio Claro. **Abstracts**. Rio Claro, 1994. p. 105–107.

KLEIN-NULEND, J. et al. Mechanosensation and transduction in osteocytes. **Bone**, v. 54, n. 2, p. 182–190, 2013.

KLEIN, N.; GRIEBELER, E. M. Bone histology, microanatomy, and growth of the nothosauroid *Simosaurus gaillardoti* (Sauropterygia) from the Upper Muschelkalk of southern Germany/Baden-Württemberg. **Comptes Rendus Palevol**, v. 15, p. 147–67, 2016.

KRILLOF, A. et al. Evolution of bone microanatomy of the tetrapod tibia and its use in palaeobiological inference. **Journal of evolutionary biology**, v. 21, n. 3, p. 807–826, 2008.

KUHN, C. E. S.; PAZ, J. D. S.; AZEREDO, A. C. Petrography and diagenesis of the Cambambe Basin, Chapada dos Guimarães, Mato Grosso state, Brazil. **Geociências**, v. 37, n. 4, p. 745–757, 2018.

LAPPARENT DE BROIN, F. DE. The oldest pre Podocnemidid turtle (Chelonii, Pleurodira), from the early Cretaceous, Ceará state, Brasil, and its environment. **Treballs del Museu de Geologia de Barcelona**, v. 9, p. 43–95, 2000.

LAPPARENT DE BROIN, F. DE.; DE LA FUENTE, M. S. Oldest world Chelidae (Chelonii, Pleurodira), from the Cretaceous of Patagonia. **Comptes Rendues l'Académie des Sciences de Paris - Series IIA - Earth and Planetary Science**, v. 333, n. 8, p. 463–470, 2001.

LAURIN, M.; CANOVILLE, A.; GERMAIN, D. Bone microanatomy and lifestyle: A descriptive approach. **Comptes Rendus Palevol**, v. 10, n. 5–6, p. 381–402, 2011.

LEE, M. S. Y. Turtle origins: insights from phylogenetic retrofitting and molecular scaffolds. **Journal of evolutionary biology**, v. 26, n. 12, p. 2729–2738, 2013.

LEGENDRE, L. J. et al. Palaeohistological evidence for ancestral high metabolic rate in archosaurs. **Systematic Biology**, v. 65, n. 6, p. 989–996, 2016.

LI, C. et al. A new Triassic marine reptile from southwestern China. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 31, n. 2, p. 303–312, 2011.

LIAN, J. B.; STEIN, G. S. The cells of bone. In: SEIBEL, M. J.; ROBINS, S. P.; BILEZIKIAN, J. P. (Org.). **Dynamics of bone and cartilage metabolism**. San Diego: Academic Press, 1999. p. 165–185.

LICHTIG, A. J.; LUCAS S. G. A simple method for inferring habitats of extinct turtles. **Palaeoworld**, v. 26, n. 3, p. 581–588, 2017.

LYSON, T. R. et al. Evolutionary Origin of the Turtle Shell. **Current Biology**, v. 23, n. 12, p. 1113–1119, 2013.

LYSON, T. R. et al. Fossorial Origin of the Turtle Shell. **Current Biology**, v. 26, n. 14, p. 1887–1894, 2016.

MAGWENE, P. M.; SOCHA, J. J. Biomechanics of turtle shells: how whole shells fail in compression. **Journal of experimental zoology. Part A, Ecological genetics and physiology**, v. 319, n. 2, p. 86–98, 2013.

MANIEL, I. J. et al. New remains of the aquatic turtle *Hydromedusa casamayorensis* (Pleurodira, Chelidae) from the middle Eocene of Patagonia: taxonomic validation and phylogenetic relationships. **Papers in Palaeontology**, v. 4, p. 537–566, 2018.

MARIANI, T. F.; ROMANO, P. S. R. Intra-specific variation and allometry of the skull of Late Cretaceous side-necked turtle *Bauruemys elegans* (Pleurodira, Podocnemididae) and how to deal with morphometric data in fossil vertebrates. **PeerJ**, v. 5, e2890, 2017.

MARKS, S. C.; ODGREN, P. R. The structure and development of bone. In: BILEZIKIAN, J. P.; RAISZ, L. G.; RODAN, G. A. (Eds.). **Principles of bone biology**, San Diego: London Academic Press, 1996. p. 3–14.

MARKS, S. C.; POPOFF, S. N. Bone cell biology: the regulation of development, structure, and function in the skeleton. **The American Journal of Anatomy**, v. 183, n. 1, p. 1–44, 1988.

MARSHALL, L.G. Geochronology and land-mammal biochronology of the transamerican faunal interchange. In: STEHLI, F. G.; WEBB, S. D. (Org.). **The great American biotic interchange**. New York: Plenum, 1985. p. 49–85.

MARTINELLI, A. G.; BOGAN, S.; AGOLIN, F. L.; RIBEIRO, L. C.B.; CAVELLANI, C. L. FERRAZ, M. L. F.; TEIXEIRA, V. P. A. First fossil record of amiid fishes (Halecomorphi, Amiiiformes, Amiidae) from the Late Cretaceous of Uberaba, Minas Gerais State, Brazil. **Alcheringa, An Australasian Journal of Palaeontology**, v. 37, n. 1, p. 105–113, 2013.

MARTINELLI, A. G.; MARINHO, T. S.; IORI, F. V.; RIBEIRO, L. C. B. The first *Caipirasuchus* (Mesoeucrocodylia, Notosuchia) from the Late Cretaceous of Minas Gerais, Brazil: new insights on sphagesaurid anatomy and taxonomy. **PeerJ**, v.6, p. e5594, 2018.

MARTILL D. M. The age of the Cretaceous Santana Formation fossil Konservat Lagerstätte of north-east Brazil: a historical review and an appraisal of the biochronostratigraphic utility of its palaeobiota. **Cretaceous Research**. v. 28, p. 895–920, 2007.

MASIN, S. et al. Risk of invasion by frequently traded freshwater turtles. **Biological Invasions**, v. 16, n. 1, p. 217–231, 2013.

MENEGAZZO, M. C.; BERTINI, R. J.; MANZINI, F. F. A new turtle from the Upper Cretaceous Bauru Group of Brazil, updated phylogeny and implications for age of the Santo Anastácio Formation. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 58, p. 18–32, 2015.

MEYLAN, P. A. Skeletal Morphology and Relationships of the Early Cretaceous Side-Necked Turtle, *Araripemys barretoii* (Testudines: Pelomedusoides: Araripemydidae), from the Santana Formation of Brazil. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 16, n. 1, p. 20–33. 1996.

MILANI, E. J. et al. Bacia do Paraná. **Boletim de Geociências da Petrobrás**, v. 15, n. 2, p. 265–287, 2007.

MIRANDA, L. S.; ASSINE, M. L. **Prospecção sísmica de reconhecimento - Bacia do Araripe**. Belo Horizonte: Andrade Gutierrez Energia, 1986. 23 p.

MORALES, N.; ASSINE, M. Chapada do Araripe: A highland oasis incrustated into the semi-arid region of Northeastern Brazil. In: VIEIRA, B. C.; SALGADO, A. A. R.; SANTOS, L. J. C. (Org.). **Landscapes and Landforms of Brazil. World Geomorphological Landscapes**. Netherlands: Springer, 2015, p. 231-242.

MOUSTAKAS-VERHO, J. E.; CEBRA-THOMAS, J.; GILBERT, S. F. Patterning of the turtle Shell. **Current Opinion in Genetics & Development**, v. 45, p. 124–131, 2017.

NACARINO-MENESES, C, KÖHLER, M. Limb bone histology records birth in mammals. **PLoS ONE**, v. 13, n. 6, p. e0198511, 2018.

NAKAJIMA, Y. et al. Morphological and histological evidence for the oldest known softshell turtles from Japan. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 37, n. 2, p. e1278606, 2017.

NASCIMENTO Jr, D. R. et al. Syngenetic and diagenetic features of the evaporite-lutite successions of the Ipubi Formation, Araripe Basin, Santana do Cariri, NE Brazil. **Journal South American Earth Sciences**, v. 72, p. 315–327, 2016.

NEUMANN, V. H. M. L. et al. Ambientes lacustres. In: Pedreira da Silva, A. J. C. L.; Aragão, M. A. N. F.; Magalhães, A. J. C. (Eds.). **Ambientes de Sedimentação Siliciclástica do Brasil**. São Paulo: Beca, 2008. p. 132–169.

NEUMANN, V. H.; CABRERA, L. Una nueva propuesta estratigráfica para la tectonosecuencia post-rifte de la cuenca de Araripe, nordeste de Brasil. In: SIMPÓSIO CRETÁCEO BRASILEIRO, 5., 1999, Serra Negra. **Boletim de Resumos**, Serra Negra: UNESP, 1999. p. 279–285.

NOONAN, B. P. Does the phylogeny of pelomedusoid turtles reflect vicariance due to continental drift? **Journal of Biogeography**, v. 27, n. 5, p. 1245–1249, 2001.

OLIVEIRA, G. R. et al. First turtle from the Ipubi Formation (Early Cretaceous), Santana Group, Araripe Basin, Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 14, n. 1, p. 61–66, 2011.

OLIVEIRA, G. R.; KELLNER, A. W. A. A new side-necked turtle (Pleurodira, Pelomedusoides) from the Santana Formation (Early Cretaceous), Araripe Basin, northeastern Brazil. **Zootaxa**, v. 1425, n. 1, p. 53–61, 2007.

OLIVEIRA, G. R.; KELLNER, A. W. A. Rare hatchling specimens of *Araripemys* Price, 1973 (Testudines, Pelomedusoides, Araripemydidae) from the Crato Formation, Araripe Basin. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 79, p. 137–142, 2017.

OLIVEIRA, G. R.; KELLNER, A.W.A. First occurrence of *Araripemys barretoii* Price, 1973 in the Crato Member, Santana Formation (Early Cretaceous) Northeastern Brazil. In: BOLETIM DO II CONGRESSO LATINO-AMERICANO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 2., 2005, Rio de Janeiro. **Boletim de Resumos**. Rio de Janeiro, 2005. p. 193.

OLIVEIRA, E. V.; GOIN, F.J. A reassessment of bunodont metatherians from the Paleogene of Itaboraí (Brazil): systematics and age of the Itaboraian SALMA. **Revista Brasileira de Paleontologia**, v. 14, n. 2, p. 105–136, 2011.

OLIVEIRA, G. R.; ROMANO, P. S. R. Histórico dos achados de tartarugas fósseis do Brasil. **Arquivos do Museu Nacional (Rio de Janeiro)**, v. 65, n. 1, p. 113–133, 2007.

PARFITT, A. M. Osteonal and hemi-osteonal remodeling: the spatial and temporal framework for signal traffic in adult human bone. **Journal of Cellular Biochemistry**, v. 55, n. 3, p. 273–286, 1994.

PEREA, D. et al. *Tacuarembemys kusteriae*, gen. et sp. nov., a new Late Jurassic–Earliest Cretaceous continental turtle from western Gondwana. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 34, n. 6, p. 1329–1341, 2014.

PÉREZ-GARCÍA, A., CHAPMAN, S. D. Identification of Podocnemididae (Pleurodira) in the British record by the first specimen of the coastal *Eocnochelus* recognized outside Continental Europe. **Proceedings of the Geologists' Association**, v. 128, n. 5–6, p. 757–763, 2017.

PÉREZ-GARCÍA, A.; SCHEYER, T. M.; MURELAGA, X. New interpretations of *Dortoka vasconica* Lapparent de Broin and Murelaga, a freshwater turtle with an unusual carapace. **Cretaceous Research**, v. 36, p. 151–161, 2012.

PONTE, F. C.; APPI, C. J. Proposta de revisão da coluna litoestratigráfica da Bacia do Araripe. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 36, 1990, Natal. **Anais**. Natal: Sociedade Brasileira de Geologia, 1990. p. 211–226.

PONTE, F.C.; PONTE FILHO, F. C. **Estrutura geológica e evolução tectônica da Bacia do Araripe**. Recife: DNPM, 1996. 68 p.

PRICE, I. L. Quelônio Amphichelydia no Cretáceo Inferior do Nordeste do Brasil. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 3, n. 2, p. 84–96, 1973.

PRITCHARD, P. C. H. A survey of neural bone variation among recent chelonian species, with functional interpretations. **Acta zoologica cracoviensia**, v. 31, n. 26, p. 626–686, 1988.

QIU, S. et al. Histomorphometric assessment of haversian canal and osteocyte lacunae in different-sized osteons in human rib. **The Anatomical Record**, v. 272, n. 2, p. 520–525, 2003.

QUILHAC, A. et al. Globuli ossei in the long limb bones of *Pleurodeles waltl* (Amphibia, Urodela, Salamandridae). **Journal of Morphology**, v. 275, n. 11, p. 1226–1237, 2014.

RHONDIN, A. G. J. et al. Global Conservation Status of Turtles and Tortoises (Order Testudines). **Chelonian Conservation and Biology**, v. 17, n. 2, p. 135–161, 2018.

RICQLÈS, A. Recherches paléohistologiques sur les os longs des tétrapodes VII — Sur la classification, la signification fonctionnelle et l’histoire des tissus osseux des tétrapodes.

Première partie Ann. Paleont., v. 61, p. 51–129, 1975.

RICQLÈS, A. J. DE.; BUFFRÉNIL, V. DE. Bone histology, heterochronies and the return of Tetrapods to life in water: where are we? In: MAZIN, J. M.; BUFFRÉNIL V. DE. (Org.).

Secondary adaptation of tetrapods to life in water. München: Proceedings of the International Meeting Poitiers, 2001. p. 289–310.

RICQLÈS, A. J. DE.; PADIAN K.; HORNER, J. R. On the bone histology of some Triassic pseudosuchian archosaurs and related taxa. **Annales de Paléontologie**, v. 89, n. 2, p. 67–101, 2003.

ROMANO, P. S. R. et al. New information about Pelomedusoides (Testudines: Pleurodira) from the Cretaceous of Brazil. In: BRINKMAN, D.; HOLROYD, P.; GARDNER, J. (Org.).

Morphology and evolution of turtles. Springer, 2013. p. 261–275.

ROMANO, P. S. R. et al. *Atolchelys lepida*, a new side-necked turtle from the Early Cretaceous of Brazil and the age of crown Pleurodira. **Biology Letters**, v. 10, n. 7, 20140290, 2014.

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

SALES, M. A. F. et al. New dinosaur remains and the tetrapod fauna from the late Cretaceous of Mato Grosso State, central Brazil. **Historical Biology**, v. 30, n. 5, p. 1–16, 2017.

SANTOS, W. F. S.; CARVALHO, I. S. Percepção dos professores do entorno do Parque Paleontológico de São José de Itaboraí (RJ) sobre aspectos geológicos, paleontológicos e arqueológicos locais. **TERRÆ DIDÁTICA**, v. 9, n. 1, p. 50–62, 2013.

SAYÃO, J. M.; KELLNER, A. W. A. Description of a pterosaur rostrum from the Crato Member, Santana Formation (Aptian-Albian) northeastern Brazil. **Boletim do Museu Nacional**, v. 54, p. 1–8, 2000.

SAYÃO, J. M. et al. Paleohistology of *Susisuchus anatoceps* (Crocodylomorpha, Neosuchia): Comments on growth strategies and lifestyle. **PLoSOne**, v. 11, p. e0155297, 2016.

SCHEYER, M. T.; SÁNCHEZ-VILLAGRA, R. M. Carapace bone histology in the giant pleurodiran turtle *Stupendemys geographicus*: phylogeny and function. **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 52, n. 1, p. 137–154, 2007.

SCHEYER, T. M. **Comparative Bone Histology of the Turtle Shell (Caparace and Plastron): Implications for Turtle Systematics, Functional Morphology and Turtle Origins**. 2007. 353 f. Tese de doutorado, University of Bonn, Bonn, 2007.

SCHEYER, T. M. Conserved bone microstructure in the shells of long-necked and short-necked chelid turtles (Testudinata, Pleurodira). **Fossil Record**, v. 12, n. 1, p. 47–57, 2009.

SCHEYER, T. M. et al. A plywood structure in the shell of fossil and living soft-shelled turtles (Trionychidae) and its evolutionary implications. **Organisms, Diversity & Evolution**, v. 7, n. 2, p. 136–144, 2007.

SCHEYER, T. M. et al. The shell bone histology of fossil and extant marine turtles revisited. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 112, n. 4, p. 701–718, 2014.

SCHEYER, T. M., PÉREZ-GARCÍA, A., MURELAGA, X. Shell bone histology of solemydid turtles (stem Testudines): palaeoecological implications. **Organisms Diversity & Evolution**, v. 15, p. 199–212, 2015.

SCHEYER, T. M.; ANQUETIN, J. Bone histology of the Middle Jurassic turtle shell remains from Kirtlington, Oxfordshire, England. **Lethaia**, v. 41, n. 1, p. 85–96, 2008.

SCHEYER, T. M.; BRUÜLLMANN, B.; SÁNCHEZ-VILLAGRA, M. R. The ontogeny of the shell in side-necked turtles, with emphasis on the homologies of costal and neural bones. **Journal of morphology**, v. 269, n. 8, p. 1008–1021, 2008.

SCHEYER, T. M.; SANDER, P. M. Bone microstructures and mode of skeletogenesis in osteoderms of three pareiasaur taxa from the Permian of South Africa. **Journal of Evolutionary Biology**, v. 22, n. 6, p. 1153–1162, 2009.

SCHEYER, T. M.; SANDER, P. M. Shell bone histology indicates terrestrial palaeoecology of basal turtles. **Proceedings Biological Sciences**, v. 274, n. 1620, p. 1885–1893, 2007.

SCHEYER, T. M.; SYROMYATNIKOVA, E. V.; DANILOV, I. G. Turtle shell bone and osteoderm histology of Mesozoic and Cenozoic stem-trionychian Adocidae and Nanhsiungchelyidae (Cryptodira: Adocusia) from Central Asia, Mongolia, and North America. **Fossil Record**, v. 20, n. 1, p. 69–85, 2017.

SCHINDELIN, J. et al. Fiji: An open-source platform for biological-image analysis. **Nature Methods**, v. 9, n. 7, p. 676–682, 2012.

SCHMIDT, M.; MEHLHORN, M.; FISCHER, M. S. Shoulder girdle rotation, forelimb movement, and the influence of carapace shape on locomotion in *Testudo hermanni* (Testudinidae). **The Journal of Experimental Biology**, v. 219, n. 17, p. 2693–2703, 2016.

SCHOCH, R. R. et al. Microanatomy of the stem-turtle *Pappochelys rosinae* indicates a predominantly fossorial mode of life and clarifies early steps in the evolution of the shell. **Scientific Reports**, v. 9, n. 1, 10430, 2019.

SCHOCH, R. R.; SUES, H. D. A Middle Triassic stem-turtle and the evolution of the turtle body plan. **Nature**, v. 523, n. 7562, p. 584–587, 2015.

SCHOCH, R. R.; SUES, H. D. The diapsid origin of turtles. **Zoology**, v. 119, n. 3, p. 159–161, 2016.

SCHOCH, R. R.; SUES, H. D. Osteology of the stem-turtle *Pappochelys rosinae* and the early evolution of the turtle skeleton. **Journal of Systematic Palaeontology**, v. 16, p. 927–965. 2018.

SENA, M. V. A. et al. Bone microanatomy of *Pepesuchus deiseae* (Mesoeucrocodylia, Peirosauridae) reveals a mature individual from the Upper Cretaceous of Brazil. **Cretaceous Research**, v. 90, p. 335–348, 2018.

SKUTSCHAS, P. P. et al. Shell bone histology of the pan-carettochelyid turtle *Kizylkumemys schultzi* from the Upper Cretaceous of Uzbekistan and shell bone morphology transformations in the evolution of pan-trionychian turtles. **Cretaceous Research**, v. 79, p. 171–181, 2017.

SLATER, B. J. et al. A new Late Jurassic turtle from Spain: phylogenetic implications, taphonomy and palaeoecology. **Palaeontology**, v. 54, n. 6, p. 1393–1414, 2011.

SNOVER, M. L. et al. Validation of annual skeletal marks in green sea turtles *Chelonia mydas* using tetracycline labeling. **Aquatic Biology**, v. 12, n. 3, p. 197–204, 2011.

SNOVER, M. L.; HOHN, A. A. Validation and interpretation of annual skeletal marks in loggerhead (*Caretta caretta*) and Kemp's ridley (*Lepidochelys kempii*) sea turtles. **Fishery Bulletin- National Oceanic and Atmospheric Administration**, v. 102, n. 4, p. 682–692, 2004.

SOARES, P. C. Ensaio de caracterização estratigráfica do Cretáceo no Estado de São Paulo: Grupo Bauru. **Revista Brasileira de Geociências**, v.10, n. 3, p. 177–185, 1980.

SOUZA Jr, J. J. O Grupo Bauru na porção mais setentrional da Bacia Sedimentar do Paraná. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA 2., 1984, Rio de Janeiro. **Anais**. Rio de Janeiro: Sociedade Brasileira de Geologia, 1984. p. 944–957.

SOUZA, A. A.; MALVASIO, A.; LIMA, L. A. B. A Study about the Skeleton of *Trachemys dorbignyi* (Duméril & Bibron, 1835) (Reptilia, Testudines, Emydidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, v. 17, n. 4, p. 1041–1063, 2000.

STEIN, K. W. H.; WERNER, J. Preliminary analysis of osteocyte lacunar density in long bones of tetrapods: all measures are bigger in sauropod dinosaurs. **PLoS ONE**, v. 8, n. 10, p. e77109, 2013.

STERLI, J. Phylogenetic relationships among extinct and extant turtles: the position of Pleurodira and the effects of the fossils on rooting crown group turtles. **Contributions to zoology Bijdragen tot de dierkunde**, v. 79, n. 3, p. 93–106, 2010.

SULLIVAN, P. M.; JOYCE, W. G. The shell and pelvic anatomy of the Late Jurassic turtle *Platycheilus oberndorferi* based on material from Solothurn, Switzerland. **Swiss Journal of Palaeontology**, v. 136, p. 323–343, 2017.

TETI, A.; ZALLONE, A. Do osteocytes contribute to bone mineral homeostasis? Osteocytic osteolysis revisited. **Bone**, v. 44, n. 1, p. 11–16, 2009.

TURTLE CONSERVATION FUND. **A global action plan for conservation of tortoises and freshwater turtles: strategy and funding prospectus 2002–2007**. Conservation International and Chelonian Research Foundation, Washington, DC, 2002, 30 p.

TURTLE TAXONOMY WORKING GROUP. **Turtles of the World: annotated checklist and atlas of taxonomy, synonymy, distribution, and conservation status**. **Chelonian Research Monographs**, v. 7, p. 292, 2017.

VÄÄNÄNEN, K.; ZHAO, H. Osteoclast function: biology and mechanisms. In: BILEZIKIAN, J. P.; RAISZ, L. G.; RODAN, G. A. (Org.). **Principles of bone biology**, San Diego: London Academic Press, 1996. p. 127–139.

VALENÇA, L. M. M.; NEUMANN, V. H.; MABESOONE, J. M. An overview on Callovian-Cenomanian intracratonic basins of Northeast Brazil: onshore stratigraphic record of the opening of the Southern Atlantic. **Geologica Acta**, v. 1, n. 3, p. 261–275, 2003.

- VIEIRA, L. G. et al. Morphology, development and heterochrony of the carapace of giant amazon river turtle, *Podocnemis expansa* (Testudines, Podocnemidae). **Pesquisa Veterinária Brasileira**, v. 36, n. 5, p. 436–446, 2016.
- VLACHOS, E.; CERDA, I.; TSOUKALA, E. The first record of a soft-shelled turtle (Testudines: Pan-Trionychidae) from southern Balkans (Pliocene, Gefira, N. Greece) and new information from bone histology. **The Science of Nature**, v. 102, n. 45, p. 1–9, 2015.
- WIFFEN, J. et al. Ontogenetic evolution of bone structure in Late Cretaceous Plesiosauria from New Zealand. **Geobios**, v. 28, n. 5, p. 625–640, 1995.
- WILSON, L. E.; CHIN, K. Comparative osteohistology of *Hesperornis* with reference to pygoscelid penguins: the effects of climate and behaviour on avian bone microstructure. **Royal Society Open Science**, v. 1, p. 140245, 2014.
- WOODBURNE, M. O. et al. Paleogene land mammal faunas of South America; a response to global climatic changes and indigenous floral diversity. **Journal of Mammalian Evolution**, v. 2, n. 1, p. 1–73, 2013.
- WOODBURNE, M. O. et al. Revised timing of the South American early Paleogene land mammal ages. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 54, p. 109–119, 2014.
- ZAHER, H. et al. Redescription of the cranial morphology of *Mariliasuchus amarali*, and its phylogenetic affinities (Crocodyliformes, Notosuchia). **American Museum Novitates**, v. 3512, p. 1–40, 2006.
- ZANGERL, R. The turtle shell. In: GANS, C.; BELLAIRS, A. D'A.; PARSONS T. S. (Org.). **Biology of the Reptilia, Vol.1. Morphology**. London: Academic Press, 1969. p. 311–339.
- ZARDOYA, R.; MEYER, A. On the origin of and phylogenetic relationships among living amphibians. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, v. 98, n. 13, p. 7380–7383, 2001.

ZYLBERBERG, L. et al. Biomineralization in the integumental skeleton of the living lower vertebrates. In: HALL, B. K. (Org.). **Bone, Volume I: A Treatise**. Boca Raton: CRC Press, 1989. p. 171–224.