

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL  
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS**

**LAGARTOS E SERPENTES (LEPIDOSAURIA, SQUAMATA) DO  
MIOCENO MÉDIO-SUPERIOR DA REGIÃO NORTE DA  
AMÉRICA DO SUL**

**ANNIE SCHMALTZ HSIU**

**ORIENTADOR: Prof.Dr. JORGE FERIGOLO  
CO-ORIENTADORA: Profa. Dra. ADRIANA MARÍA ALBINO**

Porto Alegre – 2010

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL  
INSTITUTO DE GEOCIÊNCIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM GEOCIÊNCIAS**

**LAGARTOS E SERPENTES (LEPIDOSAURIA, SQUAMATA) DO  
MIOCENO MÉDIO-SUPERIOR DA REGIÃO NORTE DA  
AMÉRICA DO SUL**

ANNIE SCHMALTZ HSIUO

ORIENTADOR: Prof.Dr. JORGE FERIGOLO

CO-ORIENTADORA: Profa. Dra. ADRIANA MARÍA ALBINO

**BANCA EXAMINADORA:**

Dr. Douglas Riff

Dr. Francisco Ricardo Negri

Dr. Sebastián Apesteguía

**Tese de Doutorado apresentada como  
requisito para a obtenção do título de  
Doutor em Geociências.**

Porto Alegre- 2010

Hsiou, Annie Schmaltz

Lagartos e serpentes (Lepidosauria, Squamata) do Mioceno médio-superior da região norte da América do Sul. / Annie Schmaltz Hsiou. - Porto Alegre : IGEO/UFRGS, 2010.

238 f. : il.

Tese (doutorado). - Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Instituto de Geociências. Programa de Pós-Graduação em Geociências. Porto Alegre, RS - BR, 2010.

Orientação: Prof. Dr. Jorge Ferigolo

Co-orientação: Profa. Dra. Adriana María Albino

1. Lagartos. 2. Serpentes. 3. Mioceno. 4. Amazônia Brasileira, sudoeste. 5. Colômbia. 6. Venezuela. I. Título.

---

Catálogo na Publicação

Biblioteca Geociências - UFRGS

Luciane Scoto da Silva CRB 10/1833

*Dedico este trabalho à memória dos meus avós  
Herbert e Isa e da minha bisavó Lídia.*

## AGRADECIMENTOS

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pelo apoio financeiro ao projeto.

Ao Programa de Pós-Graduação em Geociências da UFRGS e ao Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do RS por todo o apoio fornecido durante o desenvolvimento do Mestrado e Doutorado.

Ao meu orientador, Prof. Jorge Ferigolo, exemplo de pesquisador e postura científica, pelos seus inúmeros ensinamentos, discussões, indagações e conselhos, desde a minha iniciação científica até hoje, porque sem isso eu não teria tido determinação para continuar adiante nesse mundo chamado Paleontologia.

À minha co-orientadora, Profa. Adriana María Albino, que mesmo de longe, sempre me ajudou e incentivou (e muito!), me orientando e me acalmando em vários momentos cruciais desta Tese, não tenho palavras para expressar o quanto lhe sou grata!

Ao Prof. Fernando Abdala, meu primeiro orientador e grande amigo, pelos ensinamentos e exemplo de paleontólogo e amizade, sempre preocupado em me ouvir e dar conselhos. Obrigada por ter me introduzido na paleontologia de vertebrados (adoro o que faço graças a você!).

Durante esses quatro anos de doutorado, a colaboração de diversas instituições e pessoas foi fundamental para a elaboração desta Tese, os quais eu gostaria de agradecer: ao Dr. Jonas P. de Souza-Filho, Dr. Moisés Barbosa e Andréa Maciente pelo empréstimo do material de Squamata da UFAC (Rio Branco); à Dra. Karen Adami-Rodrigues (UFAC, Cruzeiro do Sul), seus alunos e a todos os pesquisadores que participaram no trabalho de campo entre Agosto e Setembro de 2008 no sudoeste da Amazônia Brasileira; ao Dr. Javier Guerrero (Universidad Nacional de Colômbia) e Dr. Richard Madden (Duke University/USA) pela permissão para o estudo do material de serpentes da Fauna de La Venta; ao Dr. Orangel A. Aguilera (UNEFM-CIAAP) e Rodolfo Sánchez (AMU-CURS) pela permissão para o estudo das serpentes fósseis do Mioceno da Venezuela; ao Dr. Marcelo S. Villagra, Jorge Briceño, Katy Villalba e Dr. Alfredo Carlini pelo companheirismo no trabalho de campo na região de Urumaco (Venezuela) em junho de 2008; ao Dr. Hussam Zaher (MZUSP) e Dr. Francisco L. Franco (IB) pela permissão para visitação das coleções herpetológicas; ao Dr. Alejandro Kramarz, Agustin Scanferla, Raul Gomez por me receberem durante a visita à coleção do MACN; ao Lucas Pomi e ao Dr. Eduardo Tonni por todo auxílio durante a visita à coleção do MLP; ao Dr. Alexandre Christoff e Eduardo de Lima Coelho (ULBRA) pela preparação e montagem do espécime de *Tupinambis meriane*; ao Dr. Ronaldo Fernandes (Museu Nacional), Moema Leitão Araújo e Maria Lúcia Machado Alves (MCN/FZB-NOPA), Dr. Reginaldo A. Machado e Dr. Paulo S. Bernarde (UFAC, Cruzeiro do Sul), Dra. Gláucia F. Pontes (PUCRS), Dr. José Rausquín (UNEFM-CIAAP) e ao Dr. Marcos André Carvalho (UFMT), pelos empréstimos e/ou doações de material de lagartos e serpentes; ao Luis Flávio Lopes (UFRGS) pela fotografia de grande parte do material analisado. Quero agradecer também ao Dr. Alejandro Dondas (Museo Municipal de Ciencias Naturales Lorenzo Scaglia), que me assistiu durante as minhas viagens a Mar del Plata; ao Dr. Francisco Ricardo Negri (UFPA), Msc. Síría Ribeiro (PUCRS) e ao Dr. Mário Cozzuol (UFMG), pelos numerosos auxílios via email; ao Dr. Manoel Alfredo Medeiros, Ronny A.B.

Santos e aos alunos do Laboratório de Paleontologia da UFMA, pela atenção indispensável durante o tempo que estive em São Luis, bem como a Sra. Agostinha Araújo Pereira, pelo empréstimo e confiança do material do Centro de Pesquisa de História Natural e Arqueologia do Maranhão (CPHNAMA); e ao Paulo Victor Oliveira (UFRGS) e Msc. Celso Lira Ximenes (MUPHI) pelo convite para estudar os escamados do Ceará.

Ao meu colega e amigo Santiago Brizuela (Mar del Plata) por me deixar ficar no conforto de sua casa e usar o seu “laboratório” particular durante os anos de 2006 e 2008; e aos amigos Vicente Ribeiro e José Paúl pela estadia e receptividade durante a minha curta passagem por Caracas.

Ao Marco Aurélio Gallo de França, Daniel Costa Fortier e Elizete Holanda, que muito me ajudaram em diversos momentos desta Tese, que além de diversas sugestões e discussões científicas, são excelentes amigos e paleontólogos.

Um agradecimento especial ao Juan Carlos Cisneros, não só pelas revisões de inglês, mas pelo seu senso crítico de paleontólogo, que me auxiliou na elaboração e finalização de vários trabalhos pertinentes à Tese.

Agradeço à grande paleo-família Marquinho, PV, Juan, Outa, Dini, Zete, Graci, Andrea, Glorinha, Tatá, Ana Emília, Alexandre, Ruth, Juliana, Carol Zabini, Paula, Fêzão, Mariela, Tevinho, Eduardo, Omaira, Leonardo, Thiago, Felipe e Marcel por todos os almoços, jantas, festas, churrascos, cinemas, bares, e ajuntamentos totalmente sem sentido algum! Quero agradecer especialmente aos meus grandes paleo-amigos Outão, Zete, Graci, PV e Dini por toda cumplicidade e lealdade durante todos esses anos de amizade.

Aos colegas da Seção de Paleontologia do MCN/FZB: Alisson, Bruno, Carolina, Ednair, Elizete, Flávio, Gabriele, Giuliana, Isabela, Janira, Leonardo, Luciano, Maria Alice, Maria da Glória, Negri, Patrícia, Paulo Victor, Renato, Rivaldo, Rodrigo, Polianna e Vanessa, por fazerem parte da minha segunda casa por muitos anos e pelos incontáveis momentos agradáveis e de valiosas discussões e sugestões que foram levadas em consideração neste trabalho. Agradeço especialmente à Dra. Ana Maria Ribeiro pelo apoio e incentivo indispensável nos estudos paleoherpetológicos desenvolvidos no MCN/FZB.

Ao Estevan, meu companheiro e amigo, porque somente o fato de tê-lo conhecido já teria feito tudo valer a pena.

À família do Estevan, em especial à Nádia, Cíntia, Bruna, Diego, Téó, Anna, Júlia e Léo, que nesses últimos anos de Tese me deram muito carinho e apoio.

Aos meus amigos Carlo, Anderson, Raoni, Wagner e Aline, pela força e amizade e por me fazerem acreditar que existe vida fora do mundo da ciência.

A conclusão deste trabalho não seria possível sem o apoio incondicional da minha família, especialmente minha mãe Janete e da minha irmã Márcia, que sempre me incentivaram e apoiaram, em todos os momentos da minha vida. Ao meu pai (e toda minha família de Taiwan), Cesar, Paulinho, Dandara e Cauã, por sempre acreditarem e apoiarem meus estudos e escolha profissional. Vocês não imaginam o quanto eu amo vocês todos.

A todos vocês e às demais pessoas que eventualmente eu tenha esquecido, **MUITO OBRIGADA!**

## RESUMO

Lagartos e serpentes fósseis da América do Sul são registrados desde o Cretáceo inferior até o Pleistoceno superior-Holoceno para a Argentina, Bolívia, Brasil, Colômbia, Equador, Peru, Uruguai e Venezuela. Para o Cretáceo, os restos de lagartos e serpentes são principalmente do Brasil e da Argentina. Lagartos filogeneticamente relacionados com a ancestralidade dos Squamata ocorrem em sedimentos do Cretáceo inferior e superior das regiões nordeste e sudeste do Brasil. As serpentes estão representadas pelos Anilioidea para o sudeste do país, e pelos Madtsoiidae para o Cretáceo médio do Estado do Maranhão. Para a Argentina, um provável Iguanidae foi descrito, além de fósseis de lagartos ainda indeterminados. As serpentes estão representadas no Cretáceo superior da Argentina pelos Dinilysiidae, Madtsoiidae, Anilioidea, e uma das serpentes mais primitivas conhecidas *Najash rionegrina* e provavelmente Boidae. Além da Argentina e Brasil, os Madtsoiidae também foram referidos para o Cretáceo superior da Bolívia. Para o Paleógeno, os lagartos são representados pelos Iguanidae, Gekkonidae, Teiidae, ?Scincidae e Anguimorpha. As serpentes são conhecidas quase que exclusivamente por fragmentos de vértebras das famílias Madtsoiidae, Palaeopheidae, Aniliidae, Boidae e Tropicophiidae. Para o Neógeno o material é ainda mais numeroso, onde a grande maioria dos gêneros e espécies fósseis de lagartos e serpentes ainda ocorre na herpetofauna sul-americana. Embora tenha ocorrido notável incremento no conhecimento do registro fóssil de lagartos e serpentes na América do Sul, até agora alguns problemas ainda persistiam, como a ausência de informação destes grupos no início do Neógeno do Brasil, e a ausência de trabalhos de integração dos dados para o Cenozóico sul-americano, o que tem limitado as interpretações sobre a evolução dos escamados, principalmente para a região norte da América do Sul. Neste trabalho foram descritos fósseis atribuídos aos Teiidae (cf. *Paradracaena* sp), Boidae (*Eunectes* sp e cf. *Eunectes*) e aos Anilioidea (*Colombophis portai* e *C. spinosus* sp. nov.) para a Formação Solimões, Mioceno superior do sudoeste da Amazônia brasileira. A associação de lagartos e serpentes encontrada na Formação Solimões indica uma similaridade ecológica entre as faunas miocênicas do norte da América do Sul, tais como La Venta (Colômbia) e região de Urumaco (Venezuela). Esta fauna de escamados descrita neste trabalho representa o primeiro registro do grupo para o Neógeno do sudoeste da Amazônia brasileira, e talvez contribua para um melhor entendimento anatômico de certos grupos, bem como para a

distribuição dos mesmos na região norte da América do Sul.

**Palavras chave:** lagartos, serpentes, Mioceno, sudoeste da Amazônia brasileira, Colômbia, Venezuela.



## ABSTRACT

South American fossil lizards and snakes are known from Early Cretaceous to Late Pleistocene-Holocene of Argentina, Bolivia, Brazil, Colombia, Ecuador, Peru, Uruguay and Venezuela. For the Cretaceous, lizard and snake remains are mainly from Brazil and Argentina. The most ancient lizards (related to the ancestry of Squamata) are from the Early and Late Cretaceous sediments of the northeastern and southeastern regions of Brazil. Snakes are represented by Anilioidea in the southeastern region. In addition, Madtsoiidae were reported for the Middle Cretaceous of Maranhão State. For Argentina, an Iguanidae lizard was described, as well as additional undetermined remains of lizards. The snakes are represented in the Late Cretaceous of Argentina by Dinilysiidae, Madtsoiidae, Anilioidea, and one of the most primitive snake known, *Najash rionegrina*, and probably Boidae. Besides the records of Argentina and Brazil, Madtsoiidae were also referred to the Late Cretaceous of Bolivia. For the Paleogene, the lizards are represented by Iguanidae, Gekkonidae, Teiidae, ?Scincidae, and Anguimorpha. Snakes are almost known exclusively by fragments of vertebrae of the families Madtsoiidae, Palaeopheidae, Aniliidae, Boidae and Tropidophiidae. In the Neogene the material is even more numerous, the majority of fossil lizards and snakes (genera and species) are still living in South American herpetofauna. Although there was considerable increase in knowledge of the fossil record of lizards and snakes in South America, yet there were still some problems such as lack of information for these groups from the beginning of the Neogene of Brazil and the lack of works data integration for the South American Cenozoic, what has limited interpretations concerning the evolution of the squamates, mainly to northern South America. In this study were described fossils attributed to the Teiidae (cf. *Paradracaena* sp), Boidae (*Eunectes* sp. and cf. *Eunectes* sp.), and Anilioidea (*Colombophis portai* and *C. spinosus* sp. nov.) for the Solimões Formation, Late Miocene of the southwestern Brazilian Amazonia. The association of lizards and snakes found in the Solimões Formation indicates an ecological similarity between the faunas of the northern Miocene South America, such as La Venta (Colombia) and the region of Urumaco (Venezuela). The squamate fauna described here, represents the first record of the group for the Neogene of southwestern Brazilian Amazonia and perhaps a contribution for a better understanding of the anatomy of certain groups, as well as their distribution in the northern South America.

**Key words:** lizards, snakes, Miocene, southwestern Brazilian Amazonia, Colombia, Venezuela.

## SUMÁRIO

RESUMO .....	vi
ABSTRACT .....	viii
APRESENTAÇÃO DA ESTRUTURA DA TESE .....	xiv
<b>1 INTRODUÇÃO.....</b>	<b>15</b>
1.1 Ordem Squamata Opper, 1811 .....	15
1.2 Identificação dos Squamata fósseis.....	29
1.3 Registro fóssil de lagartos e serpentes na América do Sul .....	30
1.4 Objetivos.....	49
<b>2 MATERIAL &amp; MÉTODOS .....</b>	<b>50</b>
2.1 Material.....	50
2.1.1 Procedência, Geologia e Paleontologia.....	50
2.1.1.1 Brasil .....	50
2.1.1.2 Colômbia .....	55
2.1.1.3 Venezuela .....	58
2.1.2 Listagem do material.....	61
2.1.2.1 Material estudado.....	61
2.1.2.2 Material examinado para comparação .....	62
2.1.3 Abreviaturas institucionais .....	63
2.2 Métodos .....	65
2.2.1 Estudo do material .....	65
<b>3 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....</b>	<b>66</b>
<b>4 ARTIGOS.....</b>	<b>99</b>
4.1 Artigo I.....	99
4.2 Artigo II .....	115
4.3 Artigo III.....	151
<b>5 CONSIDERAÇÕES FINAIS.....</b>	<b>172</b>

5.1 Síntese do registro fóssil de lagartos e serpentes na América do Sul.....	172
5.2 Os lagartos e serpentes do Mioceno da Formação Solimões.....	173
5.3 Paleoambiente e a fauna de lagartos e serpentes do sudoeste da Amazônia brasileira, La Venta e Urumaco .....	174
5.4 Sobre a idade da localidade fossilífera Talismã (sudoeste da Amazônia brasileira).....	175
<b>6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....</b>	<b>177</b>
<b>7 ANEXOS .....</b>	<b>181</b>
ANEXO A – Página inicial do manuscrito publicado intitulado “First lizard remains (Teiidae) from the Miocene of Brazil (Solimões Formation) no periódico <i>Revista Brasileira de Paleontologia</i> .....	182
ANEXO B – Carta de submissão do manuscrito intitulado “Reanalysis of the South American Miocene snake of the genus <i>Colombophis</i> with a description of a new species” junto ao periódico <i>Acta Palaeontologica Polonica</i> .....	184
ANEXO C – Página inicial do manuscrito publicado intitulado “Presence of the genus <i>Eunectes</i> (Serpentes, Boidae) in the Neogene of southwestern Amazonia. Brazil” no periódico <i>Journal of Herpetology</i> .....	186
ANEXO D – Resumo do trabalho apresentado durante o V Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados, ocorrido no período de 2 a 4 de agosto de 2006 em Santa Maria, RS .....	188
ANEXO E – Resumo do trabalho apresentado durante o XXIII Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, ocorrido no período de 21 a 24 de maio de 2007 em Trelew, Argentina .....	191
ANEXO F - Resumo do trabalho apresentado durante o XXIII Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, publicado no periódico <i>Ameghiniana</i> em 2007.....	194

ANEXO G – Resumo do trabalho apresentado durante o Workshop Quaternário RS: Integrando Conhecimentos, ocorrido no período de 20 a 22 de junho de 2007 em Canoas, RS .....	197
ANEXO H – Resumo do trabalho apresentado durante o XX Congresso Brasileiro de Paleontologia, ocorrido no período de 21 a 26 de outubro de 2007, Búzios, RJ .....	201
ANEXO I – Resumo do trabalho apresentado durante o XX Congresso Brasileiro de Paleontologia, ocorrido no período de 21 a 26 de outubro de 2007, Búzios, RJ .....	204
ANEXO J - Resumo do trabalho apresentado durante o III Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados, ocorrido no período de 22 a 25 de setembro, Neuquén, Argentina.....	206
ANEXO K - Resumo do trabalho apresentado durante a Paleo RS 2008, ocorrido no período de 21 e 22 de novembro de 2008, Porto Alegre, RS.....	209
ANEXO L - Resumo do trabalho apresentado durante a Paleo RS 2008, publicado no boletim informativo da Sociedade Brasileira de Paleontologia <i>Paleontologia em Destaque</i> em 2009.....	212
ANEXO M - Resumo do trabalho apresentado durante o XXI Congresso Brasileiro de Paleontologia, ocorrido no período de 13 a 18 de setembro de 2009, Belém, PA.....	215
ANEXO N - Resumo do trabalho apresentado durante o XXI Congresso Brasileiro de Paleontologia, ocorrido no período de 13 a 18 de setembro de 2009, Belém, PA.....	218
ANEXO O - Resumo do trabalho apresentado durante o XXI Congresso Brasileiro de Paleontologia, ocorrido no período de 13 a 18 de setembro de 2009, Belém, PA.....	220

ANEXO P - Resumo do trabalho apresentado durante o VI Simpósio Brasileiro de Paleontologia, ocorrido no período de 28 a 30 de maio de 2008, Riberão Preto, SP.....222

ANEXO Q – Página inicial do manuscrito publicado intitulado “Primeiro registro de *Caiman* (Crocodylia, Alligatoridae) para o Pleistoceno do estado do Rio Grande do Sul, Brasil” no periódico *GAEA* ..... 226

ANEXO R – Página inicial do manuscrito publicado intitulado “New Teiidae species (Squamata, Scincomorpha) from Late Pleistocene of the Rio Grande do Sul State, Brazil” no periódico *Revista Brasileira de Paleontologia* ..... 228

ANEXO S – Página inicial do capítulo do livro publicado intitulado “Capítulo 15 - Répteis e Aves do Pleistoceno do Rio Grande do Sul” no livro *Vertebrados fósseis de Santa Maria e região* ..... 230

ANEXO T – Página inicial do capítulo do livro publicado intitulado “O registro fóssil de répteis e aves no Pleistoceno final do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil” no livro *Quaternário do RS: integrando conhecimentos, série Monografias, volume 1, publicação especial da Sociedade Brasileira de Paleontologia* ..... 233

ANEXO U – Página inicial do capítulo do livro publicado intitulado “Atividades educacionais na Seção de Paleontologia do Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul” no livro *Paleontologia: Cenários da Vida*..... 236

## APRESENTAÇÃO DA ESTRUTURA DA TESE

Esta Tese foi elaborada na forma de artigos, os quais são apresentados no Capítulo 4. Na Introdução, Capítulo 1, é apresentado o objetivo e o atual estado do conhecimento a respeito do registro fóssil dos Squamata na América do Sul, com ênfase aos lagartos e serpentes, além dos objetivos. No Material e Métodos, Capítulo 2, são apresentadas áreas de estudo, com a caracterização das localidades fossilíferas, bem como os dados geológicos e da paleontologia de vertebrados. Ainda é apresentada a listagem do material estudado e daquele utilizado para comparação.

Os Artigos, Capítulo 4, por sua vez, são apresentados na forma como foram enviados aos periódicos, mesmo aqueles já publicados, com o texto principal, as referências bibliográficas, as legendas de figuras, apêndices e as figuras. No caso dos artigos publicados (Artigos I e III), apresenta-se a primeira página do artigo impresso nos Anexos, Capítulo 7. Na tentativa de manter uma coerência sistemática dos artigos, os mesmos foram dispostos seguindo a ordem sistemática utilizada na Introdução.

Nas Considerações Finais, Capítulo 5, são apresentadas as interpretações dos resultados obtidos quanto aos aspectos sistemáticos e taxonômicos e dos dados paleoambientais.

As Referências Bibliográficas são apresentadas duas vezes, uma após o Material e Métodos, constituindo o Capítulo 3, incluindo os trabalhos citados até este capítulo e outra, após as Considerações Finais, com bibliografia citada neste capítulo, correspondendo o Capítulo 6.

Nos Anexos são incluídas as cartas de recebimento dos demais artigos da tese (Artigos II e IV), bem como resumos de trabalhos apresentados em eventos científicos e outros artigos e/ou capítulos de livros publicados durante o período de execução da Tese.

# 1 INTRODUÇÃO

Como considerações prévias ao presente trabalho apresentam-se algumas particularidades sobre a Ordem Squamata Opper, 1811, bem como o arranjo cladístico dos principais grupos de lagartos e de serpentes com ênfase no registro fóssil mundial (com exclusão da América do Sul, ver item 1.3).

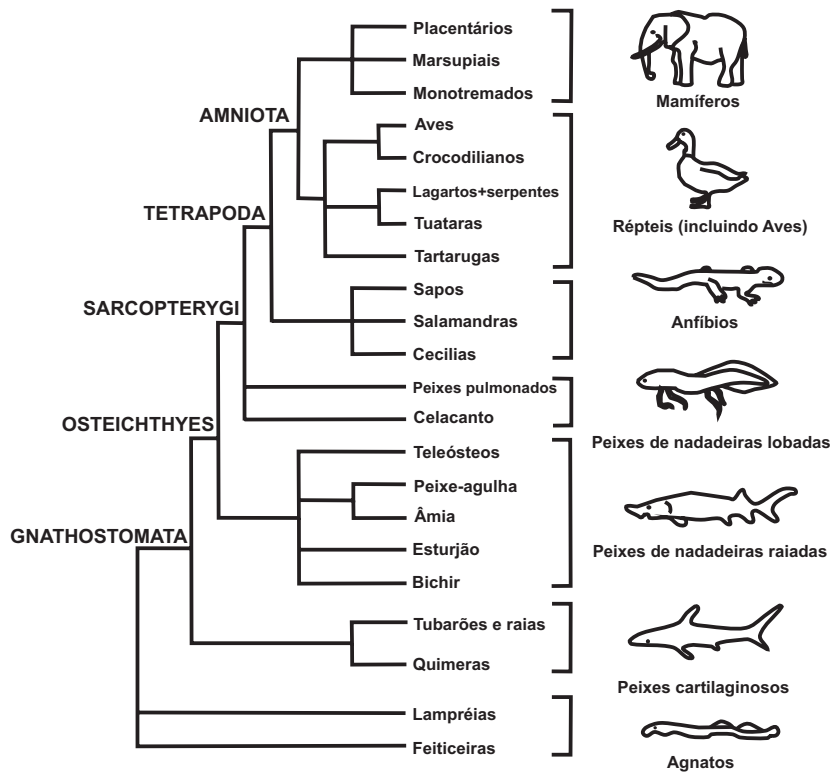
## 1.1 Ordem SQUAMATA Opper, 1811

Os Squamata modernos incluem lagartos (~ 4900 ssp.), anfisbênias (~200 ssp.) e serpentes (~3070 ssp.) e são um grupo morfologicamente e ecologicamente diversificado com um rico registro fóssil (CONRAD, 2008). Juntamente com as duas espécies de tuataras (Sphenodontida) da Nova Zelândia formam o clado Lepidosauria (GAUTHIER *et al.*, 1988; POUGH *et al.*, 1998; CONRAD, 2008, FIG. 1). Os escamados estão distribuídos por todos os continentes, exceto Antártida. Esta ampla distribuição, em regiões tropicais, subtropicais, áridas e frias, evidencia grande flexibilidade ecológica, fisiológica e comportamental, o que é corroborado pela grande diversidade de espécies, constituindo o maior grupo de répteis vivos (exceto Aves) (ZUG *et al.*, 2001).

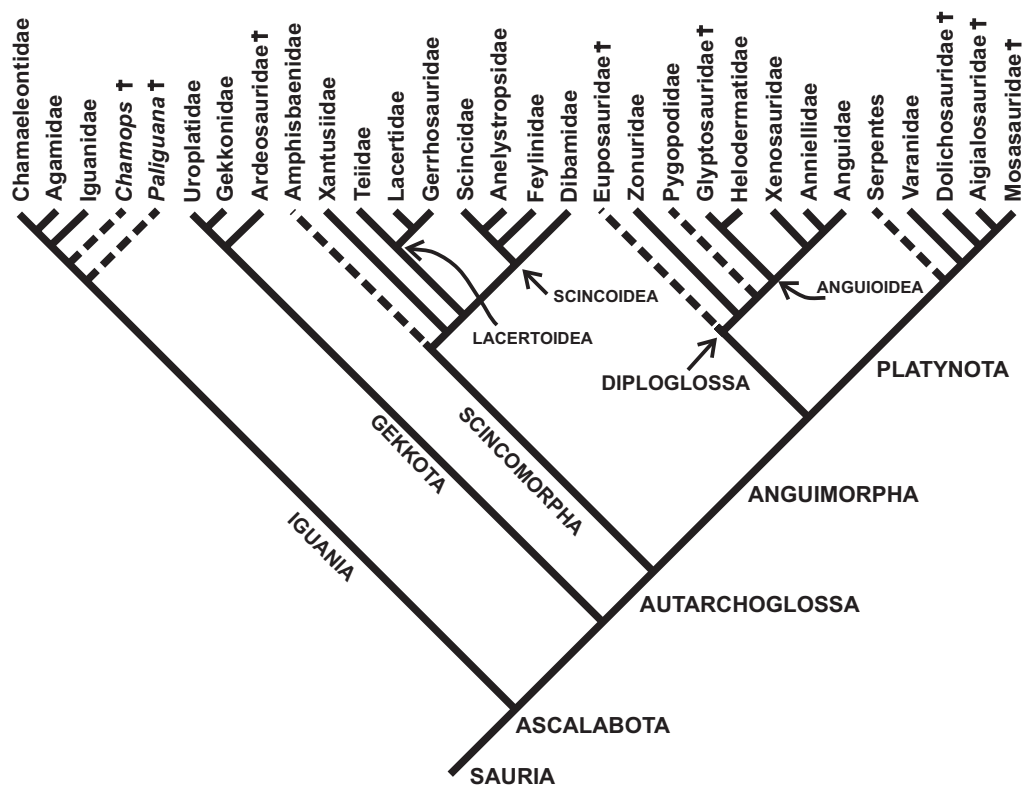
No primeiro trabalho sobre a classificação dos escamados intitulada “*Classification of the lizards*”, CAMP (1923, FIG. 2) incluiu táxons recentes e alguns grupos fósseis, resultando em um tipo de árvore filogenética comparável a um cladograma, identificando inúmeros grupos que atualmente também são corroborados na maioria das análises cladísticas (CONRAD, 2008). Posteriormente, alguns autores, tais como ROMER (1956), ESTES (1983), e CARROLL (1988a, b), realizaram esquemas de inter-relações dos escamados muito semelhantes com a proposta de CAMP (1923); entretanto, diversos grupos foram subdivididos e alocados em distintas “infra-ordens”. As interpretações de ROMER (1956) e CARROLL (1988a, b) dividiram os escamados em duas linhagens, os Lacertilia (lagartos e anfisbênias) e as Serpentes (cobras). As anfisbênias foram posicionadas em um grupo próprio, os Amphisbaenia (GANS, 1978).

O primeiro trabalho de cunho cladístico para Squamata foi realizado por ESTES *et al.* (1988, FIG. 3), baseado em mais de 148 caracteres, atribuindo *status* de monofilia ao grupo. Segundo a classificação dos autores supracitados, os Squamata são





**FIGURA 1.** Relações filogenéticas entre os grupos de vertebrados, baseado em dados morfológicos mais fósseis (modificado de MEYER & ZARDOYA, 2003; POUGH *et al.* 1998).



**FIGURA 2.** História e evolução dos escamados (“*skiogram*”) de CAMP (1923), a maioria dos níveis taxonômicos ainda é utilizada em análises filogenéticas recentes (retirado e modificado de CONRAD, 2008).

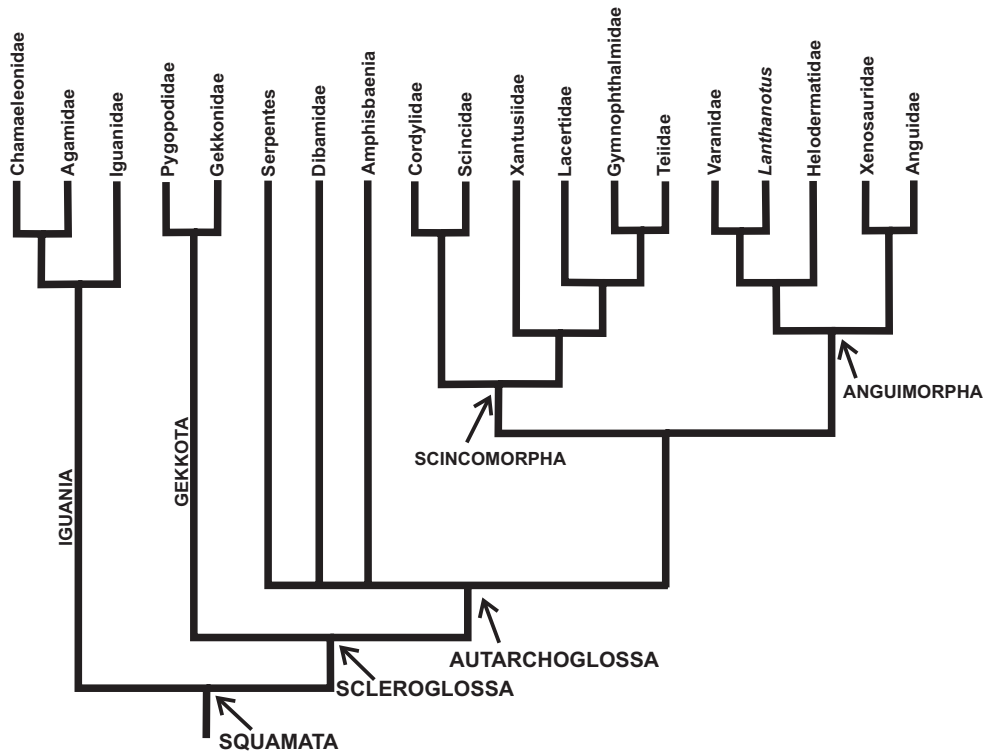


FIGURA 3. Hipótese de relações filogenéticas entre os Squamata, baseado em dados morfológicos de ESTES *et al.*, (1988).

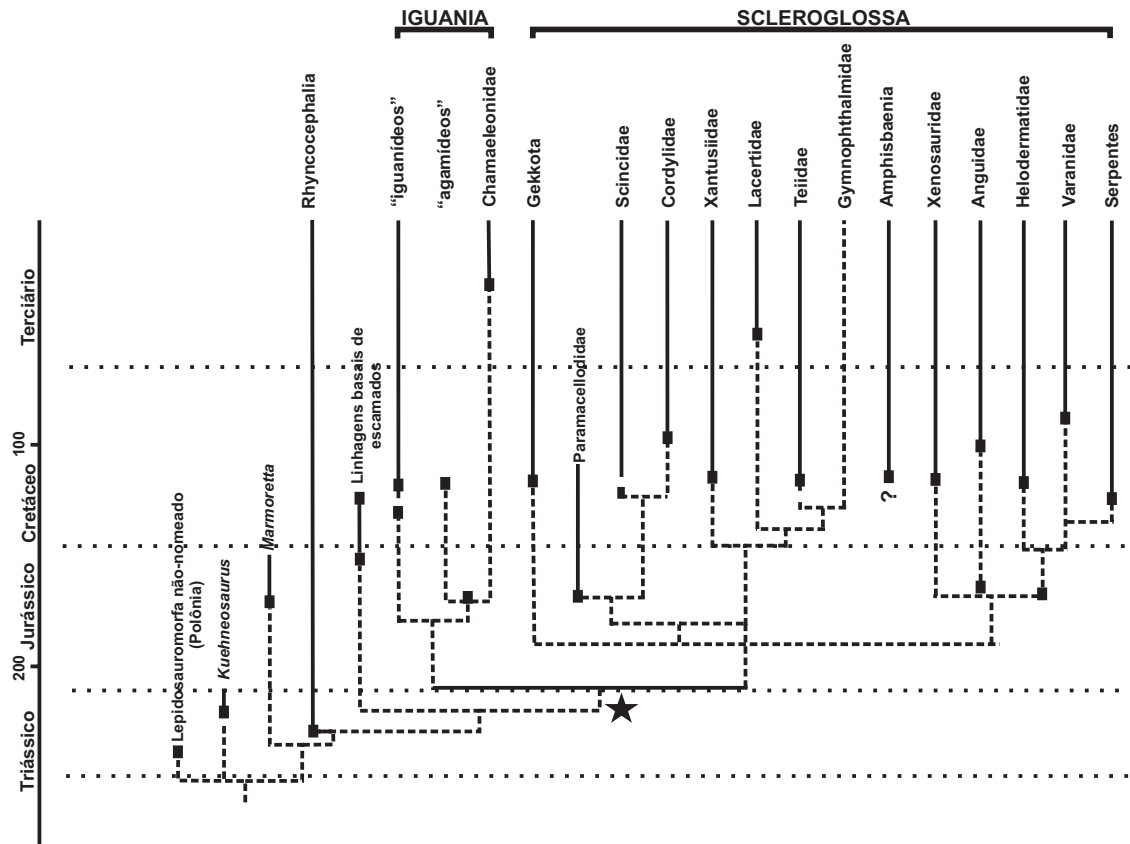


FIGURA 4. Diagrama filogenético demonstrando hipótese de relações entre as maiores linhagens de Lepidosauromorpha através do tempo geológico (modificado e retirado de EVANS, 2003).

subdivididos em dois grandes clados: os Iguania (e.g. iguanas, camaleões) e os Scleroglossa (todos os demais lagartos, incluindo anfisbênias e serpentes). Esta proposta mostrou que os lagartos não formam um grupo monofilético, e seriam parafiléticos ainda que anfisbênias e serpentes fossem excluídas. Assim, nomes como “Lacertilia” ou “Sauria” deveriam ser evitados, pois expressariam monofiletismo (EVANS, 2003). Tendo como base esse importante estudo morfológico dos táxons recentes, diversos outros trabalhos cladísticos também reconheceram as duas principais linhagens, inclusive com a inclusão de novos táxons fósseis (e.g. WU *et al.*, 1996; EVANS & BARBADILLO 1997; LEE, 1998; LEE, 2000; LEE & CALDWELL, 2000; LEE, 2005a; mas ver TOWNSEND *et al.* 2004, VIDAL & HEDGES, 2005; KUMAZAWA, 2007; BÖHME *et al.*, 2007; ALBERT *et al.*, 2008, para interpretações baseadas em dados moleculares).

Os Iguania são representados por uma diversidade de formas, com dois subgrupos, Pleurodonta e Acrodonta (ver FROST & ETHERIDGE, 1989; FROST *et al.*, 2001); e os Scleroglossa, que compreendem os Gekkota, Scincomorpha e os Anguimorpha, bem como anfisbênias e serpentes (segundo ESTES *et al.*, 1988).

Para RIEPPEL (1988a, 1994), as relações dentro dos Squamata ainda continuam fracamente suportadas, devido à falta de clareza na posição filogenética de anfisbênias e serpentes, bem como dos Dibamidae. Apesar das relações entre os diferentes grupos de Squamata continuarem controversas, o monofiletismo dos Iguania, Gekkota e Anguimorpha é sustentado por muitos estudos morfológicos, muito embora os dados moleculares por muitas vezes sejam contraditórios por não suportarem a separação Iguania-Scleroglossa (ver LEE, 2005a; ALBERT *et al.*, 2008). Até o momento, alguns aspectos filogenéticos permanecem ainda não resolvidos, mas existe um consenso geral na topologia dos Squamata (ESTES *et al.*, 1988; GAUTHIER *et al.* 1988; EVANS, 2003; FIG. 4).

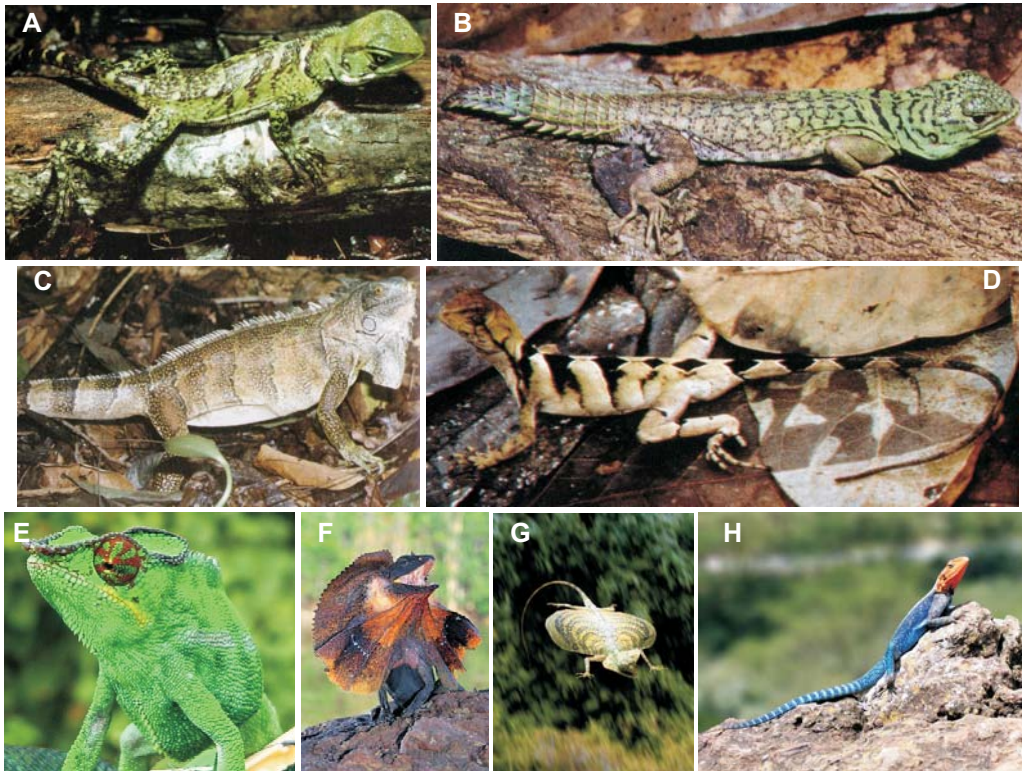
As sinapomorfias dos Squamata são numerosas (ver ESTES *et al.*, 1988; GAUTHIER *et al.*, 1988), entre estas, muitas osteológicas. Outros caracteres compartilhados pelo grupo estão nas escamas, no órgão copulatório pareado (hemipênis) e na ponta da língua bifurcada (RIEPPPEL, 1988a). Uma característica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

acinético, modificação relacionada ao hábito subterrâneo (fossorial) (EVANS, 1988). Segundo EVANS (1988), nenhum diápsido conhecido anterior ao Jurássico superior apresenta os caracteres relacionados ao cinetismo craniano. De acordo com esta autora, um grande número de fósseis do Permiano e do Triássico exibe arco temporal ventral incompleto e, em alguns casos, a redução do esquamosal, e muitos autores incluem estes fósseis dentro de Squamata.

Abaixo, serão caracterizados sucintamente os dois maiores grupos de Squamata, Iguana e Scleroglossa.

### **Iguania**

Os Iguania (FIG. 5) formam um grande e diversificado clado, cujos representantes foram por muito tempo classificados com base na morfologia dentária, com dentição tipicamente pleurodonte, em contraste com as duas famílias de dentição acrodonte, “Agamidae” e Chamaelonidae (ROMER, 1956; EVANS, 2003). Poucos caracteres diagnósticos definem o grupo, tais como frontais fusionados no embrião, constrição entre frontais e órbitas, larga plataforma do frontal que se sobrepõe aos nasais e redução dos pós-frontais (ver definição em ESTES *et al.*, 1988 e FROST & ETHERIDGE, 1989). Segundo FROST *et al.* (2001), iguânios são subdivididos em duas linhagens, Acrodonta e Pleurodonta. Os Acrodonta, distribuídos no Velho Mundo, incluem provavelmente os parafiléticos “Agamidae”, bem como os basais Chamaelonidae. Os Pleurodonta (= Iguanidae de ESTES *et al.*, 1988; FROST & ETHERIDGE, 1989), estão distribuídos pelas Américas, Fiji, Tonga e Madagascar, e são constituídos pelos Corytophanidae, Crotaphytidae, Hoplocercidae, Iguanidae, Leiocephalidae, Leiosauridae, Liolaemidae, Opluridae, Phrynosomatidae, Polychrotidae e Tropiduridae. Fósseis de iguânios, na grande maioria são bastante fragmentados, tanto de pleurodonte quanto de acrodonte, e os mais antigos registros conhecidos são do Triássico superior e Jurássico médio da Índia (EVANS *et al.*, 2000, 2002; DATTA & RAY, 2006), além dos registros para o Cretáceo da Mongólia, China, América do Norte, França e Brasil (e.g. ESTES & PRICE, 1973; ESTES, 1983; BORSUK-BIAŁYNICKA & MOODY, 1984; BORSUK-BIAŁYNICKA & ALIFANOV, 1991; GAO & FOX, 1991; GAO & HOU, 1995, 1996; RAGE, 1999; GAO & NORELL, 2000; EVANS, 2003; CONRAD & NORELL, 2007).



**FIGURA 5.** Alguns representantes de Iguania: A-D, pleurodotes (A, Hoplocercidae; B, Tropiduridae; C, Iguanidae; e D, Leiosauridae); E-H, acrocontes (E, Chamaeleonidae; F-H, “Agamidae”).



**FIGURA 6.** Alguns representantes de Gekkota: A, Gekkonidae; B, Pigopodidae.



**FIGURA 7.** Alguns representantes de Scincomorpha: A e B, Teiidae; C, Scincidae.



**FIGURA 8.** Alguns representantes de Anguimorpha: A, Varanidae; B, Helodermatidae; C e D, Anguidae.

Os mais antigos fósseis de lagartos acrodontes são da Índia, provenientes das Formações Tiki (Triássico superior) e Kota (Jurássico inferior e médio), que fornecem evidências sobre a origem de iguânios acrodontes antes da fragmentação do Gondwana (ver EVANS, 2003; DATTA & RAY, 2006). No Jurássico superior da França, o fóssil *Euposaurus* (COCUDE-MICHEL, 1963; HOFFSTETTER, 1964) foi relacionado aos “Agamidae”, entretanto, de acordo com ESTES (1983) e EVANS (2003), não se trata de um iguânio acrodonte, e o holótipo é considerado um lagarto pleurodonte indeterminado, enquanto espécimes que exibem dentição acrodonte são esfenodontídeos juvenis (EVANS, 1994, 2003). Os Priscagamidae, iguânios extintos que exibem similaridades aos recentes “Agamidae”, são registrados no Cretáceo superior na região do Deserto de Gobi da Mongólia, e, juntamente com os registros de iguânios não acrodontes, indicam uma importante radiação do grupo no Cretáceo superior da Laurásia (ver BORSUK-BIAŁYNICKA & MOODY, 1984; ALIFANOV, 2000; GAO & NORELL, 2000). Registros adicionais de iguânios são provenientes do Cretáceo médio da Mongólia (acrodontes, ALIFANOV, 1993) e Ásia Central (táxons indeterminados, GAO & NESSOV, 1998).

### **Scleroglossa**

Os Scleroglossa compreendem três clados: Gekkota, Scincomorpha e Anguimorpha (ESTES *et al.*, 1988). Eles são caracterizados pelas seguintes sinapomorfias: escamosal na forma de um taco de hóquei (“hockey-stick”), no qual o processo dorsal é perdido (exceto em alguns teídeos); borda ventral do frontal bem acentuada; borda posterior do processo retroarticular “torcida” obliquamente, e outras características adicionais (GAUTHIER *et al.*, 1988; RIEPPEL, 1994; e para diferentes hipóteses de relações ver EVANS, 2003; TOWNSEND *et al.*, 2004; ALBERT *et al.*, 2008).

O clado Gekkota (FIG. 6) apresenta táxons especializados de hábitos escaladores e noturnos, os Gekkonidae (lagartixas), além dos ápodes Pigopodidae da Austrália (ver KLUGE, 1987). A monofilia do grupo foi corroborada por muitos caracteres, alguns destes pedomórficos (ver ESTES, 1983; ESTES *et al.*, 1988). De acordo com RIEPPEL (1994), a pedomorfose foi um dos fatores determinantes na diversificação do grupo, especialmente nos Gekkonidae.

Tradicionalmente, duas famílias extintas, Ardeosauridae e Bavarisauridae, são classificadas como pertencentes aos Gekkota (HOFFSTETTER, 1964, 1966; ESTES, 1983). Entretanto, estudos recentes mostraram que *Ardeosaurus* é possivelmente um Scincomorpha (MATEER, 1982; EVANS, 1993), e *Bavarisaurus* não é um Gekkota, e provavelmente relacionado tanto aos Scincomorpha quanto aos Anguimorpha (EVANS, 1993, 1994; GAO & NORELL, 2000). *Eichstaettisaurus* é o fóssil mais conhecido de Gekkota para o Jurássico (EVANS, 1993; GAO & NORELL, 2000), além de vértebras possivelmente de Gekkota, descritas para o Jurássico médio da Grã-Bretanha (EVANS, 1998). Fóssis tipo-*Eichstaettisaurus* são registrados também para o Cretáceo da Espanha e para o Cretáceo médio da Itália (EVANS *et al.*, 2004). Registros complementares do grupo são do Cretáceo médio e superior da Mongólia (ALIFANOV, 1989; GAO & NORELL, 2000).

Os Scincomorpha, juntamente com os Anguimorpha, constituem os Autarchoglossa, que como grupo é suportado por poucas e problemáticas características (ver RIEPPEL, 1994). Os Scincomorpha (FIG. 7) são os típicos lagartos (e.g. Scincidae, Cordylidae, Lacertidae, Teiidae), caracterizados por pré-frontais separados dos nasais pelo prolongamento do processo lateral do frontal, pela extensão ventral do parietal até a altura do epiterigóide, pela exposição lateral do coronóide e um processo ântero-ventral muito longo do púbis (embora estes caracteres não estejam presentes em todos os Scincomorpha, nem apenas nestes) (RIEPEL 1994). Para ESTES *et al.* (1988) os Scincomorpha são divididos em Scincoidea e Lacertoidea, mas a monofilia do grupo foi recentemente contestada e modificada (LEE, 1998, 2000, 2005a, 2005b; LEE & CALDWELL, 2000; TOWNSEND *et al.*, 2004; VIDAL & HEDGES, 2005). LEE (1998) e LEE & CALDWELL (2000), e outros autores sugeriram que os Scincomorpha são parafiléticos em relação aos clados Gekkota-Amphisbaenia-Dibamidae e Anguimorpha, representando três ou quatro linhagens distintas. Embora existam incongruências em várias propostas cladísticas, tradicionalmente, os Lacertoidea (Xantusiidae, Lacertidae, Teiidae e Gymnophthalmidae) compartilham a extensão do músculo adutor da mandíbula para dentro do canal de Meckel; e os Scincoidea (Scincidae e Cordylidae) são caracterizados por ossos palpebrais, osteodermas bem desenvolvidos e sobreposição do processo póstero-dorsal do dentário na superfície ântero-lateral do coronóide (ver ESTES *et al.*, 1988).

O registro fóssil de Scincomorpha é bastante rico e diversificado para o Mesozóico da Laurásia (Jurássico médio ao Cretáceo superior), com raros

representantes no Gondwana, com muitos fósseis basais representados por fragmentos mandibulares para os quais a atribuição taxonômica torna-se bastante difícil. Porém, alguns grupos fósseis tradicionalmente reconhecidos, como os Paramacellodidae, provêm do Jurássico médio da Grã-Bretanha, Jurássico superior da América do Norte, Kazaquistão, Portugal, Tanzânia e China; além de presentes no Cretáceo inferior da Grã-Bretanha, Espanha, Rússia, Mongólia, Marrocos, América do Norte e Japão (EVANS, 2003). Esta família já foi relacionada aos cordilídeos, mas recentemente novos estudos alocaram os representantes deste grupo como táxon-irmão de Scincidae+Cordylidae (EVANS & CHURE, 1998b; REYNOSO & CALLISON, 2000). No mínimo três famílias extintas de Scincomorpha foram relacionadas aos recentes Teiidae por diferentes autores, como os Polyglyphanodontidae, Macrocephalosauridae e Adamisauridae, cujos fósseis são registrados para o Cretáceo superior da Ásia e América do Norte, representados por grandes formas (GILMORE, 1940, 1942, 1943a, b; SULIMSKI, 1975; ALIFANOV, 1993; 2000; GAO & FOX, 1991; NYDAM, 1999; GAO & NORELL, 2000; NYDAM *et al.*, 2007). A classificação dessas famílias continua ainda problemática (ver GAO & NORELL, 2000), mas uma recente análise cladística mostrou que esses lagartos fósseis formam um grupo monofilético, os Borioteiioidea, que é táxon-irmão dos atuais Teiioidea (Teiidae-Gymnophthalmidae) (NYDAM *et al.*, 2007).

Os Anguimorpha (FIG. 8) são largamente reconhecidos como um grupo monofilético (e.g. ESTES 1983; BORSUK-BIALYNICKA 1984; ESTES *et al.* 1988; EVANS & BARBADILLO 1998; EVANS & CHURE 1998; GAO & NORELL 1998; LEE 1998; CALDWELL 1999a, b; MACEY *et al.* 1999; Evans *et al.*, 2006). Segundo alguns autores (ESTES *et al.*, 1988; GAO & NORELL, 1998; CONRAD, 2006) não há consenso entre as recentes análises cladísticas para o grupo, embora tradicionalmente os Anguimorpha compreendam os “Anguioidea” (Anguidae + Xenosauridae) e os Varanoidea ou Platynota (Helodermatidae, *Lanthanotus*, varanídeos e fósseis relacionáveis), onde o *status* de “xenosaurídeos” (*Xenosaurus* e *Shinisaurus*) é mais problemático, com alguns autores reconhecendo-os como táxons irmãos (e.g. ESTES *et al.* 1988; RIEPPEL, 1994; GAO & NORELL 1998), com o que discordam (e.g. CONRAD 2006, 2008; TOWNSEND *et al.* 2004). Os trabalhos de GAO & NORELL (1998, 2000), reconhecem pelo menos quatro clados distintos em Anguimorpha, que incluem Carusioidea, Platynota, Varanoidea e Monstersauria. O trabalho morfológico de CONRAD (2008) acerca da filogenia dos escamados reconhece estes quatro subgrupos

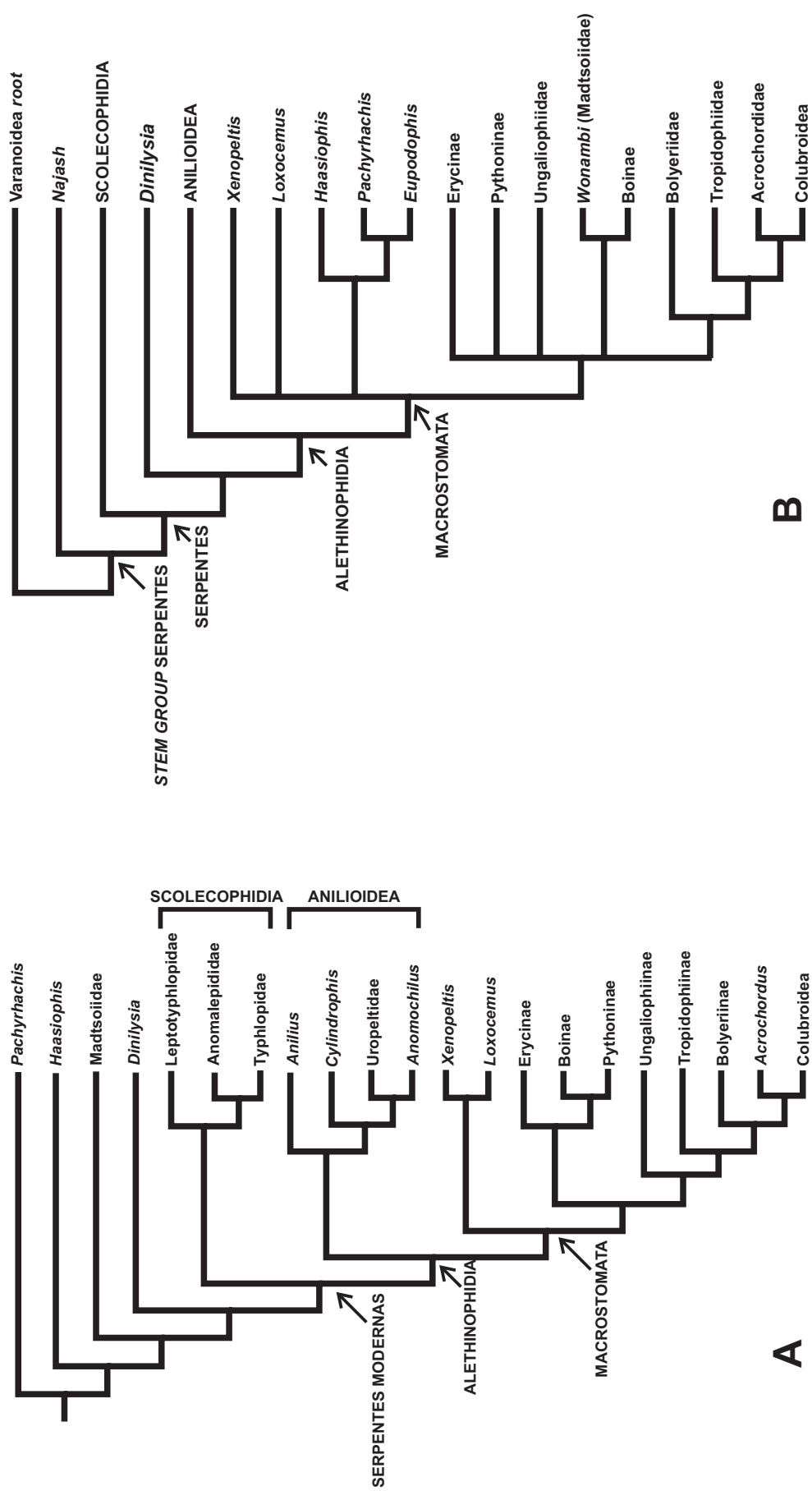


dentro de Anguimorpha, onde o clado que inclui tanto os anguióideos quanto os varanóideos (e fósseis relacionados) foi chamado de Anguiformes. Neste, três grandes grupos são novamente reconhecidos, os Carusoidea, Anguidae e Platynota. Os Carusoidea são representados por três formas extintas, além do gênero recente, *Xenosaurus*, e são registrados no Cretáceo superior e Paleógeno inferior da América do Norte, onde são representados por dois gêneros extintos, *Exostinus* (ESTES, 1983; GAO & FOX, 1996; GAO & NORELL, 1998) e *Restes* (GILMORE, 1942; GAUTHIER, 1982; ESTES, 1963, 1975; GAO & NORELL, 1998). No Cretáceo superior da América do Norte e da Ásia Central, são representados pelo extinto *Carusia* (ver GAO & NORELL, 1998; GAO & NORELL, 2000). Os registros mais antigos de Anguidae datam do Cretáceo superior da América do Norte, com grande diversificação durante o Paleógeno inferior da Laurásia e América do Norte (ver GAUTHIER, 1982; ESTES, 1983), onde são representados pelas subfamílias recentes Anguinae e Diploglossinae, além dos extintos Glyptosaurinae (ver CONRAD, 2006, 2008 para os inúmeros táxons fósseis). Os Platynota incluem os Shinisauria (*Shinisaurus* mais táxons fósseis relacionáveis), representados no Cretáceo Inferior e superior da China, Mongólia e Uzbequistão (ver EVANS & WANG, 2005); e os Varanoidea (Helodermatidae, *Lanthanotus*, varanóideos e mosassauros), com um amplo registro fóssil a partir do Cretáceo superior da Mongólia, Europa e América do Norte. Entre os varanóideos aquáticos extintos, os mosassauros, aigilossauros, e dolichossauros formam os Mosasauria (ou Mosasauroidae) (CAMP, 1923; NOPSCA, 1923; MCDOWELL & BOGERT, 1954; BORSUK-BIAŁYNICKA, 1984; LEE, 1997; GAO & NORELL, 1998; LEE & CALDWELL, 2000), que como grupo alcançou uma grande diversidade taxonômica no Cretáceo superior (CALDWELL, 1996).

A maioria dos trabalhos cladísticos aloca serpentes dentro dos Mosasauria, embora ainda persistam grandes discussões acerca da ancestralidade de serpentes dentro de algum subgrupo de lagartos (RIEPPPEL, 1988a, b; CALDWELL & LEE, 1997; LEE, 1997, 1998; LEE & CALDWELL, 1998, 2000; CALDWELL, 1999a, b; LEE *et al.*, 1999; RAGE & ESCUILLIÉ, 2000; COATES & RUTA, 2000; RIEPPPEL & ZAHER, 2000a, b; TCHERNOV *et al.*, 2000). Entretanto, para ESTES *et al.* (1988), tanto os Dibamidae, Amphisbaenia e Serpentes são considerados táxons de posição filogenética incerta dentro de Scleroglossa, e segundo alguns autores, as inter-relações destes três grupos dentro de Squamata ainda não foram resolvidas de forma satisfatória (RIEPPPEL 1994; RIEPPPEL & ZAHER, 2000a). Todavia, em relação à ancestralidade de

serpentes, ainda não foram descartadas hipóteses de relação entre serpentes e anfisbênias (LEE 1997; RIEPPEL & ZAHER 2000a, b; TCHERNOV *et al.* 2000; RIEPPEL & KEARNEY 2001; LEE & SCANLON, 2002; RIEPPEL *et al.* 2003), bem como de serpentes com os varanóideos (RIEPPPEL & ZAHER, 2000a; TCHERNOV *et al.*, 2000; LEE & SCANLON, 2002). Essas distintas propostas de ancestralidade para serpentes geralmente estão associadas às hipóteses ecológicas, nas quais o ambiente da serpente primitiva teria propiciado a modificação na forma do corpo, podendo ter sido num ambiente marinho (ancestralidade mosassauróidea) ou fossorial/terrestre (afinidade com as anfisbênias e/ou varanóideos).

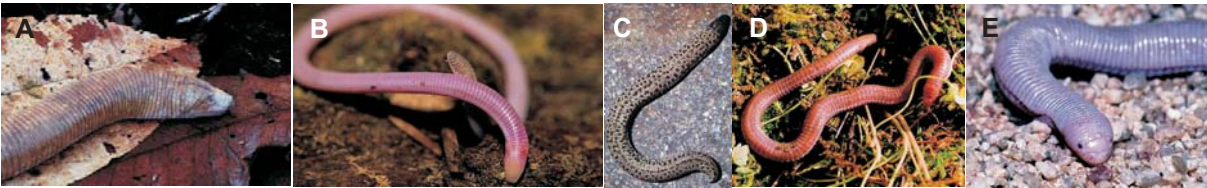
Em relação à classificação das serpentes modernas, elas são consideradas um grupo monofilético, que inclui dois táxons-irmãos, Scolecophidia e Alethinophidia (FIG. 9A, B) (LEE, 1997; TCHERNOV *et al.*, 2000; RIEPPEL & ZAHER. 2000a, b; LEE & SCANLON, 2002; VIDAL & HEDGES, 2002, 2004). Os Scolecophidia (FIG. 10) são pequenas serpentes, de hábitos fossoriais, vulgarmente conhecidas como “cobras cegas”, pela redução dos olhos, que em geral são recobertos por uma escama semitransparente. Inclui três famílias: Leptotyplodidae, Typhlopidae e Anomalepididae, todas elas com escasso e pobre registro fóssil, devido ao pequeno tamanho e pela fragilidade dos ossos, e encontrados a partir do Eoceno da Europa (RAGE, 1987). Os Alethinophidia (FIG. 10) são muito mais diversificados na aparência, habit e número de espécies, além das dimensões maiores do que os Scolecophidia. Aletinofídeos são tradicionalmente subdivididos em dois clados, Anilioidea e Macrostromata. Entre os aletinofídeos basais, os anilióideos são representados por *Anilius*, *Anomochilus*, *Cylindrophis*, e uropeltíneos, um grupo potencialmente parafilético, porque a monofilia do grupo está fracamente sustentada (LEE & SCANLON 2002). Anilioidéos são caracterizados por se alimentarem de presas relativamente pequenas, que geralmente não excedem o diâmetro de suas cabeças (GREENE 1983). Serpentes avançadas, os Macrostromata (RIEPPPEL, 1988b; LEE & SCANLON, 2002; RIEPPEL & ZAHER, 2000a, b; VIDAL & HEDGES, 2002, 2004), são caracterizados pela alta capacidade de ingerir presas superiores ao diâmetro de suas cabeças (GREENE, 1983). Incluem-se neste grupo os Xenopeltinae (*Loxocemus* + *Xenopeltis*), Booidea (Erycinae, Boinae e Phytoninae), e as serpentes avançadas (“advanced snakes”), constituídas pelos Ungaliophiinae, Tropicophiinae, Bolyeriinae, e Caenophidia (*Acrocordus*+Colubroidea) (LEE & SCANLON, 2002).



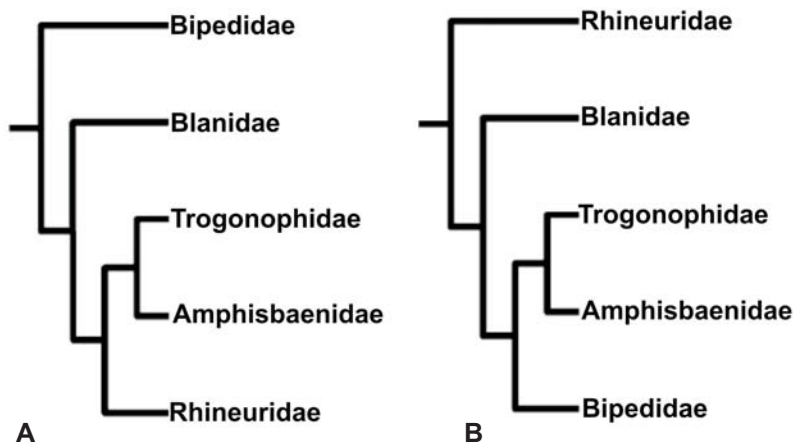
**FIGURA 9.** Duas hipóteses filogenéticas para Serpentes principalmente baseadas em dados morfológicos, mais fósseis: A, LEE & SCANLON (2002) e B, APESTEGUÍA & ZAHER (2006).



**FIGURA 10.** Alguns representantes de Serpentes: A-C, Scolecophidia; D-I, Alethinophidia (D, Anilioidea; E-I, Macrostromata).



**FIGURA 11.** Alguns representantes de Amphisbaenia: A, Amphisbaenidae; B, Rhineuridae; C, Trogonophidae; D, Blanidae; E, Bipedidae.



**FIGURA 12.** Relações filogenéticas entre as famílias de Amphisbaenia: A, KERNEY (2003) e B, KEARNEY & STUART (2004).

As serpentes mais antigas conhecidas são registradas a partir do Cretáceo inferior, embora a antiguidade delas pudesse, supostamente, remeter-se ao final do Jurássico (RAGE, 1984), apesar de nenhum fóssil ter sido encontrado até agora.

Os Simoliopheidea são as mais antigas serpentes conhecidas, representados por *Lapparentophis defrennei* do Cretáceo inferior da Argélia. Em extratos marinhos do Cenomaniano da Europa e África (Cretáceo médio) foram encontradas vértebras atribuídas ao gênero *Simoliophis* (RAGE, 1987). Devido a certas peculiaridades vertebrais, esses dois táxons teriam posição filogenética incerta, e são indicados como Serpentes *incertae sedis* por RAGE & WERNER (1999). A primeira radiação de serpentes deu-se posteriormente, no Cretáceo superior, representadas pela enigmática *Dinilysia* (América do Sul), os Madtsoiidae (América do Sul, Madagascar e Níger), anilióideos, (América do Norte e Sul), e Boidae (América do Norte e Sul, Índia, Portugal), além dos extintos Palaeopheidae no Marrocos (RAGE, 1984; 1987; ALBINO, 2007). Cabe ressaltar que o registro de Boidae para a América do Sul durante o Cretáceo superior não foi ainda corroborada, sendo então seu registro duvidoso (ver item 1.3, ALBINO, 2007).

Os Amphisbaenia e Dibamidae são escamados que apresentam hábito de vida subterrânea (fossorial). Muitas anfisbênias são ápodes, embora o gênero *Bipes* (América Central) possua os membros anteriores bem desenvolvidos. O clado é atualmente dividido em cinco famílias, Amphisbaenidae, Rhineuridae, Bipedidae, Trogonophidae e Blanidae (KEARNEY, 2003; KEARNEY & STUART, 2004; FIG. 11 e 12).

Os fósseis de anfisbênias exibem uma grande restrição geográfica comparada com as formas recentes, com o predomínio principalmente na região oeste dos Estados Unidos (ESTES, 1983). *Hodzhakulia magna*, do Cretáceo inferior do Uzbequistão (NESSOV, 1985), foi proposto como tendo afinidades com as anfisbênias por NESSOV & GAO (1993). Contudo, de acordo com KEARNEY (2003), este espécime é bastante fragmentário e sua afinidade com o grupo é incerta. No Mioceno da África foram reconhecidos dois gêneros extintos, *Lophocranion* e *Listromycte* (CHARIG & GANS, 1990). Para o Oligoceno da França, várias vértebras foram atribuídas ao gênero fóssil *Omoiotyphlops* (ver KEARNEY, 2003). De acordo com KEARNEY (2003), quase todos os fósseis de anfisbênias são correlacionáveis à espécie

recente *Rhineura floridana*, que ocorre na Flórida, Estados Unidos, alocados na família Rhineuridae.

Os raros e pouco conhecidos Dibamidae (*Anelytropsis* e *Dibamus*) continuam com posição filogenética indefinida, e alguns estudos os relacionaram com as anfisbênias (RIEPPPEL, 1984, 1988a; GREER, 1985; HALLERMAN, 1998; LEE, 1998; REYNOSO, 1998; RIEPPPEL & ZAHER, 2000a, b; KEARNEY, 2003; KEARNEY & STUART, 2004). Tanto Amphisbaenia e Dibamidae são clados bastante problemáticos, e como dito anteriormente, as análises recentes relacionam ambos os grupos alternativamente com as Serpentes (e.g. HALLERMANN, 1998; RIEPPPEL & ZAHER, 2000a, b), aos Gekkota (LEE, 1998; CALDWELL, 1999b; LEE & CALDWELL, 2000), ou aos Teiidae (WU *et al.*, 1993, 1996; KEARNEY, 1999).

## 1.2 Identificação dos Squamata fósseis

Com algumas poucas exceções, os Squamata são animais pequenos, e seu esqueleto é geralmente muito frágil, assim dependendo de ambiente deposicional adequado para sua preservação, além de uma estratégia apropriada para a coleta (e.g. *screen washing*, EVANS, 2003; HSIU, 2007a).

Muitos fósseis são peças isoladas, geralmente muito fragmentadas, o que dificulta sua atribuição taxonômica, bem como os estudos morfológicos, de evolução e cladísticos. Muitos fósseis de lagartos, por exemplo, são fragmentos de dentários e maxilares, ao contrário do que acontece com as serpentes, que têm o registro praticamente restrito a vértebras, sendo raros os restos cranianos, pela sua fragilidade. As dificuldades envolvidas no estudo de vértebras de serpentes são amplamente reconhecidas, devido à alta variabilidade morfológica, tanto entre os táxons quanto dentro do mesmo táxon, visto que os indivíduos variam tanto ontogenicamente quanto topograficamente ao longo da coluna vertebral (LaDUKE, 1991a; CAMOLEZ, 2006). Já as anfisbênias são geralmente limitadas a fragmentos cranianos e apresentam um pobre registro fóssil quando comparado com os demais escamados.

Para sua identificação, os fósseis necessitam de estudos comparativos com as espécies recentes. Para tanto, necessita-se de coleções osteológicas comparativas bastante extensas. Entretanto, o estudo comparativo também apresenta limitações, pois muitos estudos taxonômicos neontológicos não se baseiam na osteologia.

Muitos trabalhos contribuíram para o conhecimento osteológico e anatômico de táxons recentes e fósseis. Para os lagartos, os principais trabalhos são de OELRICH (1956), BARBERENA *et al.* (1970), PRESCH (1970, 1974), KRAUSE (1978a, b), ESTES (1983), ALVAREZ *et al.* (1987), SULLIVAN & ESTES (1997), TEDESCO *et al.* (1999), TORRES-CARVAJAL (2002), BELL *et al.* (2003); CONRAD (2004, 2006), e BEVER *et al.* (2005). Para as serpentes, os principais são os de AUFFENBERG (1963), HOFFSTETTER & GASC (1969), RAGE (1984, 1998, 2001), LaDUKE (1991a, b), HOLMAN (2000), SZYNDLAR & RAGE (2003), e RIEPPEL, (2007). E, para anfisbênias, são os ZANGERL (1944, 1945), ESTES (1983), TORRES & MONTERO (1998a, b), BAILON (2000), KEARNEY (2002, 2003), e MAISANO *et al.* (2006).

### 1.3 Registro fóssil de lagartos e serpentes na América do Sul

Neste continente, lagartos e serpentes são registrados desde o Cretáceo inferior até o Pleistoceno superior-Holoceno, sendo os fósseis originários da Argentina, Bolívia, Brasil, Colômbia, Equador, Peru, Uruguai e Venezuela (ALBINO, 1994a, 1996a, 2007; TAB. 1). Embora o registro seja geograficamente amplo, o material é ainda pouco conhecido devido ao precário estado de preservação de muitos espécimes, e por se constituírem na maioria de fragmentos.

Além destes registros, as anfisbênias são todas do intervalo Plioceno/Pleistoceno de localidades da Argentina, Bolívia e Brasil (HOFFSTETTER, 1968; GANS & MONTERO, 1998; TORRES & MONTERO, 1998a, b; SCANFERLA *et al.*, 2006; CAMOLEZ, 2006). Já o registro de mosassauros é restrito ao Cretáceo superior da Colômbia, Chile, Peru, Brasil, Argentina (ver GASPARINI, 2001a, b; ALBINO, 2007), e especialmente da Antártica (MARTIN *et al.*, 2002). O registro de anfisbênias e mosassauros não será tratado em detalhe, pois o estudo se restringe aos lagartos e serpentes da América do Sul.

Os registros prévios de lagartos para o Jurássico da Argentina, *Protolacerta patagonica* (CASAMIQUELA, 1975) e *Neorotodactylus leonardii* (CASAMIQUELA, 1962, 1980), foram removidos do clado Squamata por ESTES (1983) devido aos fósseis não apresentarem nenhuma semelhança com o grupo. Outro lagarto, *Dicarlesia incognita* foi descrito para o Cretáceo inferior da Argentina, e foi

considerado por ESTES (1983) *nomen dubium* devido ao fato de que a ilustração original de HUENE (1931, 1932) não mostra caracteres diagnósticos.

## **Cretáceo**

Os primeiros fósseis inquestionáveis de Squamata para a América do Sul são do Cretáceo, e procedem do Brasil, Argentina, Bolívia e questionavelmente no Chile.

O registro fóssil para o Cretáceo do Brasil é extremamente limitado, representado por poucos lagartos e possivelmente por duas serpentes (CANDEIRO, 2007). O primeiro lagarto formalmente descrito para o Cretáceo superior do Brasil foi *Pristiguana brasiliensis* da Formação Marília (Grupo Bauru). Originalmente proposto como uma forma intermediária entre iguanídeos e teídeos, porém com mais afinidades aos iguanídeos, pela presença de forâmen parietal no limite frontoparietal, dentes altos e colunares, e pouca amplitude da abertura do canal de Meckel (e.g. ESTES & PRICE, 1973). Entretanto, para ETHERIDGE & De QUEIROZ (1988) *Pristiguana* seria um táxon com posição filogenética incerta entre os demais Squamata. Dois escamados basais do Cretáceo inferior da Bacia do Araripe foram recentemente descritos: *Olindalacerta brasiliensis* (EVANS & YABUMOTO, 1998) e *Tijubina pontei* (BONFIM-JÚNIOR & MARQUES, 1997), os mais antigos da América do Sul, sendo filogeneticamente relacionados com a ancestralidade dos Squamata (EVANS & YABUMOTO, 1998; BONFIM-JÚNIOR & MARQUES, 1997; BONFIM-JÚNIOR & ÁVILLA, 2002). Segundo EVANS & YABUMOTO (1998) e KELLNER (1998), também para a Bacia do Araripe, haveria outro espécime de lagarto, ainda não estudado. Recentemente, CANDEIRO *et al.* (2009) registraram a presença de um pequeno lagarto indeterminado para a Formação Marília, Cretáceo superior do Grupo Bauru.

Serpentes são escassamente registradas para o Cretáceo superior do Brasil. Para a Formação Adamantina, ZAHER *et al.* (2003) reportaram fragmentos vertebrais de um Anilioidea indeterminado, segundo os autores, a mais antiga serpente brasileira. Entretanto, este material ainda não foi formalmente descrito. Ainda para a Formação Adamantina, uma única vértebra de serpente ainda não estudada foi referida por BERTINI (1994). Mais recentemente, HSIU *et al.* (2009a) apresentaram dois fragmentos vertebrais de Madtsoiidae para a Formação Itapecuru, Cretáceo médio



(Albiano-Cenomaniano inferior), do Estado do Maranhão, que representa a ocorrência mais antiga desta família na América do Sul.

Lagartos fósseis do Cretáceo superior da Argentina são muito escassos, e representados por dois táxons. Para a Formação Anacleto, ALBINO (2002) reportou uma mandíbula incompleta com dentário robusto, com seis grandes dentes aparentemente unicuspidados e de implantação subpleurodonte, pelo que foi atribuída a um Teiidae indeterminado (mas semelhante com as formas da América do Norte e da Ásia, que atualmente não são atribuídas à família Teiidae). De acordo com ALBINO (2007), este material, ainda em estudo, é bastante similar na morfologia do dentário com a espécie fóssil brasileira *Pristiguana brasiliensis*. Recentemente, para a Formação Candeleros, APESTEGUÍA *et al.* (2005) identificaram um fragmento de um provável Iguanidae.

A fauna fóssil de serpentes do Cretáceo superior da Patagônia Argentina é muito conspícua e diversificada. São conhecidos cinco táxons distintos de serpentes, dois extintos (Dinilysiidae e Madtsoiidae), provavelmente a presença de Boidae, e de aletínofídeos basais representados pelos Anilioidea, além de uma das serpentes mais primitivas conhecidas, *Najash rionegrina*. Esta última espécie descrita por APESTEGUÍA & ZAHER (2006), é uma serpente peculiar da Formação Candeleros, devido à presença de sacro, cintura pélvica, membros posteriores robustos e funcionais, estando filogeneticamente posicionada fora do clado que inclui todas as serpentes modernas. A importância de *Najash* para a história evolutiva das serpentes se baseia principalmente no fato de que não está presente nas outras serpentes fósseis com membros posteriores (*Haasiophis*, *Pachyrhachis* e *Eupodophis*) a região sacral. Assim, segundo APESTEGUÍA & ZAHER (2006), a análise cladística mostrou que esta é a serpente mais primitiva (basal) conhecida, enquanto as serpentes marinhas do Oriente Médio estão mais próximas das serpentes macrostomatas. *Najash rionegrina* retém diversas características relacionadas a uma vida terrestre, sugerindo a hipótese de uma origem continental para as serpentes atuais (APESTEGUÍA & ZAHER, 2006).

A família Dinilysiidae, presente nas Formações Bajo de la Carpa e Anacleto, é representada pela espécie monoespecífica *Dinilysia patagonica*, cujo holótipo, descrito por WOODWARD (1901), tem o mais antigo crânio de serpente conhecido. Esta espécie foi bastante estudada (ESTES *et al.*, 1970; FRAZZETTA, 1970; HECHT, 1982; RAGE & ALBINO, 1989; CALDWELL & ALBINO, 2002; ALBINO & CALDWELL, 2003; BUDNEY *et al.*, 2006), e tem sido considerada táxon-

irmão de todas as serpentes modernas (LEE & SCANLON, 2002) ou táxon-irmão de Alethinophidia (KLUGE, 1991; RIEPPEL & ZAHER, 2000a; TCHERNOV *et al.*, 2000; ZAHER, 1998; ZAHER & RIEPPEL, 1999; ZAHER & RIEPPEL, 2002). Ambas as hipóteses alocam *Dinilysia* como uma serpente basal, anterior à origem dos Macrostromata. De acordo com CALDWELL & ALBINO (2002), *Dinilysia patagonica* era uma grande serpente com uma região auditiva semelhante à dos Aniliidae/Xenopeltidae e dos Anguimorpha na anatomia da hipapófise/intercentro.

Entre os Alethinophidia *incertae sedis*, os Madtsoiidae estão representados na Formação Los Alamitos (Cretáceo superior) por três gêneros (*Rionegrophis*, *Alamitophis* e *Patagoniophis*), com quatro espécies (ALBINO, 1986, 1987, 1994b, 2000a, 2007), todas elas descritas sobre vértebras dorsais isoladas. Além da Argentina, a família ocorre no Cretáceo Superior da Bolívia (GAYET *et al.*, 2001). Ainda na Patagônia Argentina, ALBINO (1996a, 2000a, 2007) tentou atribuir alguns restos fósseis aos Boidae. Recentemente, para a Formação Allen (Província de Río Negro) foi descrito o anilióideo *Australophis anilioides* (GÓMEZ *et al.*, 2008).

Uma única vértebra dorsal distinta de Dinilysiidae, Madtsoiidae e Boidae, foi reportada para a Formação La Colonia (ALBINO, 2000a, 2007). Segundo ALBINO (2007), este material é classificado como Serpentes *incertae sedis* por apresentar caracteres que não estão presentes em nenhuma serpente conhecida.

Para o Cretáceo inferior do Chile, há ainda um registro adicional de lagartos, porém questionável. VALENCIA *et al.* (1990) registraram o mais antigo material da família Teiidae para a Formação Colimapu, entretanto sua atribuição aos Teiidae é questionável, devido ao fato de o material nunca ter sido publicado, não existindo nenhuma evidência definitiva de teídeos no Cretáceo Inferior da América do Sul (ALBINO, 2007).

## **Paleoceno**

Durante o Cenozóico sul-americano a diversidade de escamados aumenta consideravelmente. Esta diversidade foi especialmente rica e variada durante o Paleógeno (ALBINO, 1996a).

Registros de escamados para o Paleoceno da América do Sul provêm da Argentina, Bolívia, Colômbia e Peru. Para a Argentina, HOFFSTETTER (1959) referiu um dentário da Formação Rio Chico a *Madtsoia* cf. *M. bai*. Posteriormente, ALBINO

(1993) também atribuiu novo material de *Madtsoia* para a Formação Chico. Alguns fragmentos indeterminados de Boidae foram identificados para o “Yacimiento Las Flores” (Paleoceno médio), Província de Chubut (ALBINO, 1993) e para Mina Aguilar (Paleoceno superior), Província de Jujuy (ALBINO, 1989b).

No Paleoceno inferior de Tiupampa na Bolívia, MUIZON *et al.* (1983) e RAGE (1991) atribuíram com dúvidas a presença de Iguanidae, bem como de material indeterminado de lagartos. As serpentes estão representadas por um fragmento de vértebra, que tentativamente RAGE (1991) atribuiu entre os Madtsoiidae e/ou Boidae, devido ao pobre estado de preservação do espécime. Ainda, o autor supracitado atribuiu quatro vértebras a um Tropicophiidae indeterminado para a região de Tiupampa, para onde, recentemente SCANFERLA *et al.* (2007) apresentaram novo material craniano e pós-craniano também para esta família. Além destes registros, foram reportados aniliódeos indeterminados para o Paleoceno inferior da Bolívia e Peru (MUIZON *et al.*, 1983; RAGE, 1981, 1991, 1998).

Recentemente para a Formação Cerrejón, nordeste da Colômbia, HEAD *et al.* (2009) descreveram o grande extinto Boidae *Tytanoboa cerrejonensis*, com tamanho estimado em 13 metros de comprimento e massa corporal superior a 1.000 Kg, considerada a maior serpente conhecida.

## **Eoceno**

Recentemente considerada Eoceno inferior por GELFO *et al.* (2009), a Bacia de São José de Itaboraí, Brasil, exhibe uma fauna fóssil de escamados bastante rica. Os fósseis de lagartos foram inicialmente referidos por PAULA-COUTO (1949, 1958). Posteriormente, ESTES (1970, 1983) faz referência à presença das famílias Iguanidae, Gekkonidae, Teiidae e provavelmente Scincidae, o que também foi documentado por ESTES & PRICE (1973) e ESTES & BÁEZ (1985). Mais tarde, CARVALHO (2001) baseado em vários espécimes de lagartos de Itaboraí (alguns já mencionados por ESTES, 1970, 1983), reconheceu sete táxons: *Iguania incertae sedis*, Gekkonidae, *Scincomorpha incertae sedis* (dois táxons), Teiidae, e *Anguimorpha incertae sedis* (dois táxons).

Na Formação Lumbrera, Eoceno inferior da Argentina, foi descrita a espécie extinta *Lumbrerasaurus scagliai* (DONADIO, 1985). Este táxon foi identificado como sendo um Teiidae, entretanto, devido à forma da secção transversa dos dentes e

diferenças muito sutis nas vértebras, este táxon foi considerado *nomem dubium* por SULLIVAN & ESTES (1997).

A fauna de serpentes de Itaboraí é abundante e foi sistematicamente estudada por RAGE (1998, 2001), que descreveu vários novos táxons, representados pelos Madtsoiidae, Aniliidae e Boidae. RAGE (1998) descreveu diversos restos cranianos, vertebrais e costelas de uma nova espécie de Madtsoiidae, *Matsoia camposi*, além de dois anilióideos: *Coniophis* cf. *C. precedens* (ver também ALBINO, 1990) e uma nova espécie, *Hoffstetterella brasiliensis*. Em outro trabalho sobre os Boidae de Itaboraí, RAGE (2001) descreveu quatro espécies fósseis: *Hechtophis austrinus*, *Corallus priscus* (o registro mais antigo do gênero para a América do Sul), *Waincophis pressulus* e *W. cameratus*, e outros materiais indeterminados para a família. Além destes registros, para Itaboraí há ainda um gênero não descrito de Tropicopheiidae, considerado aff. *Dunnophis* (RAGE, 1987; ALBINO, 1996a).

Além dos registros brasileiros, para o Eoceno da América do Sul as serpentes também estão presentes na Argentina e Equador, representadas pelas famílias Madtsoiidae, Palaeopheiidae e Boidae. SIMPSON (1933) descreveu com base em restos vertebrais, o espécime tipo do fóssil *Madtsioia bai*, para a Patagônia Argentina (*Notostylops* Beds) (veja também ALBINO, 1993). Outros registros de Madtsoiidae são para a Formação Sarmiento (Eoceno inferior) atribuídos com dúvidas ao gênero *Madtsioia* (ALBINO, 1993).

A família extinta Palaeopheiidae está presente na América do Sul, representada pela espécie *Pterosphenus sheppardi* (HOFFSTETTER, 1958a, b), da Formação Seca, Eoceno superior do Equador. Esta espécie é apenas conhecida pelo espécime-tipo, sendo caracterizada por apresentar pterapófises mais curtas do que as das outras espécies encontradas na Europa, tendo sido considerado *nomem dubium* por RAGE (1984).

No Eoceno inferior da Argentina, há uma diversidade de fósseis de Boidae e provavelmente Erycinae para a Formação Sarmiento (ALBINO, 1996a). ALBINO (1993) descreveu a grande serpente fóssil *Chubutophis grandis*, de dimensões superiores aos gêneros recentes *Eunectes* e *Python* (ALBINO, 1996a), e um único fragmento vertebral tentativamente atribuído ao gênero *Boa*. Ericíneos são provavelmente representados por vértebras isoladas de *Waincophis australis* (ALBINO, 1996a). Além dessas ocorrências, foram reportados restos de boídeos indeterminados para as Formações Lumbrera e Sarmiento (ALBINO, 1993).

## Oligoceno

Lagartos são desconhecidos para os depósitos do Oligoceno na América do Sul. Entretanto, serpentes estão representadas pela família Boidae (SIMPSON *et al.*, 1962; ALBINO, 1989b, 1991a) na Argentina. SIMPSON (1933) mencionou a presença de um boídeo para o Terciário inferior (provavelmente Oligoceno superior *Pyrotherium beds* de idade Deseadense) da Patagônia Argentina (ALBINO, 1996a).

## Mioceno

Uma grande quantidade de lagartos e serpentes foi descrita para o Mioceno da América do Sul. Os lagartos incluem principalmente representantes de iguânios e teídeos.

AMEGHINO (1899) descreveu três espécies de Iguania do gênero fóssil *Erichosaurus* (e.g. *E. bombimaxila*, *E. debilis* e *E. diminutus*) para o Mioceno médio do sul da Patagônia Argentina. Segundo ESTES (1983) tais táxons são *nomen dubium*, pelo fato de que o material de *E. diminutus* está perdido, e as demais espécies não foram figuradas. Recentemente, ALBINO (2008) descreveu fragmentos de *Liolaemus* (Liolaemidae) e *Pristidactylus* (Polychrotidae) referidos para o Mioceno inferior da Patagônia (Formação Sarmiento).

Para o Mioceno médio da Fauna de La Venta, Colômbia, ESTES (1961) reportou com dúvidas a presença de iguanídeos.

Os Teiidae estão muito bem representados na Argentina, principalmente pelo gênero *Tupinambis* (DONADIO, 1983, 1984a, 1984b; GASPARINI *et al.*, 1986; BRIZUELA & ALBINO, 2004a, b, 2005; ALBINO *et al.*, 2006). Para o Mioceno inferior (Formação Santa Cruz), AMEGHINO (1893) propôs *Diasemosaurus occidentalis* e *Dibolosodon typicus*, correlacionando o primeiro ao gênero *Chlamydosaurus* e o segundo à família Proterosauridae (no trabalho de AMEGHINO). Posteriormente, BÁEZ & GASPARINI (1977) e DONADIO (1983, 1984b) consideraram *Diasemosaurus* um táxon próximo a *Tupinambis*, mas ESTES (1983) o considerou *nomen dubium*, e *Diboloson* como “*Lacertilia*” *incertae sedis*. A recente contribuição de BRIZUELA & ALBINO (2008a), a partir da revisão do material tipo de ambos os táxons, concluiu que os lagartos descritos por AMEGHINO pertencem ao gênero *Tupinambis*. BRIZUELA & ALBINO (2004a) referiram fragmentos de maxilas

e dentários de *Tupinambis* para o Mioceno inferior (Formação Sarmiento), que segundo os autores seriam os mais antigos do gênero para a América do Sul. Material adicional de Teiidae foi encontrado no Mioceno médio da Patagônia (BRIZUELA & ALBINO, 2004b; ver revisão em ALBINO *et al.* 2006), além de material atribuído a *Tupinambis* ou *Crocodylurus* para a Formação Collón Curá, Mioceno médio da Província de Neuquén (BRIZUELA & ALBINO, 2008b).

AMBROSETTI (1890) descreveu restos de mandíbulas com dentes, atribuídos aos teídeos, *Propodinema paranensis* e *P. oligocena*, para o Mioceno superior (Formação Ituzaingó) da Argentina. Posteriormente, ROMER (1956) incluiu *Propodinema* na sinonímia de *Teius*. Entretanto, BÁEZ & GASPARINI (1977) observaram que tal espécime assemelha-se realmente a *Tupinambis*. Trabalhos posteriores (DONADIO, 1983; ESTES 1983) atribuíram o mesmo material à espécie vivente *Tupinambis teguixin*. Para o Mioceno superior da Província de La Pampa, ALBINO *et al.* (2006) recentemente descreveram restos fósseis atribuídos ao gênero *Tupinambis*. Para os níveis do Mioceno superior-Plioceno inferior da Formação Monte Hermoso, CHANI (1976) descreveu o teídeo fóssil *Callopistes bicuspidatus*, o único fóssil do gênero. Este táxon diferencia-se das espécies atuais por apresentar dentes posteriores bicuspidados. Para a mesma formação, ALBINO *et al.* (2009) reportaram o registro mais antigo de *Tupinambis* para a Província de Buenos Aires.

ESTES (1961) descreveu dois Teiidae para o Mioceno superior da Colômbia: *Tupinambis* cf. *T. teguixin* e *Dracaena colombiana*. Posteriormente, em 1983, o mesmo autor atribuiu o material de *T. teguixin* a uma nova espécie, *T. huilensis*. *Tupinambis* também foi registrado para o Mioceno inferior da Fauna de Coyaima (ESTES 1961; ESTES & BÁEZ 1985). Um re-estudo destes espécimes, bem como de novo material da Fauna de La Venta (Grupo Honda, Formações Villavieja e La Victoria, Mioceno médio), permitiu reconhecer um novo teídeo fóssil, *Paradracaena colombiana* (SULLIVAN & ESTES, 1997). *Paradracaena* exibe um mosaico de caracteres primitivos e derivados, e um único caráter exclusivo: a presença de dentes no pterigóide, e é considerado táxon irmão do atual *Dracaena*. No mesmo trabalho, os autores supracitados reportaram a presença de *Tupinambis* para a Fauna de La Venta. Recentemente, PUJOS *et al.* (2009) descreveram um dentário atribuído a *Paradracaena*, coletado em sedimentos do Mioceno médio do Rio Napo, região Amazônica do Peru.

AMEGHINO (1899) descreveu fragmentos vertebrais atribuídos à espécie fóssil *Saniwa australis* (Varanidae) para o Mioceno inferior (Santa Cruz Beds). ESTES (1983) questionou a identificação do espécime, que não foi figurado por AMEGHINO e encontra-se provavelmente perdido, considerando-o *nomem dubium*. Para GASPARINI *et al.* (1986) esses fósseis atribuídos a *Saniwa* são em realidade, restos de anuros.

As serpentes do Mioceno pertencem a três famílias, Aniliidae, Boidae e Colubridae, além de uma única vértebra de Scolecophidia indeterminado para a Fauna de La Venta, Colômbia (HECHT & LaDUKE, 1997).

Os últimos registros de Aniliidae para América do Sul datam do Mioceno superior, com uma única espécie, *Colombophis portai*. Esta foi por muitos anos conhecida somente pelo espécime-tipo, com morfologia similar à do gênero atual *Cylindrophis*, mas distinguindo-se no grande tamanho e pelas paradiapófises não divididas (HOFFSTETTER & RAGE, 1977; RAGE, 1984). Originalmente descrita para a Fauna de La Venta na Colômbia (HOFFSTETTER & RAGE, 1977; HECHT & LaDUKE, 1997), hoje também é conhecida para o Mioceno médio (Formação Socorro) da Venezuela (HEAD *et al.*, 2006a)

Os Boidae registrados para esta época são numerosos e diversificados. Para a Argentina, pequenos boídeos (prováveis Erycinae) foram descritos para o Mioceno inferior (Formação Sarmiento) da Argentina, *Gaimanophis tenuis* e *Waincophis australis* (ALBINO, 1991a, b, 1996b). Além destes fósseis, existem outros registros de Boidae indeterminados para Formação Sarmiento (ver ALBINO, 1996a). Para a Fauna de La Venta, Mioceno médio da Colômbia, HOFFSTETTER & RAGE (1977) atribuíram fragmentos cranianos à espécie extinta *Eunectes stirtoni*, que foi considerada pelos autores como sendo um táxon similar ao recente *Eunectes murinus*, mas distinguindo-se por algumas características encontradas no proótico e basiesfenóide. Posteriormente, HECHT & LaDUKE (1997) atribuíram novas vértebras ao gênero *Eunectes*, para a mesma região. Recentemente para o Mioceno médio da Venezuela, HEAD *et al.* (2006a) identificaram vértebras isoladas de boídeos indeterminados para a Formação Socorro, Venezuela (veja também ESTES & BÁEZ, 1985 e AGUILERA, 2004).

Os registros mais antigos de Colubridae para a América do Sul são do Mioceno inferior e médio do sul da Patagônia Argentina e Mioceno médio da Colômbia (ALBINO, 1996c; HOFFSTETTER & RAGE, 1977; HECHT & LaDUKE, 1997). Os

Viperidae sul-americanos mais antigos são do Mioceno superior da Formação Cerro Azul da Argentina, onde também são encontrados colubrídeos indeterminados (ALBINO & MONTALVO, 2006).

Para o Mioceno Superior/Plioceno da Província de Entre Rios, Argentina, BURMEISTER (1885) descreveu a serpente *Ophidium incertum*, com base em um fragmento de tímpanico (“*tympanicum*”), cujo espécime-tipo nunca foi encontrado (RAGE, 1984). Por essa razão, RAGE (1984) considerou este táxon Serpentes *incertae sedis*.

### **Plioceno**

O registro de lagartos para o Plioceno sul-americano está unicamente representado pelos Teiidae, e até agora somente para a Argentina. Vários fragmentos cranianos e pós-cranianos foram atribuídos por ROVERETTO (1914) às espécies *Tupinambis preteguixin*, *T. prerufescens*, *T. brevirostris* e *T. multidentatus*, para a Formação Monte Hermoso. Todavia, DONADIO (1983) e ESTES (1983) consideraram todo o material como *Tupinambis teguixin*. KRAGLIEVICH (1947) propôs a espécie fóssil *Tupinambis onyxodon* para o Plioceno superior-Pleistoceno (Formação Vorohué), também considerada como *T. teguixin* por DONADIO (1983) e ESTES (1983).

As serpentes são pobremente registradas para o Plioceno, e incluem apenas alguns registros de Boidae, Colubridae e Viperidae para a Argentina. Para a Formação Monte Hermoso, ALBINO (1992) reportou com dúvidas a presença do gênero *Boa*. Posteriormente, este material foi considerado por ALBINO & CARLINI (2008) um Boinae indeterminado, por exibir na vértebra dorsal média um centro muito alongado, pequeno tamanho da pré-zigapófise, zigosfene moderadamente robusta, e quilha hemal espessa, deste modo distinto de *Boa*.

Colubrídeos indeterminados ocorrem nas Formações Chapadmalal, Montehermoso e Vorohué (ALBINO, 1989a; ALBINO & QUINTANA, 1992; ALBINO & MONTALVO, 2006). Uma única vértebra dorsal foi referida a Viperidae (aff. *Bothrops*) para a Formação Monte Hermoso (ALBINO & MONTALVO, 2006).

### **Pleistoceno**



Para o Pleistoceno sul-americano o material fóssil de Squamata é bastante abundante e diversificado, sendo que a grande maioria dos fósseis (gêneros e espécies) é correlacionável com a atual fauna sul-americana.

Para a Argentina, DEVENDER (1977) descreveu para Gruta del Índio, Pleistoceno superior da Província de Mendoza, *Leiosaurus belli* (Leiosauridae), entretanto, não apresentou nenhuma ilustração do espécime (de la FUENTE, 1999).

A fauna de lagartos descrita por ALBINO (2005) para a localidade “Camping Americano”, Pleistoceno-Holoceno inferior da Província de Buenos Aires, é muito rica e representada pelas famílias Liolaemidae, Gekkonidae e Teiidae. A autora descreveu duas espécies da família Liolaemidae: *Liolaemus multimaculatus* e *L. darwini* e ainda reportou fragmentos indeterminados de Iguania. Os geconídeos estão representados pelo gênero recente *Homonota*, e os Teiidae pelo gênero *Cnemidophorus*. Para a região pampeana, foram referidos restos fósseis de *Tupinambis teguixin* (RUSCONI, 1937a; DONADIO, 1983; ESTES, 1983) e para o Pleistoceno Final/Holoceno, foi registrado *Tupinambis merianae* para a Cueva Tixi, Província de Buenos Aires (ALBINO, 2001).

Recentemente para o Brasil, CAMOLEZ (2006) realizou um grande levantamento da fauna fóssil de Squamata de abrigos e cavernas do Pleistoceno final/Holoceno dos Estados da Bahia, Goiás, Minas Gerais e Mato Grosso, com descrição de vários táxons relacionáveis com a herpetofauna atual brasileira. Foram identificados os lagartos iguânios: *Tropidurus* (Tropiduridae), cf. *Enyalius* (Leiosauridae) e *Polychrus* (Polychrotidae), além de material indeterminado de Iguania. Muitos são os fósseis atribuídos à família Teiidae. Vários fragmentos cranianos e pós-cranianos foram identificados como pertencentes aos táxons *Ameiva ameiva*, *Cnemidophorus ocellifer* e *Tupinambis* (CAMOLEZ, 2006), além de material indeterminado para os Estados da Bahia, Goiás, Minas Gerais e Mato Grosso, reportados previamente por outros autores (ESTES, 1983; SOUZA-CUNHA & MAGALHÃES, 1986; CAMOLEZ & ZAHER, 2004; CAMOLEZ *et al.*, 2005). Além destes registros, um único dentário foi atribuído à família Anguidae, *Diploglossus* cf. *D. fasciatus* para o Pleistoceno final/Holoceno do Abismo Ponta de Flecha, Município de Iporanga, Estado de São Paulo (CAMOLEZ, 2006), constituindo-se até agora no único registro da família para a América do Sul.

Para a região sul do Brasil, HSIU (2007b) descreveu uma nova espécie de *Tupinambis*, para o Pleistoceno final (Formação Touro Passo), Estado do Rio Grande

do Sul. *Tupinambis uruguaiensis* compartilha muitos caracteres com espécies recentes de *Tupinambis*, mas distingue-se de todas elas pelo articular com margem ventral marcadamente côncava; processo angular mais arredondado e proporcionalmente maior, projetando-se para além dos limites ventral e posterior adjacentes; e pela crista adutora muito proeminente, resultando numa face lateral do articular voltada látero-ventralmente.

Registros adicionais de lagartos para o Pleistoceno são provenientes da Bolívia, Equador e Uruguai. Nos sedimentos pleistocênicos de Tarija e Ñuapua na Bolívia, foram encontrados fósseis atribuídos à espécie *Tupinambis teguixin* (HOFFSTETTER, 1963, 1968). No Pleistoceno final da Península de Santa Elena, Equador, HOFFSTETTER (1970) comunicou a ocorrência do gênero *Iguana*, bem como do teídeo *Dicrodon*. UBILLA & PEREA (1999) registraram em uma lista faunística da Formação Sopas a presença de *Tupinambis* cf. *T. meriana*.

O registro fóssil de serpentes no Pleistoceno da América do Sul está representado pelas famílias Boidae, Colubridae, Viperidae e Elapidae. Para a Argentina foram encontradas vértebras isoladas na Formação Toropí que foram atribuídas à espécie *Boa constrictor* (ALBINO & CARLINI, 2008). Os Colubridae estão principalmente registrados na Província de Buenos Aires, onde ALBINO (2000b) (Cueva Tixi) identificou *Clelia rustica* e *Philodryas patagoniensis* para o Pleistoceno final/Holoceno. Recentemente, SCANFERLA (2006) também descreveu restos vertebrais atribuídos ao gênero *Clelia*. Viperídeos estão representados na Província de Buenos Aires por fragmentos (cranianos e pós-cranianos) do gênero *Bothrops* (ALBINO, 1995, 2000b, 2001; SCANFERLA & NENA, 2005).

A fauna de serpentes encontrada nas regiões sudeste, centro-oeste e nordeste do Brasil está representada pelos Boidae, Colubridae e Viperidae (CAMOLEZ, 2006; HSIOU *et al.*, 2009b). Os quatro gêneros de Boidae que atualmente ocorrem no país, estão presentes. São vários fragmentos cranianos e pós-cranianos de *Eunectes murinus* para os Estados da Bahia e Mato Grosso do Sul, *Boa constrictor* e *Corallus* cf. *C. hortulanus* para os Estados de Minas Gerais e Goiás, e *Epicrates cenchria* para Minas Gerais. Relativamente mais diversificados, os colubrídeos encontrados nas localidades pleistocênicas dos Estados de Goiás, Minas Gerais e São Paulo, foram atribuídos às espécies *Mastigodryas* cf. *M. bifossatus*, *Chironius* sp., *Pseustes* sp., *Tantilla* sp. *Helicops leopardinus*, cf. *Philodryas*, bem como a Pseudoboni e Dipsadinae indeterminados. Viperídeos estão representados por algumas vértebras de *Bothrops*

descritas para as cavernas pleistocênicas dos Estados de Minas Gerais e Goiás, e *Crotalus durissus* para o Estado da Bahia. Além desses fósseis, foram também identificados por CAMOLEZ (2006) restos cranianos e vertebrais de *Micrurus* sp. e *M. corallinus* para o Estado de São Paulo. Recentemente, HSIU *et al.* (2009b) reportaram a presença de colubrídeos indeterminados e de viperídeos (*Crotalus*) para o Quaternário da Província Espeleológica de Ubajara, Estado do Ceará.

HOFFSTETTER (1968) referiu material indeterminado de Boidae e Colubridae para o Pleistoceno final de Ñuapua, Bolívia, além de material de viperídeo, mas este material não foi descrito e nem ilustrado (ver ALBINO & MONTALVO, 2006). Para a Venezuela, HEAD *et al.* (2006a) atribuíram uma vértebra isolada a um viperídeo indeterminado.

**TABELA 1.** Lista atualizada dos lagartos e serpentes fósseis da América do Sul, desde o Cretáceo inferior até o Pleistoceno final/Holoceno.

Táxon	Idade	Localidade	Referência Bibliográfica
<b>LAGARTOS</b>			
<b>IGUANIA</b>			
<i>Iguania incertae sedis</i>	Eoceno inferior	São José de Itaboraí, Rio de Janeiro, Brasil	PAULA-COUTO, 1949, 1958; ESTES, 1970, 1983; ESTES & PRICE, 1973; ESTES & BÁEZ, 1985; CARVALHO, 2001
<i>Iguania</i> indeterminado	Pleistoceno/Holoceno	“Camping Americano”, Província de Buenos Aires, Argentina	ALBINO, 2005
<b>Iguanidae</b>			
? <i>Iguanidae</i>	Cretáceo superior	Cerro Policia, Província de Rio Negro, Argentina	APESTEGUÍA <i>et al.</i> , 2005
? <i>Iguanidae</i>	Paleoceno inferior	Área de Tiupampa, Bolívia	MUIZON <i>et al.</i> , 1983; RAGE, 1991
<i>Iguanidae</i> indet.	Mioceno médio	Grupo Honda, Fauna de La Venta, Colômbia	ESTES, 1961
<i>Iguana</i> sp.	Pleistoceno final	Península de Santa Elena, Equador	HOFFSTETTER, 1970
<b>Liolaemidae</b>			
<i>Liolaemus</i> sp.	Mioceno inferior	Gaiman, Província de Chubut, Argentina	ALBINO, 2008
<i>Liolaemus multimaculatus</i>	Pleistoceno/Holoceno	“Camping Americano”, Província de Buenos Aires, Argentina	ALBINO, 2005
<i>Liolaemus darwini</i>	Pleistoceno/Holoceno	“Camping Americano”, Província de Buenos Aires, Argentina	ALBINO, 2005
<b>Leiosauridae</b>			
<i>Leiosaurus belli</i>	Pleistoceno final	Gruta del Índio, Província de Mendoza, Argentina	DEVENDER, 1977; De la FUENTE, 1999
cf. <i>Enyalius</i>	Pleistoceno final/Holoceno	Bahia, Goiás, Minas Gerais e Mato Grosso, Brasil	CAMOLEZ, 2006
<b>Polychrotidae</b>			
<i>Pristidactylus</i> sp.	Mioceno inferior	Gaiman, Província de Chubut, Argentina	ALBINO, 2008
<i>Polychrus</i> sp.	Pleistoceno final/Holoceno	Bahia, Goiás, Minas Gerais e Mato Grosso, Brasil	CAMOLEZ, 2006
<b>Tropiduridae</b>			
<i>Tropidurus</i> sp.	Pleistoceno final/Holoceno	Bahia, Goiás, Minas Gerais e Mato Grosso, Brasil	CAMOLEZ, 2006
<b>GEKKOTA</b>			
<b>Gekkonidae</b>			
Gekkonidae indet.	Eoceno inferior	São José de Itaboraí, Rio de Janeiro, Brasil	PAULA-COUTO, 1949, 1958; ESTES, 1970, 1983; ESTES & PRICE, 1973; ESTES & BÁEZ, 1985; CARVALHO, 2001
<i>Homonota</i> sp.	Pleistoceno/Holoceno	“Camping Americano”, Província de Buenos Aires, Argentina	ALBINO, 2005

SCINCOMORPHA			
<i>Scincomorpha incertae sedis</i>	Eoceno inferior	São José de Itaboraí, Rio de Janeiro, Brasil	PAULA-COUTO, 1949, 1958; ESTES, 1970, 1983; ESTES & PRICE, 1973; ESTES & BÁEZ, 1985; CARVALHO, 2001
<b>Teiidae</b>			
?Teiidae	Cretáceo inferior	Termas del Flaco, Chile	VALENCIA <i>et al.</i> , 1990; ALBINO, 1996a, 2007
?Teiidae	Cretáceo superior	Cinco Saltos, Província de Rio Negro, Argentina	ALBINO, 2002, 2007
Teiidae indet.	Eoceno inferior	São José de Itaboraí, Rio de Janeiro, Brasil	PAULA-COUTO, 1949, 1958; ESTES, 1970, 1983; ESTES & PRICE, 1973; ESTES & BÁEZ, 1985; CARVALHO, 2001
Teiidae indet.	Mioceno médio	Cañadón del Tordillo, Província de Neuquén, Argentina	BRIZUELA & ALBINO, 2004b
<i>Tupinambis</i> sp.	Mioceno inferior	Gaiman, Província de Chubut, Argentina	AMEGHINO, 1893; BÁEZ & GASPARINI, 1977; DONADIO, 1983a, 1984b; ESTES, 1983; BRIZUELA & ALBINO, 2004a, 2008a
<i>Tupinambis</i> sp.	Mioceno inferior-médio	Monte Leon, Província de Santa Cruz, Argentina	DONADIO, 1984b; ALBINO <i>et al.</i> , 2006
<i>Tupinambis teguixin</i>	Mioceno superior	Barrancas do Rio Paraná, Província de Entre Rios, Argentina	AMBROSETTI, 1890; DONADIO, 1983a; ESTES 1983; BÁEZ & GASPARINI, 1977; ROMER, 1968; ALBINO, 1994a, 1996a; ALBINO <i>et al.</i> , 2006.
<i>Tupinambis</i> sp.	Mioceno superior	Caleufú, Província de La Pampa, Argentina	ALBINO <i>et al.</i> , 2006
<i>Paradracaena colombiana</i>	Mioceno médio	Grupo Honda, Fauna de La Venta, Colômbia	ESTES, 1961; ESTES, 1983; SULLIVAN & ESTES, 1997
<i>Paradracaena</i> cf. <i>P. colombiana</i>	Mioceno médio	Grupo Honda, Fauna de La Venta, Colômbia	ESTES, 1961; ESTES, 1983; SULLIVAN & ESTES, 1997
<i>Paradracaena</i> sp.	Mioceno médio	Rio Napo, Amazonia Peruana, Peru	PUJÓS <i>et al.</i> , 2009
<i>Tupinambis</i> sp.	Mioceno médio	Grupo Honda, Fauna de La Venta, Colômbia	Estes, 1961; ESTES, 1983; SULLIVAN & ESTES, 1997; ALBINO <i>et al.</i> , 2006
<i>Tupinambis</i> sp. ou <i>Crocodylus</i> sp.	Mioceno médio	Cañadón del Tordillo, Província de Neuquén, Argentina.	BRIZUELA & ALBINO, 2008b
<i>Tupinambis teguixin</i>	Plioceno superior/Pleistoceno inferior	Monte Hermoso, Província de Buenos Aires, Argentina; Chapadmalal, Província de Buenos Aires, Argentina	ROVERETTO, 1914; DONADIO, 1983a; ESTES, 1983; ALBINO, 1994a, 1996a
<i>Tupinambis</i> sp.	Mioceno superior/Plioceno inferior	Farola de Monte Hermoso, sul de Monte Hermoso, Província de Buenos Aires, Argentina	ALBINO <i>et al.</i> , 2009
<i>Callopietes bicuspidatus</i>	Mioceno superior/Plioceno inferior	Barrancas de Monte Hermoso, Província de Buenos Aires	CHANI, 1976
<i>Tupinambis teguixin</i>	Plioceno superior/Pleistoceno	Zona costeira entre Mar del Plata e Miramar, Província de Buenos Aires	KRAGLIEVICH, 1947; DONADIO, 1983a; ESTES, 1983
<i>Dicrodon</i> sp.	Pleistoceno final	Península de Santa Elena, Equador	HOFFSTETTER, 1970
<i>Cnemidophorus</i> sp.	Pleistoceno/Holoceno	“Camping Americano”, Província de Buenos Aires, Argentina	ALBINO, 2005
<i>Tupinambis teguixin</i>	Pleistoceno final	Villa Lugano, Província de Buenos Aires, Argentina	RUSCONI, 1937a; DONADIO, 1983a; ESTES, 1983

<i>Tupinambis merianae</i>	Pleistoceno final/Holoceno	Cueva Tixi, Província de Buenos Aires, Argentina	ALBINO, 2001
<i>Tupinambis teguixin</i>	Pleistoceno final	Tarija e Ñuapua, Bolívia	HOFFSTETTER, 1963, 1968
<i>Ameiva ameiva</i>	Pleistoceno final/Holoceno	Bahia, Goiás, Minas Gerais e Mato Grosso, Brasil	ESTES, 1983; SOUZA-CUNHA & MAGALHÃES, 1986; CAMOLEZ, 2006
<i>Cnemidophorus ocellifer</i>	Pleistoceno final/Holoceno	Bahia, Goiás, Minas Gerais e Mato Grosso, Brasil	ESTES, 1983; SOUZA-CUNHA & MAGALHÃES, 1986; CAMOLEZ, 2006
<i>Tupinambis</i> sp.	Pleistoceno final/Holoceno	Bahia, Goiás, Minas Gerais e Mato Grosso, Brasil	ESTES, 1983; SOUZA-CUNHA & MAGALHÃES, 1986; CAMOLEZ, 2006
<i>Tupinambis uruguaiensis</i>	Pleistoceno final	“Barranca Grande”, Arroio Touro Passo, Rio Grande do Sul, Brasil	HSIOU, 2007b
<i>Tupinambis</i> cf. <i>T. merianae</i>	Pleistoceno final	Formação Sopas, Uruguai	UBILLA & PEREA, 1999
<b>Scincidae</b>			
?Scincidae	Eoceno inferior	São José de Itaboraí, Rio de Janeiro, Brasil	PAULA-COUTO, 1949, 1958; ESTES, 1970, 1983; ESTES & PRICE, 1973; ESTES & BÁEZ, 1985
<b>ANGUIMOPRHA</b>			
<i>Anguimorpha incertae sedis</i>	Eoceno inferior	São José de Itaboraí, Rio de Janeiro, Brasil	CARVALHO, 2001
<b>Anguidae</b>			
<i>Diploglossus</i> cf. <i>D. fasciatus</i>	Pleistoceno final/Holoceno	Abismo Ponta de Flecha, São Paulo, Brasil	CAMOLEZ, 2006
<b>INCERTAE SEDIS</b>			
<i>Olindalacerta brasiliensis</i>	Cretáceo inferior	Bacia do Araripe, Brasil	EVANS & YABUMOTO, 1998
<i>Tijubina ponteii</i>	Cretáceo inferior	Nova Olinda, Ceará, Brasil	BONFIM-JÚNIOR & MARQUES, 1997; BOMFIM-JÚNIOR & ÁVILLA, 2002
<i>Pristiguana brasiliensis</i>	Cretáceo superior	Peirópolis, Minas Gerais, Brasil	ESTES & PRICE, 1973; BÁEZ & GASPARINI, 1977; ESTES, 1983
<b>INDETERMINADOS</b>			
MPM 151 R	Cretáceo superior	Estrada Velha, Ponto 1, Rio do Peixe, São Paulo, Brasil	CANDEIRO <i>et al.</i> , 2009
MHNC 2626	Paleoceno inferior	Área de Tiupampa, Bolívia	RAGE, 1991
<b>NOMEM DUBIUM</b>			
<i>Protolacerta patagonica</i>	Jurássico médio	Província de Santa Cruz, Argentina	CASAMIQUELA, 1975; ESTES, 1983
<i>Dicarlesia incognita</i>	Cretáceo inferior	Tres Cruces, Província de Jujuy, Argentina	HUENE, 1931, 1932; ESTES, 1983
<i>Lumbrerasaurus scagliai</i>	Eoceno inferior	Estância Pampa, Província de Salta, Argentina	DONADIO, 1985; ALBINO, 1994a, 1996a; SULLIVAN & ESTES, 1997
<i>Erichosaurus</i> ( <i>E. bombimaxila</i> , <i>E. debilis</i> , <i>E. diminutus</i> )	Mioceno inferior	Província de Santa Cruz, Argentina	AMEGHINO, 1899; BÁEZ & GASPARINI, 1977; ESTES, 1983; ALBINO, 1996a
<b>SERPENTES</b>			
<i>Najash rionegrina</i>	Cretáceo superior	“La Buitrera”, Província Río Negro, Argentina.	APESTEGUÍA & ZAHER, 2006
<i>Dinilysia patagonica</i>	Cretáceo superior	Neuquén e Boca del Sapo, Província de	WOODWARD, 1901; CALDWELL & ALBINO, 2002; ALBINO,

		Neuquén; Páso Córdoba, Província de Rio Negro, Argentina	2007
Madtsoiidae indet.	Cretáceo médio	Laje do Simito, Ilha do Cajual, Maranhão, Brasil	HSIOU <i>et al.</i> , 2009a
Madtsoiidae indet.	Paleoceno médio	Yacimiento Las Flores, Província de Chubut, Argentina	ALBINO, 1993, 1996a
?Madtsoiidae/?Boidae	Paleoceno inferior	Área de Tiupampa, Bolívia	RAGE, 1991
<i>Rionegrophis madtsoides</i>	Cretáceo superior	Cerro Quadrado, Província de Rio Negro, Argentina	ALBINO, 1986, 1987, 1989, 1994b, 2000a, 2007
<i>Alamitophis argentinus</i>	Cretáceo superior	Cerro Quadrado, Bajo Trapalcó e Estancia El Palomar, Província de Rio Negro; Argentina	ALBINO, 1986, 1987, 1989, 1994b, 2007
<i>Alamitophis elongatus</i>	Cretáceo superior	Cerro Quadrado e Bajo Trapalcó, Província de Rio Negro; Argentina	ALBINO, 1989, 1994b, 2007
<i>Patagoniophis parvus</i>	Cretáceo superior	Cerro Quadrado, Província de Rio Negro, Argentina	ALBINO, 1986, 1987, 1989, 2007
<i>Madtsoia camposi</i>	Eoceno inferior	São José de Itaboraí, Rio de Janeiro, Brasil	RAGE, 1998
<i>Madtsoia</i> cf. <i>M. bai</i>	Paleoceno superior	Gaiman, Província de Chubut, Argentina	HOFFSTETTER, 1959; ALBINO, 1993
<i>Madtsoia</i>	Paleoceno superior	Cerro Piatnizky, Cañadon Vaca, Província de Chubut, Argentina	ALBINO, 1993, 1996 <sup>a</sup>
? <i>Madtsoia</i>	Paleoceno superior	Cañadon Vaca, Província de Chubut, Argentina	ALBINO, 1993, 1996 <sup>a</sup>
<i>Madtsoia bai</i>	Eoceno inferior	Cañadon Vaca, Província de Chubut, Argentina	SIMPSON, 1933
<b>ALETHINOPHIDIA</b>			
<b>ANILIOIDEA</b>			
Anilioidea indet.	Cretáceo superior	General Salgado, Vale do Rio do Peixe, São Paulo, Brasil	ZAHER <i>et al.</i> , 2003
<i>Australophis anilioides</i>	Cretáceo superior	Bajo Trapalcó, Província de Rio Negro, Argentina	GÓMES <i>et al.</i> , 2008
cf. Anilidae	Mioceno médio	Grupo Honda, Fauna de La Venta, Colômbia	HECHT & LaDUKE, 1997
<i>Coniophis</i> cf. <i>C. precedens</i>	Eoceno inferior	São José de Itaboraí, Rio de Janeiro, Brasil	ALBINO, 1990, RAGE, 1998
<i>Hoffstetterella brasiliensis</i>	Eoceno inferior	São José de Itaboraí, Rio de Janeiro, Brasil	RAGE, 1998
<i>Coniophis</i> sp.	Paleoceno inferior	Laguna Umayo, Departamento de Puno, Peru	RAGE, 1981
<i>Colombophis portai</i>	Mioceno médio	Grupo Honda, Fauna de La Venta, Colômbia	HOFFSTETTER & RAGE, 1977; HECHT & LaDUKE, 1997
<i>Colombophis</i> cf. <i>C. portai</i>	Mioceno superior	Urumaco, estado de Falcón, Venezuela	HEAD <i>et al.</i> , 2006
<b>MACROSTOMATA</b>			
<b>Tropidophiidae</b>			
Tropidophiidae indet.	Paleoceno inferior	Área de Tiupampa, Bolívia	RAGE, 1991; SCANFERLA <i>et al.</i> , 2007
aff. <i>Dunnophis</i>	Eoceno inferior	São José de Itaboraí, Rio de Janeiro, Brasil	RAGE, 1997; ALBINO, 1996a
<b>Boidae</b>			
Boidae indet.	Cretáceo superior	Cerro Quadrado, Arroyo Verde, Província de Rio Negro, Argentina	ALBINO, 1990, 1996a, 2000a, 2007
Boidae indet.	Paleoceno inferior	Área de Tiupampa, Bolívia	RAGE, 1991
Boidae indet.	Paleoceno médio	Yacimiento Las Flores, Província de Chubut,	ALBINO, 1993

		Argentina	
Boidae indet.	Paleoceno superior	Mina Aguilar, Província de Jujuy, Argentina	ALBINO, 1989
Boidae indet.	Eoceno inferior	Estancia La Pampa, Província de Salta Aguada de Batistin, Província de Chubut, Argentina	ALBINO, 1993
Boinae indet.	Eoceno inferior	Gran Barranca, Província de Chubut, Argentina	ALBINO, 1993; ALBINO & CARLINI, 2008
Boidae indet.	Mioceno inferior	Cabeza Blanca, Gaiman e Gran Barranca, Província de Chubut, Argentina	ALBINO, 1996a
Boinae indet.	Mioceno superior	Urumaco, estado de Falcón, Venezuela	ESTES & BÁEZ, 1985; HEAD <i>et al.</i> , 2006
Boinae indet.	Plioceno	“Barrancas de Monte Hermoso”, Província de Buenos Aires, Argentina	ALBINO, 1992; ALBINO & CARLINI, 2008
<i>Hechtophis austrinus</i>	Eoceno inferior	São José de Itaboraí, Rio de Janeiro, Brasil	RAGE, 2001
<i>Corallus priscus</i>	Eoceno inferior	São José de Itaboraí, Rio de Janeiro, Brasil	ALBINO, 1990; RAGE, 2001
<i>Waincophis pressulus</i>	Eoceno inferior	São José de Itaboraí, Rio de Janeiro, Brasil	RAGE, 2001
<i>Waincophis cameratus</i>	Eoceno inferior	São José de Itaboraí, Rio de Janeiro, Brasil	RAGE, 2001
<i>Chubutophis grandis</i>	Eoceno inferior	Valle Hermoso, Província de Chubut, Argentina	ALBINO, 1993
<i>Waincophis australis</i>	Eoceno inferior	Rocas Gemelas, Cañadon Hondo, Província de Chubut, Argentina	ALBINO, 1987, 1996a
<i>Gaimanophis tenuis</i>	Mioceno inferior	Gaiman, Província de Chubut, Argentina	ALBINO, 1991a, b, 1996b
<i>Waincophis australis</i>	Mioceno inferior	Gaiman, Província de Chubut, Argentina	ALBINO, 1991a, b, 1996b
<i>Eunectes stirtoni</i>	Mioceno médio	Los Mangos, (La Venta), Colombia	HOFFSTETTER & RAGE, 1977
<i>Eunectes</i> sp.	Mioceno médio	Grupo Honda, Fauna de La Venta, Colômbia	HECHT & LaDUKE, 1997
<i>Boa constrictor</i>	Pleistoceno final	Arroyo Toropí, Província de Corrientes, Argentina	ALBINO & CARLINI, 2008
<i>Eunectes murinus</i>	Pleistoceno final/Holoceno	Bahia e Mato Grosso do Sul, Brasil	CAMOLEZ, 2006
<i>Boa constrictor</i>	Pleistoceno final/Holoceno	Minas Gerais e Goiás, Brasil	CAMOLEZ, 2006
<i>Corallus</i> cf. <i>C. hortulanus</i>	Pleistoceno final/Holoceno	Minas Gerais e Goiás, Brasil	CAMOLEZ, 2006
<i>Epicrates cenchria</i>	Pleistoceno final/Holoceno	Minas Gerais, Brasil	CAMOLEZ, 2006
<b>Colubridae</b>			
Colubridae indet.	Mioceno médio	Monte Observación, Província de Santa Cruz, Argentina	ALBINO, 1996c
Colubridae indet.	Mioceno médio	Estancia Los Toldos, Rio Pinturas, Província de Santa Cruz	ALBINO, 1996c
Colubroidea indet.	Mioceno médio	Grupo Honda, Fauna de La Venta, Colômbia	HOFFSTETTER & RAGE, 1977; HECHT & LaDUKE, 1997
Colubridae indet.	Mioceno superior	Caleufú e outras cidades da Província de La Pampa, Argentina	ALBINO & MONTALVO, 2006
Colubridae indet.	Plioceno	“Barrancas de Monte Hermoso”, Província de Buenos Aires, Argentina	ALBINO, 1989
Colubridae indet.	Plioceno	Playa de Los Lobos, Província de Buenos Aires, Argentina	ALBINO & QUINTANA, 1992
Colubridae indet.	Plioceno superior/Pleistoceno	Costa entre Mar del Plata e Miramar, Província de Buenos Aires, Argentina	ALBINO & QUINTANA, 1992
Colubridae indet.	Pleistoceno final	Ñuapua, Bolívia	HOFFSTETTER, 1968



Colubridae indet.	Pleistoceno final/Holoceno	Província Espeleológica de Ubajara, Ceará, Brasil	HSIOU et al., 2009
<i>Clelia</i> sp.	Pleistoceno inferior-médio	Gorina, La Plata, Província de Buenos Aires, Argentina	SCANFERLA, 2006
<i>Mastigodryas</i> cf. <i>M. bifossatus</i>	Pleistoceno final/Holoceno	Goiás, Minas Gerais e São Paulo, Brasil	CAMOLEZ, 2006
<i>Chironius</i> sp.	Pleistoceno final/Holoceno	Goiás, Minas Gerais e São Paulo, Brasil	CAMOLEZ, 2006
<i>Pseutes</i> sp.	Pleistoceno final/Holoceno	Goiás, Minas Gerais e São Paulo, Brasil	CAMOLEZ, 2006
<i>Tantilla</i> sp.	Pleistoceno final/Holoceno	Goiás, Minas Gerais e São Paulo, Brasil	CAMOLEZ, 2006
<i>Helicops leopardinus</i>	Pleistoceno final/Holoceno	Goiás, Minas Gerais e São Paulo, Brasil	CAMOLEZ, 2006
cf. <i>Philodryas</i>	Pleistoceno final/Holoceno	Goiás, Minas Gerais e São Paulo, Brasil	CAMOLEZ, 2006
Pseudoboni indet.	Pleistoceno final/Holoceno	Goiás, Minas Gerais e São Paulo, Brasil	CAMOLEZ, 2006
Dipsadinae indet.	Pleistoceno final/Holoceno	Goiás, Minas Gerais e São Paulo, Brasil	CAMOLEZ, 2006
<i>Clelia rústica</i>	Pleistoceno final/Holoceno	Cueva Tixi, Província de Buenos Aires, Argentina	ALBINO, 2000b
<i>Philodryas patagoniensis</i>	Pleistoceno final/Holoceno	Cueva Tixi, Província de Buenos Aires, Argentina	ALBINO, 2000b
<b>Viperidae</b>			
Viperidae indet.	Mioceno superior	Calefú, Província de La Pampa, Argentina	ALBINO & MONTALVO, 2006
Viperidae indet.	Pleistoceno final	Ñuapua, Bolívia	HOFFSTETER, 1968r
Viperidae indet.	Pleistoceno final	Colina, estado de Falcón, Venezuela	HEAD <i>et al.</i> , 2006
aff. <i>Bothrops</i>	Plioceno	“Barrancas de Monte Hermoso”, Província de Buenos Aires, Argentina	ALBINO, 1989; ALBINO & MONTALVO, 2006
<i>Bothrops</i> sp.	Pleistoceno inferior-médio	Cantera de Hernández, La Plata, Província de Buenos Aires, Argentina	SCANFERLA & NENA, 2005
<i>Bothrops</i> sp.	Pleistoceno final/Holoceno	Cueva Tixi, Província de Buenos Aires, Argentina	ALBINO, 2000b, 2001
<i>Bothrops</i> sp.	Pleistoceno final/Holoceno	Minas Gerais e Goiás, Brasil	CAMOLEZ, 2006
<i>Crotalus durissus</i>	Pleistoceno final/Holoceno	Província Espeleológica de Ubajara, Ceará; Minas Gerais e Goiás, Brasil	HSIOU <i>et al.</i> , 2009b; CAMOLEZ, 2006
<b>Elapidae</b>			
<i>Micrurus</i> sp.	Pleistoceno final/Holoceno	São Paulo, Brasil	CAMOLEZ, 2006
<i>Micrurus corallinus</i>	Pleistoceno final/Holoceno	São Paulo, Brasil	CAMOLEZ, 2006
<b>SCOLECOPHIDIA</b>			
Scolecophidia indet.	Mioceno médio	Grupo Honda, Fauna de La Venta, Colombia	HECHT & LaDUKE, 1997
<b>INCERTAE SEDIS</b>			
MPEF-PV 642	Cretáceo superior	Estancia La Colonia, Província de Chubut, Argentina	ALBINO, 2000, 2007
<i>Ophidium incertum</i>	Mioceno superior/Plioceno	Barrancas do Rio Paraná, Província de Entre Rios, Argentina	BURMEISTER, 1885; RAGE, 1984
<b>NOMEM DUBIUM</b>			
<i>Pterosphenus sheppardi</i>	Eoceno superior	Ancon, Província de Guayas, Equador	HOFFSTETTER, 1958a, b; RAGE, 1984

## 1.4 Objetivos

Nas últimas décadas, paleontólogos da Universidade Federal do Acre (UFAC) coletaram em sedimentos do Mioceno superior da Formação Solimões (Estados do Acre e do Amazonas), vários espécimes de lagartos e serpentes, que estão fornecendo os primeiros dados para estes grupos para o Neógeno do sudoeste da Amazônia brasileira, bem como para o Neógeno Inicial brasileiro. O objetivo deste trabalho é a identificação do material inédito de lagartos e de serpentes da Formação Solimões, depositados no Laboratório de Pesquisas Paleontológicas da Universidade Federal do Acre (UFAC); bem como a revisão de parte do material de escamados da Fauna de La Venta (Formações La Victoria e Villavieja) depositado na INGEOMINAS (Bogotá, Colômbia) e do material da região de Urumaco (Formação Socorro) depositado na Colección Alcadia de Urumaco, Rodolfo Sánchez (Urumaco, Venezuela); incluindo:

- 1 Descrição dos espécimes de relevância científica;
- 2 Revisão e identificação da variação morfológica vertebral ao longo da coluna de *Colombophis portai* Hoffstetter & Rage, 1977, bem como a descrição de uma nova espécie do gênero;
- 3 Estudo da morfologia vertebral e sua variação entre os Boidae sul-americanos (*Boa*, *Corallus*, *Epicrates* e *Eunectes*) com base nos espécimes fósseis deste trabalho;
- 4 Contribuição com dados anatômicos/morfológicos para o melhor entendimento dos Squamata do Mioceno, principalmente em relação ao pós-crânio;
- 5 Integração e compreensão dos dados gerados entre o sudoeste da Amazônia Brasileira, La Venta (Colômbia) e Urumaco (Venezuela).

## 2 MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1 Material

#### 2.1.1 Procedência, Geologia e Paleontologia

##### 2.1.1.1 Brasil

O material oriundo do Brasil foi coletado em diversas localidades no sudoeste da Amazônia brasileira, nos Estados do Amazonas e Acre (Bacia do Acre; FIG. 13), sendo a maior parte coletado em depósitos fluviais (rios) e em raros casos, ao longo de barrancas de beira de estradas.

A Formação Solimões situada na região noroeste da América do Sul é constituída por argilitos, siltitos, arenitos argilosos finos a médios, brechas com fragmentos subangulares, concreções carbonáticas gipsíferas e ferruginosas, e com intercalações de linhitos (RADAMBRASIL, 1977; HOORN, 1993). No topo da seção aparecem arenitos brancos pouco consolidados, com grãos subangulares a subarredondados com granulometria fina a grossa (CAPUTO, 1984). A espessura varia entre 200 a 600m em função da paleotopografia do embasamento, acunhando-se para leste, próximo ao Arco de Purus (RADAMBRASIL, 1977). A Formação Solimões tem continuidade lateral nas bacias vizinhas, recebendo outras denominações. Ela é chamada de formações Poza, Chamabira, Pebas e Ypururu, no oriente peruano (CUNHA, 2007), e na Colômbia; nas bacias Amazonas e Putumayo, é conhecida como Terciário Amazônico e camadas La Tagua (HOORN, 1993, 1994a; CAMPBELL *et al.*, 2001; REBATA *et al.* 2006; LEITE, 2006). Especificamente na Bacia do Acre, a Formação Solimões é composta por sedimentos flúvio-lacustres, que assentam em *onlap* contra sua borda leste, como resultado do grande tectonismo Terciário dos Andes (ver CUNHA, 2007). Os limites exatos da Formação Solimões ainda são desconhecidos, em virtude de sua grande área de exposição, e o conhecimento científico é ainda incipiente (SILVEIRA, 2005). A idade da unidade é muito ampla, atribuída ao Cenozóico (Paleoceno ao Pleistoceno, CAPUTO *et al.*, 1972; SANTOS, 1974), sendo que recentemente para a Bacia do Acre, ela foi atribuída à seqüência Eoceno inferior/Plioceno (CUNHA, 2007, FIG. 14). Os estudos palinológicos de CRUZ (1984)

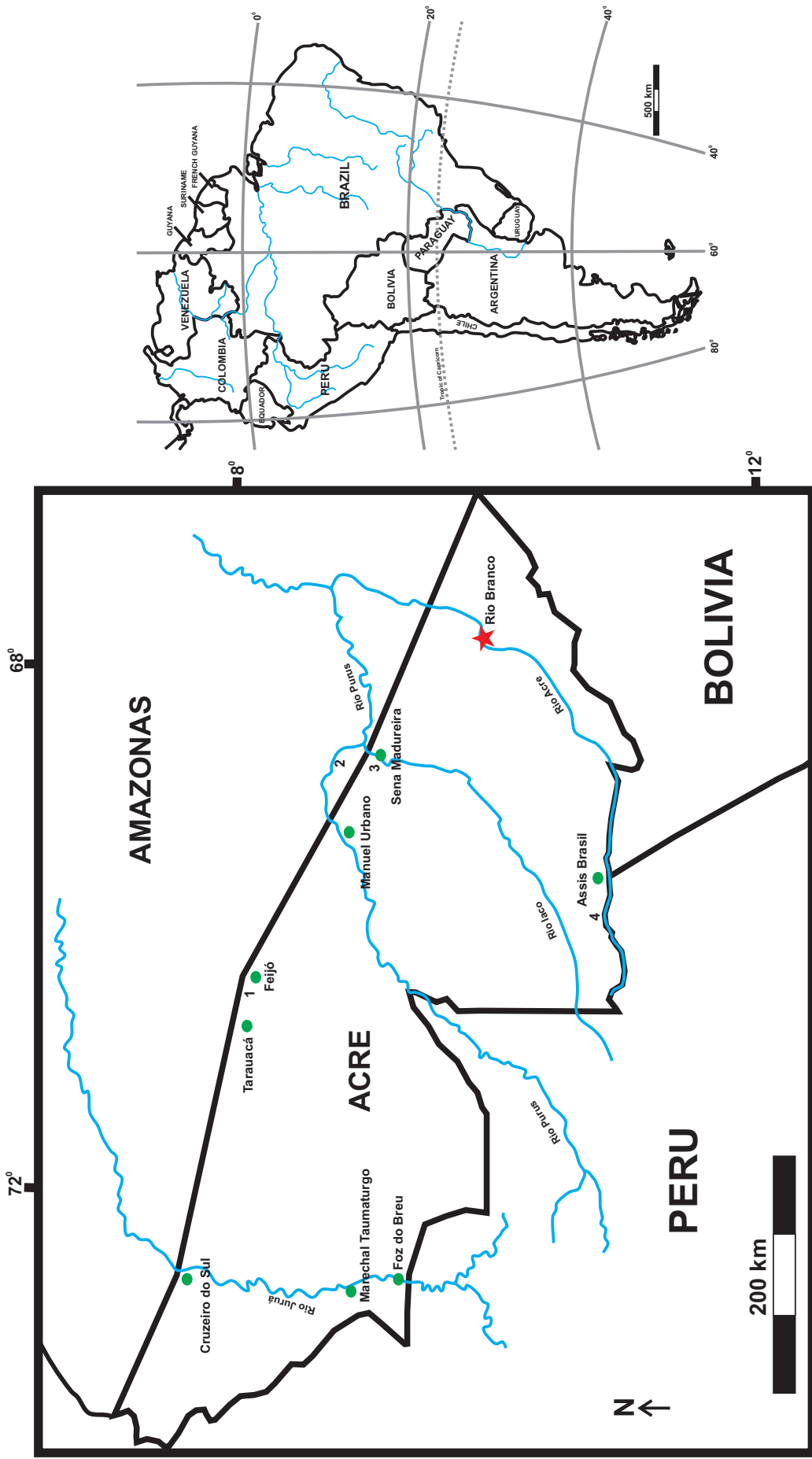


FIGURA 13. Mapa de localização das localidades fossilíferas no sudoeste da Amazônia brasileira. 1. Morro do Careca; 2. Talismã; 3. Lula; 4. Patos.

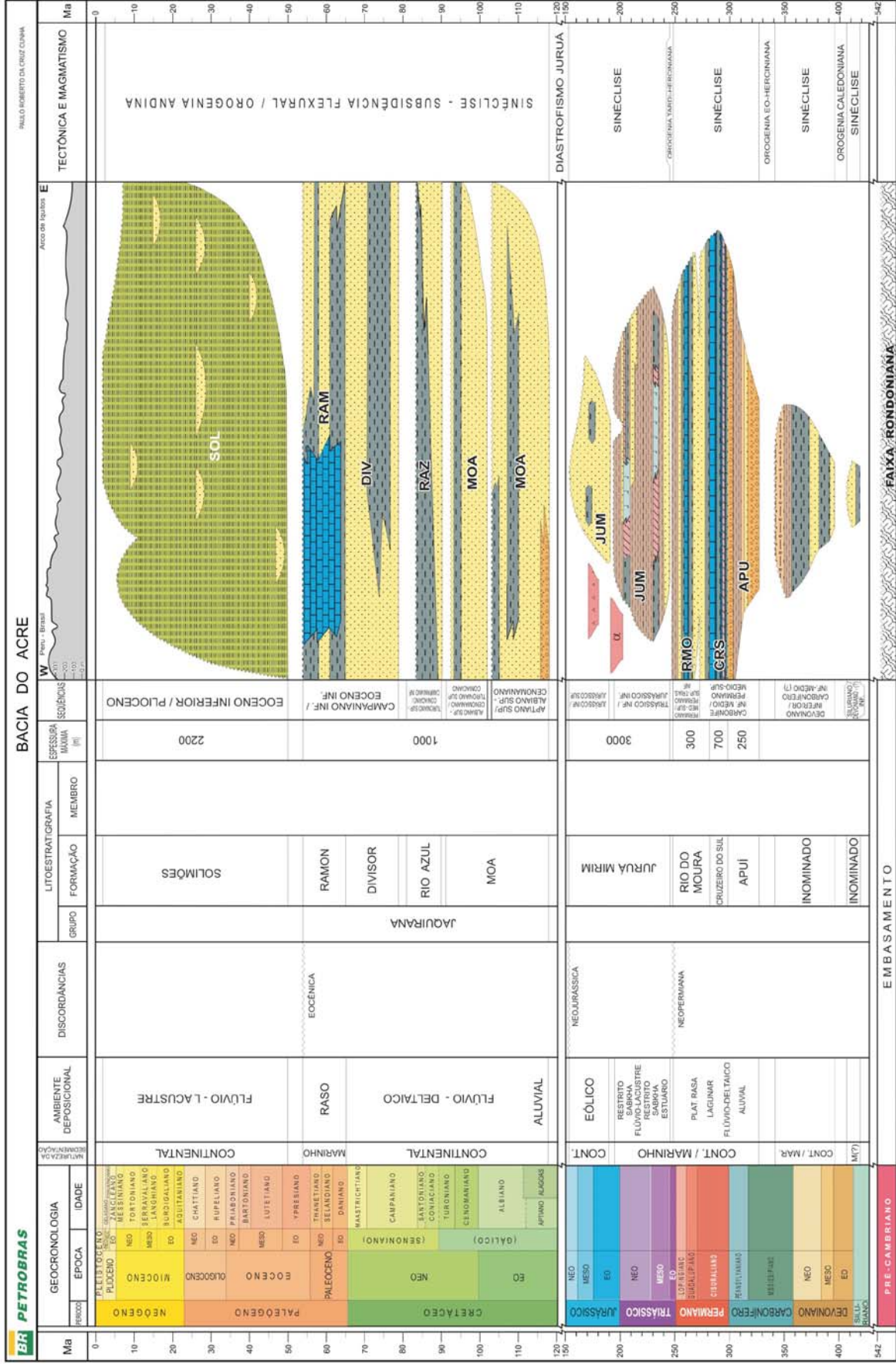


FIGURA 14. Carta Estratigráfica da Bacia do Acre (retirado de CUNHA, 2007).

definiram a posição bioestratigráfica dessa unidade entre o Mioceno/Plioceno para a região do Estado do Amazonas (23.5-11.6 Ma).

Os primeiros vertebrados fósseis desta formação foram mencionados na segunda metade do Século 19 (ver citações em PAULA-COUTO, 1967 e RANCY, 1991). Desde então, a idade destes fósseis e suas relações com outras localidades fossilíferas sul-americanas são controversas, em função de uma difícil correlação entre os diferentes níveis estratigráficos das distintas localidades fossilíferas, o que é agravado pela ausência de datações (LATRUBESSE *et al.*, 2007).

Muitos trabalhos bioestratigráficos baseados em palinórfos foram baseados nas regiões centrais e noroeste da Amazônia (HOORN, 1993, 1994a, b, 1995), onde a Formação Solimões também ocorre, visto que a grande maioria dos vertebrados fósseis provém da região sudoeste da Amazônia, particularmente no sul dos Estados do Acre e do Amazonas, e sudeste do Peru (CAMPBELL *et al.*, 2000, 2001, 2006). Assim, até o momento, não foi estabelecida uma relação entre os sedimentos do norte e do sul da Formação Solimões. Outras propostas bioestratigráficas foram baseadas principalmente na associação de mamíferos fósseis. Segundo PAULA-COUTO (1983a), os mamíferos encontrados no Estado do Acre, indicariam uma idade entre o Oligoceno/Pleistoceno superior. Alguns outros trabalhos propuseram uma idade entre o Plioceno superior e Pleistoceno (RADAMBRASIL, 1976, 1977) ou mesmo Pleistoceno superior (FRAILEY *et al.*, 1988; KRONBERG *et al.*, 1991). Para RANZI (2000), os fósseis de vertebrados das diversas localidades do sudoeste da Amazônia brasileira indicariam uma idade entre Eoceno e Pleistoceno superior. Os trabalhos de LATRUBESSE (1992) e LATRUBESSE *et al.* (1997) consideraram a fauna fóssil da região sudoeste da Amazônia brasileira como correspondendo à Idade Mamífero Huayqueriense, e possivelmente alcançando a Idade Montehermosense (Mioceno superior/Plioceno). Recentemente, LATRUBESSE *et al.* (2007) consideraram somente o piso Mioceno superior para os vertebrados fósseis da Formação Solimões. De acordo com tais autores, esta idade seria correlacionável com a Idade Mamífero Huayqueriense-Mesopotamiense (South American Land Mammal Ages/SALMA, 9-6.5 Ma) (CIONE *et al.*, 2001).

Também não há consenso em relação à interpretação paleoambiental: um grande lago raso ou um grande sistema de lagos (CAMPBELL & FRAILEY, 1984; FRAILEY *et al.*, 1988; VONHOF *et al.*, 1998, 2003; WESSELINGH *et al.*, 2002); um grande sistema fluvial “megafan” complexo (LATRUBESSE *et al.*, 1997, 2007); uma

influência marinha marginal (HOORN, 1993, 1994a, b, 1995); ou um mar interno (RÄSÄNEN *et al.*, 1995; HOVIKOSKI *et al.*, 2005). As questões acerca da idade dos fósseis e o paleoambiente na região sudoeste da Amazônia brasileira ainda não foram solucionadas.

De acordo com a revisão realizada por COZZUOL (2006), existem diferenças nas localidades com vertebrados fósseis na região sudoeste da Amazônia brasileira. Suas principais conclusões são: i) embora não sejam contemporâneas, correspondem ao Mioceno superior (localidades mais recentes do que as do noroeste da Amazônia); ii) a fauna de vertebrados é bastante diversa e abundante, e alguns grupos apresentam endemismo (e.g. crocódilomorfos, roedores e xenartros), sendo elementos importantes para estabelecer inferências biogeográficas e bioestratigráficas; iii) a fauna da região sudoeste da Amazônia poderia estar correlacionada com as faunas do “Mesopotamiense” da Argentina e do Uruguai, além de Urumaco na Venezuela, por compartilhar elementos faunísticos (espécies de mamíferos); iv) o cenário paleogeográfico estaria vinculado à regressão do mar Paranaense durante o Mioceno médio e início do Mioceno superior. Tal regressão teria possibilitado o desenvolvimento do Pré-Sistema Paraná, que teria mantido conexões com o sistema fluvial amazônico ao longo da Bacia do Chaco. Segundo COZZUOL (2006) esta hipótese é sustentada pela presença de fósseis de cetáceos, sirênios, crocódilomorfos e peixes, além de uma paleoflora de baixa altitude do Mioceno superior ao norte do Altiplano da Bolívia.

Os Amniota da Formação Solimões encontrados na região sudoeste da Amazônia brasileira, nos Estados do Acre e do Amazonas têm sido bem documentados (NEGRI *et al.*, 2010). Entre os mais frequentes estão os mamíferos Rodentia (e.g. PAULA-COUTO, 1978; MONES & TOLEDO, 1989; BOCQUENTIN *et al.*, 1990; NEGRI & FERIGOLO, 1999), Xenarthra (e.g. PAULA-COUTO, 1983a, b; MONES, 1986; BOCQUENTIN & GUILHERME, 1999; NEGRI, 2004) e Notoungulata (e.g. PAULA-COUTO, 1944, 1976, 1981, 1982; FRAILEY, 1986; BOCQUENTIN & SILVA, 1994; BAYÁ & BOCQUENTIN, 1997; BERGQVIST *et al.*, 2002; RIBEIRO *et al.*, 2005).

Os répteis encontrados na Formação Solimões são bastante conspícuos, devido à grande diversidade de formas extintas de crocódilomorfos e quelônios (RIFF *et al.*, 2010). Os crocódilomorfos são representados pelos Crocodylidae (*Charactosuchus*), Alligatoridae (*Caiman*, *Purussaurus*, *Mourasuchus*) e Gavialidae (*Brasilosuchus*, *Gryposuchus* e *Hesperogavialis*) (BARBOSA-RODRIGUES, 1892; PRICE, 1964;

SILL, 1970; GASPARINI, 1985; BOCQUENTIN & SOUZA-FILHO, 1989, 1990; SOUZA-FILHO, 1998; SOUZA-FILHO & BOCQUENTIN, 1989, 1991; SOUZA-FILHO *et al.*, 1993; RIFF *et al.*, 2010). Os quelônios pelos Podocnemidae (*Podocnemys* e *Stupendemys*), Chelidae (*Chelus*) e Testudinidae (*Chelonoidis*) (BARBOSA-RODRIGUES, 1892; CAMPOS, 1977; CAMPOS & BROIN, 1981; BROIN *et al.*, 1993; BOCQUENTIN & RANCY, 1987; BOCQUENTIN & SANTOS, 1989; GAFFNEY *et al.*, 1998; BOCQUENTIN *et al.*, 2001; CARVALHO *et al.*, 2002; BOCQUENTIN & MELO, 2006; RIFF *et al.*, 2010).

Os Squamata foram primeiramente mencionados por PAULA-COUTO (1970), baseado em um fragmento de vértebra de serpente indeterminada. Trabalhos posteriores (BOCQUENTIN *et al.*, 1996; LATRUBESSE *et al.*, 1997; SOUZA-FILHO, 1998; NEGRI, 2004) também mencionaram materiais de serpentes indeterminadas. Recentemente, HSIU *et al.* (2007, e no presente trabalho) confirmaram a presença de Serpentes (Aniliidae, Boidae e Colubridae), bem como de lagartos Scincomorpha (Teiidae) para a Formação Solimões. Raros são os fósseis de aves registrados para a Formação Solimões, sendo todos da família Anhingidae (*Macranhinga* e *Anhinga*) (ALVARENGA & GUILHERME, 2003; NEGRI *et al.*, 2010).

### 2.1.1.2 Colômbia

A fauna de La Venta é uma das mais conspícuas paleofaunas do Cenozóico sul-americano, e foi sistematicamente estudada no livro *Vertebrate Paleontology in the Neotropics, the Miocene Fauna of La Venta, Colombia* (KAY *et al.*, 1997). Parte do material estudado neste trabalho é proveniente das camadas do Grupo Honda, que inclui as Formações La Victoria e Villavieja, atribuídas à idade Mioceno médio (Idade Mamífero Laventense, MADDEN *et al.*, 1997). As mesmas estão compostas por diversas localidades fossilíferas situadas na Bacia Neiva ao longo do Alto Rio Magdalena, entre o leste e o centro dos Andes, no sul da Colômbia (GUERRERO, 1997; FIG. 15 e 16).

Segundo GUERRERO (1997) a Formação La Victoria (13.5 a 12.9 Ma; FIG. 16) é a unidade mais inferior do Grupo Honda e foi depositada durante uma fase de intensa atividade vulcânica e tectônica da Cordilheira dos Andes. Ela é composta por uma seqüência alternada de argilitos com ciclos grano-decrescentes de seixos litoareníticos vulcânicos de cor cinza (“*salt and pepper*”), com arenitos líticos de seixos



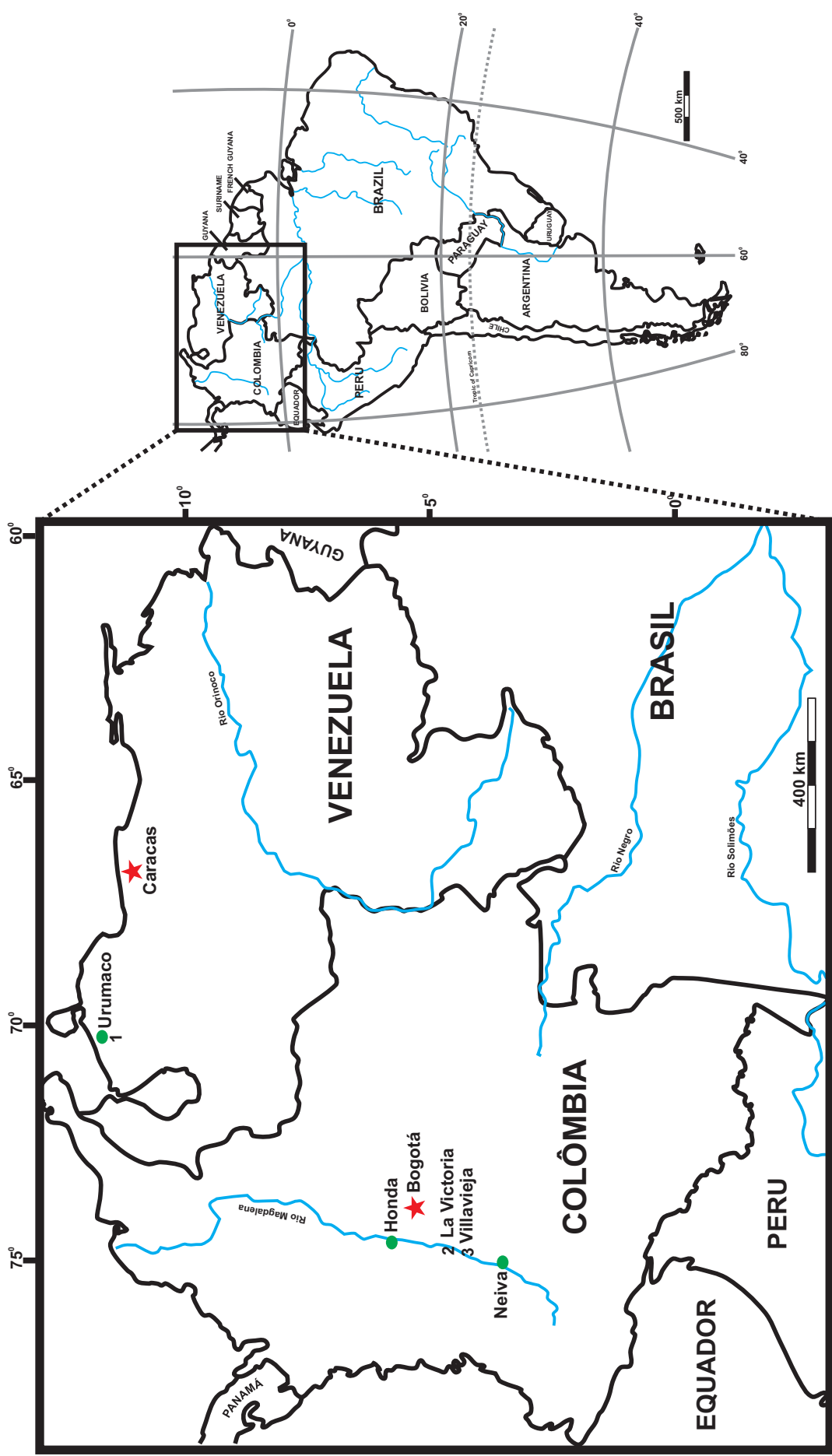
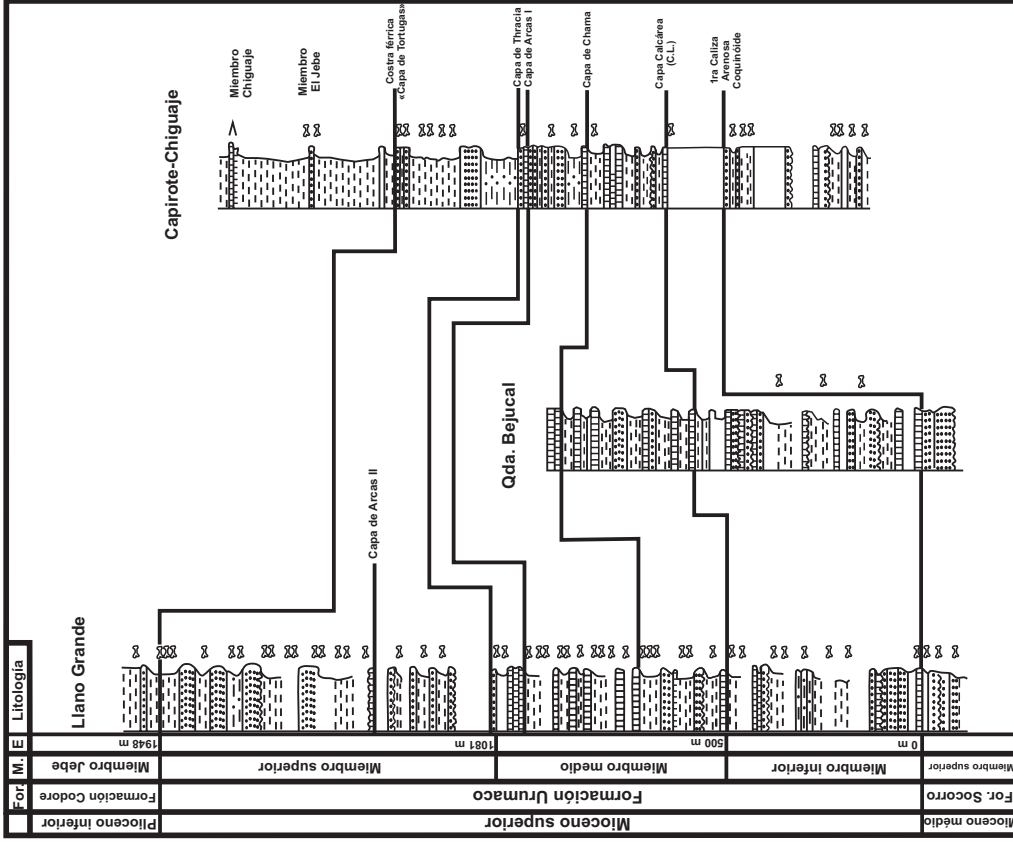
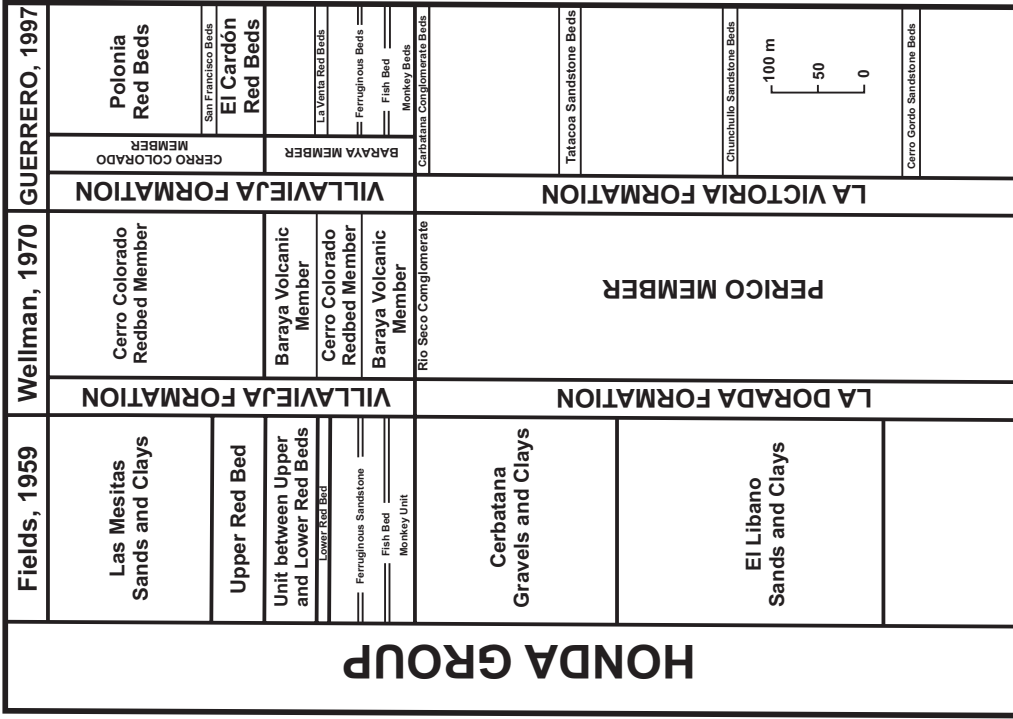


FIGURA 15. Mapa de localização das localidades fósíferas nas regiões de: 1. Urumaco (Venezuela), 2. La Victoria e 3. Villavieja (Colômbia).



**FIGURA 16.** A. Correlação estratigráfica do Grupo Honda no Vale do Rio Magdalena (retirado e modificado de GUERRERO, 1997); B. Colunas estratigráficas do Mioceno médio-Plioceno inferior da região de Urumaco, mostrando a distribuição geral dos níveis fósseis (ossos) portadores de vertebrados terrestres (retirado e modificado de LINARES, 2004).

que variam em granulometria, de finos a grossos, com importante quantidade de fragmentos vulcânicos e plagioclásios alternando verticalmente e lateralmente com lamitos que variam entre avermelhado-amarronzados e esverdeado-acinzentados. Os lamitos são muito ricos em fósseis de vertebrados, e os arenitos exibem leitos erosivos e incluem seixos clásticos e pacotes conglomeráticos. A base da unidade é uma inconformidade angular regional de idade Mioceno médio e o topo inclui um conglomerado grosso suportado pelos clastos. A Formação La Victoria é concordantemente recoberta por depósitos de finos grãos da Formação Villavieja (ver GUERRERO, 1997). Segundo o autor supracitado, a Formação La Victoria pode ser subdividida em diversos marcadores de camadas, muito empregados em métodos de correlações entre camadas na área de La Venta. A segunda formação que compreende o Grupo Honda chama-se Villavieja (12.9 a 11.5 Ma; FIG.16). Ela é dividida em dois membros: Baraya e Cerro Colorado. A Formação La Villavieja é principalmente composta por lamitos vermelhos que alternam verticalmente e lateralmente com grãos de arenitos médio a finos, avermelhados-amarelados; onde ciclos grano-decrescentes são estruturas comuns. Em menores proporções existem lamitos cinza-esverdeados intercalados com cinzas, “*salt and pepper*”, seixos, litoarenitos vulcânicos de granulometria média a fina em ciclos grano-decrescentes (GUERRERO, 1997). Os fósseis de vertebrados são muito abundantes, especialmente nas fácies cinza-esverdeadas da porção inferior da formação.

Os sedimentos miocênicos do Grupo Honda representam um sistema de rios meandantes e anastomosados, com uma impressionante fauna fóssil (GUERRERO, 1997). Num total de 154 táxons e cerca de 70 famílias, que incluem peixes, anfíbios, répteis, aves e uma grande variedade de mamíferos (ver KAY *et al.* 1997; KAY & MADDEN, 1997; VILLARROEL, 1998, 2000). Com base nos mamíferos fósseis, MADDEN *et al.* (1997) definiram a Idade Mamífero Laventense. O paleoambiente sugerido através da geologia e pela grande diversidade de fósseis de peixes de água doce, tartarugas e crocodilomorfos, mostra que existiu habitat aquáticos. Além de diversos fósseis de macacos arborícolas que indicam a presença de floresta tropical, vários outros fósseis de mamíferos aparentam indicar a presença de florestas, mosaicos de floresta/pradarias e áreas abertas de pradarias (KAY & MADDEN, 1997).

### **2.1.1.3 Venezuela**

A fauna mais diversa de vertebrados fósseis da Venezuela se localiza na região noroeste do Município de Urumaco, situado no Estado de Falcón (FIG. 15). A região de Urumaco, em termos geológicos e paleontológicos, cobre uma área de 250 km<sup>2</sup>, onde foram registradas mais de 100 localidades com 60 níveis estratigráficos portadores de vertebrados fósseis. Estas localidades pertencem à parte superior da Formação Socorro, Formação Urumaco e parte inferior e média do Membro El Jebe da Formação Codore (LINARES, 2004; FIG. 16).

O material estudado provém do Membro superior da Formação Socorro, que é constituída por sedimentos arenosos e lamosos atribuídos ao Mioceno médio, com base em foraminíferos planctônicos e palinórfos (LORENTE, 1986; DÍAZ de GAMERO, 1989; HAMBALÉK *et al.* 1994). A unidade é caracterizada por exibir alternância de arenitos, argilas, lamas e escassos níveis calcários (LINARES, 2004). Estima-se que os sedimentos possuam cerca 700 m de espessura (HAMBALÉK *et al.* 1994), depositados inicialmente em um ambiente deltaico e fluvial, onde o complexo de fácies associadas indicam influência marinha, com o desenvolvimento de barreiras costeiras e planície de maré, indicando a presença de um grande lago pretérito (DÍAZ de GAMERO & LINARES, 1989; SÁNCHEZ-VILLAGRA & AGUILERA, 2006).

A Formação Urumaco, de idade Mioceno superior, provavelmente compreende as idades mamíferos sulamericanas Chasicoense-Huayqueriense (8-6 Ma, DÍAZ de GAMERO & LINARES, 1989; AGUILERA, 2004; SÁNCHEZ-VILLAGRA & AGUILERA, 2006) e muito dos trabalhos paleontológicos se concentram nesta unidade geológica. A Formação Urumaco é caracterizada por apresentar uma litologia heterogênea composta por arenitos, lamas, argilas e calcários de origem costeira e flúvio-lacustre (LINARES, 2004), e informalmente dividida em três membros. O Membro inferior é uma unidade composta por uma seqüência de abundantes pelitos. Esta unidade é muito similar ao Membro superior da Formação Socorro, e seus limites são mais uma questão de definição do que de diferenças de sedimentação (LINARES, 2004). O Membro médio da Formação Urumaco é essencialmente composto por pelitos, semelhante ao Membro inferior. Os pelitos de coloração acinzentada são ricos em microfósseis, com maior concentração de carvão, concentrados em delgados níveis de lentes. Os pelitos marrons são mais abundantes, e contêm restos de vertebrados, como répteis, mamíferos, peixes de água doce e marinhos, bem como coprólitos e troncos. Na metade inferior do membro, uma diversa fauna de peixes e moluscos marinhos aparece na matriz arenosa. O ambiente de deposição é interpretado como próximo do sub-litoral

e de lagoas costeiras, com influência fluvial e estuarina (DÍAZ de GAMERO & LINARES, 1989; AGUILERA, 2004). O Membro superior exhibe pelitos mais abundantes na porção superior, geralmente de coloração acinzentada, freqüentemente siltosa, intercalada com delgadas areias com crostas de oxidação e níveis carbonizados. Os pelitos marrons são mais escassos e delgados, com 0.3 m de espessura, neles se concentram os fósseis de vertebrados. O paleoambiente proposto é associado a depósitos de canais de rios e planície de inundação com influência marinha ocasional (LINARES, 2004). A Formação Urumaco é caracterizada por diversas associações faunísticas de ambientes continentais (savanas), de água doce (pântanos e rios), estuarinos (salobra) e marinhos (lagoas litorâneas, charcos salgados e linhas de praia), onde cada ambiente pode ser relacionado com os distintos ambientes sedimentares (SÁNCHEZ-VILLAGRA & AGUILERA, 2006).

Os fósseis mais comuns encontrados na área de Urumaco são restos de peixes cartilaginosos e ósseos (ver AGUILERA, 2004). Há uma grande diversidade de crocodilomorfos, representados pelos Alligatoridae (*Caiman*, *Melanosuchus*, *Mourasuchus* e *Purussaurus*), Crocodylidae (*Thecachampsa*) e Gavialidae (*Brasilosuchus*, *Gryposuchus*, *Hesperogavialis* e *Ikanogavialis*) (ver SILL, 1970; BOCQUENTIN, 1983, 1984a, 1984c; BOCQUENTIN & BOUFFETAUT, 1981; AGUILERA, 2004; RIFF & AGUILERA, 2008), além da presença de tartarugas das famílias Podocnemidae (*Stupendemys* e *Bairdemys*), Trionychidae e Chelidae (*Chelus*) (ver WOOD & DÍAZ de GAMERO, 1971; WOOD & PATTERSON, 1973; WOOD, 1976; BOCQUENTIN-VILLANUEVA, 1988; SÁNCHEZ-VILLAGRA *et al.*, 1995; GAFFNEY *et al.*, 1998; GAFFNEY & WOOD, 2002; HEAD *et al.* 2006b). Em menores proporções, as aves estão representadas pelos Ciconiiformes (*Jabiru*, WALSH & SÁNCHEZ, 2008), e os Squamata representados pelos Anilioidea (*Colombophis*) e Booidea (HEAD *et al.*, 2006a). Quando comparados com a diversidade de peixes e crocodilomorfos, os mamíferos encontrados na área de Urumaco são pouco freqüentes, com cerca de 22 espécies conhecidas (SÁNCHEZ-VILLAGRA & AGUILERA, 2006). A fauna de mamíferos inclui marsupiais (WOOD & DÍAZ de GAMERO, 1971; LINARES, 2004), xenartros (ver BOCQUENTIN-VILLANUEVA, 1981, 1984b, CARLINI *et al.* 2006a, b, 2008; LINARES, 2004), cetáceos (COZZUOL & AGUILERA, 2008), sirênios (SÁNCHEZ-VILLAGRA *et al.*, 2004), notoungulados (WOOD & DÍAZ de GAMERO, 1971; LINARES, 2004; SÁNCHEZ-VILLAGRA & AGUILERA, 2006), proteroterídeos (LINARES, 2004; SÁNCHEZ-VILLAGRA &

AGUILERA, 2006) e roedores (WOOD & DÍAZ de GAMERO, 1971; SÁNCHEZ-VILLAGRA *et al.* 2003; LINNARES, 2004).

## 2.1.2 Listagem do material

### 2.1.2.1 Material estudado

AMU-CURS 154, *Colombophis spinosus* sp. nov., vértebra dorsal média;  
IGM 183533 (1), *Colombophis portai*, vértebra dorsal média;  
IGM 183561 (1 e 2), *Colombophis portai*, vértebra dorsal média;  
IGM 183928, *Colombophis portai*, vértebra dorsal média;  
IGM 184086, *Colombophis portai*, vértebra dorsal média;  
IGM 184131 (1 e 2), *Colombophis portai*, vértebra dorsal média;  
IGM 184159, *Colombophis portai*, vértebra dorsal média;  
IGM 184176 (1), *Colombophis spinosus* sp. nov., vértebra dorsal anterior;  
IGM 184285(1 e 3), *Colombophis portai*, vértebra dorsal anterior;  
IGM 184285 (2), *Colombophis portai*, vértebra dorsal média;  
IGM 184476 (1), *Colombophis portai*, vértebra dorsal média;  
IGM 184476 (2), *Colombophis portai*, vértebra dorsal anterior;  
IGM 184579 (1 e 2), *Colombophis portai*, vértebra dorsal média;  
IGM 184788, *Colombophis portai*, vértebra dorsal média;  
IGM 184806 *Colombophis portai*, vértebra dorsal média;  
IGM 250914, *Colombophis portai*, vértebra dorsal média;  
LPVCZS/001, Viperidae indet., vértebra dorsal;  
LPVCZS/003, *Waincophis australis*, vértebra dorsal média;  
UFAC-PV 1609, *Colombophis spinosus* sp. nov., vértebra dorsal anterior;  
UFAC-PV 2344, cf. *Paradracaena*, vértebra dorsal;  
UFAC-PV 2951, *Eunectes* sp., vértebra dorsal média;  
UFAC-PV 2952, *Colombophis spinosus* sp. nov., vértebra dorsal anterior;  
UFAC-PV 2953, *Colombophis spinosus* sp. nov., vértebra dorsal média;  
UFAC-PV 2954, *Eunectes* sp., vértebra dorsal média;  
UFAC-PV 2955, *Colombophis spinosus* sp. nov., vértebra dorsal média;  
UFAC-PV 2956, *Colombophis spinosus* sp. nov., vértebra dorsal anterior;  
UFAC-PV 2957, *Colombophis portai*, vértebra dorsal posterior;  
UFAC-PV 2958, cf. *Eunectes* sp., fragmento de vértebra dorsal média;

UFAC-PV 2959, cf. *Eunectes* sp., fragmento de vértebra dorsal média;  
 UFAC-PV 2960, *Eunectes* sp., fragmento de vértebra dorsal média;  
 UFAC-PV 2962, Boinae indet., vértebra dorsal;  
 UFAC-PV 3245, 'Colubridae' indet., vértebra dorsal;  
 UFAC-PV 3272, cf. *Paradracaena*, fragmento de dentário direito;  
 UFAC-PV 3475, *Eunectes* sp., fragmento de vértebra dorsal média;  
 UFAC-PV 3476, *Eunectes* sp., fragmento de vértebra dorsal posterior;  
 UFAC-PV 3477, cf. *Eunectes* sp., vértebra dorsal média;  
 UFAC-PV 3478, *Colombophis portai*, vértebra dorsal;  
 UFAC-PV 3479, 'Colubridae' indet., vértebra dorsal;  
 UFAC-PV 3480, *Colombophis portai*, vértebra dorsal média;  
 UFAC-PV 3483, Boinae indet., vértebra dorsal;  
 UFAC-PV 3484, *Colombophis portai*, vértebra dorsal média;  
 UFAC-PV 3485, *Colombophis spinosus* sp. nov., vértebra dorsal posterior;  
 UFAC-PV 4027, *Colombophis spinosus* sp. nov., vértebra dorsal média;  
 UFAC-PV 4035, 'Colubridae' indet., vértebra dorsal;  
 UFAC-PV 4089, *Colombophis portai*, vértebra dorsal média;  
 UFAC-PV 5424, *Colombophis spinosus* sp. nov., vértebra dorsal média;  
 UFAC-PV 5715, *Colombophis portai*, fragmento de vértebra dorsal anterior;  
 UFAC-PV 5716A, Boinae indet., vértebra dorsal;  
 UFAC-PV 5716B, *Colombophis portai*, vértebra dorsal média;  
 UFAC-PV 5716C, *Colombophis spinosus* sp. nov., vértebra dorsal média;  
 UFAC-PV 5716E, *Colombophis spinosus* sp. nov., vértebra dorsal média;

### 2.1.2.2 Material examinado para comparação

*Alamitophis argentinus* – MACN-RN 27, 28

*Alamitophis elongatus* – MACN-RN 38; MLP 88-III-31-1

*Boa constrictor constrictor* - MCN.D. 335, 343, 344, 347, 351

*Boa constrictor occidentalis* - UNMdP-O 44, 45, 46, 47, 49, 50

Boinae indet. – AMU-CURS 155; MLP 66-V-4-47; 87-II-25-1, 71-VII-27c,d; UNEFM-CIAAP 1477

*Boiruna maculata* – MLP 94-XII-10-1

*Chubutophis grandis* – MLP 83-III-1-150

- Clelia* sp. – MLP 98-XI-12-1
- Colubridae indet. – MACN-CH 996, 1003-8; MACN-SC 345, 3315, 3316, 3317, 3318, 3319; MACN 19228a,b, 19229a,b,c
- Coniophis* cf. *C. precedens* – MLP 71-VII-27-1a,b
- Corallus caninus* - IB 46900; MZUSP 14426
- Corallus hortulanus* - MCN-PV.D. 0001; MZUSP 13050, 13853, 13855
- Crotalus durissus* - MCP-AN 057
- Dinilysia patagonica* – MACN-N 26; MACN-; MACN-RN 976, 1013, 1014, 1015, 1017, 1018, 1019; MLP 79-II-27 (2 a 17)
- Dracaena guianensis* - MZUSP 12624
- Dracaena paraguayensis* - MZUSP 62849
- Epicrates cenchria* - IB 23052; MCN-PV.D. 0002; MZUSP 13888
- Epicrates cenchria. alvarezi* - UNMdP-O 42, 43
- Epicrates cenchria assisi* - IB 49335
- Epicrates cenchria crassus* - IB 52174; MCN-PV.D. 0003
- Eunectes deschauenseei* - IB 17642; MPEG 18019
- Eunectes murinus* - IB 19795; MCN.D. 306, 316, 319, 342; MPEG 16443, MZUSP 2501
- Eunectes notaeus* - UNMdP-O 48, IB 17014, 7540; MZUSP 8303
- Matsoia bai* – MACN-11135 (réplica de AMNH 3155)
- Matsoia* – MACN-A 10873a,b, 10879a,b, 10892a,b, 10888<sup>a</sup>,b
- Tupinambis duseni* - MZUSP 92131
- Tupinambis merianae* - MCN-D 298, 300, 301, 303; MCN-R 15215
- Tupinambis quadrilineatus* - MZUSP 84921, 84928
- Tupinambis rufescens* - MZUSP 93082, 93083, 93084
- Tupinambis teguixin* - MZUSP 92087, 92149
- Gaimanophis tenuis* - MACN-CH 997-2, 997-3, 997-4, 1000-1, 1001-1, 1001-2, 1004-1, 1004-2, 1004-3, 1005-2, 1006
- Patagoniophis parvus* – MACN-RN 33, 34, 35
- Rionegrophis madtsoioides* – MACN-RN 32
- Viperidae indet. – UNEFM-CIAAP 1478
- Waincophis* sp. MACN-CH 998-1, 999-1, 999-2, 1003-2, 1002-3
- Waincophis australis* -MACN-CH 1008, MLP 91-IV-1-127, 92-XI-21-8 a,b, MLP 90-II-20-17,91-IX-1-73



### 2.1.3 Abreviaturas institucionais

**AMU-CURS**, Colección Alcadia de Urumaco, Rodolfo Sánchez, Urumaco, Venezuela;

**IB**, Instituto Butantan, São Paulo, Brasil;

**IGM, INGEOMINAS**, Instituto Nacional de Investigaciones en Geociencias, Minería y Química, Museo Geológico, Bogotá, Colômbia;

**LPV/CZS**, Universidade Federal do Acre, Campus da Floresta, Laboratório de Paleontologia, Coleção Vertebrados, Cruzeiro do Sul, Acre, Brasil;

**MACN**, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernadino Rivadavia", Buenos Aires, Argentina;

**MCN.D.**, Coleção Didática de Répteis do MCN-FZB/RS, NOPA (Núcleo de Ofidismo de Porto Alegre);

**MCN-FZB/RS**, Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre/RS, Brasil;

**MCN-PV.D.**, Seção de Paleontologia do MCN-FZB/RS, Coleção de Paleontologia de Vertebrados, Coleção Didática;

**MCN-R.**, Coleção de Répteis do MCN-FZB/RS, NOPA (Núcleo de Ofidismo de Porto Alegre);

**MLP**, Museo de La Plata, La Plata, Argentina;

**MPEG**, Museu Paranaense Emílio Goeldi, Belém/PA, Brasil

**MZUSP**, Coleção de Herpetologia, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo/SP, Brasil;

**UFAC-PV**, Coleção de Paleovertebrados do Laboratório de Pesquisas Paleontológicas, Universidade Federal do Acre, Rio Branco, Brasil.

**UNEFM-CIAAP**, Universidad Nacional Experimental Francisco de Miranda, Centro de Investigaciones Antropológicas, Arqueológicas y Paleontológicas, Coro, Venezuela.

UNMDP-O, Coleção Herpetológica da Universidad Nacional de Mar del Plata – Seção Osteológica, Argentina (ex AHH);

## 2.2 Métodos

### 2.2.1 Estudo do material

O estudo do material constitui-se principalmente na observação macroscópica, embora quando necessário tenha sido utilizado microscópio estereoscópico. O estudo anatômico foi possível através da comparação do material disponível depositado em coleções sul-americanas. Foi realizada uma análise comparativa tanto de espécimes fósseis quanto de espécimes recentes.

Para a descrição do material seguiu-se a metodologia e a terminologia anatômica consagrada para cada um dos grupos estudados. As descrições seguem HOFFSTETTER & GASC (1969) e ESTES (1983) para os lagartos; AUFFENBERG (1963), HOFFSTETTER & GASC (1969), RAGE (1984, 1998), LaDUKE (1991a, b), HOLMAN (2000) e LEE & SCANLON (2002) para as serpentes.

Para as serpentes, os dados qualitativos foram baseados em RAGE (2001), e as medidas foram determinadas através do paquímetro Digimess<sup>®</sup>, com precisão de 0,02 mm, e expressadas em milímetros, seguindo-se LaDUKE (1991a, b). As fotografias foram realizadas em grande parte pelo fotógrafo da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Sr. Luiz Flávio Silva. As demais fotografias foram com câmera Nikon D50, com lente AF Micro-Nikkor 105mm f/2.8.D, sob tempo e abertura variáveis e luz natural. Os desenhos foram confeccionados com o auxílio do software CorelDraw X4<sup>®</sup>.

O estudo foi desenvolvido na Seção de Paleontologia do Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul em Porto Alegre, RS, para onde o material da UFAC e LPV/CZS, sob empréstimo, foi transportado para estudo. O mesmo se deu com o material da Colômbia, emprestado à Profa. Dra. Adriana María Albino (Universidad de Mar del Plata, Argentina), enquanto que o material da Venezuela, foi estudado na Colección Alcadia de Urumaco, Rodolfo Sánchez, Urumaco e Universidad Nacional Experimental Francisco de Miranda, Centro de Investigaciones Antropológicas, Arqueológicas y Paleontológicas, Coro.

### 3 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AGUILERA, O.A. **Tesoros paleontológicos de Venezuela: Urumaco, Patrimonio Natural de la Humanidad**. Caracas: Universidad Nacional Experimental Francisco Miranda, 2004. p. 148.

ALVARENGA, H.M.F.; GULHERME, E. The Anhingas (Aves: Anhingidae) from the Upper Tertiary (Miocene–Pliocene) of Southwestern Amazonia. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, v. 23, n. 3, p. 614-621, 2003.

ALBERT, E.M.; MAURO, D.S.; GARCÍA-PARÍS, M.; RÜBER, L.; ZARDOYA, R. Effect of taxon sampling on recovering the phylogeny of squamate reptiles based on complete mitochondrial genome and nuclear gene sequence data. **Gene**, Amsterdam, 2008.

ALBINO, A.M. Nuevos Boidae Madtsoiinae en el Cretácico tardío de Patagonia (Formación Los Alamitos, Río Negro, Argentina). In: CONGRESO ARGENTINO DE PALEONTOLOGÍA Y BIOESTRATIGRAFÍA, 4., 1986. Mendoza, **Actas...** Mendoza: 1986. v. 2, p. 15-21.

ALBINO, A.M. The Late Cretaceous fauna of Los Alamitos, Patagonia, Argentina. Part V. The Ophidians. **Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia". Paleontología**, Buenos Aires, v. 3, n. 3, p. 141-146, 1987.

ALBINO, A.M. Primer registro de Colubroidea (Reptilia: Serpentes) de Argentina (Edad Montehermosense S.L., Plioceno), **Ameghiniana**, Buenos Aires, v. 25, n. 3, p. 281–287, 1989a.

ALBINO, A.M. Noticia preliminar sobre el más antiguo Boinae (Serpentes: Boidae) de Argentina (Formación Mealla, edad Riochiquense, Provincia de Jujuy). **Ameghiniana**, Buenos Aires, v. 26, n. 3-4, p. 237, 1989b.

ALBINO, A.M. Las serpientes de São José de Itaboraí (Edad Itaboraiense, Paleoceno medio), Brasil. **Ameghiniana**, Buenos Aires, v. 27, p. 337-342, 1990.

ALBINO, A.M. Las serpientes del neógeno y paleógeno sudamericano. IN: CONGRESO GEOLÓGICO CHILENO, 6., 1991. Viña del Mar, **Actas...** Viña del Mar: 1991a. v. 1, p. 51-53.

ALBINO, A.M. Las serpientes del Santacrucesense y Friasense de Argentina. **Ameghiniana**, Buenos Aires, v. 28, n. 3-4, p. 402, 1991b.

ALBINO, A.M. Primer registro de un Boidae (Reptilia: Serpentes) en el Plioceno de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. **Pesquisas**, Porto Alegre, v. 19, n. 1, p. 106-109, 1992.

- ALBINO, A.M. Snakes from the Paleocene and early Eocene of Patagonia, Argentina: paleoecology and coevolution with mammals. **Historical Biology**, Malaysia, v. 7, p. 51-69, 1993.
- ALBINO, A.M. Estado actual del registro de escamados extinguidos de América del Sur y sus implicancias paleoambientales. **Cuadernos de Herpetología**, Buenos Aires, v. 8, n. 1, p. 146-154, 1994a.
- ALBINO, A.M. Una nueva serpiente (Reptilia) en el Cretácico Superior de Patagonia, Argentina. **Pesquisas**, Porto Alegre, v. 21, n. 1, p. 58-63, 1994b.
- ALBINO, A.M. Descripción del más antiguo Viperidae (Serpentes) de América del Sur. **Studia Geologica Salmanticensia**, Salamanca, n. 31, p. 11–20, 1995.
- ALBINO, A.M. The South American Fossil Squamata (Reptilia: Lepidosauria). In: ARRATIA, G. (ed.) **Contributions of Southern South America to Vertebrate Paleontology**. München: Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen, 1996a. p. 185-202 (Geologie und Paläontologie, 30 A).
- ALBINO, A.M. Snakes from the Miocene of Patagonia (Argentina). Part I: The Booidea. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen**, Stuttgart, v. 199, n. 3, p. 417-434, 1996b.
- ALBINO, A.M. Snakes from the Miocene of Patagonia (Argentina). Part II: The Colubroidea. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen**, Stuttgart, v. 200, n. 3, p. 353-360, 1996c.
- ALBINO, A.M. Primer registro fósil de *Liolaemus* (Squamata: Iguania: Tropiduridae). In: CONGRESO ARGENTINO DE PALEONTOLOGÍA Y BIOESTRATIGRAFÍA, 7., 1998. **Resúmenes...** Bahía Blanca: APA, 1998, p. 57.
- ALBINO, A.M. New record of snakes from the Cretaceous of Patagonia (Argentina). **Geodiversitas**, Paris, v. 22, n. 2, p. 247-253, 2000a.
- ALBINO, A.M. Serpientes del sitio arqueológico Cueva Tixi (Pleistoceno tardío-Holoceno), Provincia de Buenos Aires, Argentina. **Ameghiniana**, Buenos Aires, v. 36, n. 3, p. 269–273, 2000b.
- ALBINO, A.M. Reptiles. In: MAZZANTI, D.L.; QUINTANA, C.A. (ed.) **Cueva Tixi: cazadores y recolectores de las sierras de Tandilla Oriental**. Mar del Plata: Publicación Especial del Laboratorio de Arqueología de la Facultad de Humanidades, Universidad Nacional de Mar del Plata, 2001. p. 65-74.
- ALBINO, A.M. El lagarto más antiguo de la Argentina. In: CONGRESO “OSVALDO A. REIG” DE VERTEBRADOLOGÍA BÁSICA Y EVOLUTIVA E HISTÓRICA Y FILOSOFÍA DE LA CIENCIA, 1., 2002. **Abstracts...** Buenos Aires: FHN, 2002, p. 21-23.

ALBINO, A.M. A Late Quaternary lizard assemblage from the Southern Pampean Region of Argentina. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, v. 25, n. 1, p.185-191, 2005.

ALBINO, A.M. Lepidosauromorpha. In: GASPARINI, Z.; RODOLFO, L.; CORIA, A (eds.) **Patagonian Mesozoic Reptiles-Life of the Past**. Bloomington: Indiana University Press, 2007. p. 87-115.

ALBINO, A.M. Lagartos iguanios del Colhuehuapense (Mioceno temprano) de Gaiman (Provincia de Chubut, Argentina). **Ameghiniana**, Buenos Aires, v. 45, n. 4, p. 775-782, 2008.

ALBINO, A.M.; QUINTANA, C.A. Los Colubridae (Reptilia: Serpentes) del Chapadmalalense y Uquiense (Plioceno tardío-Pleistoceno temprano?) de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. **Ameghiniana**, Buenos Aires, v. 29, n. 2, p. 25-133, 1992.

ALBINO, A.M.; CALDWELL, M.W. Hábitos de vida de la serpiente cretácica *Dinilysia patagonica* Woodward. **Ameghiniana**, Buenos Aires, v. 40, n. 3, p. 407-414, 2003.

ALBINO, A.M.; BRIZUELA, S.; MONTALVO, C.L. New *Tupinambis* remains from the Late Miocene of Argentina and a review of the South American Miocene teiids. **Journal of Herpetology**, Athen, v. 40, n. 2, p. 206-213, 2006.

ALBINO, A.M.; MONTALVO, C.L.. Snakes from the Cerro Azul Formation (Upper Miocene), central Argentina, with a review of fossil viperids from South America. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, v. 26, n. 3, p. 581-587, 2006.

ALBINO, A.M.; CARLINI, A.A. First record of *Boa constrictor* (Serpentes, Boidae) in the Quaternary of South America. **Journal of Herpetology**, Athen, v. 42, n. 1, p. 82-88, 2008.

ALBINO, A.M.; TOMASSINI, R.; BRIZUELA, S. Presencia del lagarto teideo *Tupinambis* en La Formación Monte Hermoso de Farola Monte Hermoso, sur de La Provincia de Buenos Aires (Argentina). **Ameghiniana**, Buenos Aires, v. 46., n. 1, p. 177-187, 2009.

ALIFANOV, V.R. The most ancient gekkos (Lacertilia: Gekkonidae) from the Lower Cretaceous of Mongolia. **Paleontologicheskii Zhurnal**, Moscow, n. 1, p. 124-126, 1989.

ALIFANOV, V.R. Some peculiarities of the Cretaceous and Palaeogene lizard faunas of the Mongolian People's Republic. **Kaupia**, Darmstadt, n. 3, p. 9-13, 1993.

ALIFANOV, V.R. The fossil record of Cretaceous lizards from Mongolia. In: BENTON, M.J.; SHISHKIN, M.A.; UNWIN, D.M.; KUROCHKIN, E.N. (ed.) **The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia**. Cambridge: Cambridge University Press, 2000. p. 368-389.

ALVAREZ, B.B.; TEDESCO, M.E.; PORCEL, E. Osteología craneana de *Teius teyou* (Daudin, 1802), (Reptilia: Teiidae). **Cuadernos de Herpetología**, Buenos Aires, v. 3, n. 2, p. 7-31, 1987.

AMBROSETTI, J.B. Observaciones sobre los reptiles fósiles oligocenos de los terrenos terciários antiguos del Paraná. **Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba**, Córdoba, v. 10, n. 4, p. 409-426, 1890.

AMEGHINO, F. Sobre la presencia de vertebrados de aspecto Mesozóico en la Formación Santacruceña de Patagonia Austral. **Revista del Jardín Zoológico de Buenos Aires**, Buenos Aires, v. 1, p. 75-84, 1893.

AMEGHINO, F. Sinopsis Geológico-paleontológica. Suplemento. Adiciones y Correcciones. **Obras Completas**, La Plata, n. 12, 706p, 1899.

APESTEGUÍA, S.; AGNOLIN, F.L; LIO, G.L. An early Late Cretaceous lizard from Patagonia, Argentina. **Comptes Rendus Paleovol.**, Amsterdam, v. 2005, n. 4, 2005.

APESTEGUÍA, S.; ZAHER, H. A Cretaceous terrestrial snake with robust hindlimbs and a sacrum. **Nature**, London, v. 440, n. 20, p. 1037-1040, 2006.

AUFFENBERG, W. The fossil snakes of Florida. **Tulane Studies in Zoology**, New Orleans, n. 10, p. 131-216. 1963.

ÁVILA-PIRES, T.C.S. Lizards of Brazilian Amazonia (Reptilia: Squamata). **Zoologische Verhandelingen**, Leiden, n. 299, p. 1-706, 1995.

BÁEZ, A.M.; GASPARINI, Z.B. Orígenes y evolución de los anfibios y reptiles del Cenozóico de América del Sur. **Acta Geológica Lilloana**, Tucumán, v. 14, p. 149-232, 1977.

BAILON, S. Amphibiens et reptiles du Pliocène Terminal d'Ahl al Oughlam (Casablanca, Maroc). **Geodiversitas**, Paris, v. 22, n. 4, p. 539-558, 2000.

BARBERENA, M.; GOMES, N.; SANCHOTENE, L. Osteologia craniana de *Tupinambis teguixin*. **Publicação Especial da Escola de Geologia da UFRGS**, Porto Alegre, n. 21, p. 1-32, 1970.

BARBOSA-RODRIGUES, J.B. Les reptiles de la vallée de l'Amazone. **Vellozia**, Manaus, n. 2, p. 41-60, 1892.

BAYÁ, E.M.F.; BOCQUENTIN, J.V. Uma mandíbula de *Trigodon* sp. (Mammalia, Notoungulata, Toxodontidae) no Neógeno do Alto Rio Acre, fronteira Brasil-Peru. **Revista Universidade de Guarulhos, Geociências**, Guarulhos, v. 2, n. 6, p.39-43, 1997.

BOCQUENTIN, J.V. Estudio preliminar de un Alligatoridae fósil proveniente del Distrito Democracia, Estado Falcón. **JORNADAS DE INVESTIGACIONES, UNEFM**, 1., 1983. Coro, **Resúmenes...** Coro: 1983. p. 12.

BOCQUENTIN, J.V. Los crocodylia fósiles de Venezuela. **Acta Científica Venezolana**, Caracas, n. 35, p. 479, 1984a. (Suplemento, Resúmenes Convención Anual de Aso-Vac, 34, Cumaná).

BOCQUENTIN, J.V. Un nuevo representante de la familia Preprotheriinae (Mammalia, Edentata) proveniente del Mioceno de Venezuela. In: CONGRESO GEOLÓGICO LATINOAMERICANO DE PALEONTOLOGÍA, 3., 1984. Oaxtepec, **Memorias...** Oaxtepec: 1984b. n., 3, p. 516–523.

BOCQUENTIN, J.V. Un nuevo Nettosuchiade (Crocodylia Eusuchia) proveniente de la Formación Urumaco (Mioceno Superior), Venezuela. **Ameghiniana**, Buenos Aires, n. 21, p. 3–8, 1984c.

BOCQUENTIN, J.V. On the turtle *Chelus lewisi* (Testudinata, Pleurodira). **Journal of Herpetology**, Athen, n. 22, p. 343–344, 1988.

BOCQUENTIN, J.V.; BUFFETAUT, E. *Hesperogavialis cruxenti*, n. gen., n. sp., nouveau Gavialide (Crocodylia, Eusuchia) du Miocene superieur (Huayquerien) d'Urumaco (Venezuela). **Geobios**, Lyon, n. 14, p. 415–419, 1981.

BOCQUENTIN, J.V.; RANCY, A., Presença de *Chelus lewisi* Wood, 1976 (Testudinata, Pleurodira) no Neógeno do estado do Acre, Brasil. In: CONGRESO LATINOAMERICANO DE PALEONTOLOGIA, 4., 1987, Santa Cruz de la Sierra. **Tomo I. Asociacion Boliviana de Paleontologia**, Santa Cruz de la Sierra. 1987. p. 566-573.

BOCQUENTIN, J.V.; SANTOS, J.C.R. Ocorrência de *Chelus colombianus* (Chelonii, Chelidae) no Mioceno Superior do Acre, Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 11., 1989, Curitiba. **Resumos...** Curitiba: SBP, 1989.p. 104-105.

BOCQUENTIN, J.V.; SOUZA-FILHO, J.P. Nova interpretação do gênero *Purussaurus* (Crocodylia, Alligatoridae). In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 11., 1989, Curitiba. **Anais...** Curitiba: SBP, 1989. p. 427-438, 1989.

BOCQUENTIN, J.V.; SOUZA-FILHO, J.P. O crocodiliano sul-Americano *Carandaisuchus* como sinonímia de *Mourasuchus* (Nettosuchidae). **Revista Brasileira de Geociências**, São Paulo, n. 20, p.

230-233, 1990.

BOCQUENTIN, J.V.; SOUZA-FILHO, J.P.; NEGRI, F.R. *Neopiblema acrensis*, sp.n. (Mammalia, Rodentia) do Neógeno do Acre, Brasil. **Boletim do Museu Paranaense Emílio Goeldi, Série Ciências da Terra**, Belém, n. 2, p. 65-72, 1990.

BOCQUENTIN, J.V.; SILVA, W. cf. *Gyrinodon* sp. (Notoungulata. Toxodontidae ) proveniente do Mioceno Superior da Localidade de Cavalcante, Acre, Brasil. **Acta Geológica Leopoldensia, Edição Especial**, São Leopoldo, v. 39/1, n. 17, p. 391-398, 1994.

BOCQUENTIN, J.V.; SOUZA-FILHO, J.; RODRIGUES, A.; SILVA, G. A coleção de vertebrados fósseis do Laboratório de Paleontologia da Universidade Federal do Acre, Brasil. In: LATRUBESSE, E.M. (ed.) **Paleo e Neoclimas da Amazônia Sul-Occidental. Southern Amazônia Paleo and Neoclimates (Conferência de Campo)**. Rio Branco: UFAC/Laboratório de Geomorfologia e Sedimentologia, p. 76 – 89, 1996.

BOCQUENTIN, J.V.; GUILHERME, E. As preguiças Mylodontinae (Mammalia, Xenarthra, Mylodontidae) do Neógeno do Sítio Niterói, Acre, Brasil. **Acta Geológica Leopoldensia**, São Leopoldo, v. 22, n. 48, p. 57-67, 1999.

BOCQUENTIN, J.V.; GUILHERME, E.; NEGRI, F.R. Duas espécies do gênero *Chelus* (Pleurodira, Chelidae) no Mioceno Superior - Plioceno Inferior da Amazônia Sul-Occidental. **Revista Universidade Guarulhos**, Guarulhos, v. 6, n. 6, p. 50-55, 2001.

BOCQUENTIN, J.V.; MELO, J. *Stupendemys souzai* sp. nov. (Pleurodira, Podocnemididae) from the Miocene-Pliocene of the Solimões Formation, Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, Porto Alegre, v. 9, n. 2, p. 187-192, 2006.

BELL, C.J.; EVANS, S.E.; MAISANO, J.A. The skull of the gymnophthalmid lizard *Neusticurus epleopus* (Reptilia: Squamata). **Zoological Journal of the Linnean Society**, London, n. 139, p. 283-304, 2003.

BERGQVIST, L.P.; RIBEIRO, A.M.; BOCQUENTIN, J.V. Primatas, Roedores e Litopternas do Mio/Plioceno da Amazônia Sul-Occidental (Formação Solimões, Bacia do Acre), Brasil. **Geologia Colombiana**, Bogotá, n.23, p. 19-29, 2002.

BERTINI, R.J. Comments on the fossil amniotes from the Adamantina and Marília formations, continental Upper Cretaceous of the Paraná Basin, Southeastern Brazil (Part 2: Saurischia, Ornithischia, Mammalia, Conclusions and final Considerations). In: SIMPÓSIO SOBRE O CRETÁCEO DO BRASIL, 3., 1994, Rio Claro. **Boletim...** Rio Claro: Universidade Estadual Paulista, 1994. p. 101-104.



BEVER, G.S.; BELL, C.J.; MAISANO, J.A. The ossified braincase and cephalic osteoderms of *Shinisaurus crocodilurus* (Squamata, Shinisauridae). **Palaeontologia Electronica**. v. 8, n. 1 (4A), p. 1-36, 2005.

BÖHME, M.U.; FRITZCH, G.; TIPPMANN, A.; SCHLEGEL, M.; BERENDONK, T.U. The complete mitochondrial genome of the green lizard *Lacerta viridis viridis* (Reptilia: Lacertidae) and its phylogenetic position within squamate reptiles. **Gene**, Amsterdam, n. 394, p. 69–77, 2007.

BONFIM-JÚNIOR, F.C.; MARQUES, S.R.B. Um novo lagarto do Cretáceo do Brasil (Lepidosauria, Squamata, Lacertilia – Formação Santana, Aptiano da Bacia do Araripe). **Anuário do Instituto de Geociências/UFRJ**, Rio de Janeiro, v. 20, p. 233-240, 1997.

BONFIM-JÚNIOR, F.C.; ÁVILLA, L.D.S. Phylogenetic position of *Tijubina ponteii* BONFIM & MARQUES, 1997 (Lepidosauria, Squamata), a basal lizard from the Santana Formation, Lower Cretaceous of Brazil. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, v. 22, n. 3, p. 37A (Supplement), 2002.

BORSUK-BIAŁYNICKA, M.; MOODY, S.M. Priscagaminae, a new subfamily of the Agamidae (Sauria) from the Late Cretaceous of the Gobi Desert. **Acta Palaeontologica Polonica**, Warsaw, n. 29, p. 51–81, 1984.

BORSUK-BIAŁYNICKA, M.; ALIFANOV, V.R. First Asiatic ‘iguanaid’ lizards in the Late Cretaceous of Mongolia. **Acta Palaeontologica Polonica**, Warsaw, n. 36, p. 325–342, 1991.

BRIZUELA, S.; ALBINO, A.M. The earliest *Tupinambis* teiid from South America and its paleoenvironmental significance. **Journal of Herpetology**, New Haven, v. 38, n. 1, p. 113-119, 2004a.

BRIZUELA, S.; ALBINO, A.M. Primer registro de la Familia Teiidae (Squamata, Scincomorpha) en el Mioceno medio (Colloncurensis) de Patagonia. In: JORNADAS ARGENTINAS DE PALEONTOLOGÍA VERTEBRADOS, 10, 2004. La Plata. **Libro de Resúmenes...** La Plata: APA, 2004b. p. 11-12.

BRIZUELA, S.; ALBINO, A.M. The fossil Scincomorpha (Lepidosauria) of South America. In: CONGRESSO LATINO-AMERICANO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 2., 2005. Rio de Janeiro, **Boletim de Resumos...**Rio de Janeiro: Museu Nacional, 2005. p. 56-57.

BRIZUELA, S.; ALBINO, A.M. Re-evaluation of the type material of “*Diasemosaurus occidentalis*” Ameghino and “*Dibolosodon typicus*” Ameghino (Squamata: Teiidae) from the Miocene of Argentina. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, v. 28, n. 1, p. 253–257, 2008a.

BRIZUELA, S.; ALBINO, A.M. Tupinambine teiids from the middle Miocene of north-western Patagonia (Argentina). **Amphibia-Reptilia**, Leiden, n. 29, p. 425-431, 2008b.

BROIN, F.; BOCQUENTIN, J.; NEGRI, F.R. Gigant turtles (Pleurodira, Podocnemididae) from the late Miocene-early Pliocene of South Western Amazon. **Bulletin de l'Institut Français d'Études Andines**, Paris, v. 22, n. 3, p. 657-670, 1993.

BUDNEY, L.A.; CALDWELL, M.W.; ALBINO, A. Tooth socket histology in the Cretaceous snake *Dinilysia*, with a review of amniote dental attachment tissues. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, v. 26, n. 1, p. 138-145, 2006.

BURMEISTER, G. Examen critico de los mamiferos y reptiles fosiles denominados por don Augusto Bravard. *Ophidium incertum*. **Anales del Museo Público de Buenos Aires**, Buenos Aires, v. 3, p. 152, 1885.

CALDWELL, M.W. Squamate phylogeny and the relationships of snakes and mosasauroids. **Zoological Journal of the Linnean Society**, London, n. 125, p. 115-147, 1999a.

CALDWELL, M.W. Description and phylogenetic relationships of a new species of *Coniasaurus* Owen, 1850 (Squamata). **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, n. 19, p. 438-455, 1999b.

CALDWELL, M.W.; LEE, M.S.Y. A snake with legs from the marine Cretaceous of the Middle East. **Nature**, London, n. 386, p. 705-709, 1997.

CALDWELL, M.W.; ALBINO, A. Exceptionally preserved skeletons of the Cretaceous snake *Dinilysia patagonica* Woodward, 1901. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, v. 22, n. 4, p. 861-866, 2002.

CAMOLEZ, T. **Levantamento, identificação e descrição da fauna de Squamata do Quaternário brasileiro (Lepidosauria)**. 2006. 224f. Dissertação (Mestrado em Zoologia)-Instituto de Biociências, Departamento de Zoologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2006.

CAMOLEZ, T.; ZAHER, H. A. fauna quaternária de lagartos das cavernas Toca da Boa Vista e Lapa dos Brejões, Estado da Bahia. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 4., 2004. Rio Claro, **Boletim de Resumos...** Rio Claro: UNESP, 2004. p. 11-12.

CAMOLEZ, T.; ZAHER, H. A.; KIPNIS, R. A fauna de Squamata do Quaternário superior encontrada em três sítios arqueológicos no Estado de Minas Gerais. In: CONGRESSO LATINOAMERICANO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 2., 2005. Rio de Janeiro, **Boletim de Resumos...** Rio de Janeiro: Museu Nacional, 2005. p. 64-65.

- CAMP, C.L. Classification of the lizards. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, New York, n. 48, p. 289-481, 1923.
- CAMPBELL, JR. K.E.; FRAILEY, C.D. Holocene flooding and species diversity in southwestern Amazonia. **Quaternary Research**, San Diego, n. 21, p. 369-375, 1984.
- CAMPBELL, JR. K.E.; HEIZLER, M.; FRAILEY, C.D.; ROMERO-PITMAN, L.; PROTHERO, D.R. Upper Cenozoic chronostratigraphy of the southwestern Amazon Basin. **Geology**, Boulder, v. 29, n. 7, p. 595-598, 2001.
- CAMPBELL, JR. K.E.; FRAILEY, C.D.; ROMERO-PITMAN, L. The Late Miocene gomphothere *Amahuacatherium peruvium* (Proboscidea: Gomphotheriidae) from Amazonian Peru: implications for the Great American Faunal Interchange. **Instituto Geológico Minero y Metalúrgico, Série D, Estudios Regionales**, Lima, n. 23, p. 1-152, 2000.
- CAMPBELL, JR. K.E.; FRAILEY, C.D.; ROMERO-PITMAN, L. The Pan-Amazonian Ucayali Peneplain, late Neogene sedimentation in Amazonia, and the birth of the modern Amazon River system. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam, n. 239, p. 166-219, 2006.
- CAMPOS, D.A. **Tartarugas fósseis do Brasil**. 1977. 101f. Dissertação (Mestrado em Geologia) - Programa de Pós-graduação em Geologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. 1977.
- CAMPOS, D.A.; BROIN, F. Tartarugas fósseis do Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 53, n. 1, p. 210-211, 1981.
- CANDEIRO, C.R.A. Paleogeographic distribution of the terrestrial squamate reptiles from the Cretaceous of Brazil. **Bioscience Journal**, Uberlândia, v. 23, n. 1, p. 65-74, 2007.
- CANDEIRO, C.R.A.; NAVA, W.; MARTINELLI, A.G.; FORASIEPI, A.M.; SCANFERLA, C.A.; MUZZOPAPPA, P. New lizard record (Diapsida, Lepidosauria) from the Upper Cretaceous Adamantina Formation, Brazil. **Bulletin of Geosciences**, cidade, v. 84, n. 3, p. 573-576, 2009.
- CAPUTO, M.V. Stratigraphy, tectonics, paleoclimatology and paleogeography of northern basins of Brazil. 1984. 586 f. Unpublished Ph.D. thesis, University of California, Santa Barbara, 1984.
- CAPUTO, M.V.; RENÉ, R.; VASCONCELOS, D.N.N. Nomenclatura estratigráfica da Bacia do Amazonas, histórico e atualização. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 26, 1972. Belém, **Anais...** Belém: SBG, 1972. p. 35-46.

CARLINI, A.A.; BRANDONI, D.; SÁNCHEZ, R. First megatheriines (Xenarthra, Phyllophaga, Megatheriidae) from the Urumaco (Late Miocene) and Codore (Pliocene) Formations, Estado Falcón, Venezuela. **Journal of Systematic Palaeontology**, Cambridge, n. 4, p. 269–278, 2006a.

CARLINI, A.A.; SCILLATO-YANÉ, G.J.; SÁNCHEZ, R. New mylodontoidea (Xenarthra, Phyllophaga) from the middle Miocene-Pliocene of Venezuela—outstanding diversity and relationships in a neotropical xenarthran fauna. **Journal of Systematic Palaeontology**, Cambridge, n. 4, p. 255–267, 2006b.

CARLINI, A.A.; BRANDONI, D.; SÁNCHEZ, R. Additions to the knowledge of *Urumaquia robusta* (Xenarthra, Phyllophaga, Megatheriidae) from the Urumaco Formation (Late Miocene), Estado Falcón, Venezuela. **Paläontologische Zeitschrift**, Stuttgart, v. 82/2, p. 153–162, 2008.

CARVALHO, A.B. **Estudo taxonômico dos “lagartos” fósseis (Lepidosauria: Squamata) da Bacia de São José de Itaboraí (Paleoceno), Estado do Rio de Janeiro**. 2001. 131 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas)—Programa de Pós-Graduação em Zoologia do Museu Nacional/UFRJ, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2001.

CARVALHO, P.; BOCQUENTIN, J.; BROIN, F.L. Une nouvelle espèce de *Podocnemis* (Pleurodira, Podocnemididae) provenant du Néogène de la formation Solimões, Acre, Brésil. **Geobios**, Lyon, v. 35, p. 677–686, 2002.

CARROLL, R.L. Late Paleozoic and Early Mesozoic lepidosauromorphs, and their relation to lizard ancestry. In: ESTES, R.; PREGILL, G. (ed.) **Phylogenetic Relationships of the Lizard Families**. California: Stanford University Press, 1988a. p. 99–118.

CARROLL, R.L. **Vertebrate Paleontology and Evolution**. New York: W.H. Freeman, 1988b. 698 p.

CASAMIQUELA, R. Sobre la presencia de un presunto sauria aberrante en el Liásico del Neuquén (Patagonia). **Ameghiniana**, Buenos Aires, n. 2, p. 183–186, 1962.

CASAMIQUELA, R. La presencia de un sauria (Lacertilia) en el Liásico de la Patagonia austral. In: CONGRESO ARGENTINO DE PALEONTOLOGIA Y BIOESTRATIGRAFIA, 1., 1975. Tucumán, **Actas...** Tucumán: APA, 1975. p. 57–70.

CASAMIQUELA, R. Nuevos argumentos a favor de la transferencia de *Rotodactylus*, icno-género reptiliano triásico, de los “cocodriloides” (Archosauria) a los “lacertoides” (incertae sedis). **Ameghiniana**, Buenos Aires, n. 17, p. 121–129, 1980.

CHANI, J. Relaciones de un nuevo Teiidae (Lacertilia) fósil del Plioceno superior, *Callopiastes biscuspidatus* n. sp. **Revista del Instituto Miguel Lillo**, Tucumán, n. 1, p. 133–153, 1976.

CHARIG, A.J.; GANS, C. Two new amphisbaenians from the lower Miocene of Kenya. **Bulletin of the British Museum of Natural History**, London, n. 46, p. 19–36, 1990.

CIONE, A.L.; AZPELICUETA, M.M.; BOND, M.; CARLINI, A.A.; CASCIOTA, J.R.; COZZUOL, M.A.; De la FUENTE, M.; GASPARINI, Z.; NORIEGA, J.I.; SCILLATO-YANÉ, G.J.; SOIBELSON, L.; TONNI, E.P.; VERZI, D.; VUCETICH, M.G. Miocene vertebrates from Entre Rios, eastern Argentina. **Insugeo Série de Correlación Geológica**, Tucuman, v. 14, p. 191–237, 2001.

COATES, M.; RUTA, M. Nice snake, shame about the legs. **Trends in Ecology and Evolution**, Amsterdam, n. 15, p. 503-507, 2000.

COCUDE-MICHEL, M. Les Rhynchocephales et les Sauriens des Calcaires Lithographiques (Jurassique supérieur) d'Europe Occidentale. **Nouvelles Archives Museum d'Histoire Naturelle**, Lyon n. 7, p. 1–187, 1963.

CONRAD, J.L. Skull, mandible, and hyoid of *Shinisaurus crocodilurus* Ahl (Squamata, Anguimorpha). **Zoological Journal of the Linnean Society**, London, n. 141, p. 399-434, 2004.

CONRAD, J.L. An Eocene shinisaurid (Reptilia, Squamata) from Wyoming, U.S.A. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, v. 26, n. 1, p. 113–126, 2006.

CONRAD, J.L. Phylogeny and systematics of Squamata (Reptilia) based on morphology. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, New York, n. 310, p. 1-182, 2008.

CONRAD, J.L.; NORELL, M.A. A Complete Late Cretaceous Iguanian (Squamata, Reptilia) from the Gobi and Identification of a New Iguanian Clade. **American Museum Novitates**, New York, n. 3584, p. 1-47, 2007.

COZZUOL, M.A. The Acre vertebrate fauna: age, diversity, and geography. **Journal of South American Earth Sciences**, Oxford, n. 21, p. 185–203, 2006.

COZZUOL, M.A.; AGUILERA, O.A. Cetacean remains from the Neogene of northwestern Venezuela. **Paläontologische Zeitschrift**, Stuttgart, v. 82/2, p. 196–203, 2008.

CRUZ, N.M.C. **Palinologia do linhito do Solimões no Estado do Amazonas**. In: SIMPÓSIO DE GEOLOGIA DA AMAZÔNIA, 2., 1984. Manaus, **Anais...** Manaus: 1984. v. 2, p. 473-480.

CUNHA, P.R.C. Bacia do Acre. **Boletim de Geociências da PETROBRAS**, Rio de Janeiro, v. 15, n. 02, p. 207-215.

DATTA, P.M.; RAY, S. Earliest lizard from the Late Triassic (Carnian) of India. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 26, n. 4, p. 795–800, 2006.

De la FUENTE, M.S. 1999. A review of the Pleistocene reptiles of Argentina: taxonomic and palaeoenvironmental considerations. In: RABASSA, J.; SALEMME, M. (ed.) **Quaternary of South America and Antarctic Peninsula**, Rotterdam: A.A. Balkema Publishers, 1999. p. 109-136.

DEVENDER, T. VAN. Observations on the argentine iguanid lizard *Leiosaurus belli* Duméril and Bibron (Reptilia, Lecertilia, Iguanidae). **Journal of Herpetology**, Athen, v. 2, p. 23-241, 1977.

DÍAZ de GAMERO, M.L. El Mioceno Temprano y Medio de Falcón septentrional. **Jornadas 50 Aniversario Escuela de Geología, Minas y Geofísica, GEOS**, Caracas, n. 29, p. 25-35, 1989.

DÍAZ de GAMERO, M.L.; LINARES, O.J. Estratigrafía y paleontología de la Formación Urumaco, del Mioceno Tardío de Falcón Noroccidental. **VII CONGRESO GEOLÓGICO VENEZOLANO**, 7., 1989. Caracas, **Memorias...** Caracas: 1989. n. 1, p. 419–438.

DONADIO, O.E. Restos de anfisbénidos fósiles de Argentina (Squamata. Amphisbaenidae) del Plioceno y Pleistoceno de la Provincia de Buenos Aires. **Circular Informativo de la Asociación Paleontológica Argentina**, Buenos Aires, v. 10, 1982.

DONADIO, O.E. Estado sistemático de los representantes fósiles del género *Tupinambis* en Argentina (Squamata, Sauria, Teiidae) y consideraciones paleoambientales. **Boletín de la Asociación Herpetológica Argentina**, Buenos Aires, v. 1, n. 3, p. 8, 1983.

DONADIO, O.E. Los lacertílios fósiles de la Provincia de Córdoba (Sauria, Teiidae) y sus implicancias paleoambientales. In: III CONGRESO ARGENTINO DE PALEONTOLOGÍA Y BIOESTRATIGRAFÍA, 3., 1984. Corrientes, **Actas...** Corrientes: 1984a. p. 217-223.

DONADIO, O.E. Teídeos del Mioceno temprano (Squamata, Sauria) de la Provincia de Santa Cruz, Argentina. **Circular Informativa de la Asociación Paleontológica da Argentina**, Buenos Aires, n. 13, p. 2, 1984b.

DONADIO, O.E. Un nuevo lacertilio (Squamata, Sauria, Teiidae) de la Formación Lumbrera (Eoceno temprano), Provincia de Salta, Argentina. **Ameghiniana**, Buenos Aires, v. 22, n. 3-4, p. 221-228, 1985.

ESTES, R. Miocene lizards from Colombia, South America. **Breviora**, Cambrigde, v. 1961, n. 143, p. 1-8, 1961.

- ESTES, R. A new gerrhonotine lizard from the Pliocene of California. **Copeia**, Lawrence, p. 676-680, 1963.
- ESTES, R. Origin of the recent North American lower vertebrate fauna: an inquiry into the fossil record. **Forma et Functio**, Braunschweig, v. 3, p. 139-163, 1970.
- ESTES, R. Lower vertebrates from the Fort Union Formation, Late Paleocene, Big Horn Basin, Wyoming. **Herpetology**, Van Nuys, n. 31, p. 365-385, 1975
- ESTES, R. Sauria terrestria, Amphisbaenia. In: Wellnhofer, P. (ed.) **Handbuch der Paleoherpetologie (Part 10A)**, Stuttgart: Gustav Fisher Verlag, 1983. 249 p.
- ESTES, R.; FRAZZETTA, T.H.; WILLIAMS, E.E. Studies on the fossil *Dinilysia patagonica* Woodward. Part I. Cranial Morphology. **Bulletin of Museum of Comparative Zoology, Harvard University**, Cambridge, v. 140, n. 2, p. 25-74, 1970.
- ESTES, R.; PRICE, L. Iguanid lizard from Upper Cretaceous of Brazil. **Science**, Washington, v. 180, p.748-751, 1973.
- ESTES, R.; BÁEZ, A.M. Herpetofaunas of North and South America during the Late Cretaceous and Cenozoic: Evidence for Interchange? In: STEHLI, F.G.; WEBB, S.D. (ed.) **The Great American Biotic Interchange**. New York: Plenum Press, 1985. p. 139-197.
- ESTES, R.; De QUEIROZ, K.; GAUTHIER, A. Phylogenetic relationships within Squamata. In: ESTES, R.; PREGILL, G. (ed.) **Phylogenetic Relationships of the Lizard Families**. California: Stanford University Press, 1988. p. 119-281.
- ETHERIDGE, R.; De QUEIROZ, K. A phylogeny of Iguanidae. In: ESTES, R.; PREGILL, G. (ed.) **Phylogenetic Relationships of the Lizard Families**. California: Stanford University Press, 1988. p. 283-368.
- EVANS, S.E. The early history and relationships of the Diapsida. In: BENTON, M.J. (ed.) **The Phylogeny and Classification of the Tetrapods. Vol. 1: Amphibians, Reptiles, Birds**. Oxford: Clarendon Press, 1988. p. 221-260.
- EVANS, S.E. Jurassic lizard assemblage. **Revue de Paléobiologie**, Genève, v. 7, p. 55-65, 1993.
- EVANS, S.E. The late Jurassic Kimmeridgian: reptile *Euposaurus* (Reptilia: Lepidosauria) from Cerin, France. **Geobios**, Lyon, n. 27, p. 621-631, 1994.

EVANS, S.E. At the feet of the dinosaurs: the early history and radiation of lizards. **Biological Review**, London, n. 78, p. 513-551, 2003.

EVANS, S.E.; BARBADILLO, L.J. Early Cretaceous lizards from Las Hoyas, Spain. **Zoological Journal of the Linnean Society**, London, n. 119, p. 23-49, 1997.

EVANS, S.E.; BARBADILLO, L.J. An unusual lizard (Reptilia, Squamata) from the Early Cretaceous of Las Hoyas, Spain. **Zoological Journal of the Linnean Society**, London, n. 124, p. 235-266, 1998.

EVANS, S.E.; CHURE, D.C. Paramacellodid lizard skulls from the Jurassic Morrison Formation at Dinosaur National Monument, Utah. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, v. 18, n. 1, 99-114, 1998.

EVANS, S.E.; PRASAD, G.V.R.; MANHAS, B. Jurassic vertebrates from India: new microvertebrates from the Kota Formation of Andhra Pradesh. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, v. 20, p. 40A, 2000.

EVANS, S.E.; PRASAD, G.V.R.; MANHAS, B. An acrodont iguanian from the Mesozoic Kota Formation of India. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, v. 22, p. 299-312, 2002.

EVANS, S.E.; YABUMOTO, Y. A lizard from the Early Cretaceous Crato Formation, Araripe Basin, Brazil. **Neues Jahrbuch fur Geologie und Palaontologie Mh.**, Stuttgart, n. 6, p. 349-364, 1998.

EVANS, S.E.; RAI, P.; BARBERA, C. New lizards and rhynchocephalians from the Lower Cretaceous of southern Italy. **Acta Palaeontologica Polonica**, Warsaw, v. 49, n. 3, p. 393-408, 2004.

EVANS, S.E.; WANG, Y. The Early Cretaceous lizard *Dalinghosaurus* from China. **Acta Palaeontologica Polonica**, Warsaw, v. 50, n. 4, p. 725-742, 2005.

EVANS, S.E.; MAKOTO, M.; MIYUKI, N.; SHINJI, I.; MIKIKO, Y. A long-bodied lizard from the Lower Cretaceous of Japan. **Palaeontology**, Cambridge, v. 49, n. 6, p. 1143-1165, 2006.

FRAILEY, C.D. Late Miocene and Holocene mammals, exclusive of the Notoungulata, of the Rio Acre region, western Amazonia. **Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County**, Los Angeles, n. 374, p. 1-46, 1986.

FRAILEY, C.D.; LAVINA, E.; RANCY, A.; SOUZA-FILHO, J. A proposed Pleistocene/Holocene lake in the Amazon Basin and its significance to Amazonian geology and biogeography. **Acta Amazonica**, Manaus, v. 18, n. 3-4, p. 119-143, 1988.



FRAZZETTA, T.H. Studies on the fossil snake *Dinilysia patagonica* WOODWARD. Part II. Jaw machinery in the earliest snakes. **Forma et Function**, Braunschweig, v. 3, p. 205-221, 1970.

FROST, D.R.; ETHERIDGE, R. A phylogenetic analysis and taxonomy of iguanian lizards (Reptilia: Squamata). **Miscellaneous Publications, The University of Kansas, Museum of Natural History**, Lawrence, n. 81, p. 1-65, 1989.

FROST, D.R.; ETHERIDGE, R.; JANIES, D.; TITUS, T.A. Total evidence, sequence alignment, evolution of polychrotid lizards, and a reclassification of the Iguania (Squamata: Iguania). **American Museum Novitates**, New York, n. 3343, p. 1-38, 2001.

GANS, C. The characteristics and affinities of the Amphisbaenia. **Transactions of the Zoological Society of London**, London, n. 34, p. 347-416, 1978.

GANS, C.; R. MONTERO. 1998. Two new fossil amphisbaenids (Reptilia: Squamata) from the Pleistocene of Lagoa Santa (Minas Gerais, Brasil). **Steenstrupia**, Kobenhavn, v. 24, n. 1, p. 9-22, 1998.

GAFFNEY, E.S.; CAMPBELL, K.E.; WOOD, R.C. Pelomedusoid side-necked turtles from Late Miocene sediments in Southwestern Amazonia. **American Museum Novitates**, New York, n. 3245, p. 1-11, 1998.

GAFFNEY, E.S.; WOOD, R.C. *Bairdemys*, a new side-necked turtle (Pelomedusoides: Podocnemididae) from the Miocene of the Caribbean. **American Museum Novitates**, New York, n. 3359, p. 1-28, 2002.

GAO, K.; FOX, R.C. New teiid lizards from the Upper Cretaceous Oldman Formation (Judithian) of southwestern Alberta, Canada, with a review of the Cretaceous record of teiids. **Annals of the Carnegie Museum**, Pittsburgh, v. 60, n. 2, p. 145-162, 1991.

GAO, K.; FOX, R.C. Taxonomy and evolution of Late Cretaceous lizards from western Canada. **Bulletin of Carnegie Museum of Natural History**, Pittsburgh, n. 33, p. 1-107, 1996.

GAO, K.; HOU, L.H. Iguanians from the Upper Cretaceous Djadochta Formation, Gobi Desert, China. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, v. 15, n. 1, p. 57-78, 1995.

GAO, K.; HOU, L.H. Systematics and diversity of squamates from the Upper Cretaceous Djadochta Formation, Bayan Mandahu, Gobi Desert, People's Republic of China. **Canadian Journal of Earth Sciences**, Ottawa, v. 33, n. 4, 578-598, 1996.

GAO, K.; NESSOV, L.A. **Early Cretaceous squamates from the Kyzylkum Desert, Uzbekistan**. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie – Abhandlungen, Stuttgart, n. 207, p. 289-309, 1998.

GAO, K.; NORELL, M.A. Taxonomic revision of *Carusia intermedia* (Reptilia: Squamata) from the Upper Cretaceous of Gobi Desert and phylogenetic relationships of anguimorph lizards. **American Museum Novitates**, New York, n. 3230, p. 1-51, 1998.

GAO, K.; NORELL, M.A. Taxonomic composition and systematics of Late Cretaceous lizard assemblages from Ukhaa Tolgod and adjacent localities, Mongolian Gobi Desert. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, New York, n. 249, p. 1-118, 2000.

GASPARINI, Z. Un nuevo cocodrilo (Eusuchia) Cenozóico de América del Sur. **Coletânea de Trabalhos Paleontológicos, Série Geologia, n. 27, Seção Paleontologia e Estratigrafia**, cidade, n. 2, p. 51-53, 1985.

GASPARINI, Z.; De la FUENTE, M.; DONADIO, O.E. Los reptiles cenozóicos de la Argentina: implicancias paleoambientales y evolución biogeográfica. In: CONGRESO ARGENTINO DE PALEONTOLOGÍA Y BIOESTRATIGRAFÍA, 4., 1986. Mendoza, **Actas...** Mendoza: 1986. p. 119-130.

GASPARINI, Z.; CASADÍO, S.; FERNÁNDEZ, M; SALGADO, L. Marine reptiles from the Late Cretaceous of northern Patagonia. **Journal of South American Earth Sciences**, Oxford, n. 14, p. 51-60, 2001a.

GASPARINI, Z.; De la FUENTE, M.; FERNÁNDEZ, M; BONA, P. Reptiles from Late Cretaceous coastal environments of northern Patagonia. **International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems**, Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial, Buenos Aires, n. 7, p. 101-105, 2001b.

GAUTHIER, J. Fossil xenosaurid and anguoid lizards from the early Eocene Wasatch Formation, southeast Wyoming, and a review of the Anguioidea. **Contributions to Geology, University of Wyoming**, Laramie, v. 21, n. 1, p. 7-54, 1982.

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

GAYET, M.; MARSHALL, L.G.; SEMPERE, T.; MEUNIER, F.J.; CAPETTA, H.; RAGE, J.C. Middle Maastrichtian vertebrates (fishes, amphibians, dinosaurs and other reptiles, mammals) from Pajcha Pata (Bolivia). Biostratigraphic, palaeoecologic and palaeobiogeographic implications. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam, n. 169, p. 39-68, 2001.

GELFO, J.N.; GOIN, F.J.; WOODBURN, M.O. & MUIZON, C.D. Biochronological relationships of

the earliest South American Paleogene mammalian faunas. **Palaeontology**, Cambridge, v. 52, n. 1, p. 251-269. 2009.

GILMORE, C.W. New fossil lizards from the Upper Cretaceous of Utah. **Smithsonian Miscellaneous Collections**, Washington, v. 99, p. 1-3, 1940.

GILMORE, C.W. Osteology of *Polyglyphanodon*, an Upper Cretaceous Lizard from Utah. **Proceedings of the United States National Museum**, Washington, n. 92, p. 229-265, 1942.

GILMORE, C.W. Fossil lizards of Mongolia. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, New York, n. 81, p. 361-384, 1943a.

GILMORE, C.W. Osteology of Upper Cretaceous lizards from Utah, with a description of a new species. **Proceedings of the United States National Museum**, Washington, n. 93, p. 209-214, 1943b.

GÓMEZ, R.O.; BÁEZ, A.M.; ROUGIER, G.W. An anilioid snake from the Upper Cretaceous of northern Patagonia. **Cretaceous Research**, London, n. 29, p. 481-488, 2008.

GREENE, H.W., 1983. Dietary correlates of the origin and radiation of snakes. **American Zoologist**, Thousand Oaks, v. 23, n. 2, p. 431-441, 1983.

GREER, A.E. The relationships of the lizard genera *Anelytropsis* and *Dibamus*. **Journal of Herpetology**, Athen, n. 19, p. 116-156, 1985.

GUERRERO, J. Stratigraphy, sedimentary environments, and the Miocene uplift of the Colombian Andes. In KAY, R.F.; MADDEN, R.H.; CIFELLI, R.L.; FLYNN, J.J. (ed.). **Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia**. Washington and London: Smithsonian Institution Press, 1997. p. 15-43.

HALLERMANN, J. 1998. The ethmoidal region of *Dibamus taylori* (Squamata:Dibamidae), with a phylogenetic hypothesis of dibamid relationships within Squamata. **Zoological Journal of the Linnean Society**, London, n. 122, p. 385-426, 1998.

HAMBALEK, N.; RULL, V.; De DIGIACOMO, E; & DÍAZ de GAMERO, M.L. Evolución paleoecológica y paleoambiental de la secuencia del Neógeno en el surco de Urumaco. Estudio palinológico y litológico. **Boletín de la Sociedad Venezolana de Geología**, Caracas, n., 191, p. 7-19, 1994.

HEAD, J.J; SANCHÉZ-VILLAGRA, M.R.; AGUILERA, O.A. Fossil snakes from the Neogene of Venezuela (Falcón State). **Journal of Systematic Palaeontology**, London, v. 4, n. 3, p. 233-240, 2006a.

HEAD, J.J.; AGUILERA, O.A.; SÁNCHEZ-VILLAGRA. Past colonization of South America by trionychid turtles: fossil evidence from the Neogene of Margarita Island, Venezuela. **Journal of Herpetology**, Athen, v. 40, n. 3, p. 380-383, 2006b.

HEAD, J.J.; BLOCH, J.I.; HASTINGS, A. K.; BOURQUE, J.R.. CADENA, E.A.; HERRERA, F.A.; POLLY, P.D.; JARAMILLO, C.A. Giant boid snake from the Palaeocene neotropics reveals hotter past equatorial temperatures. **Nature**, London, n. 457, p. 715-718, 2009.

HECHT, M.K. The vertebral morphology of the Cretaceous snake, *Dinilysia patagonica* Woodward. **Neues Jahrbuch fur Geologie und Palaontologie Mh.**, Stuttgart, n. 9, p. 523-532, 1982.

HECHT, M.K.; LaDUKE, T.C. Limbless tetrapods. **Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia**. Washington and London: Smithsonian Institution Press, 1997. p. 95-99.

HOFFSTETTER, R. Una serpiente marina del genero *Pterosphenus* en el Eoceno Superior de Ancon, (Ecuador de América). **Boletín de Informaciones Científicas Nacionales**, Quito, n. 87, p. 240-251, 1958a.

HOFFSTETTER, R. Un serpent marin du genre *Pterosphenus* (*P. sheppardi* nov. sp.) dans l'Eocène supérieur de l'Equateur (Amérique du Sud). **Bulletin de la Société Géologique de France, Série 6**, Paris, v. 8, p. 45-50, 1958b.

HOFFSTETTER, R. Un dentaire de *Madtsoia* (serpent géant du Palécène de Patagonie). **Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Sér. 2**, Paris, v. 31, n. 4, p. 379-386, 1959.

HOFFSTETTER, R. La faune pléistocène de Tarija (Bolivie). Note préliminaire. **Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Série 2**, Paris, v. 35, n. 2, p. 195-203, 1963.

HOFFSTETTER, R. Les Sauria du Jurassique supérieur et spécialement les Gekkota de Bavière et de Mandchourie. **Senckenberger Biologische**, Frankfurt, v. 45, n. 3/5, p. 281-324, 1964.

HOFFSTETTER, R. A propos des genres *Ardeosaurus* et *Eichstaettisaurus* (Reptilia, Sauria, Gekkonoidea) du Jurassique supérieur de Franconie **Bulletin de la Société Geologique de France (7<sup>a</sup> sér.)**, Paris, v. 8, p. 529-595, 1966.

HOFFSTETTER, R. Ñuapua, un gisement de vertébrés pleistocenes dans de chaco Bolivien. **Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Série 2**, Paris, v. 40, n. 4, p. 823-836, 1968.

HOFFSTETTER, R. Vertebrados cenozóicos de Ecuador. In: CONGRESO LATINO-AMERICANO DE ZOOLOGIA, 4., 1970. Caracas, **Actas...** Caracas: 1970. v. 2, p. 955-970.

HOFFSTETTER, R.; GASC, J.P. Vertebrate and ribs of modern reptiles. In: GANS, C.; BELLAIRS, A. d'A.; PARSONS, T.S. (ed.) **Biology of the Reptilia, Morphology A**. London: Academic Press, 1969. p. 201-310.

HOFFSTETTER, R.; RAGE, J.C. Le gisement de vertébrés miocènes de La Venta (Colombie) et sa faune de serpents. **Annales de Paléontologie (Vertébrés)**, Paris, v. 63, n. 2, p. 161-190, 1977.

HOLMAN, A. **Fossil Snakes of North America**. Indiana: Indiana University Press, 2000. 357p.

HOORN, C. Miocene incursions and the influence of Andean tectonics on the Miocene depositional history of northwestern Amazonia: results of a palynostratigraphic study. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam, v. 105, p. 267-309, 1993.

HOORN, C. Fluvial palaeoenvironments in the Amazonas Basin (Early Miocene - early Middle Miocene, Colombia). **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam, n. 109, p. 1-54, 1994a.

HOORN, C. An environmental reconstruction of the palaeo-Amazon river system (Middle-Late Miocene, NW Amazonia). **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam, n. 112, p. 187-238, 1994b.

HOORN, C. Comment on Late Miocene tidal deposits in the Amazonian foreland basin by Räsänen, M., Linna, A.M., Santos, J.C.R., Negri, F.R. **Science**, Washington, n. 273, p. 122-123, 1995.]

HOVIKOSKI, J.; RÄSÄNEN, M.; RODDAZ, M.; BRUSSET, S.; HERMOZA, W.; PITTMAN, L.; LERTOLA, K. Miocene semidiurnal tidal rhythmites in Madre de Dios, Peru. **Geology**, Boulder, v. 33, p. 177-180, 2005.

HSIOU, A.S. O estado atual do registro fóssil de répteis e aves no Pleistoceno do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. In: WORKSHOP QUATERNÁRIO RS, INTEGRANDO CONHECIMENTOS, 2007. Canoas, **Resumos...** Canoas: ULBRA, 2007a. p. 23-24, Disponível em <http://www.ulbra.br/quaternario/resumos.pdf>.

HSIOU, A.S. A new Teiidae species (Squamata, Scincomorpha) from the Late Pleistocene of Rio Grande do Sul State, Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, Porto Alegre, v. 10, n. 3, p. 181-194, 2007b.

HSIOU, A.S.; FERIGOLO, J.; ALBINO, A. Sobre os Squamata (Lepidosauria) da Formação Solimões, Mioceno da Amazônia Sul-Occidental, Brasil. *Ameghiniana (Suplemento)*, Buenos Aires, v. 44, n. 4, p. 23R, 2007.

HSIOU, A.S.; SANTOS, R.A.B.; MEDEIROS, M.A. First record of Madtsoiidae (Serpentes) from the Middle Cretaceous (Albian-Early Cenomanian) of Brazil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 21, 2009. Belém, **Livro de Resumos...** Belém: UFPA-MPEG, 2009a. p. 90.

HSIOU, A.S.; OLIVEIRA, P.V.; XIMENES, C.L. Presença de Colubroidea (Squamata, Serpentes) no Quaternário da Província Espeleológica de Ubajara, Estado do Ceará. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 21, 2009. Belém, **Livro de Resumos...** Belém: UFPA-MPEG, 2009b. p. 189.

HUENE, F. von. Verschiedene mesozoische Wirbeltierreste aus Südamerika. **Neus Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Abt. B.**, Stuttgart, n. 66, p. 181-198, 1931.

HUENE, F. von. Namensänderung: *Carlesia* in *Dicarlesia*. **Centralbl. Min. Geol. Pal., Abt. B.**, Stuttgart, p. 192, 1932.

KAY, R.F.; MADDEN, R.H.; CIFELLI, R.L.; FLYNN, J.J. **Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia**. Washington and London: Smithsonian Institution Press, 1997. 592 p.

KAY, R.F.; MADDEN, R.H. Paleogeography and paleoecology. In KAY, R.F.; MADDEN, R.H.; CIFELLI, R.L.; FLYNN, J.J. (ed.). **Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia**. Washington and London: Smithsonian Institution Press, 1997. p. 520-550.

KEARNEY, M. Phylogenetic relationships of the Amphisbaenia based on evidence from fossil and living forms. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, n. 3, p. 56A, 1999.

KEARNEY, M. Appendicular skeleton in amphisbaenians (Reptilia; Squamata). **Copeia**, Lawrence, n. 3, p. 719-738, 2002.

KEARNEY, M. Systematics of the Amphisbaenia (Lepidosauria: Squamata) based on morphological evidence from recent and fossil forms. **Herpetological Monographs**, Washington, n. 17, p. 1-74, 2003.

KEARNEY, M. STUART, B.L. Repeated evolution of limblessness and digging heads in worm lizards revealed by DNA from old bones. **Proceedings of the Royal Society of London**, London, n. 271, p. 1677-1683, 2004.

- KELLNER, A.W.A. Panorama e perspectiva do estudo de répteis fósseis no Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, v. 70, n. 3, p. 647-676, 1998.
- KLUGE, A.G. 1987. Cladistic Relationships in the Gekkonoidea (Squamata, Sauria). **Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan**, Ann Arbor, n. 173, p. 1-64, 1987.
- KLUGE, A.G. Boine snake phylogeny and research cycles. **Miscellaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan**, Ann Arbor, n. 178, p. 1-58, 1991.
- KRAGLIEVICH, J. Presencia de lagartos del género "*Tupinambis*" en la fauna pliocena chapadmalense. **Anales de la Sociedad Científica Argentina**, Buenos Aires, v. 143, p. 253-257, 1947.
- KRAUSE, L. Osteologia pós-craniana de *Tupinambis teguixin* (L., 1758) *sensu* Boulenger, 1885. Parte I: Esqueleto axial (vértebras e costelas) (Lacertilia, Scincomorpha, Teiidae). **Revista Brasileira de Biologia**, Rio de Janeiro, v. 38, n. 2, p. 481-499, 1978a.
- KRAUSE, L. Osteologia pós-craniana de *Tupinambis teguixin* (L., 1758) *sensu* Boulenger, 1885. Parte II: Esqueleto apendicular (cintura e membros) (Lacertilia, Scincomorpha, Teiidae). **Revista Brasileira de Biologia**, Rio de Janeiro, v. 38, n. 3, p. 509-521, 1978b.
- KRONBERG, B.I.; BENCHIMOL, R.E; BIRD, M.I. Geochemistry of Acre Subbasin sediments: window on ice-age Amazonia. **Interciencia**, Caracas, v. 16, n. 3, p. 138-141, 1991.
- KUMAZAWA, Y. Mitochondrial genomes from major lizard families suggest their phylogenetic relationships and ancient radiations. **Gene**, Amsterdam, n. 388, p. 19-26, 2007.
- LaDUKE, T.C. **Morphometric variability of the precaudal vertebrae of *Thamnophis sirtalis sirtalis* (Serpentes: Colubridae), and implications for the interpretation of the fossil record.** 1991. 235 f. Tese (Doctor of Philosophy), The City University of New York, 1991a.
- LaDUKE, T.C. The fossil snakes of Pit 91, Rancho La Brea, California. **Contributions in Science, Serial Publications of the Natural History Museum of Los Angeles County**, Los Angeles, n. 424, p. 1-28, 1991b.
- LATRUBESSE, E.M. **El cuaternario fuvial de la cuenca del Purus en el estado de Acre, Brasil.** 1992. 214 f. Tese (Doutorado), Universidad Nacional de San Luis, Argentina, 1992.
- LATRUBESSE, E.M.; BOCQUENTIN, J.; SANTOS, C.R.; RAMONELL, C.G. Paleoenvironmental model for the late Cenozoic southwestern Amazonia: paleontology and geology. **Acta Amazonica**, Manaus, v. 27, n. 2, p. 103-118, 1997.

LATRUBESSE, E.M.; SILVA, S.A.F.; COZZUOL, M.A.; ABSY, M.L. Late Miocene continental sedimentation in southwestern Amazonia and its regional significance: Biotic and geological evidence. **Journal of South American Earth Sciences**, Oxford, n. 23, p. 61–80, 2007.

LEE, M.S.Y. The phylogeny of varanoid lizards and the affinities of snakes. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London**, London, n. 352, p. 53-91, 1997.

LEE, M.S.Y. Convergent evolution and character correlation in burrowing reptiles; toward a resolution of squamate phylogeny. **Biological Journal of the Linnean Society**, London, n. 65, p. 369-453, 1998.

LEE, M.S.Y. Soft anatomy, diffuse homoplasy, and the relationships of lizards and snakes. **Zoologica Scripta**, Stockholm, v. 29, n. 2, p. 101-130, 2000.

LEE, M.S.Y. Squamate phylogeny, taxon sampling, and data congruence. **Organisms, Diversity & Evolution**, Jena, n. 5, p. 25–45, 2005a.

LEE, M.S.Y. Molecular evidence and marine snake origins. **Biology Letters**, London, n. 1, p. 227–230, 2005b.

LEE, M.S.Y.; CALDWELL, M.W. Anatomy and relationships of *Pachyrhachis problematicus*, a primitive snake with hindlimbs. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London**, London, n. 353, p. 1521-1552, 1998.

LEE, M.S.Y.; CALDWELL, M.W. *Adriosaurus* and the affinities of mosasaurs, dolichosaurs, and snakes. **Journal of Paleontology**, Lawrence, v. 74, n. 5, p. 915-937, 2000.

LEE, M.S.Y.; BELL, G.L.JR.; SCANLON, J.D. A second primitive marine snake: *Pachyophis woodwardi* from the Cretaceous of Bosnia-Herzegovina. **Journal of Zoology**, London, n. 248, p. 509-520, 1999.

LEE, M.S.Y.; SCANLON, J.D. The Cretaceous marine squamate *Mesoleptos* and the origin of snakes. **Bulletin of the Natural History Museum, Zoology**, London, v. 68, n. 2, p. 131-142, 2002.

LEITE, F.P.R. **Palinologia da Formação Solimões, Néogeno da Bacia do Solimões, Estado do Amazonas, Brasil: implicações paleoambientais e bioestratigráficas**. 2006. 127 f. Dissertação (Mestrado), Instituto de Geociências, Universidade de Brasília, Distrito Federal, 2006.

LINARES, O.J. Bioestratigrafia de la fauna de mamíferos de las Formaciones Socorro, Urumaco y Codore (Mioceno Medio-Plioceno Temprano) de la región de Urumaco, Falcon, Venezuela. **Paleobiología Neotropical**, Caracas, n. 1, p. 1-26, 2004.



LORENTE, M.A. **Palynology and palynofacies of the Upper Tertiary in Venezuela**. Dissert. Botanica 99 Cramer Ed., Berlín, (Stuttgart), 222 p. 1986.

MACEY, J.R.; SCHULTE, J.A.; LARSON, A.; TUNIYEV, B.S.; ORLOV, N.; PAPENFUSS, T.J. Molecular phylogenetics, tRNA evolution, and historical biogeography in anguid lizards and related taxonomic families. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, Orlando, n. 12, p. 250–272, 1999.

MADDEN, R.H.; GUERRERO, J.; KAY, R.F.; FLYNN, J.J.; SWISHER III, C.C.; WALTON, A.H. The Laventan Stage and Age. In KAY, R.F.; MADDEN, R.H.; CIFELLI, R.L.; FLYNN, J.J. (ed.). **Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia**. Washington and London: Smithsonian Institution Press, 1997. p. 499-519.

MAISANO, J.A.; KEARNEY, M.; ROWE, T. Cranial anatomy of the spade-Headed amphisbaenian *Diplometopon zarudnyi* (Squamata, Amphisbaenia) based on high-resolution X-ray computed tomography. **Journal of Morphology**, New York, n. 267, p. 70-102, 2006.

MARTIN, J.; BELL, G.; CASE, J.; CHANEY, D.; FERNÁNDEZ, M.; GASPARNI, Z.; REGUERO, M.; WOODBURN, M. Late Cretaceous mosasaurs (Reptilia) from the Antarctic Peninsula. **Royal Society of New Zealand Bulletin**, Berlin / Heidelberg, n. 35, p. 293-299.

MCDOWELL, S.B; BOGERT, C.M. The systematic position of *Lanthanotus* and the affinities of anguinomorph lizards. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, New York, n. 105, p. 1–141, 1954.

MEYER, A.; ZARDOYA, R. Recent advances in the (molecular) phylogeny of vertebrates. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, Palo Alto, v. 34, p. 311–38, 2003.

MONES, A. *Acremylodon* a new name for *Stenodon* Frailey, 1986 (Mammalia: Edentata : Mylodontidae). **Comunicaciones Paleontológicas Del Museo de Historia Natural de Montevideo**, Montevideo, v. 16, n. 1, p. 228, 1986.

MONES, A.; TOLEDO, P. M. de. Primer hallazgo de *Euphilus* Ameghino, 1889( Mammalia: Rodentia: Neopiblemidae ) en el Neogeno del Estado de Acre, Brasil. **Comunicaciones Paleontológicas del Museo de Historia Natural de Montevideo**, Montevideo, v. 21, n. 2, p. 1-15, 1989.

MUIZON, C. de.; GAYET, M.; LAVENU, A.; MARSHALL, L.G.; SIGÉ, B.; VILLAROEL, C. Late Cretaceous vertebrates, including mammals, from Tiupampa, Southcentral Bolivia. **Geobios**, Lyon, v. 16, n. 6, p. 747-753, 1983.

NEGRI, F.R. **Os Tardigrada (Mammalia, Xenarthra) do Neógeno, Amazônia Sul-Occidental, Brasil.** 2004. 156 f. Tese (Doutorado), Faculdade de Biociências, Programa de Pós-Graduação em Zoologia, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2004.

NEGRI, F.R.; FERIGOLO, J. Anatomia craniana de *Neopiblema ambrosettianus* (Ameghino, 1889) (Rodentia: Caviomorpha: Neopiblemidae) do Mioceno superior -Plioceno do Estado do Acre, Brasil, e revisão das espécies do gênero. **Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi, Série Ciências da Terra**, Belém, n. 11, p. 1-80, 1999.

NEGRI, F.R.; VILLANUEVA, J.B.; FERIGOLO, J.; ANTOINE, P.O. A review of Tertiary mammal faunas and birds from western Amazonia. In HOORN, C.; WESSELINGH, F.P. (ed.). **Amazonia: landscape and species evolution - A look into the past.** Chichester: Blackwell Publishing Ltd, 2010. p. 245-258.

NESSOV, L.A. Rare bony fishes, terrestrial lizards and mammals from the lagoonal zone of the Littoral lowlands of the Cretaceous of the Kyzylkumy. **Yearbook of the All-Union Palaeontological Society**, Leningrad, v. 28, p. 199–219, 1985.

NESSOV, L.A.; GAO, K. Cretaceous lizards from the Kizylkum Desert, Uzbekistan. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, v. 13, p. 51A, 1993.

NOPSCA, F. *Eidolosaurus* and *Pachyophis*. Zweineue Neocom Reptilien. **Palaeontographica**, Stuttgart, v. 65, 97–154, 1923

NYDAM, R.L. Polyglyphanodontinae (Squamata: Teiidae) from the medial and Late Cretaceous: New records from Utah, U.S.A. and Baja California del Norte, Mexico, In GILLETTE, D.D. (ed.), **Vertebrate Paleontology in Utah**. Salt Lake City: Utah Geological Survey Miscellaneous Publication, 1999. p. p. 303–317.

NYDAM, R.L.; EATON, J.G. & SANKEY, J. New taxa of transversely-toothed lizards (Squamata: Scincomorpha) and new information on the evolutionary history of “teiids”. **Journal of Paleontology**, cidade, v. 81, n. 3, p. 538-549, 2007.

OELRICH, T.M. The anatomy of th head of *Ctenosaura pectinata* (Iguanidae). **Miscellaneous Publications of the Museum of Geology, University of Michigan**, Ann Arbor, v. n. 94, p. 1-122, 1956.

PAULA-COUTO, C. de. Notícia preliminar sobre um novo Toxodonte do Cenozóico do território do Acre. *Abothrodon pricei*. n.g., n.sp. **Boletim do Museu Nacional, Geologia**, Rio de Janeiro, n. 3, p. 1-4, 1944.

PAULA-COUTO, C. de. Novas observações sobre a paleontologia e geologia do depósito calcário de São José de Itaboraí, Divisão de Geologia e Mineralogia, DNPM. **Notas Preliminares e Estudos**, Curitiba, n. 49, p. 1-13, 1949.

PAULA-COUTO, C. de. Idade geológicas das bacias cenozóicas do Vale do Parnaíba e de Itaboraí. **Boletim do Museu Nacional, n.s., Geologia**, Rio de Janeiro, n. 25, p. 1-17, 1958.

PAULA-COUTO, C. de. Estudos paleontológicos na Amazônia. **Atas do Simpósio sobre a Biota Amazônica**, Rio de Janeiro, v. 1 (Geociências), p. 11-34, 1967.

PAULA-COUTO, C. de. Evolução de comunidades, modificações faunísticas e integrações biocenóticas dos vertebrados cenozóicos do Brasil. **Actas IV Congresso Latino-Americano Zoologia**, Caracas, v. 2, p. 907-930, 1970.

PAULA-COUTO, C. de. Fossil Mammals from the Cenozoic of Acre, Brazil 1 – Astrapotheria. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 28, 1976, Porto Alegre. **Anais...** Porto Alegre:SBG, 1976. p. 237-249

PAULA-COUTO, C. de. Fossil Mammals from the Cenozoic of Acre, Brazil 2 – Rodentia Caviomorpha Dinomyidae. **Iheringia, Série Geologia**, Porto Alegre, v. 5, p. 3-17, 1978.

PAULA-COUTO, C. de. Fossil Mammals from the Cenozoic of Acre, Brazil IV – Notoungulata, Notohippidae and Toxodontidae Nesodontinae. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 2, 1981, Porto Alegre. **Anais...** Porto Alegre: SBP, 1981. p. 461-477.

PAULA-COUTO, C. de. Fossil Mammals from the Cenozoic of Acre, Brazil V – Notoungulata Nesodontinae (II), Toxodontinae and Haplodontotheriinae, and Litopterna, Pyrotheria and Astrapotheria (II). **Iheringia, Série Geologia**, Porto Alegre, n. 7, p. 5-43, 1982.

PAULA-COUTO, C. de. Fossil mammals from the Cenozoic of Acre, Brazil. VII – Miscellanea. **Iheringia, Série Geologia**, Porto Alegre, n. 8, p. 101-120, 1983a.

PAULA-COUTO, C. de. Fossil mammals from the Cenozoic of Acre, Brazil VI – Edentata Cingulata. **Iheringia, Série Geologia**, Porto Alegre, n. 8, p. 1-149, 1983b.

POUGH, F.H.; ANDREWS, R.M.; CADLE, J.E; CRUMP, M.L.; SAVITZKY, A.H.; WELLS, K.D. **Herpetology**. New Jersey: Printice-Hall, 1998. 579p.

PRESCH, W. **The evolution of macroteiid lizards an osteological interpretation**. 1970. 255 f. PhD. Dissertation, University of Southern California, 1970.

PRESCH, W. Evolutionary relationships and biogeography of the macroteiid lizards (Family Teiidae, Subfamily Teiinae). **Bulletin of the Southern California Academy Sciences**, Los Angeles, v. 73, n. 1, p. 23-32, 1974.

PRICE, L.I. Sobre o crânio de um grande crocodilídeo extinto do Alto Rio Juruá, Estado do Acre. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, Rio de Janeiro, n. 36, p. 59-66, 1964.

PUJOS, F.; ALBINO, A.M.; BABY, P.; GUYOT, J.-L. Presence of the extinct lizard *Paradracaena* (Teiidae) in the Middle Miocene of the Peruvian Amazon. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, v. 29, n. 2, p. 594-598, 2009.

RAGE, J.C. Les continents péri-atlantiques au Crétacé supérieur: migrations des faunes continentales et problèmes paléogéographiques. **Cretaceous Research**, Amsterdam, n. 2, p. 65-84, 1981.

RAGE, J.C. Serpentes. In: WELLNHOFER, P. (ed.) **Handbuch der Paleoherpetologie (Part 11)**. Stuttgart: Gustav Fisher Verlag, 1984. p. 80.

RAGE, J.C. Fossil history. In: SEIGEL, A.R.; COLLINS, J.T.; NOVAK, S.S. (ed.) **Snakes, Ecology and Evolutionary Biology**. New York: McMillan Publishing Co., 1987. p. 51-76.

RAGE, J.C. Squamate reptiles from the Early Paleocene of the Tiupampa area (Santa Lucia Formation), Bolivia. In: SUAREZ-SORUCO, R. (ed.) **Fósiles y Facies de Bolivia – Vol. I Vertebrados**, Santa Cruz: Revista Técnica de YPF, 1991. v. 12, n. 3-4, p. 503-508.

RAGE, J.C. Fossil snakes from the Paleocene of São José de Itaboraí, Brazil. Part I. Madtsoiidae, Aniliidae. **Palaeovertebrata**, Montpellier, v. 27, n. 3-4, p. 109-144, 1998.

RAGE, J.C. Squamates (Reptilia) from the Upper Cretaceous of Laño (Basque Country, Spain). **Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Álava**, Álava, n. 14, p. 121-133, 1999.

RAGE, J.C. Fossil snakes from the Paleocene of São José de Itaboraí, Brazil. Part II. Boidae. **Palaeovertebrata**, Montpellier, v. 30, n. 3-4, p. 111-150, 2001.

RAGE, J.C.; ALBINO, A. *Dinilysia patagonica* (Reptilia, Serpentes): matériel vertébral additionnel du Crétacé supérieur d'Argentine. Etude complémentaire des vertèbres, variations intraspécifiques et intracolumnaires. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Mh.**, Stuttgart, n. 7, p. 433-447, 1989.

RAGE, J.C.; WERNER, C. Mid-Cretaceous (Cenomanian) snakes from Wadi Abu Hashim, Sudan: the earliest snake assemblage. **Palaeontologia Africana**, Johannesburg, n. 35, p. 85-110, 1999.

RAGE, J.C.; ESCUILLIÉ, F. Un nouveau serpent bipède du Cénomaniens (Crétacé). Implications phylétiques. **Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de la Terre et des planètes/Earth and Planetary Sciences**, Paris, n. 330, p. 513-520, 2000.

RADAMBRASIL. **Levantamento de recursos naturais. Folha SC. 18 Rio Branco. Volume 12; Javari/Contamana, v. 13.** Rio de Janeiro: Departamento Nacional de Produção Mineral, 1977, 413p.

RADAMBRASIL. **Levantamento de recursos naturais. Folha SC. 19 Rio Branco. Volume 12.** Rio de Janeiro: Departamento Nacional de Produção Mineral, 1976, 458p.

RANCY, A. **Pleistocene mammals and paleoecology of the Western Amazon.** 1991. 151 f. PhD. Dissertation, University of Florida, Florida, 1991.

RÄSÄNEN, M.E.; LINNA, M.A.; SANTOS, J.C.; NEGRI, F.R.. Late Miocene tidal deposits in the Amazonian Foreland Basin. **Science**, Washington, n. 269, p. 386-390, 1995.

REBATA, L.A.H; RÄSÄNEN, M.E.; GINGRAS, M.K.; VIEIRA-JR, V.; BARBERI, M.; IRION, G. Sedimentology and ichnology of tide-influenced Late Miocene successions in western Amazonia: The gradational transition between the Pebas and Nauta formations. **Journal of South American Earth Sciences**, cidade, n. 21, p. 96–119, 2006.

REYNOSO, V.H. *Huehuecuetzpalli mixtecus* gen. et sp. nov: a basal squamate (Reptilia) from the Early Cretaceous of Tepexi de Rodríguez, Central México. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, London, n. 353, p. 477-500, 1998.

REYNOSO, V.H.; CALLISON, G. A new scincomorph lizard from the Early Cretaceous of Puebla, México. **Zoological Journal of the Linnean Society**, n. 130, p. 183-212, 2000.

RIBEIRO, AM.; MADDEN, R.; VILLANUEVA, J.B. Preliminary review of the systematics of the family Toxodontidae (Mammalia, Notoungulata, Toxodonta) from the Tertiary of Acre State, Western Amazonian Brazil. In: CONGRESSO LATINOAMERICANO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 2, 2005, Rio de Janeiro. **Boletim de Resumos...** Rio de Janeiro: Museu Nacional, 2005. p. 220-201.

RIEPEL, O. The cranial morphology of the fossorial lizard genus *Dibamus* with a consideration of its phylogenetic relationships. **Journal of Zoology**, London, n. 204, p. 289-327, 1984.

RIEPEL, O. The classification of the Squamata. In: BENTON, M.J. (ed.) **The phylogeny and classification of the tetrapods. Vol. 1. Amphibians, reptiles, birds.** Oxford: Clarendon Press, 1988a. p. 261-293. (Systematics Association Special Volume 35A).

RIEPPPEL, O. A review of the origin of snakes. **Evolutionary Biology**. Sunderland, v. 22, p. 37-130, 1988b.

RIEPPPEL, O. The Lepidosauromorpha: an overview with special emphasis on the Squamata. In: FRASER, N.; HANS-DIETER, S. (ed.) **In the Shadow of the Dinosaurs – Early Mesozoic Tetrapods**. New York: Cambridge University Press, 1994. p. 23-37.

RIEPPPEL, O. The naso-frontal joint in snakes as revealed by high-resolution X-ray computed tomography of intact and complete skulls. **Zoologischer Anzeiger**, Jena, n. 246, p. 177-191, 2007.

RIEPPPEL, O.; ZAHER, H. The intramandibular joint in squamates, and the phylogenetic relationships of the fossil snake *Pachyrhachis problematicus* Haas. **Fieldiana (Geology)**, Chicago, v. 1507, n. 43, p. 1-69, 2000a.

RIEPPPEL, O.; ZAHER, H. The braincases of mosasaurs and *Varanus*, and the relationships of snakes. **Zoological Journal of the Linnean Society**, London, n. 129, p. 489-514, 2000b.

RIEPPPEL, O.; KEARNEY, M. The origin of snakes: limits of a scientific debate. **Biologist**, Urbana, n. 48, p. 110–114, 2001.

RIEPPPEL, O.; ZAHER, H.; TCHERNOV, E.; POLCYN, M.J. The anatomy and relationships of *Haasiophis terrasanctus*, a fossil snake with well-developed hind limbs from the Mid-cretaceous of the Middle East. **Journal of Paleontology**, Lawrence, v. 77, n. 3, p. 536-558, 2003.

RIFF, D.; AGUILERA, O.A. The world's largest gharials *Gryposuchus*: description of *G. croizati* n. sp. (Crocodylia, Gavialidae) from the Upper Miocene Urumaco Formation, Venezuela. **Paläontologische Zeitschrift**, Stuttgart, v. 82/2, p. 178–195, 2008.

RIFF, D.; ROMANO, P.S.R.; OLIVEIRA, G.R.; AGUILERA, O. A. Neogene crocodile and turtle fauna in northern South America. In HOORN, C.; WESSELINGH, F.P. (ed.). **Amazonia: landscape and species evolution - A look into the past**. Chichester: Blackwell Publishing Ltd, 2010. p. 259-280.

ROMER, A.S. **Osteology of the Reptiles**. Chicago: University of Chicago Press, 1956. 772p.

ROVERETTO, C. Los estratos araucanos y sus fósiles. **Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires**, Buenos Aires, v. 24, p. 1-247, 1914.

RUSCONI, C. Contribución al conocimiento de la geología de la ciudad de Buenos Aires y sus alrededores y referencias de su fauna. **Actas de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba**, Córdoba, v. 10, n. 3, p. 177-294, 1937a.

RUSCONI, C. La presencia de lagartijas en el piso Ensenadense. **Boletín Paleontológico**, Miramar, n. 9, p. 6-7, 1937b.

SÁNCHEZ-VILLAGRA, M.R.; LINARES, O.J.; PAOLILLO, A. Consideraciones sobre la sistemática de las tortugas del género *Chelus* (Pleurodira: Chelidae) y nuevas evidencias fósiles del Mioceno de Colombia y Venezuela. **Ameghiniana**, Buenos Aires, n. 32, p. 159–167, 1995.

SÁNCHEZ-VILLAGRA, M.R.; AGUILERA, O.; HOROVITZ, I. The anatomy of the world's largest extinct rodent. **Science**, Washington, v. 301, p. 1708-1710, 2003.

SÁNCHEZ-VILLAGRA, M.R.; ASHER, R.J.; RINCÓN, A.D.; CARLINI, A.A.; PURDY, R.W. New faunal reports for the Cerro La Cruz locality (Lower Miocene), northwestern Venezuela. In: SÁNCHEZ-VILLAGRA, M.R.; CLACK, J.A. (ed.) **Fossils of the Miocene Castillo Formation, Venezuela: contributions on Neotropical palaeontology - Special Papers in Palaeontology**, Cambridge, Blackwell Pub n. 71, p. 105–112. 2004.

SÁNCHEZ-VILLAGRA, M.R.; AGUILERA, O.A. Neogene vertebrates from Urumaco, Falcón State, Venezuela: diversity and significance. **Journal of Systematic Palaeontology**, Cambridge, v. 4, n. 3, p. 213–220, 2006.

SANTOS, J.O.S. Considerações sobre a Bacia Cenozóica Solimões. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 28, 1974, Porto Alegre. **Anais...** Porto Alegre: SBG, 1974, p. 3-11.

SCANFERLA, C.A. The oldest record of *Clelia* (Serpentes–Colubridae) in South America. **Comptes Rendus Palevol**, Paris, n. 5, p. 721–724, 2006.

SCANFERLA, C.A.; MONTERO, R.; AGNOLIN, F.L. The first fossil record of *Amphisbaena heterozonata* from the Late Pleistocene of Buenos Aires Province, Argentina. **South American Journal of Herpetology**, São Paulo, v. 1, n. 2, p. 138-142, 2006.

SCANFERLA, C.A.; NENA, S.J. El registro más antiguo del género *Bothrops* (Serpentes, Viperidae), proveniente del Pleistoceno Inferior a medio de Argentina. **Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales**, Buenos Aires, v. 7, n. 2, p. 177-181, 2005.

SCANFERLA, C.A.; NOVAS, F.E.; MUIZON, C. de.; CESPEDES, R. 2007. New evidences about the early evolution of derived mascostrimatans (Squamata, Serpentes). In: JORNADAS ARGENTINAS DE PALEONTOLOGÍA DE VERTEBRADOS, 23., 2007. Trelew, **Libro de Resúmenes...** Trelew: 2007. p.31.

SILL, W.D. Nota preliminar sobre un nuevo gavial del Plioceno de Venezuela y una discusión de los gaviales sud-americanos. **Ameghiniana**, Buenos Aires, v. 7, n. 2, p. 151-159, 1970.

SILVEIRA, R.R. **Cronoestratigrafia e interpretação paleoambiental de depósitos miocenos da Formação Solimões, região de Coari, AM**. 2005. 117 f. Dissertação Mestrado, Universidade Federal do Amazonas Instituto de Ciências Exatas Programa de Pós-Graduação em Geociências, Manaus, 2005.

SIMPSON, G. A new fossil snake from the Notostylops Beds of Patagonia. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, New York, n. 57, p. 1-30, 1933.

SIMPSON, G.; MINOPRIO, L.; PATTERSON, B. The mammalian fauna of the Divisadero Largo Formation, Mendoza, Argentina. **Bulletin of the Museum of Comparative Zoology**, Cambridge, v. 127, n. 4, p. 239-293, 1962.

SOUZA-CUNHA, F.L.; MAGALHÃES, R.M.M. A fauna de vertebrados sub-recentes de Cerca Grande, Matozinhos, Minas Gerais. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE ZOOLOGIA, 6., 1986. Rio de Janeiro, **Publicações Avulsas do Museu Nacional**, Rio de Janeiro: 1986. p. 119-131.

SOUZA-FILHO, J.P. **Novas formas fósseis de Crocodylia (Alligatoridae e Gavialidae) da Formação Solimões, Cenozóico do Estado do Acre-Brasil, representadas por materiais cranianos e mandibulares**. 1998. 194 f. Tese (Doutorado) – Instituto Geociências, Curso de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1998.

SOUZA-FILHO, J.P.; BOCQUENTIN, J. *Brasilosuchus mendesi*, n.g. n.sp. um novo representante da Família Gavialidae do Neógeno do Estado do Acre, Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 11., 1989, Curitiba. **Resumos...** Curitiba: SBP, 1989.p. 139.

SOUZA-FILHO, J.P.; BOCQUENTIN, J. *Caiman niteroiensis* sp. nov. (Alligatoridae, Crocodylia) do Neógeno do Estado do Acre, Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 12., 1991, São Paulo. **Boletim de Resumos...** São Paulo: SBP, 1991.p. 126.

SOUZA-FILHO, J.P.; BOCQUENTIN, J.; NEGRI, F.R. Um crânio de *Hesperogavialis* sp. (Crocodylia, Gavialidade), Mioceno superior-Plioceno do Estado do Acre, Brasil. **Ameghiniana**, Buenos Aires, v. 30, n. 3, p. 341-342, 1993.

SULLIVAN, R.M.; ESTES, R. A reassessment of the fossil Tupinambinae. In: KAY, R.F.; MADDEN, R.H.; CIFELLI, R.L.; FLYNN, J.J. (ed.) **Vertebrate Paleontology in the Neotropics – The Miocene Fauna of La Venta, Colombia**. Washington: Smithsonian Institution Press, 1997. p. 100-112.



SZYNDLAR, Z.; RAGE, J.C. **Non-erycine Booidea from the Oligocene and Miocene of Europe.** Kraków: Institute of Systematics and Evolution of Animals Polish Academy of Sciences, 2003. 109p.

TCHERNOV, E.; RIEPPEL, O.; ZAHER, H.; POLCYN, M. J.; JACOBS, L. L. A fossil snake with limbs. **Science**, Washington, v. 287, p. 2010-2012, 2000.

TEDESCO, M.E.; KRAUSE, L.; ALVAREZ, B.B. Descripción del sincráneo de *Ameiva ameiva* (Linnaeus) (Squamata, Teiidae). **Revista Brasileira de Zoologia**, Curitiba, v. 16, n. 4, p. 1025-1044, 1999.

TORRES, S.E. MONTERO, R. *Leiosaurus marelli* Rusconi 1937 is a South American amphisbaenid. **Journal of Hepetology**, Athen, v. 32, n. 4, p. 602-604, 1998a.

TORRES, S.E. MONTERO, R. Sobre algunas vertebras fósiles de Amphisbaenidae (Reptilia: Amphisbaenia) de la Formación Ensenada (Pleistoceno Inferior) de la Provincia de Buenos Aires, Argentina. **Acta Geológica Lilloana**, Tucuman, v. 18, n.1, p. 149-197, 1998b.

TORRES-CARVAJAL, O. Cranial osteology of the andean lizard *Stenocercus guentheri* (Squamata: Tropiduridae) and it's postembryonic development. **Journal of Morphology**, New York, n. 255, p. 94-113, 2003.

TOWNSEND, T.M.; LARSON, A.; LOUIS, E.; MACEY, J.R. Molecular phylogenetics of Squamata: the position of snakes, amphisbaenians, and dibamids, and the root of the Squamta tree. **Systematic Biology**, Washington, v. 53, n. 5, p.: 735-757, 2004.

UBILLA, M.; PEREA, D. Quaternary vertebrates of Uruguay: A biostratigraphic, biogeographic and climatic overview. In: RABASSA, J.; SALEMME, M. (ed.) **Quaternary of South America and Antarctic Peninsula**. Rotterdam: A.A. Balkema Publishers, 1999. p. 75-90.

VALENCIA, J.; COVACEVICH, V. MARSHALL, L.; RIVANO, S.; CHARRIER, R.; SALINAS, P. Registro fósil más antiguo de la familia Teiidae de la Formación de Colimapu (Cretáceo temprano) en las termas del Flaco, Chile central. In: CONGRESO LATINOAMERICANO HERPETOLÓGICO, 2., 1990. Merida, **Libro de Resúmenes...** Merida: p. 75.

VIDAL, N.; HEDGES, S.B. Higher-level relationships of snakes inferred from four nuclear and mitochondrial genes. **Comptes Rendus Biologies**, Paris, n. 325, p. 977-985, 2002.

VIDAL, N.; HEDGES, S.B. Molecular evidence for a terrestrial origin of snakes. **Biology Letters**, London, n. 271, p. 226-229, 2004.

- VIDAL, N.; HEDGES, S.B. The phylogeny of squamate reptiles (lizards, snakes and amphisbaenians) inferred from nine nuclear protein-coding genes. **Comptes Rendus Biologies**, Paris, n. 328, p. 1000-1008, 2005.
- VONHOF, H.B.; WESSELING, F.P.; GANSSEN, G.M. Reconstruction of the Miocene western Amazonian aquatic system using molluscan isotopic signature. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam, n. 141, p. 85-93, 1998.
- WALSH, S.; SÁNCHEZ, R. The first Cenozoic fossil bird from Venezuela. **Paläontologische Zeitschrift**, Stuttgart, v. 82/2, p. 105–112, 2008.
- WESSELINGH, F.P.; RÄSÄNEN, M.E.; IRION, G.; VONHOF, H.B.; KAANDORP, R.; RENEMA, W.; ROMERO-PITTMAN, L.; GINGRAS, M. Lake Pebas: a palaeo-ecological reconstruction of a Miocene long-lived lake complex in Western Amazonia. **Cainozoic Research**, London & Rotterdam, v. 1, p. 35-81, 2002.
- WOOD, R.C. *Stupendemys geographicus*, the world's largest turtle. **Breviora**, cidade, n. 436, p. 1–31, 1976.
- WOOD, R.C.; DÍAZ de GAMERO, M.L. *Podocnemis venezuelensis*, a new fossil pelomedusid (Testudines, Pleurodira) from the Pliocene of Venezuela and a review of the history of *Podocnemis* in South America. **Breviora**, cidades, n. 376, p. 1–23, 1971.
- WOOD, R.C.; PATTERSON, B. A fossil trionychid turtle from South America. **Breviora**, cidade, n. 405, p. 1–10, 1973.
- WOODWARD, A.S. On some extinct reptiles from Patagonia of the genera *Miolamia*, *Dinilysia* and *Genyodectes*. **Proceedings of the Zoological Society of London**, London, v. 1, p. 169-184, 1901.
- WU, X.C.; BRINKMAN, D.B.; RUSSELL, A.P.; DONG, Z.M.; CURRIE, P.J.; HOU, L.H.; CUI, G.H. Oldest known amphisbaenian from the Upper Cretaceous of Chinese Inner Mongolia. **Nature**, Washington, n. 366, p. 57-59, 1993.
- WU, X.C.; BRINKMAN, D.B.; RUSSELL, A.P. *Sineoamphisbaena hexatabularis*, an amphisbaenian (Diapsida, Squamata) from the Upper Cretaceous redbeds at Bayan Mandahu (Inner Mongolia, People's Republic of China), and comments on the phylogenetic relationships of the Amphisbaenia. **Canadian Journal of Earth Sciences**, Ottawa, n. 33, p. 541-577, 1996.
- ZAHER, H. The phylogenetic position of *Pachyrhachis* within snakes (Squamata, Lepidosauria). **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, v. 18, p. 1-3, 1998.

ZAHER, H.; RIEPPEL, O. The phylogenetic relationships of *Pachyrhachis problematicus*, and the evolution of limblessness in snakes (Lepidosauria, Squamata). **Comptes rendus de l'Académie des sciences, série IIa, Earth and Planetary Sciences**, Paris, n. 329, p. 831-837, 1999.

ZAHER, H.; RIEPPEL, O. On the phylogenetic relationships of the Cretaceous snakes with legs, with special reference to *Pachyrhachis problematicus* (Squamata, Serpentes). **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 22, n. 1, p. 104-109, 2002.

ZAHER, H.; LANGER, M.C.; FARA, E.; CARVALHO, I.S.; ARRUDA, J.T.. A mais antiga serpente (Anilioidea) brasileira: Cretáceo Superior do Grupo Bauru, General Salgado, SP. **Paleontologia em Destaque (Boletim Informativo da Sociedade Brasileira de Paleontologia)**, v. 18, n. 44, p. 50, 2003.

ZANGERL, R. Contributions to the osteology of the skull of the Amphisbaenidae. **American Midland Naturalist**, Notre Dame, v. 31, n. 2, p. 417-454, 1944.

ZANGERL, R. Contributions to the osteology of the pos-cranial skeleton of the Amphisbaenidae. **American Midland Naturalist**, Notre Dame, v. 33, n. 3, p. 764-780, 1945.

ZUG, G.R.; VITT, L.J.; CALDWELL, J.P. **Herpetology-An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles**. San Diego: Academic Press (Second Edition), 2001. 630p.

## 4 ARTIGOS

### 4.1 ARTIGO I

HSIOU, A.S., ALBINO, A.M. & FERIGOLO, J. First lizard remains (Teiidae) from the Miocene of Brazil (Solimões Formation). **Revista Brasileira de Paleontologia**, Porto Alegre, v. 12, n. 3, p. 225-230, 2009.

Neste trabalho, é descrito um fragmento de dentário direito e uma vértebra dorsal coletados em sedimentos da Formação Solimões, na localidade Talismã, alto Rio Purus, sudoeste da Amazônia Brasileira. O material é tentativamente conferido ao extinto gênero *Paradracaena* e representa o primeiro registro de lagartos para o Neógeno do sudoeste da Amazônia Brasileira. Além disto é apresentado o atual conhecimento sobre o registro fóssil da família Teiidae para a América do Sul, bem como um breve histórico sobre a sua ocorrência no Cenozóico do Brasil.

## **FIRST LIZARD REMAINS (TEIIDAE) FROM THE MIOCENE OF BRAZIL (SOLIMÕES FORMATION)**

ANNIE SCHMALTZ HSIU

Seção de Paleontologia, Museu de Ciências Naturais, FZB-RS, Av. Salvador França, 1427, CEP: 90690-000, Jardim Botânico, Porto Alegre, RS, Brasil, *anniehsiou@gmail.com*

ADRIANA MARIA ALBINO

CONICET, Departamento de Biología, Universidad Nacional de Mar del Plata, Funes 3250, 7600 Mar del Plata, Argentina, *aalbino@mdp.edu.ar*

JORGE FERIGOLO

Seção de Paleontologia, Museu de Ciências Naturais, FZB-RS, Av. Salvador França, 1427, CEP: 90690-000, Jardim Botânico, Porto Alegre, RS, Brasil, *jorge.ferigolo@fzb.rs.gov.br*

**ABSTRACT** - The South American Teiidae fossil record is restricted to the Cenozoic, and the most conspicuous remains were found in Early to Late Miocene of Argentina and Middle Miocene of Colombia and Peru, all represented by Tupinambinae lizards. Here, we describe a right fragmentary dentary and one dorsal vertebra collected in the Solimões Formation at the Talismã locality, situated on the Purus River, in the southwestern Brazilian Amazonia (Late Miocene). The material is tentatively conferred to the extinct *Paradracaena*. It represents the first record of lizards for the Neogene southwestern Brazilian Amazonia.

**Key words:** Teiidae, Tupinambinae, Solimões Formation, Late Miocene, southwestern Brazilian Amazonia.

**RESUMO** - O registro fóssil de Teiidae para a América do Sul é restrito ao Cenozóico. Os fósseis mais significantes são encontrados a partir do Mioceno inferior ao superior da Argentina e Mioceno médio da Colômbia e Peru, principalmente representados pelos Tupinambinae. Neste trabalho, nós descrevemos um fragmento de dentário direito e uma vértebra dorsal coletados em sedimentos da Formação Solimões, na localidade Talismã, alto Rio Purus, sudoeste da Amazônia Brasileira. O material é tentativamente conferido ao extinto gênero *Paradracaena*. Este material representa o primeiro registro de lagartos para o Neógeno do sudoeste da Amazônia Brasileira.

**Palavras-chave:** Teiidae, Tupinambinae, Formação Solimões, Mioceno superior, sudoeste da Amazônia Brasileira.

## INTRODUCTION

The South American Miocene lizard record is mainly represented by the Teiidae family (Albino, 1996; Albino *et al.*, 2006). The fossils include members of the Tupinambinae found from Early to Late Miocene of Argentina and Middle Miocene of Colombia and Peru. Teiid remains from the Early Miocene of Patagonia (Argentina) were assigned to *Tupinambis* (Brizuela & Albino, 2004). Other lizard remains from the Early-Middle Miocene of southernmost Patagonia, that were considered extinct genera (*Diasemosaurus* Ameghino 1893 and *Dibolosodon* Ameghino, 1893), have been recently reevaluated as belonging to the genus *Tupinambis* (Brizuela & Albino, 2008a). Also, Albino *et al.* (2006) and Brizuela & Albino (2008b) recognized the presence of *Tupinambis* or *Crododilurus* for the Middle Miocene of northwestern Patagonia. For the Late Miocene of central and northeastern Argentina the genus *Tupinambis* was also recorded (Ambrosetti, 1890; Estes, 1983; Donadío, 1984; Albino *et al.*, 2006).

Besides the records of Argentina, Sullivan & Estes (1997) reevaluated the material from La Venta Fauna (Middle Miocene of Colombia) reported by Estes (1961, 1983), and together with new materials, described the extinct tupinambine *Paradracaena colombiana* (closely related with the extant genus *Dracaena*), and a specimen probably referable to the extant *Tupinambis*. In addition, Pujos *et al.* (2009) described a dentary attributed to *Paradracaena* for the Middle Miocene of Peruvian Amazonia.

Recently, Hsiou *et al.* (2007) reported material of squamates from the Solimões Formation, Late Miocene of southwestern Brazilian Amazonia. As a continuation of this previous work, the main goal of this paper is to describe the first Teiidae remains from the Neogene of Brazil.

## PROVENANCE, MATERIALS, AND METHODS

The teiid remains were collected at the locality of Talismã (08°48'22''S, 68°48'12''W), on the right hand bank upstream of the Purus River, Amazonas State, between the mouth of the Iaco River and the municipality of Manuel Urbano, Brazil

(Figure 1A). The section is dominated by fine grain sediments, mainly silts and clays, with gypsum and calcite veins in the lower part, and manganese stains in the upper part, and the deposits are characterized by massive bedding with no evident lamination (Fig. 1B; Cozzuol, 2006). The Solimões Formation outcrops are known by their rich vertebrate faunas (see Cozzuol, 2006). They are from the Late Miocene age, as show by palynological data obtained in typical fossiliferous localities (Latrubesse *et al.*, 2007), whose fossil vertebrates of southwestern Brazilian Amazonia are in this way attributable to the Huayquerian SALMA, which would correspond to the Late Miocene (Cozzuol, 2006; Latrubesse *et al.*, 2007) or, possibly, reaching the Montehermosan (Late Miocene/Pliocene) (Latrubesse *et al.* 1997).

The specimens are stored at UFAC (Rio Branco, Acre State, Brazil), and include a fragmented right dentary and a well preserved dorsal vertebra. Skeletons of extant teiids were used for comparisons (Appendix). Osteological nomenclature follows Hoffstetter & Gasc (1969) and Estes (1983). The systematic follows Presch (1974), Estes *et al.* (1988), and Nydam & Cifelli (2002).

**Institutional abbreviations.** **MCN.D.**, Coleção Didática de Herpetologia, Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre; **MZUSP**, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, São Paulo, Brazil; **UFAC-PV**, Coleção de Paleovertebrados do Laboratório de Pesquisas Paleontológicas do Departamento de Ciências da Natureza da Universidade Federal do Acre, Rio Branco, Acre, Brazil.

**Osteological abbreviations.** **mf**, mental foramina; **sy**, symphyseal surface; **sbs**, subdental shelf; **mg**, Meckel's groove; **rp**, replacement pits; **tp**, transverse process; **ct**, cotyle; **cd**, condyle; **poz**, postzygapophysis; **t**, tooth; **tc**, tooth cavity; **zy**, zygtrum; **ns**, neural spine; **syn**, synapophysis; **prz**, prezygapophysis.

## SYSTEMATIC PALEONTOLOGY

SQUAMATA Opper, 1811

SCLEROGLOSSA Estes, de Queiroz and Gauthier, 1988

SCINCOMORPHA Camp, 1923

TEIIOIDEA Estes, de Queiroz and Gauthier, 1988

TEIIDAE Gray, 1827

## TUPINAMBINAE Presch, 1974

*Paradracaena* Sullivan & Estes, 1997cf. *Paradracena* sp.

(Figures 2, 3 and 4)

**Referred Material.** UFAC-PV 3272, incomplete right dentary; and UFAC-PV 2344, one dorsal vertebra.

**Locality.** Talismã locality, Upper Purus River, Amazonas State, Brazil.

**Horizon and age.** Solimões Formation, Late Miocene, southwestern Brazilian Amazonia.

**Description.** UFAC-PV 3272 is an anterior portion of a very fragmented right dentary preserved approximately until the middle of the tooth row and bearing ten tooth positions. The labial surface is deep, with five mental foramina. The subdental shelf is located ventrally close to the tooth bases, and is well developed up to the tenth tooth, converting to a thin shelf posteriorly. Lingually, despite the non-preserved splenial, Meckel's groove is widely open up to the mandibular symphysis; which is robust and shows a rugose articular surface, separated from the distal portion of the preserved dentary by a short constriction. Tooth implantation is subpleurodont with a thickening at the tooth basis, caused by deposition of cementum filling up the *sulcus dentalis* ("pseudothecodont" dentition of Nydam & Cifelli, 2002). At least, ten tooth cavities are preserved, all teeth being broken or lost. Although the most anterior teeth are broken or missing, the cavities are slightly oblique sections and mostly of small size until the sixth tooth position, except for the fourth, that is larger. In occlusal view, the following four tooth cavities are more suboval in cross-section, labiolingually and mesiodistally enlarged, and with a slight oblique orientation. The ninth tooth shows a slight basal constriction, as a "neck" in lingual view. Between the subdental shelf and the seventh, ninth and tenth tooth bases, there are three deep subcircular cavities for replacement teeth. The three teeth inside these cavities display delicate ornamentations with radial striations converging in a central point. The crown seems flattened and mushroom-shaped.

The specimen UFAC-PV 3272 is a large and very well preserved dorsal vertebra, although the zygosphenes and the left prezygapophysis are missing. It is deep, slender, and wide, but narrower in the middle. The right prezygapophysis is strongly inclined above the horizontal plane and set well dorsally respect to the neural canal. Its



articular facet is broad, long, and oval shaped, with its main axis laterally oriented. The tip of the prezygapophysis reach the level of the zygosphene roof. The postzygapophyses are a little shorter than the prezygapophysis, well inclined dorsally and laterally oriented. The zygtrum is robust and deep. The neural canal, although partially broken, is triangular and trilobated. Although broken, the neural spine is somewhat high, anteroposteriorly long, and craneocaudally inclined. Apparently, the neural spine was in continuity with the anterodorsal edge of zygosphene. The transverse process projects beyond the prezygapophysis, and has a small rounded synapophysis at the end. It is not continuous with the prezygapophysis, and positioned much above the level of the ventral margin of the cotyle. The centrum is long, smooth, with a slightly anteroposteriorly development of the subcentral grooves. It is wider anteriorly than posteriorly, showing a well-marked precondylar constriction. The cotyle and condyle are large and slightly flattened dorsoventrally.

**Discussion.** The assignment of the specimens to the Teiidae is based on the following combination of characters: widely open Meckel's groove probably covered by a hypertrophied splenial, replacement teeth developing in deep subcircular cavities at tooth bases, deposit of cementum present on tooth bases, subpleurodont tooth implantation, presumably heterodonty because the most anterior tooth positions are smaller, development of the subdental shelf and *sulcus dentalis* present, and procoelic vertebra with zygosphene-zygantral articulation (Hoffstetter & Gasc, 1969; Presch, 1974; Estes *et al.*, 1988; Gao & Fox, 1991; Nydam and Cifelli, 2002; Albino *et al.*, 2006; Nydam *et al.*, 2007).

The dentary UFAC-PV 3272 shows characters present in the extant *Dracaena* and the extinct *Paradracaena*. Although the specimen is incomplete, the teeth strongly enlarged, with a slight basal constriction observed in the ninth tooth, and the pseudothecondont condition, are characters shared by *Dracaena* and *Paradracaena* (Sullivan & Estes, 1997; Pujos *et al.*, 2009). Because the fossil specimen has ten tooth positions in a half dentary, it is possible to assume a higher number of teeth in its complete dental series, which contrast with the condition of *Dracaena*, which has a lower number of teeth (Pujos *et al.*, 2009). Thus, the probable number of teeth and the suboval tooth sections are congruent with those of *Paradracaena* more than *Dracaena* (Pujos *et al.*, 2009). Although the fragment is not as large as the half tooth row of the specimen of *Paradracaena* from the Pebas Formation (Peruvian Amazonia, Pujos *et al.*, 2009), it is near the dimensions of the holotype of *P. colombiana* from La Venta Fauna

of Colombia (Pujos *et al.*, 2009). Nevertheless, this character shows intraespecific and ontogenetic variation, and cannot be considered of high taxonomic value at species level (Pujos *et al.*, 2009).

Concerning the large trunk vertebra (UFAC-PV 2344), the features are the usual for the dorsal region of large Tupinambinae, such as *Tupinambis* and *Dracaena*. However, the vertebrae of *Dracaena* and *Tupinambis* present a subtle difference. The vertebra UFAC-PV 2344 and those of *Dracaena* show a narrow and elongate neural arch, whereas in *Tupinambis* the neural arch is relatively shorter (pers. obs.). Although the comparative material of *Dracaena* is scarce, preventing our assessment of vertebral variation, the resemblance of the fossil vertebra with those of *Dracaena* suggest a closer relationship with this genus than with *Tupinambis*. Taking into account that the dentary specimen coming from the same level and locality is remarkably similar to *Paradracaena*, which is considered the sister taxon of *Dracaena*, the vertebra UFAC-PV 2344 is also considered as belonging to the same genus and co-referred tentatively to *Paradracaena*.

#### FINAL CONSIDERATIONS

The Brazilian Teiidae fossil record is limited. Some contributions of Paula-Couto (1949, 1958) and Estes (1970, 1983) for the Early Eocene of São José de Itaboraí mention the presence of the family, which was also documented by Estes & Price (1973), Estes & Báez (1985) and Albino (1996). Recently, Carvalho (2001, unpublished data), based on some materials already mentioned by Estes (1970, 1983), recognized several fossil lizards for this locality, also including indetermined Teiidae. Later, Camolez (2006, unpublished data), working in caves and rocks of central-west and northeastern regions of Brazil, reported the most diverse fauna of lizards from the Late Pleistocene-Holocene, with several taxa correlated with the recent Brazilian herpetofauna. This work recognized many teiid lizards, such as *Ameiva*, *Cnemidophorus* and *Tupinambis*. Other previous works also have been reported teiid lizard remains for the southeast region (Estes, 1983, Souza-Cunha & Magalhães, 1986). Up to now, only one fossil species was formally described for the Late Pleistocene of Brazil, *Tupinambis uruguaiensis*, from the Touro Passo Formation, Rio Grande do Sul State (Hsiou, 2007).

The presence of fossil specimens referable to the extinct *Paradracaena* represents the first record of lizards for the Late Miocene of southwestern Brazilian Amazonia, as well as the earliest record for the Neogene of Brazil. Nowadays, the extant genus *Dracaena* is a large, semi-aquatic teiid, represented by two species, both occur in swamps environments, with large rivers and dense vegetation (Krause, 1985); *D. guianensis* along the Amazonia Basin, and *D. paraguayensis* in Mato Grosso State and Paraguay (Vanzolini & Valencia, 1965; Ávila-Pires, 1995). The habits of *Paradracaena* would have been similar (Pujos *et al.*, 2009). This statement could support the hypothesis proposed by Latrubesse *et al.* (1997, 2007) that a large fluvial megafan complex would be present in the Late Miocene of the Solimões Formation. The environment proposed for the region is suggested by the presence of vertebrate fauna (rodents, crocodiles, turtles, freshwater fish and boid snakes) and palynological data that indicate open areas and forest galleries along rivers, swamps, and shallow lakes that would be subject to variation in the water level in a seasonal dry-humid tropical climate (Latrubesse *et al.*, 2007; Hsiou & Albino, 2009). Thus, the record reported here could be suggesting faunal similarities between the Solimões Formation in Brazil, the Pebas Formation in Peru, and the La Venta fauna in Colombia (Villavieja and La Victoria formations). The Miocene paleoenvironment proposed for these regions is very similar, although there is a temporal difference, where La Venta and Pebas Formation considered as Middle Miocene age, while Solimões Formation is attributed to the Late Miocene. Besides, the predominance of tropical elements, as well as the development of fluvial systems (Kay & Madden, 1997; Latrubesse *et al.*, 1997, 2007; Antoine *et al.*, 2007) is coincident with the presumable lifestyle and distribution of *Paradracaena*.

#### ACKNOWLEDGMENTS

The authors wish to thank for the financial support provided by CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) to ASH for studying at Universidade Federal do Rio Grande do Sul (PPGGeociências/UFRGS). The authors are grateful to J.P. Souza-Filho, M.B. de Souza, and A. Maciente (UFAC) for loan of the fossil material; to H. Zaher (MZUSP) for the permission to visit the Herpetological collections; to M.L. Araújo and M.L.M. Alves (MCN/FZBRS) for the loan of the *Tupinambis* specimens; to S. Brizuela for the photos of *Dracaena* and *Crocodylus*

specimens; and to C. Stolling for the English revision. We also thanks to R.L. Nydam and S. Apesteuguía for their careful reviews and helpful suggestions.

## REFERENCES

- Albino, A.M. 1996. The South American Fossil Squamata (Reptilia: Lepidosauria). *In*: G. Arratia (ed.) *Contributions of Southern South America to Vertebrate Paleontology*, Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen A (30), p. 185-202.
- Albino, A.M.; Brizuela, S. & Montalvo, C. 2006. New *Tupinambis* remains from the Late Miocene of Argentina and a review of the South American Miocene teiids. *Journal of Herpetology*, **40**(2): 206-213.
- Ambrosetti, J.B. 1890. Observaciones sobre los reptiles fósiles oligocenos de los terrenos terciarios antiguos del Paraná. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*, 10:409-426.
- Ameghino, F. 1893. Sobre la presencia de vertebrados de aspecto Mesozóico en la Formación Santacruceña de Patagonia Austral. *Revista del Jardín Zoológico de Buenos Aires*, 1:75-84.
- Antoine, P.O.; Salas-Gismondi, R.; Baby, P.; Benammi, M.; Brusset, S.; de Franceschi, D.; Espurt, N.; Goillot, C.; Pujos, F.; Tejada, J., & Urbina, M. 2007. The Middle Miocene (Laventan) Fitzcarrald Fauna, Amazonian Peru. *Cuadernos del Museo Geominero, Instituto Geológico y Minero de España*, 8: 19-24.
- Ávila-Pires, T.C.S. 1995. Lizards of Brazilian Amazonia (Reptilia: Squamata). *Zoologische Verhandelingen*, 299: 1-176.
- Brizuela, S. & Albino, A.M. 2004. The earliest *Tupinambis* teiid from South America and its palaeoenvironmental significance. *Journal of Herpetology*, **38**(1):113-119.
- Brizuela, S. & Albino, A.M. 2008a. Re-evaluation of the type material of “*Diasemosaurus occidentalis*” Ameghino and “*Dibolosodon typicus*” Ameghino (Squamata: Teiidae) from the Miocene of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **28**(1):253-257.
- Brizuela, S. & Albino, A.M. 2008b. Tupinambine teiids from the middle Miocene of north-western Patagonia (Argentina). *Amphibia-Reptilia*, 29: 425-431.
- Camolez, T. 2006. *Levantamento, identificação e descrição da fauna de Squamata do Quaternário brasileiro (Lepidosauria)*. Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, M. Sc. thesis, 224 p.

- Camp, C.L. 1923. Classification of the lizards. *Bulletin American Museum of Natural History*, **48**: 289-481.
- Carvalho, A.B. 2001. *Estudo taxonômico dos “lagartos” fósseis (Lepidosauria: Squamata) da Bacia de São José de Itaboraí (Paleoceno), Estado do Rio de Janeiro*. Programa de Pós-Graduação em Zoologia do Museu Nacional/UFRJ, Universidade Federal do Rio de Janeiro, M. Sc. thesis, 131 p.
- Cozzuol, M.A. 2006. The Acre vertebrate fauna: age, diversity, and geography. *Journal of South American Earth Sciences*, **21**:185-203.
- Donadío, O.E. 1984. Teídos del Mioceno temprano (Squamata, Sauria, Teiidae) de la Provincia de Santa Cruz, Argentina. *Circular Informativa de la Asociación Paleontológica Argentina*, **12**:2-3.
- Estes, R. 1961. Miocene lizards from Colombia, South America. *Breviora*, **143**: 1-8.
- Estes, R. 1970. Origin of the Recent north American lower Vertebrate Fauna: an inquiry into the fossil record. *Forma et Functio*, **3**: 139-163.
- Estes, R. 1983. *Sauria terrestria, Amphisbaenia*. In: P. Wellnhofer (ed.) *Handbuch der Paleoherpetologie*, Gustav Fisher Verlag, Teil 10A, 249 p.
- Estes, R. & Price, L. 1973. Iguanid lizard from Upper Cretaceous of Brazil. *Science* **180**: 748-751.
- Estes, R. & Báez, A.M. 1985. Herpetofaunas of North and South America during the Late Cretaceous and Cenozoic: Evidence for Interchange? In: F.G. Stehli & S.D. Webb (eds.) *The Great American Biotic Interchange*, Plenum Press, p. 139-197.
- Estes, R.; De Queiroz, K. & Gauthier, A. 1988. Phylogenetic relationships within Squamata. In: R. Estes & G. Pregill (eds.) *Phylogenetic Relationships of the Lizards Families*, Stanford University Press, p. 119-281.
- Gao, K. & Fox, R.C. 1991. New teiid lizards from the Upper Cretaceous Oldman Formation (Judithian) of southeastern Alberta, Canada, with a review of the Cretaceous record of teiids. *Annals of the Carnegie Museum*, **60**(2):145-162.
- Gray, J.E. 1827. A synopsis of the genera of saurian reptiles, in which some new genera are indicated, and the others reviewed by actual examination. *Philosophical Magazine (Formerly: Annals of Philosophy) series*, **2**(2):54-58.
- Hoffstetter, R. & Gasc, J.P. 1969. Vertebrate and ribs of modern reptiles. In: C. Gans; A. d'A. Bellairs & T.S. Parsons (eds.) *Biology of the Reptilia, Morphology A*, Academic Press, p. 201-310.

- Hsiou, A.S. 2007. A new Teiidae species (Squamata, Scincomorpha) from the Late Pleistocene of Rio Grande do Sul State, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **10**(3):181-194.
- Hsiou, A.S.; Ferigolo, J. & Albino, A.M. 2007. Sobre os Squamata (Lepidosauria) da Formação Solimões, Mioceno da Amazônia Sul-Occidental, Brasil. *Ameghiniana, Suplementos*, **44**(4): 23R.
- Hsiou, A.S. & Albino, A.M. 2009. Presence of the genus *Eunectes* (Serpentes, Boidae) in the Neogene of Southwestern Amazonia, Brazil. *Journal of Herpetology*, **43** (4): 612–619.
- Kay, R.F., & Madden, R.H. 1997. Paleogeography and paleoecology. In: R.F. Kay; R.H. Madden; R.L. Cifelli & J.J. Flynn (eds.) *Vertebrate Paleontology in the Neotropics - The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, p. 520-550.
- Krause, L. 1985. Fossil record of the family Teiidae. Notes on paleobiogeography, current distribution, and habits of macroteiids (Sauria, Scincomorpha, Teiidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, **20**:175-188.
- Latrubesse, E.M.; Bocquentin, J.; Santos, C.R. & Ramonell, C.G. 1997. Paleoenvironmental model for the late Cenozoic southwestern Amazonia: paleontology and geology. *Acta Amazonica*, **27**(2): 103-118.
- Latrubesse, E.M.; Silva, S.A.F.; Cozzuol, M.A. & Absy, M.L. 2007. Late Miocene continental sedimentation in southwestern Amazonia and its regional significance: Biotic and geological evidence. *Journal of South American Earth Sciences*, **23**: 61–80.
- Nydam, R.L., & Cifelli, R.L. 2002. A new teiid from the Cedar Mountain Formation (Albian-Cenomanian boundary) of Utah. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **22**(2):276-285.
- Nydam, R.L.; Eaton, J.G. & Sankey, J. 2007. New taxa of transversely-toothed lizards (Squamata: Scincomorpha) and new information on the evolutionary history of “teiids”. *Journal of Paleontology*, **81**(3): 538-549.
- Oppel, M. 1811. *Die Ordnungen, Familien, und Gattungen der Reptilien*. Munchen, Joseph Lindauer, 87 p.
- Paula-Couto, C. de. 1949. Novas observações sobre a paleontologia e geologia do depósito calcário de São José de Itaboraí, Divisão de Geologia e Mineralogia, DNPM. *Notas Preliminares e Estudos*, **49**:1-13.

- Paula-Couto, C. de. 1958. Idade geológicas das bacias cenozóicas do Vale do Paraíba e de Itaboraí. *Boletim do Museu Nacional, n.s., Geologia*, 25:1-17.
- Pujos, F.; Albino, A.M.; Baby, P. & Guyot, J.L. 2009. Presence of the extinct lizard *Paradracaena* (Teiidae) in the Middle Miocene of the Peruvian Amazon. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29(2):594-598.
- Presch, W. 1974. A survey of the dentition of the macroteiid lizards (Teiidae: Lacertilia). *Herpetologica*, 30(4): 344-349.
- Souza-Cunha, F.L. & Magalhães, R.M.M. 1986. A fauna de vertebrados sub-recentes de Cerca Grande, Matozinhos, Minas Gerais. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE ZOOLOGIA, 6, 1986. *Anais*, Rio de Janeiro, SBZ, p. 119-131.
- Sullivan, R.M. & Estes, R. 1997. A reassessment of the fossil Tupinambinae. In: Kay, R.F.; Madden, R.H.; Cifelli, R.L.; Flynn, J.J. (eds.) *Vertebrate Paleontology in the Neotropics - The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Smithsonian Institution Press, p. 100-112.
- Vanzolini, P.E. & Valencia, J. 1965. The genus *Dracaena*, with a brief consideration of macroteiid relationships (Sauria, Teiidae). *Arquivos de Zoologia*, 13: 7-40.

## Legends of figures

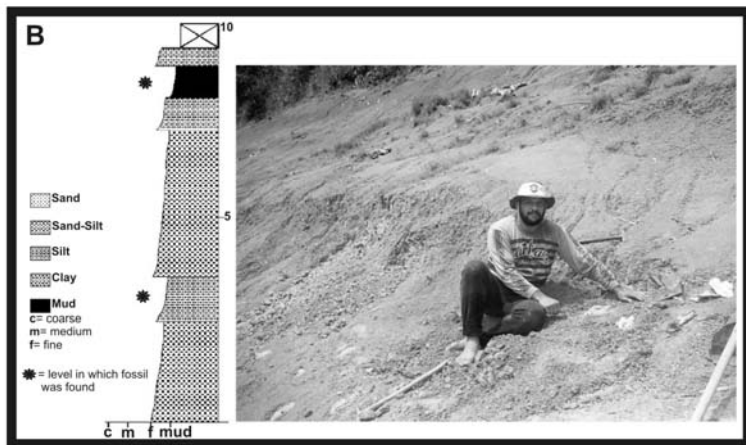
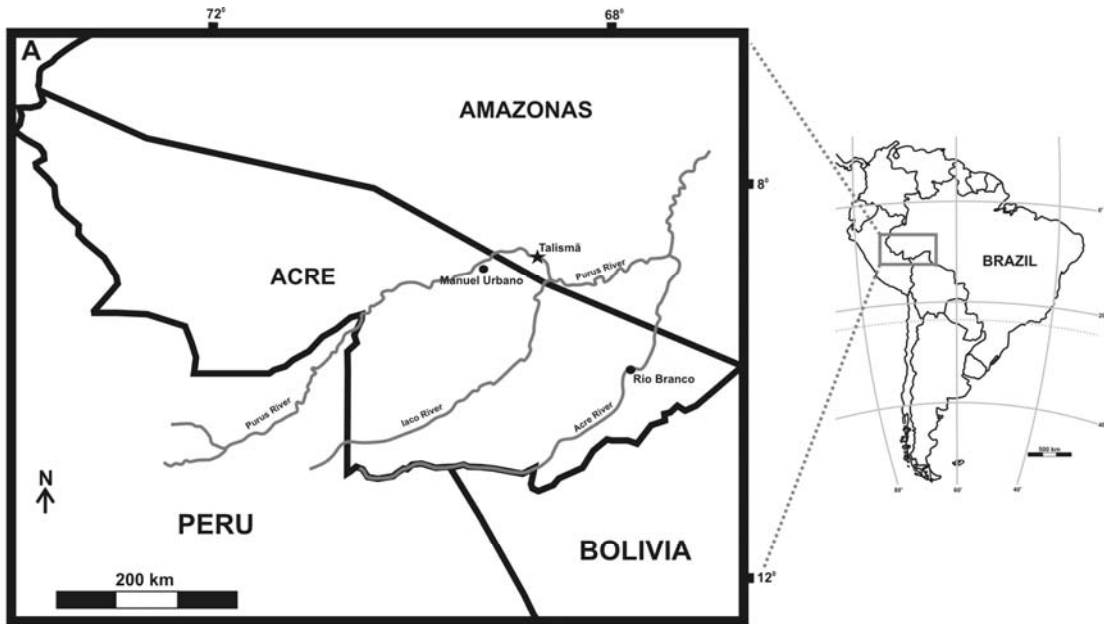
**Figure 1.** Location map (A) and the stratigraphic profile of the fossiliferous locality Talismã (B) (adapted from Cozzuol, 2006; Photo taken from [www.ufac.br](http://www.ufac.br)).

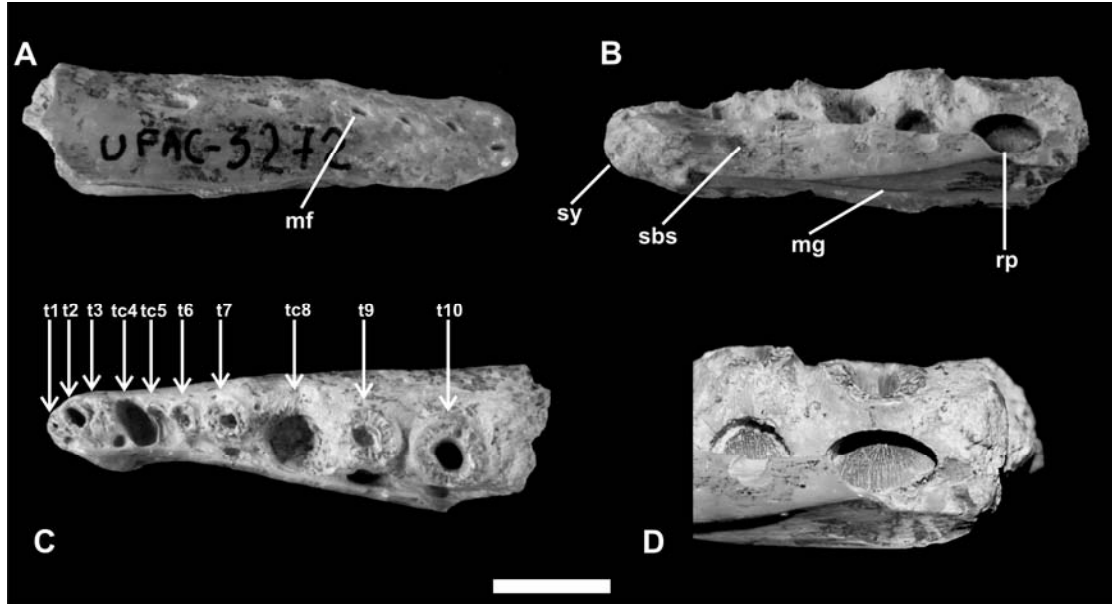
**Figure 2.** cf. *Paradracaena* sp., anterior portion of right dentary, UFAC-PV 3272: in (A) labial, (B) lingual, and (C) occlusal views, (D) detail of the replacement tooth and tooth crown; scale-bars = 20mm.

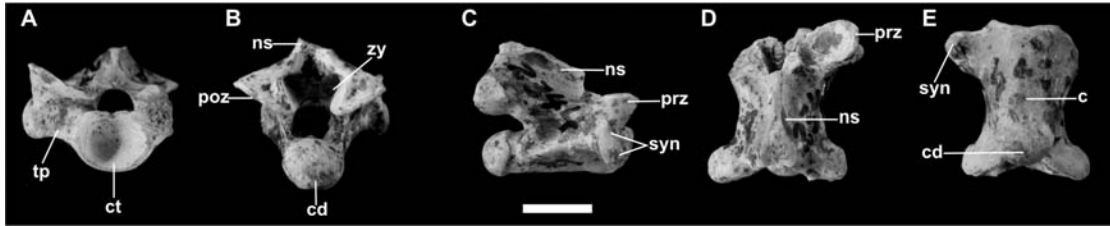
**Figure 3.** cf. *Paradracaena* sp., dorsal vertebra, UFAC-PV 2344: in (A) anterior, (B) posterior, (C) lateral, (D) dorsal, and (E) ventral views; scale-bars = 10mm.

**Appendix.** Comparative material examined in this study: MCN-R 15215, *Tupinambis merianae*; MCN-D 298, *T. merianae*; MCN-D 300, *T. merianae*; MCN-D 301, *T. merianae*; MCN-D 303, *T. merianae*; MZUSP 12624, *Dracaena guianensis*; MZUSP 62849, *D. paraguayensis*; MZUSP 92131, *T. duseni*; MZUSP 84921, *T. quadrilineatus*; MZUSP 84928, *T. quadrilineatus*; MZUSP 93082, *T. rufescens*; MZUSP 93083, *T. rufescens*; MZUSP 93084, *T. rufescens*; MZUSP 92087, *T. teguixin*; MZUSP 92149, *T. teguixin*.









## 4.2 ARTIGO II

HSIOU, A.S.; ALBINO, A.M.; FERIGOLO, J. Reanalysis of the South American Miocene snake of the genus *Colombophis* with a description of a new species. **Acta Palaeontologica Polonica**, Warsaw (submetido).

Neste artigo é realizada uma re-descrição do extinto gênero *Colombophis*, com base em novos materiais provenientes do Mioceno superior do sudoeste da Amazônia Brasileira, anteriormente apenas reportado para o Mioceno médio da Colômbia e Venezuela. A revisão de *Colombophis* permitiu tentativamente a atribuição do gênero aos Anilioidea, e o reconhecimento de uma nova espécie, *C. spinosus* sp. nov. A revisão da diagnose de *Colombophis* foi baseada nas vértebras dorsais médias, caracterizadas pela seguinte combinação de caracteres: tamanho médio a grande; arco neural claramente achatado, não arqueado em vista posterior; entalhe mediano da borda posterior do arco neural raso; longa superfície dorsal do arco neural, lisa ou mesmo côncava, estendendo da margem anterior da zigosfene até a base do processo espinhoso; processo espinhoso reduzido a um tubérculo ou relativamente alto, de contorno circular, e sempre restrito à porção posterior distal do arco neural; zigapófises proeminentes e fortemente inclinadas acima do plano horizontal, alcançando a zigosfene; processo pré-zigapofiseal curto; presença variável de foramina paracotilares; paradiapófises fracamente divididas ou indistintas; centro vertebral não marcadamente alargado anteriormente; quilha hemal larga, indistinta e frequentemente desenvolvida posteriormente, comumente com a presença de duas apófises divergentes mais ou menos diferenciadas; foramina subcentrais localizadas perto do plano médio-sagital do centro, variavelmente alargadas, reduzidas, ou ausentes. Neste trabalho, são reportadas novas informações sobre a morfologia vertebral de *Colombophis* e sua variação ao longo da coluna, sendo discutidas suas afinidades com outros anilióideos fósseis e recentes.

REANALYSIS OF THE SOUTH AMERICAN MIOCENE SNAKE OF THE GENUS  
*COLOMBOPHIS* WITH A DESCRIPTION OF A NEW SPECIES

ANNIE S. HSIU, ADRIANA M. ALBINO, and JORGE FERIGOLO

Annie S. Hsiou [anniehsiou@gmail.com] and Jorge Ferigolo [jorge.ferigolo@fzb.rs.gov.br], Seção de Paleontologia, Museu de Ciências Naturais, FZB-RS, Av. Salvador França, 1427, CEP: 90690-000, Jardim Botânico, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil;

Adriana M. Albino [aalbino@mdp.edu.ar], CONICET, Departamento de Biología, Universidad Nacional de Mar del Plata, Funes 3250, 7600 Mar del Plata, Argentina.

A redescription of the extinct snake genus *Colombophis* is presented, on the basis of new specimens from the Late Miocene of southwestern Brazilian Amazonia, and those previously reported for the Middle Miocene of Colombia and Venezuela. The reanalysis of *Colombophis* allows the tentative location of the genus in the Anilioidea, and the recognition of a new species, *C. spinosus* sp. nov. The revised diagnosis of *Colombophis* was based on the midtrunk vertebrae, characterized by the following combination of character states: medium to great size; clearly depressed neural arch, not vaulted in posterior view; shallow median notch of the posterior border of the neural arch; long dorsal surface of the neural arch, smooth or even concave, extending from the anterior edge of zygosphenes to the neural spine; neural spine reduced to a tubercle or relatively high, and circular in outline, always restricted to the posterior end of the neural arch; zygapophyses prominent and strongly inclined above the horizontal plane, reaching the zygosphenes; prezygapophyseal process short; variable presence of paracotylar foramina; paradiapophyses weakly divided or even indistinct; centrum not markedly widened anteriorly; haemal keel broad, indistinct and often posteriorly developed, with the usual presence of two small and divergent apophyses more or less differentiated; and subcentral foramina placed close to the midsagittal plane of the centrum, variably enlarged, reduced or absent. In this paper, we report new information on the vertebral morphology of *Colombophis* and its variation along the column, and discuss the relationships of this genus with other fossil and living snakes.

Keywords: *Colombophis*, Anilioidea, Miocene, South America.

Introduction

*Colombophis* was a medium-size to large snake, hitherto represented exclusively by the type species *Colombophis portai* Hoffstetter and Rage, 1977, based on about 40 midtrunk vertebrae recovered from the Middle Miocene Villavieja Formation (Fish Bed) in Los Mangos locality, near to La Venta, Colombia. In spite of its relatively large size, *Colombophis* is considered belonging to the Anilioidea, a probable paraphyletic group of alethinophidian snakes (Hoffstetter and Rage, 1977). Later, Hecht and LaDuke (1997) recognized some additional incomplete vertebrae from the same area, but they did not describe or discuss on the morphology of this genus. More recently, Head et al. (2006) referred a single vertebra from the Middle Miocene of the Socorro Formation (Venezuela) to *Colombophis* cf. *C. portai*. New specimens from the Late Miocene of the Solimões Formation, southwestern Brazilian Amazonia increase the knowledge of the *Colombophis* vertebral morphology. Reviewing all the available material assigned to this genus and evaluating the intracolumnar and intrageneric variation, permitted to recognize a new *Colombophis* species.

*Institutional Abbreviations.* - AMU-CURS, Colección Alcaldía de Urumaco, Rodolfo Sánchez, Urumaco, Venezuela; IB, Instituto Butantan, São Paulo, Brazil; IGM, INGEOMINAS - Instituto Nacional de Investigaciones en Geociencias, Minería y Química, Museo Geológico, Bogotá, Colombia; MNHN, Muséum National d'Historie Naturelle, Paris, France; MZUSP, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, Brazil; UFAC-PV, Coleção de Paleovertebrados, Laboratório de Pesquisas Paleontológicas, Universidade Federal do Acre, Rio Branco, Brazil.

*Abbreviations of measurements.* - cl, centrum length; coh, condyle height; cow, condyle width; cth, cotyle height; ctw, cotyle width; h, total height of vertebra; naw, neural arch width at interzygapophyseal ridge; nch, neural canal height; ncw, neural canal width; nsh, neural spine height; po-po, distance between postzygapophyses; pr-pr, distance between prezygapophyses; pr-po, distance between pre- and postzygapophyses of the same side; prl, prezygapophysis length; prw, prezygapophysis width; zh, zygosphenes height; zw, zygosphenes width.

Material and methods

The material comes from the Middle Miocene of Colombia (La Victoria and Villavieja Formations) and Venezuela (Upper Member of Socorro Formation), and from the Late Miocene, southwestern Brazilian Amazonia (Solimões Formation) (Fig. 1).

The La Venta Fauna of Colombia is one of the most conspicuous Cenozoic vertebrate paleofaunas in South America. It originates from Honda Group beds including the La Victoria and the Villavieja formations, in the Magdalena River valley, between the eastern and central Andes Mountains of southwestern Colombia (Guerrero, 1997). The vertebrate fauna from these formations belong to the Laventan South American Land-Mammal Age (SALMA), Middle Miocene (Madden et al., 1997). The holotype of the species *Colombophis portai*, recognized among the remains from La Venta fauna, was not available to this study because the location of the specimens is currently unknown (Jean-Claude Rage, pers. comm. 2008). More recently, new specimens of *Colombophis* from the La Victoria and the Villavieja formations were collected during the Duke University-INGEOMINAS expeditions to the upper Magdalena River valley between 1985 and 1991 (Madden et al., 1997). Part of this material was published by Hecht and LaDuke (1997) and stored at INGEOMINAS. One of us (AA) had the opportunity to reanalyze the squamate material from this collection and found discrepancy regarding the collection numbers of the specimens and the taxonomic assignments published by Hecht and LaDuke (1997). Besides, different boxes generally contain more than one specimen, including remains corresponding to more than one taxon, under the same collection number. Due to the discrepancies mentioned above and the fact that it was not possible to know exactly which specimens were studied by Hecht and LaDuke (1997). So, here the collection numbers of INGEOMINAS are distinguished by addition of numerals between parentheses. They should not be considered as the same numbers of the published specimens.

On the other hand, the specimen from northwestern Venezuela comes from the Upper Member of the Socorro Formation, which crops out in the Falcón Basin, close to the Urumaco Municipality. Only one vertebra, referred to *Colombophis* cf. *C. portai*, was previously reported by Head et al. (2006) and stored at the Colección Alcaldía de Urumaco. Based on numerous previous studies of foraminifera and palynomorphs, a Middle Miocene age was proposed for the Socorro Formation (Sánchez-Villagra and Aguilera, 2006).

According to the mammal fauna, the Solimões Formation localities in southwestern Brazilian Amazonia are referred to the Huayquerian SALMA, which would correspond to the Late Miocene (Cozzuol, 2006; Latrubesse et al., 2007) or even Montehermosan (Late Miocene/Pliocene) (Latrubesse et al. 1997). In addition, Latrubesse et al. (2007), largely based on palinological data obtained in typical mammal fossil localities, proposed a Late Miocene age for the fossils from the Solimões Formation. The snake specimens collected at this formation are stored at Universidade Federal do Acre.

The comparative material used in the review of *Colombophis* includes postcranial specimens of the extant species *Anilius scytale* (IB 40251, MZUSP 14572, 14573 and 14574). Data from the literature as well as *Cylindrophis ruffus* figures from Ikeda (2007) were also used. Within Anilioidea, the vertebrae of Uropeltidae and *Anomochilus* are unknown by us due to the difficulties for obtaining comparative material of these taxa, so that, data from the literature was used (Lee and Scanlon, 2002). The osteological nomenclature and measurements follow Auffenberg (1963), Hoffstetter and Gasc (1969), and Rage (1984, 1998). The inclination of the prezygapophyses was taken considering the horizontal plane at the floor of the neural canal. The systematic arrangement follows Lee and Scanlon (2002). The measurements are expressed in millimeters.

#### Systematic paleontology

Squamata Opperl, 1811

Serpentes Linnaeus, 1758

Alethinophidia Nopsca, 1923

Anilioidea Fitzinger, 1826

*Colombophis* Hoffstetter and Rage, 1977

*Type species.*- *Colombophis portai* Hoffstetter and Rage, 1997

*Other species.*- *Colombophis spinosus* sp. nov.

*Distribution.*- Middle to Late Miocene, Colombia, Venezuela, and Brazilian Amazonia.

*Revised diagnosis.*- Fossil snake that possesses midtrunk vertebrae characterized by the following combination of character states: medium to large size; clearly depressed neural arch, not vaulted in posterior view; shallow median notch of the posterior border of the neural arch; long dorsal surface of the neural arch, smooth or even concave,



extending from the anterior edge of the zygosphenes to the neural spine; neural spine reduced to a tubercle or relatively high and circular in outline, always restricted to the posterior end of the neural arch; zygapophyses prominent and strongly inclined above the horizontal plane, reaching the zygosphenes; prezygapophyseal process short; variable presence of paracotylar foramina; paradiapophyses weakly divided or even indistinct; centrum not markedly widened anteriorly; haemal keel broad, indistinct, and often only posteriorly developed, with the usual presence of two small and divergent apophyses more or less differentiated; and subcentral foramina placed close to the midsagittal plane of the centrum, variably enlarged, reduced or absent.

*Colombophis portai* Hoffstetter and Rage, 1977

Figs. 2-5

1977 *Colombophis portai*; Hoffstetter and Rage, 1977: 174-179, Fig. 4.

1997 *Colombophis portai*, Hecht and LaDuke, 1997: 95-96.

*Holotype*: MNHN. VIV 6, 40 midtrunk vertebrae.

*Holotype locality, horizon, and age*: Los Mangos, near La Venta, Departamento de Huila, Colombia; Fish Bed, Villavieja Formation, Middle Miocene.

*Revised diagnosis*. - Midtrunk vertebrae longer than broad, with a very low neural spine, resembling a tubercle and circular in outline in dorsal view; thin to moderate zygosphenes; anterolaterally orientated prezygapophyses; and undivided paradiapophyses.

*Material examined*. - Four anterior trunk vertebrae, UFAC-PV 5715, IGM 184285(1 and 3) and 184476(2); eighteen midtrunk vertebrae, UFAC-PV 3478, 3480, 3484, 4089, 5716B; IGM 183533(1), 183561, 183928, 184086, 184131, 184159, 184285(2), 184476(1), 184579(1 to 2), 184788, 184806, and 250914; and two posterior trunk vertebrae, UFAC-PV 2957 and IGM 183533(2).

*Locality and horizon*. - The material at UFAC-PV was recovered from Talismã (Purus River, Amazonas State) and Patos (Acre River, Acre State) localities, Solimões Formation, Late Miocene, Brazil; and the material of the IGM belongs to La Venta Fauna, La Victoria and Villavieja Formations (Fish and Monkey Beds), Honda Group, Middle Miocene, Colombia.

*Description*. - Most of the vertebrae fragmented, isolated neural arches, centra, and other very incomplete remains, but presenting the general features described by Hoffstetter and Rage (1977) for this species. Although poorly preserved, the specimens from Brazil

and Colombia allow the observation of some new data about the vertebral morphology of *Colombophis portai* as well as the intracolumnar and intraspecific variations. In general, the vertebrae are medium to large size, robust and not strongly depressed, although longer and broader than high ( $pr-po > h$ ,  $pr-pr > h$ ). The anterior and posterior trunk vertebrae are smaller than the midtrunk vertebrae, but there is also variation in the size of the midtrunk vertebrae among the specimens from Colombia.

The neural arch is relatively larger than broad ( $pr-po > pr-pr$ ) and its roof is depressed, especially in the posterior vertebrae (Figure 3). In the anterior trunk vertebrae there is a slightly vaulted neural arch (Figure 2). The posterodorsal notch of the neural arch is well defined but not very deep, each half of the roof being notably flattened. The neural arch becomes posteriorly higher near the beginning of the neural spine, which is restricted to the posterodorsal end of the neural arch, so far from the zygosphene. The roof of the neural arch between the anterior edge of the zygosphene and the anterior edge of neural spine is slightly concave. The neural spine is very low, but relatively robust, similar to an almost imperceptible tubercle, circular in outline. The zygosphene is thin to moderate, but broader than the cotyle ( $zga > cta$ ). The anterodorsal edge of the zygosphene is variable between specimens, probably due to an intraspecific variation. It can be rectilinear, notched or even slightly convex in dorsal view. The zygantra are small and deep, with a small foramen inside each zygantrum. The roof of the zygantra is almost rectilinear and continuous. The neural canal is large, high, and triangular in outline. The prezygapophyses rise to a high position, at the level of the middle of the neural canal. They are anterolaterally directed and strongly inclined dorsally, from the horizontal plane. The prezygapophyseal facet is oval and large ( $prl > pra$ ). The prezygapophyseal process is short, although, in dorsal view, it can be seen exceeding laterally the tip of the prezygapophyseal facet due to the strong inclination of the prezygapophyses. The postzygapophyses are also well inclined dorsally and posterolaterally orientated. The interzygapophyseal constriction, between pre- and postzygapophyses, is deep and short.

The centrum is longer than the width of the neural arch ( $cl/naw > 1$ ). It is smooth, not markedly widened anteriorly and rather narrow. The subcentral ridges are not developed or only weakly defined. The anterior trunk vertebrae bear a prominent hypapophysis on the posterior surface of the centrum, broken in all specimens (Figure 2). In the midtrunk vertebrae, there is a weakly developed haemal keel, which is anteriorly broad, smooth or convex, and usually narrower and prominent in the most

posterior portion of the centrum (Figure 3). The posterior trunk vertebra has a well developed haemal keel that is anteroposteriorly constrained by the subcentral grooves (Figure 4). The subcentral grooves are shallow in the anterior, mid-, and posterior trunk vertebrae, from the ventral margin of the cotyle to the middle of the centrum. They delimit the haemal keel anterolaterally, and they narrow in the direction to the precondylar constriction. The subcentral foramina are enlarged, reduced, or absent, and, when present, located anterior to the posterior developed of the haemal keel, close to the midsagittal plane of the centrum. They are usually located on the broad and flat anterior haemal keel (Figure 5). Most specimens have a haemal keel with a rounded distal end, slightly projecting below the ventral surface of the centrum. In some specimens (mainly observed in the midtrunk vertebrae), the haemal keel has a bilobated distal end, where there are two small and divergent apophyses more or less differentiated (Figure 5). The subcentral ridges and grooves are also morphologically distinct among specimens. The vertebrae that show bilobated haemal keel usually have relatively deep subcentral grooves. Due to the poor preservation of the vertebrae, we infer that these different morphologies are probably linked to regionalization of the column. The cotyle and condyle are almost circular, slightly broader than high. The cotyle is not or is scarcely visible in ventral view because it is not inclined and its rim is continuous and prominent. The main axis of the condyle is not notably inclined above the horizontal plane. Only two specimens (UFAC-PV 3484 and 3478) could represent juveniles, due to the small size, and because the cotyle and condyle are very dorsoventrally depressed. The presence of paracotylar foramina is irregular, indicating probably an intraspecific variation. Some specimens have only one foramen or a pair of foramina on each side of the cotyle (UFAC-PV 4089, Figure 3C), but others do not show any foramina. In most specimens, the paradiapophyses are not preserved, but when present are relatively small, usually surpassing the ventral margin of the cotyle, and separated from it by well defined constrictions, which become stronger in the posterior trunk vertebra. The paradiapophyses are undivided. In the anterior and posterior trunk vertebrae, the paradiapophyses are almost verticalized, and in the midtrunk vertebrae they are posteroventrally inclined. In the posterior trunk vertebrae, the paradiapophyses are more prominent lateroventrally, although they maintain far from the level of the prezygapophyseal tip (Figure 4).

*Measurements.*- IGM 183533(1): cl= 7.6; cow= 3.1; cth= 2.6; ctw= 3; nch= 2.5. IGM 183561(1): cl= 9.1; cow= 4.8; coh= 3.9; cth= 3.8; ctw= 5; prl=5; prw= 3.5; pr-pr= 14.8.

IGM 183561(2): cl= 7.9; cow= 4.7; coh= 4.2; ctw= 4.4; cth= 3.8; h= 10.6; naw= 7.7; nch= 4.1; ncw= 3.4; nsh= 1.4; pr-po= 10; prl= 4.3; prw= 2.8. IGM 183928: cl= 8.7; cow= 4.4; coh= 3.4; cth= 4; ctw= 4.4; h= 9.6; naw= 7.7; ncw= 3.2; nch= 3.5; nsh= 0.9; zgh= 1; zgw= 5.3. IGM 184086: cl= 8.1; cow= 5; coh= 3.3; cth= 3.6; ctw= 4.9. IGM 184131(1): cl= 9.6; coh= 4.8; cow= 5.5. IGM 184131(2): cl= 7.4; coh= 3.4; cow= 4. IGM 184159: cl= 7.6; coh= 3.2; cow= 3.6; cth= 3.3; ctw= 3.5; naw= 6.8. IGM 184285(1): cl= 6.6; coh= 2.6; cow= 3.4; cth= 2.8; ctw= 3; h= 6.3; naw= 5.6; nch= 2.6; ncw= 2.3; po-po= 8.4; pr-pr= 8.7; pr-po= 7.9; prl= 2.8; prw= 2.1; zgh= 1. IGM 184285(2): cl= 6.5; coh= 2.7; cow= 3.5; cth= 2.5; ctw= 3.3; h= 8.1; naw= 5.7; nsh= 1; po-po= 8.9; zgh= 0.8. IGM 184285(3): cl= 8.3; coh= 3.4; cow= 4; cth= 3.3; ctw= 4; prl= 3.8. prw= 2.7. IGM 184476(1): cl= 6.3; coh= 2.3; cow= 3.3; cth= 2.4; ctw= 3. IGM 184476(2): cl= 8.3; coh= 4; cow= 5.1; cth= 5; ctw= 4. IGM 184579(1): cl= 8.9; coh= 4.2; cow= 5.1; cth= 4.3; ctw= 5.2. IGM 184788: cl= 8.6; coh= 3.5; cow= 4.3. UFAC-PV 2957: cl= 9.3; coh= 3.4; cow= 4.1; cth= 3.2; ctw= 4; h= 9.8; naw= 6.2; nch= 2.7; ncw= 2.7; po-po= 10.3; pr-po= 10.8; prl= 3.9; prw= 2.5; zh= 1.3; zw= 5.2. UFAC-PV 3478: cl= 7.3; coh= 3.4; cow= 4.1; nch= 2.3; ncw= 2.7; pr-pr= 10.4; prl= 3.4; prw= 2.8; zh= 1; zw= 3.8. UFAC-PV 3480: cl= 8.8; coh= 4; cow= 4.7; cth= 3.5; ctw= 4.5; h= 9.3; naw= 8.8; pr-po= 10.9; prl= 4; prw= 3.8. UFAC-PV 3484: cl= 6.4; coh= 3.1; cow= 3.2; cth= 3; ctw= 3.4; h= 8.2; naw= 5.9; nch= 2; ncw= 2.7; pr-pr= 10.3; pr-po= 7.5; prl= 3; prw= 2.5; zh= 1; zw= 3.8. UFAC-PV 4089: cl= 12; coh= 4.7; cow= 6.5; cth= 4.3; ctw= 6.1; h= 12.8; nch= 3.2; ncw= 4.5; zh= 1.3; zw= 6.5. UFAC-PV 5715: cl= 9.1; coh= 3.3; cow= 4.6; cth= 3; ctw= 4.6; h= 10.8; naw= 7.3; nch= 2.7; ncw= 4; po-po= 11.4; pr-pr= 12.7; pr-po= 11.4; prl= 4.5; prw= 3.3; zh= 1.7; zw= 4.3. UFAC-PV 5716B: cl= 10.8; coh= 4.6; cow= 5.6; prl= 3.8; prw= 3.3.

*Colombophis spinosus* sp. nov.

Figs. 6-8

*Colombophis* cf. *C. portai* Head et al., 2006: 234-236, Fig. 1A.

*Etymology*.- From the Latin *Spinus*, meaning spined, a reference to the high neural spine.

*Holotype*: UFAC-PV 2953, one almost complete midtrunk vertebra.

*Referred material*.- Two incomplete anterior trunk vertebrae, UFAC-PV 1609 and 2952; eight incomplete midtrunk vertebrae, AMU-CURS 154, IGM 184176(1), UFAC-PV

2955, 2956, 4027, 5424, 5716C, and 5716E; and one incomplete posterior trunk vertebra, UFAC-PV 3485.

*Type locality, horizon, and age:* Holotype (UFAC-PV 2953) and eight trunk vertebrae (UFAC-PV 1609, 2952, 2955, 2956, 3485 4027, 5716C and 5716E) recovered from the Talismã locality, Purus River; one vertebra (UFAC-PV 5424) collected at Morro do Careca locality. All of them come from Solimões Formation, Late Miocene, Amazonas State, Brazil. The vertebra IGM 184176(1) belongs to La Venta Fauna, La Victoria Formation (Duke University Locality 084), Honda Group, Middle Miocene, Colombia. The material at the AMU-CURS is from the Upper Member of the Socorro Formation, Middle Miocene of Venezuela.

*Diagnosis.*- Midtrunk vertebrae shorter than broad; robust and high neural spine, with a verticalized main axis, and cylindrical in dorsal view; moderately thick zygosphenes; prezygapophyses well laterally orientated; and weakly divided paradiapophyses.

*Description.*- Although some vertebrae are somehow more fragmented, data association, comparisons and description were possible, mainly based on the holotype. There are variations in the vertebral morphology, but in general, the vertebrae are large, robust and high; higher than long ( $h > pr-po$ ) and broader than high ( $pr-pr > h$ ), having a centrum that is shorter than the width of the neural arch ( $cl/ana < 1$ ), and a neural arch much shorter than broad ( $pr-po < pr-pr$ ).

In anterior view, the neural arch is broad due to the long prezygapophyses. The zygosphenes are rather thick and shows a straight dorsal margin, having small and dorsally angled articular facets. In two anterior trunk vertebrae (UFAC-PV 1609 and 2952), the dorsal margin of the zygosphenes is slightly elevated in the middle. The width of the zygosphenes varies much in what concerns the transversal diameter of the cotyle, being nearly equal as in the holotype ( $zw \sim ctw$ ), wider, or even narrower than the cotyle. The prezygapophyses are slender, long and strongly angled dorsolaterally, around  $25^\circ$  from the horizontal plane, reaching the level of the dorsal margin of the zygosphenes (Figure 6 and 7). The prezygapophyseal process is small and robust. The neural canal is small and high, trapezoidal in the holotype and triangular in most specimens. The cotyle is nearly circular ( $ctw \sim cth$ ). One pair of paracotylar foramina are observed in all specimens (one foramen on each side of the cotyle), except in AMU-CURS 154, which does not have any foramen, what could be resultant of vertebral variations as in *C. portai*. The paradiapophyses, fragmented on the left side in the holotype, are relatively small, not surpassing the ventral margin of the cotyle. In the posterior trunk vertebra (UFAC-PV

3485), the paradiapophyses are more extended laterally, almost reaching the median level of the prezygapophyses, the parapophyseal facet almost exceeding the ventral limit of the cotyle, probably due to a greater lateral expansion and the anteroventral orientation of the parapophyseal facet (Figure 8).

In posterior view, the two halves of the neural arch are considerably flattened, forming together a robust and cylindrical neural spine in the middle, which is remarkably high and columnar. Therefore, the posterodorsal notch of the neural arch is relatively well marked. The neural arch is more depressed in the posterior trunk vertebra (UFAC-PV 3485). The postzygapophyses are elongated and dorsolaterally strongly angled. The zygantra are large and deep, with a small foramen inside. The articular surfaces are well developed, and the roof of each zygantrum constitutes a continuous and straight dorsal margin in the holotype. The condyle is nearly circular. Ventrally to the condyle, the haemal keel can be seen sometimes as a posterior prominence (mid- and posterior trunk vertebrae), or like a well developed hypapophysis in the anterior trunk vertebrae.

In lateral view, the neural spine is robust and well developed, being considerably higher in some specimens (UFAC-PV 1609, 2952, 2956, 4027 and 5716E), which carries an epiphyseal articular facet in the distal end. It is very short anteroposteriorly and its anterior margin is slightly concave, distant from the zygosphene. It is restricted to the posterior extremity of the neural arch, and is verticalized in relation to the horizontal plane. In the lateroposterior margin of the neural spine, a crest follows up on each side, as the continuation of the posterior margin of the neural arch. The side walls of the neural arch are short. In this view, it is possible to observe that the paradiapophyses are robust, and located far from the prezygapophyseal articular surfaces. The dia- and parapophysial surfaces are weakly separated; the diapophysis is slightly convex (angled lateroposteriorly) and the parapophysis is rather concave (angled anterolaterally). The cotyle is strongly prominent in some specimens, where the anterolateral edge surpasses the level of the anterior edge of the zygosphene. Small lateral foramina are visible on the lateral walls of the neural arch, more or less positioned at the diapophysial level (holotype) and also just above it (other specimens). The centrum is shorter than the width of the neural arch ( $cl/ana < 1$ ), and clearly inclined posteroventrally in the holotype and other specimens, where distally carries a relatively prominent haemal keel, resembling a tubercle; which is limited by relatively well marked and deep subcentral grooves anteroposteriorly.

In dorsal view, the neural arch is much shorter than broad ( $pr-po < pr-pr$ ). The posterodorsal notch of the neural arch is well-marked but not deep, and the broad and robust base of the neural spine grows up in its midline. The surface between the anterior edge of zygosphene and the neural spine is horizontalized and smooth, where the distance between the two structures is relatively large, due to fact that the neural spine is situated well posteriorly. The articular facets of the prezygapophyses are slender, longer than broad ( $prl > prw$ ), and the main axis is strongly laterally orientated. A small and sharp-edged prezygapophyseal process projects beyond the articular facet of the prezygapophysis. In the posterior trunk vertebra, the prezygapophyses are anterolaterally directed. The postzygapophyses are strongly laterally orientated. The interzygapophyseal constriction is well-marked and very short, between the pre- and postzygapophysis on each side. The anterior margin of the zygosphene is straight or concave, with articular facets rather anteriorly orientated.

In ventral view, the centrum is triangular, broadly rounded anteriorly, very short ( $cl < ana$ ), and wide. In the holotype, UFAC-PV 3485, 4027 and 5716E specimens (midtrunk vertebrae), the subcentral grooves are deep from the ventrolateral margin of cotyle until the half of the centrum, limiting anterolaterally the haemal keel, which narrows posteriorly. In the UFAC-PV 1609, 2952, and 2956 specimens (anterior vertebrae), the subcentral grooves are limited and more evident in the middle portion of the centrum, and there is a hypapophysis in the most posterior portion. The haemal keel is conspicuous, although not very prominent in the midtrunk vertebrae. Usually, it has two divergent margins in its posterior rim that produce a bilobated aspect, attaining the precondylar constriction. Near the half of the centrum, on each side of the haemal keel, there are small subcentral foramina, anterolaterally situated, very close each other. The subcentral ridges are relatively well visible, extending approximately from the level between the dia- and parapophyses to the condyle. In the holotype and in UFAC-PV 2952, 3485, 4027 and 5716E, the paradiapophyses are separated from the ventrolateral edge of the cotyle for a small and shallow constriction. In other specimens, this constriction is discreet and subtle, probably in part due to the high degree of fragmentation in this region. Much of the condylar surface is exposed in ventral view, where the precondylar constriction is moderately marked.

*Measurements.*- AMU-CURS 154:  $cl= 10.7$ ;  $coh=6$ ;  $cow= 6.7$ ;  $cth=5.9$ ;  $ctw= 6.1$ ;  $h= 16$ ;  $naw= 13.9$ ;  $nch=3.1$ ;  $ncw= 4.2$ ;  $pr-po= 11.5$ ;  $zh= 2.7$ ;  $zw= 7.2$ . IGM 184176(1):  $cl= 8,2$ ;  $coh= 3,8$ ;  $cow= 5$ ;  $cth= 3,9$ ;  $ctw= 5$ . UFAC-PV 2953 (Holotype):  $cl= 10.9$ ;  $coh=6.3$ ;

cow= 6.6; cth=6.2; ctw= 6.5; h= 16.3; naw= 12; nch=4.5; ncw= 3; nsh= 3; po-po= 19; pr-pr= 19.5; pr-po= 11.7; prl= 6.7; prw= 4.3; zh= 2; zw= 6.7. UFAC-PV 1609: cl= 7.4; coh=4.6; cow= 5.3; cth=4.3; ctw= 5.3; h= 14; nch=2.5; ncw= 4; nsh= 3.2; zh= 2.5; zw= 6.3. UFAC-PV 2952: cl= 9; coh=6.4; cow= 6; cth=5.7; ctw= 6.9; h= 16.6; nch=2.7; ncw= 4.7; nsh= 4.4; prl= 6.2; prw= 4; zh= 2.8; zw= 7. UFAC-PV 2955: cl= 8.6; coh=5.3; cow= 6.4; ctw= 6.1; ncw= 4.5; zh= 2.8; zw= 7.3. UFAC-PV 2956: cl= 7.5; coh=5; cow= 5.8; cth=4.5; ctw= 5.1; h= 14.4; nch=2.9; ncw= 4.1; nsh= 2.3; po-po= 18.6; pr-po= 10.2; prl= 5.4; prw= 3.9; zh= 2.3; zw= 6.6. UFAC-PV 3485: cl= 8.4; coh=5; cow= 6.1; cth=4.2; ctw= 5.7; nch=2.5; ncw= 4.3; pr-po= 10.5; zh= 2.1; zw= 5.7. UFAC-PV 5424: cl= 7.7; coh=4.5; cow= 5.2; h= 14.3; naw= 10; nsh= 3; zh= 2.4; zw= 5.5. UFAC-PV 4027: cl= 9.6; coh=5.3; cow= 6.3; cth=5; ctw= 6.4; h= 16.5; nch=3; ncw= 4.4; nsh= 4.1; po-po= 18; pr-po= 10.8; prl=6.4; prw= 4.1; zh= 1.9; zw= 6. UFAC-PV 5716C: prw= 3.6; zh= 2; zw= 5.3. UFAC-PV 5716E: cl= 8.5; coh=5.5; cow= 6.3; cth=5; ctw= 6.2; h= 16.6; nch=3; ncw= 4.4; nsh= 5.2; pr-pr=16.9; pr-po= 10.1; prw= 4.3; zh= 2.9; zw= 6.1.

*Remarks.-* After comparison of *Colombophis* vertebrae, it is possible to note some differences that cannot be attributed to intraspecific or intracolumnar variation, and support the erection of a new species. These differences are mainly the proportions of the vertebrae, the height of the neural spine, the morphology of the paradiapophyses, and the robustness of the zygosphene. The neural arch and centrum of the midtrunk vertebrae of *C. spinosus* are shorter than in *C. portai*. This is a result of the zygapophyses being laterally orientated in *C. spinosus* that produce a short neural arch, and the values of the centrum length extremely lower than the width of the neural arch in the middle ( $cl/naw < 1$ ). In contrast, the orientation of the zygapophyses are more anterolaterally directed in *C. portai* and the length of the centrum and the width of the neural arch in the middle are very similar or the values of the first prevail ( $cl/naw \geq 1$ ). In addition, the constrictions that separate the cotyle from the paradiapophyses and posteriorly continue as subcentral grooves delimiting the haemal keel seem to be relatively more marked in *C. spinosus* than in *C. portai*. The neural spine is high, clearly distinctive, very robust, with the main axis verticalized in *C. spinosus*, but it is very low and reduced to a small tubercle in *C. portai*. The dia- and parapophyseal articular surfaces are weakly distinguishable in *C. spinosus*, but they are undistinguishable in *C. portai*. Furthermore, the zygosphene of *C. portai* is thin to moderate, whereas it is



usually thicker in *C. spinosus*. Based on these characters, it is possible to support the recognition of two species of *Colombophis*.

Recently, Head et al. (2006, Fig. 1A) assigned one precloacal vertebra from the Middle Miocene of Venezuela to *Colombophis* cf. *C. portai* (AMU-CURS 154). According to the authors, the specimen is morphologically undistinguishable from the specimens of *C. portai* from the Middle Miocene of the La Venta Fauna. Nevertheless, the description of this specimen and the direct observation of its features are applicable to the vertebral morphology of *C. spinosus*. According to the description of Head et al. (2006), this specimen shows no paracotylar foramina (congruent with the intracolumnar variation of *Colombophis*) and has paradiapophyses strongly divided. The latter is a character that contrasts with the diagnosis of the genus, but according to our observations, AMU-CURS 154 displays paradiapophyses weakly divided into two articular facets, where the diapophysis is slightly convex and the parapophysis is rather concave, which support its reference to *C. spinosus*. In addition, this vertebra is evidently short (neural arch and centrum), the zygapophyses are laterally orientated determining a very short interzygapophyseal constriction, the neural spine looks higher than in *C. portai*, and the zygosphenes are thick, all characters observed in *C. spinosus*.

## Discussion

*The Anilioidea taxonomy.*- Traditionally recognized as Anilioidea, this group of basal alethinophidians comprehending taxa that keep certain lizard-like features, and are as well specialized in fossorial habits (Greene, 1997), is considered by some authors to be a paraphyletic group (Rieppel, 1988; Rage, 1998; Lee and Scanlon 2002; Vidal and Hedges, 2002, 2004; Wilcox et al., 2002; Gower et al., 2005). The anilioids characteristically do not ingest preys that outsize their head diameter, as opposed to the more advanced alethinophidians, the macrostomatans, that are highly capable of consuming preys larger than their own head diameter. Traditionally, the anilioids include the South American genus *Anilius* (red pipe snake or false coral snake), the Asian *Anomochilus* (dwarf pipe snakes) and *Cylindrophis* (Asian pipe snake), and the Uropeltidae family (shield-tailed snakes) (Greene, 1997). The three former genera are generally included in the Aniliidae family, although there is no consensus about its monophyly (Rage, 1998; Lee and Scanlon, 2002).

Until now, there are six fossil genera described for the group, and nearly all are tentatively referred to the family Aniliidae. The extinct genus *Coniophis* has an intensive and broad fossil record to the Late Cretaceous (Marsh, 1892; Estes et al., 1969; Fox, 1975; Armstrong-Ziegler, 1978; Rage, 1984; Gardner and Cifelli, 1999) and Paleogene (Estes, 1976; Hecht, 1959; Holman, 1979) of North America. Beyond these North American records, *Coniophis* was also reported in the Old World, in the Late Cretaceous of Sudan (Rage & Werner, 1999) and India (Rage et al., 2004), Late Paleocene and Early Eocene of Morocco (Gheerbrant et al., 1993; Augé and Rage, 2006), and Late Eocene of France (Rage, 1988). Although the position within the Anilioidea is well supported for most genera, the set of snakes allocated to *Coniophis* shows a large range of variation and represents probably a paraphyletic or polyphyletic grouping (Rage, 1998). There are additional anilioid records from Europe, such *Eoanilius* in the Late Eocene and Early Oligocene to Early Miocene of western Europe (Rage, 1974; Milner et al., 1982; Szyndlar and Schleich, 1993; Szyndlar and Alférez, 2005; Szyndlar, 1994, 2009) and *Michauxophis* in the Late Pliocene of southern France (Bailon, 1988).

The oldest South American anilioids were recently recorded in the Late Cretaceous of Argentina, represented by *Australophis* (Gómez et al., 2008), beyond an undetermined species of Brazil (Zaher et al., 2003). According to Rage (1998), the South American previous reports of *Coniophis* to the Early Paleocene of Tiupampa, Bolivia (Muizon et al., 1983), was erroneously reported by himself, and the additional material from Tiupampa shows that is not *Coniophis* (Rage, 1991, 1998). However, in the Early Eocene of São José de Itaboraí, Brazil, was confirmed the presence of *Coniophis* (Albino, 1990; Rage, 1998), as well another extinct anilioid, *Hoffstetterella* (Rage, 1998). In northern of South America the genus *Colombophis* was reported for the Middle Miocene of Colombia and Venezuela (Hoffstetter and Rage, 1977; Hecht and LaDuke, 1997; Head et al., 2006). Based on the previous evidences, the new material of *Colombophis* described in this paper extends the record of the genus to the Late Miocene of southwestern of Brazilian Amazonia.

*Comparisons.*- The diagnosis of the genus *Colombophis* was based on around 40 midtrunk vertebrae arise from the Middle Miocene of the Villavieja Formation of Colombia (Hoffstetter and Rage, 1977). According to the authors, the vertebral

morphology of *Colombophis* is similar to that of the extant *Cylindrophis*, differing in their size and their undivided paradiapophyses (Hoffstetter and Rage, 1977). Later, Hecht and Laduke (1997), based on new material from the same formation, added a new character to diagnose *Colombophis*: the unusual placement of the subcentral foramina, which occurs close to the midsagittal plane and just posterior to the level of the paradiapophyses; however, this condition is also observed in most Anilioidea (pers. obs.). Hecht and Laduke (1997) made a mistake during the English translation of the French diagnosis of the genus as provided by Hoffstetter and Rage (1977), because according to the last authors, the articular facets of the zygapophyses are noticeably inclined above the horizontal, whereas Hecht and Laduke (1997) considered that they are slightly inclined.

All previous descriptive works on *Colombophis* coincide to include this genus into the Anilioidea (Hoffstetter and Rage, 1977; Hecht and Laduke, 1997; Head et al., 2006), although comparisons with other snakes have not been made. The new vertebral remains of *Colombophis* from the Middle Miocene of Colombia and Venezuela, and the Late Miocene of southwestern Brazilian Amazonia, allowed the present review of the genus and its systematic affinities.

Some features of *Colombophis* are shared with *Dinilysia patagonica* Woodward, 1901, a Late Cretaceous basal snake from the Patagonian Argentina. The vertebral morphology of both taxa exhibits medium to large size; depressed neural arch; long and strongly inclined zygapophyses; short prezygapophyseal process; and a variable presence of paracotylar foramina. However, *Dinilysia* shows a straight, not-notched posterior border of the neural arch (Rage & Albino, 1990; Scanferla & Canale, 2007). Despite of variable neural spine height in *Colombophis* (see below), *C. spinosus* displays a well developed neural spine like in *Dinilysia*. In the later taxon, however, the neural spine is blade-like and anteroposterioly inclined, with an elongated base, rising close to the dorsal edge of the zygosphene, thus, it is different from the neural spine of both *C. spinosus* and *C. portai*. *Dinilysia* also differs from *Colombophis* in having a better developed haemal keel in midtrunk vertebrae, the anterior edge of the zygosphene strongly notched, and an anteriorly widened vertebral centrum. According to Apesteguía and Zaher (2006), *Najash rionegrina*, the earliest limbed snake from the Patagonian Argentina, also shows the neural arch flattened without posterodorsal notch, but the vertebrae of this genus are characterized by the presence of parazygantral foramina on

each side of the zygantrum and the absence of prezygapophyseal process, as in the extinct Madtsoiidae.

Some authors indicate a probable relationship between *Colombophis* and the uropeltids (McDowell, 1987; Szyndlar, 1994); nevertheless, the large size of *Colombophis* and the presence of neural spine and haemal keel, especially in *C. spinosus*, contrast markedly with the uropeltid vertebrae which are small and strongly modified for fossorial habits, losing the neural spine and haemal keel. These and other characters, as the long prezygapophyseal process, and condyles and cotyles markedly oval, differentiate Scolecophidia from *Colombophis*, although the frequent presence of large subcentral foramina is reminiscent of this group (Hoffstetter and Rage, 1977).

In spite of its numerous records in most continents, the fossils assigned to the Anilioidea usually consist on isolated vertebrae, and the characters that support the identifications are mostly primitive. The vertebrae of the extant Anilioidea *Anilius* and *Cylindrophis* share the following characters also present in *Colombophis*: a clearly depressed neural arch; prominent and strongly inclined zygapophyses; short prezygapophyseal process; a shallow median notch in the posterior border of the neural arch; and a centrum not markedly widened anteriorly.

In the comparison of *Colombophis* with extinct anilioids, the inclination of the prezygapophyses in more than 20° is a character-state shared with *Australophis*, *Hoffstetterella*, *Anilius* and *Cylindrophis* (Rage, 1998; Gómez et al., 2008; pers. obs.). The exceptions are *Eoanilius* and *Michauxophis*, that display almost horizontalized prezygapophyses (Rage, 1974; Bailon, 1988; Szyndlar, 1994), and *Coniophis*, where the condition is variable (Hecht, 1959; Rage, 1984, 1998; Albino, 1990). According to Lee and Scanlon (2002), an inclination between 15° and 30° is interpreted as an intermediate condition in modern snakes. Our observation is coincident with this statement.

A posterior margin of the neural arch not well-notched in dorsal view is observed in all Anilioidea genera (Rage, 1998; Gómez et al., 2008), although *Coniophis* has an almost rectilinear posterior edge (Albino, 1990) and *Eoanilius*, *Hoffstetterella* and *Colombophis* have a relative deeper median notch (Hoffstetter & Rage, 1977; Rage, 1998; pers. obs.). The absence of a strong notch of the neural arch is considered a plesiomorphic condition in snakes (Lee and Scanlon, 2002).

*Colombophis* shares with anilioids, specially with *Anilius*, *Cylindrophis*, *Australophis* and *Hoffstetterella*, the presence of a small and robust prezygapophyseal process (Rage, 1998; Gómez et al., 2008; pers. obs.), which is considered an

intermediate condition (Lee and Scanlon, 2002) that, among other characters, distinguishes anilioids from more derived snakes, such as Xenopeltidae, Acrochordidae and most Colubroidea, which have longer processes (Rage, 1984; Holman, 2000; Lee and Scanlon, 2002; Ikeda, 2007).

As it was said, the depressed neural arch of *Colombophis* and the anilioids is frequent in other primitive snakes such as *Dinilysia*, *Najash*, Scolecophidia and Uropeltidae. The centrum not markedly widened anteriorly is found in the two last groups (Rage, 1984; Rage and Albino, 1989). Thus, the combination of character states that *Colombophis* shares with anilioids are mostly present in primitive snakes.

Other characters that can be appreciated in *Colombophis* are similar to those in known genera but contrast with others. Concerning the neural spine, *Colombophis* differs from *Australophis*, *Hoffstetterella*, some species of *Eoanilius*, and *Anilius*, because these taxa have a thin, blade-like neural spine with an elongated base, that rises close to or in the midline of the neural arch, being anteroposteriorly inclined. *Colombophis spinosus* shares with *Hoffstetterella* a neural spine relatively better developed than in the other mentioned genera, but it is higher in the first species than in the second. Other anilioid genera (the extant *Cylindrophis* and the extinct *Coniophis*, *Eoanilius* and *Michauxophis*) have a low and posteriorly restricted neural spine as in *C. portai*. Among snakes, the presence of a low neural spine is considered a derived condition by Lee and Scanlon (2002). This feature is common in extinct and extant anilioids, and implies that *C. spinosus*, and perhaps *Hoffstetterella*, would be an exception within this group and this character should be interpreted as a reversal. In conjunction with the position and shape of the neural spine, *Colombophis* shows a large smooth or slightly concave area between the dorsal margin of zygosfene and the neural spine. This character is also present in *Cylindrophis*, *Coniophis*, *Michauxophis*, and some *Eoanilius* specimens.

The dia- and parapophysial surfaces of the paradiapophyses are slightly distinguishable in *C. spinosus*, whereas *C. portai* has hardly undistinguishable paradiapophyses (Hoffstetter and Rage, 1977; Hecht and LaDuke, 1997). Rage (1998) comments that the dia- and parapophysis are slightly different from one another in *Hoffstetterella*, *Cylindrophis* and *Michauxophis*, whereas they are not distinguishable in *C. portai*, *Anilius* and some species of *Coniophis*, and variably distinguishable in *Eoanilius*, *Coniophis platycarinatus* and *C. precedens*. The presence of slightly divided paradiapophyses, is observed in some specimens of *Anilius* (pers. obs.) and

*Australophis* (Gómez et al. 2008). Distinguishable dia- and parapophysis is a derived condition found in all alethinophidian snakes (Rieppel et al. 2002; Apesteguía and Zaher, 2006); thus, the undivided paradiapophyses of *C. portai* appears to be a reversal.

Although the haemal keel is very variable along the column, it is more developed and prominent in the posterior portion of the vertebral centrum, which is in part different from some anilioids. In *Hoffstetterella* the haemal keel is a low blade, poorly delimited laterally by subcentral grooves (Rage, 1998). In *Coniophis*, it is broad and flat, somewhat delimited laterally by subcentral grooves (see Albino, 1990; Rage, 1998), but having a very convex surface (also in *Eoanilius*, which displays a large convex ventral surface). *Colombophis* differs from *Anilius* because there is further anteroposteriorly development of the haemal keel in the latter taxon. It differs from *Cylindrophis* because in this genus the centrum is extremely convex, although somewhat rounded anteriorly like in *Colombophis*. Although showing a flattened haemal keel, *Australophis* is partly similar to the condition observed in *Colombophis*, in which the keel is slightly prominent in the median portion of the vertebra, being delimited by the subcentral grooves (Gómez et al., 2008). In the most posterior portion of the haemal keel of *Australophis* there are two rounded depressions, one on each side of the distal margin of the haemal keel (Gómez et al., 2008). This character contrasts with the presence of the laterally paired projections that *Colombophis* shows in the same place, reminiscent of the posterior apophyses of some madtsoiid snakes (Rage, 1998; Scanlon, 1997, 2005) and not reported in other aniliooid genus. Scanlon (1997, 2005) interpreted these projections as an autapomorphic condition of madtsoiids, which could be correlated with intracolumnar variation; thus, its presence in *Colombophis* is probably an independent acquisition.

In addition, some characters of *Colombophis* are not present in any extant or extinct Anilioidea. The most conspicuous of these characters are the large size and the presence of paracotylar foramina in many vertebrae. In relation to the vertebral size, the vertebrae of *Colombophis* are larger than those of all fossil and extant aniliooids (Table 1) and, although there is a variation in the vertebral size between specimens, they are considered resultant of intracolumnar changes. The presence of paracotylar foramina is irregular in *Colombophis*, where some specimens have one or more foramina on each side of the cotyle (Hoffstetter and Rage, 1977; pers. obs.), whereas others do not show any foramina (pers. obs.). *Anilius* and *Cylindrophis*, as well as the extinct aniliooid taxa, do not exhibit paracotylar foramina (Rage, 1974, 1984; Bailon, 1988; Albino, 1990;

Gómez et al., 2008). According to Lee and Scanlon (2002), the presence of paracotylar foramina on most or all vertebrae, as seems to be the case in *Colombophis*, is a plesiomorphic condition, and it could be interpreted as a reversion.

The comparisons given below support the revised diagnosis of the genus *Colombophis*. The affinities of *Colombophis* with Anilioidea are still unresolved, because many characters are plesiomorphies, shared with other primitive snakes. Also, *Colombophis* is distinguished from all known extinct and extant anilioids, due to its great vertebral size and the frequent presence of paracotylar foramina. The posterior paired apophyses of the haemal keel in some vertebrae, and the high neural spine of *C. spinosus* also contrast significantly with the extinct and extant anilioid genera. Nevertheless, a tentative allocation into this probably paraphyletic group is maintained until new informative material is found. Among Anilioidea, the features observed in *Colombophis* suggest a closest relationship with *Cylindrophis* due to its overall morphology.

## Conclusions

In this paper we report the first record of *Colombophis* from the Solimões Formation, Late Miocene of Southwestern Brazilian Amazonia. This record extends the distribution of the genus towards the southeast during the Miocene, and implies its survival until the Late Miocene. The recognition of the new species *Colombophis spinosus*, allowed the reassessment of *Colombophis* and its tentative assignation to the Anilioidea.

The presence of *Colombophis* in the Middle Miocene of Colombia and Venezuela, and the Late Miocene of Brazil (Hoffstetter and Rage, 1977; Hecht and LaDuke, 1997; Head, et al., 2006; this paper) indicates a general ecological similarity among these Miocene faunas. This resemblance is also supported by the presence of the boid *Eunectes* in La Venta and the Brazilian Amazonia (Hsiou and Albino, in press.). Some authors report similarities among these faunas based on mammalian fossils, but finding more affinities of the Southwestern Brazilian Amazonia with Urumaco than with La Venta (Cozzuol, 2006).

A continental palaeoenvironment is proposed for the Solimões Formation, in southwestern Brazilian Amazonia. It includes a vertebrate fauna (rodents, crocodiles, turtles and freshwater fishes) and palynological data that indicate open areas and forest

galleries along rivers, swamps, and shallow lakes. It would be subject to variation in the water level in a seasonal dry-humid tropical climate (Latrubesse et al., 2007). For the Urumaco Fauna, in the Socorro Formation, there is a scenario that includes deltaic and fluvial deposits (Hambalek et al. 1994) with crocodiles, freshwater turtles and catfishes which inhabited swamps, associated with other kinds of catfishes, sharks and sirenians frequent in estuarine environments and in large freshwater rivers (Aguilera, 2004; Sanchez-Villagra, 2006). The La Venta Fauna is a continental deposit, with diverse and abundant freshwater fishes, turtles and crocodylians indicative of aquatic habitats that developed in a tropical rain forest, mixed with forest/grassland mosaics and open grasslands (Kay and Madden, 1997). The presence of similar fossil snakes in southwestern Brazilian Amazonia, Urumaco and La Venta is consistent with these assumptions.

The extant anilioids are small and mainly fossorial snakes, although *Anilius* sometimes has a semi-aquatic behavior (Greene, 1997). The vertebral morphology of *Colombophis*, specially that of *C. spinosus*, is in part compatible with the lifestyle proposed for *Dinilysia patagonica* due to the combination of medium-large size, depressed neural arch, and high neural spine. According to Albino and Caldwell (2003), the vertebral morphology of *Dinilysia* indicates a semi-burrowing or semi-aquatic lifestyle. The former two features are also observed in *C. portai*, in which only the size is not compatible with a pure subterranean lifestyle.

#### Acknowledgements

The authors wish to thank for the financial support provided by CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) to ASH for studying at Universidade Federal do Rio Grande do Sul (PPGGeociências/UFRGS). Thanks also to J.P. Souza-Filho, M. B. de Souza, and A. Maciente (UFAC) for loaning of the fossil material from southwestern Brazilian Amazonia; to H. Zaher (MZUSP) and F.L. Franco (IB) for the permission to visit the Herpetological collections; to Javier Guerrero (Universidad Nacional de Colombia) and R. Madden (Duke University/USA) for permission to study fossil snakes from La Venta Fauna (material that is part of the Duke University/INGEOMINAS project); to O.A. Aguilera (UNEFM-CIAAP) and R. Sánchez (AMU-CURS) for the permission to study the Miocene fossil snakes from Venezuela; to R. Gómez for the measurements of *Australophis*; to M.A.G. França and



E.C. Holanda for many comments and suggestions; and to J.C. Cisneros for language revision; and to L.F. Lopes (UFRGS) for photography.

## References

- Albino, A.M. 1990. Las serpientes de São José de Itaboraí (Edad Itaboraiense, Paleoceno medio), Brasil. *Ameghiniana* 27: 337-342.
- Albino, A.M. and Caldwell, M.W. 2003. Hábitos de vida de la serpiente cretácica *Dinilysia patagonica* Woodward. *Ameghiniana* 40: 407-414.
- Apesteguía, S. and Zaher, H. 2006. A Cretaceous terrestrial snake with robust hindlimbs and a sacrum. *Nature* 440: 1037-1040.
- Armstrong-Ziegler, J.G. 1978. An aniliid snake and associated vertebrates from the Campanian of New Mexico. *Journal of Paleontology* 52: 480-483.
- Auffenberg, W. 1963. The fossil snakes of Florida. *Tulane Studies in Zoology* 10: 131-216.
- Augé, M. and Rage, J.C. 2006. Herpetofaunas from the Upper Paleocene and Lower Eocene of Morocco. *Annales de Paléontologie* 92: 235-253.
- Bailon, S. 1988. Un Aniliidé (Reptilia, Serpentes) dans le Pliocène supérieur européen. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 306: 1255e1258.
- Cozzuol, M.A. 2006. The Acre vertebrate fauna: age, diversity, and geography. *Journal of South American Earth Sciences* 21: 185-203.
- Estes, R. 1976. Middle Paleocene lower vertebrates from the Tongue River Formation, southeastern Montana. *Journal of Paleontology* 50: 500-520.
- Estes, R., Berberian, P., and Meszoely, C.A.M. 1969. Lower vertebrates from the Late Cretaceous Hell Creek Formation, McCone County, Montana. *Breviora* 337: 1-33.
- Fox, R.C. 1975. Fossil snakes from the Upper Milk River Formation (Upper Cretaceous), Alberta. *Canadian Journal of Earth Sciences* 12: 1557-1563.
- Gardner, J.D. Cifelli, R.L. 1999. A primitive snake from the Cretaceous of Utah. *Special Papers in Palaeontology* 60: 87-100.
- Gheerbrant, E., Cappetta, H., Feist, M., Jaeger, J.J., Sudre, J., Vianey-Liaud, and M., Sigé, B. 1993. La succession des faunes de vertébrés d'âge paléocène supérieur et éocène inférieur dans le bassin d'Ouarzazate, Maroc. Contexte géologique, portée stratigraphique et paléogéographique. *Newsletter in Stratigraphy* 28: 33-58.

- Gómez, R.O., Báez, A.M., and Rougier, G.W. 2008. An anilioid snake from the Upper Cretaceous of northern Patagonia. *Cretaceous Research* 29: 481-488.
- Gower, D.J., Vidal, N., Spinks, J.N. and McCarthy, C.J. 2005. The phylogenetic position of Anomochilidae (Reptilia: Serpentes): first evidence from DNA sequences. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 43: 315-320.
- Greene, W. 1997. *Snakes: the evolution of mystery in nature*. 351 p. University of California Press, Berkeley and Los Angeles.
- Guerrero, J. 1997. Stratigraphy, sedimentary environments, and the Miocene uplift of the Colombian Andes. In: R.F. Kay, R.H. Madden, R.L. Cifelli, and J.J. Flynn (eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*, 15-43. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Hambalek, N., Rull, V., De Digiaco, E., and Díaz de Gamero, M.L. 1994. Evolución paleoecológica y paleoambiental de la secuencia del Neógeno en el surco de Urumaco. Estudio palinológico y litológico. *Boletín de la Sociedad Venezolana de Geología* 191:7-19.
- Head, J.J., Sánchez-Villagra, M.R., and Aguilera, O.A. 2006. Fossil snakes from the Neogene of Venezuela (Falcón State). *Journal of Systematic Palaeontology* 4: 233-240.
- Hecht, M.K. 1959. Amphibians and Reptiles. In: P.O. McGrew (ed.), *The geology and paleontology of the Elk Mountain and Tabernacle Butte area, Wyoming*, 130-146. Bulletin of the American Museum of Natural History, New York.
- Hecht, M.K. and Laduke, T.C. 1997. Limbless tetrapods. In: R.F. Kay, R.H. Madden, R.L. Cifelli, and J.J. Flynn (eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*, 95-99. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Hoffstetter, R. and Gasc, J.P. 1969. Vertebrate and ribs of modern reptiles. In: C. Gans, A. d'A. Bellairs, and T.S. Parsons (eds.), *Biology of the Reptilia, Morphology A*, 201-310. Academic Press, London.
- Hoffstetter, R. and Rage, J.C. 1977. Le gisement de vertébrés miocènes de La Venta (Colombie) et sa faune de serpents. *Annales de Paléontologie (Vertébrés)* 63: 161-190.

- Holman, J.A. 1979. Paleontology and geology of the Badwater Creek area, central Wyoming. Part 17. The late Eocene snakes. *Annals of the Carnegie Museum* 48: 103-110.
- Hsiou, A.S. and Albino, A.M. In press. Presence of the genus *Eunectes* (Serpentes. Boidae) in the Neogene of southwestern Amazonia. Brazil. *Journal of Herpetology*.
- Ikeda, T. 2007. A comparative morphological study of the vertebrae of snakes occurring in Japan and adjacent regions. *Current Herpetology* 26:13-34.
- Kay, R.F. and Madden, R.H. 1997. Paleogeography and paleoecology. In: R.F. Kay, R.H. Madden, R.L. Cifelli, and J.J. Flynn (eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*, 520-550. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Latrubesse, E.M., Bocquentin, J., Santos, C.R., and Ramonell, C.G. 1997. Paleoenvironmental model for the late Cenozoic southwestern Amazonia: paleontology and geology. *Acta Amazonica* 27: 103-118.
- Latrubesse, E.M., Silva, S.A.F., Cozzuol, M.A., and Absy, M.L. 2007. Late Miocene continental sedimentation in southwestern Amazonia and its regional significance: biotic and geological evidence. *Journal of South American Earth Sciences* 23: 61-80.
- Madden, R.H., Guerrero, J., Kay, R.F., Flynn, J.J., Swisher III, C.C., and Walton, A.H. 1997. The Laventan Stage and Age. In: R.F. Kay, R.H. Madden, R.L. Cifelli, and J.J. Flynn (eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*, 499-519. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Marsh, O.C. 1892. Notice of new reptiles from the Laramie formation. *American Journal of Sciences* 43, 449-453.
- Milner, A.C., Milner, A.R., and Estes, R. 1982. Amphibians and squamates from the Upper Eocene of Hordle Cliff, Hampshire, a preliminary report. *Tertiary Research* 4: 149-154.
- Muizon, C. de., Gayet, M., Lavenu, A., Marshall, L.G., Sigé, B., and Villaroel, C. 1983. Late Cretaceous vertebrates, including mammals, from Tiupampa, Southcentral Bolivia. *Geobios* 16: 747-753.
- Lee, M.S.Y., and Scanlon, J.D. 2002. Snake phylogeny based on osteology, soft anatomy and ecology. *Biological Review* 77: 333-401.
- Rage, J.C. 1974. Les serpents des Phosphorites du Quercy. *Palaeovertebrata* 6:274-303.

- Rage, J.C. 1981. Les continents péri-atlantiques au Crétacé supérieur: migrations des faunes continentales et problèmes paléogéographiques. *Cretaceous Research* 2: 65-84.
- Rage, J.C. 1984. *Encyclopedia of Paleoherpetology, part 11, Serpentes*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 80 pp.
- Rage, J.C. 1988. Le gisement du Bretou (Phosphorites du Quercy, Tarn-et-Garonne, France) et sa faune des vertébrés de l'Eocène supérieur. I, Amphibiens et reptiles. *Palaeontographica Abteilung A* 205: 3-27.
- Rage, J.C. 1991. Squamate reptiles from the Early Paleocene of the Tiupampa area (Santa Lucia Formation), Bolivia. *Revista Técnica de YPF* 12: 503-508.
- Rage, J.C. 1998. Fossil snakes from the Paleocene of São José de Itaboraí, Brazil. Part I, Madtsoiidae, Aniliidae. *Palaeovertebrata* 27: 109-144.
- Rage, J.C., Prasad, G.V.R., and Bajpai, S. 2004. Additional snakes from the upper-most Cretaceous (Maastrichtian) of India. *Cretaceous Research* 25: 425-434.
- Rage, J.C. and Werner, C. 1999. Mid-Cretaceous (Cenomanian) snakes from Wadi Abu Hashim, Sudan: the earliest snake assemblage. *Palaeontologia Africana* 35: 85-110.
- Rieppel, O. 1988. A review of the origin of snakes. *Evolutionary Biology* 22: 37-130.
- Rieppel, O., Kluge, A.G., and Zaher, H. 2002. Testing the phylogenetic relationships of the Pleistocene snake *Wonambi naracoortensis* Smith. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22: 812-829.
- Sánchez-Villagra, M.R. and Aguilera, O. 2006. Neogene vertebrates from Urumaco, Falcón State, Venezuela: diversity and significance. *Journal of Systematic Palaeontology* 4: 213-220.
- Scanferla, C.A. and Canale, J.I. 2007. The youngest record of the Cretaceous snake genus *Dinilysia* (Squamata, Serpentes). *South American Journal of Herpetology* 2: 76-81.
- Scanlon, J.D. 2005. Australia's oldest known snakes: *Patagoniophis*, *Alamitophis*, and cf. *Madtsoia* (Squamata: Madtsoiidae) from the Eocene of Queensland. *Memoirs of the Queensland Museum* 51: 215-235.
- Scanlon, J.D. 1997. *Nanowana* gen. nov., small madtsoiid snakes from the Miocene of Riversleigh: sympatric species with divergently specialised dentition. *Memoirs of the Queensland Museum* 41:393-412.

- Szyndlar, Z. 2009. Snake fauna (Reptilia: Serpentes) from the Early/Middle Miocene of Sandelzhausen and Rothenstein 13 (Germany). *Paläontologische Zeitschrift* 83: 55-66.
- Szyndlar, Z. 1994. Oligocene snakes of southern Germany. *Journal of Vertebrate Paleontology* 14: 24-37.
- Szyndlar, Z. and Alférez, F. 2005. Iberian snake fauna of the Early/Middle Miocene transition. *Revista Española de Herpetología* 19: 57-70.
- Szyndlar, Z. and Schleich, H.H. 1993. Description of Miocene snakes from Peterbuch 2 with comments on the lower and middle Miocene ophidian faunas of southern Germany. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Series B* 192: 1-47.
- Vidal, N. and Hedges, S.B. 2002. Higher-level relationships of snakes inferred from four nuclear and mitochondrial genes. *Comptes Rendus Biologies* 325: 977-985.
- Vidal, N. and Hedges, S.B. 2004. Molecular evidence for a terrestrial origin of snakes. *Biology Letters* 271: 226-229.
- Wilcox, T.P., Zwickl, D.J., Heath, T.A., and Hillis, D.M. 2002. Phylogenetic relationships of dwarf boas and comparison of Bayesian and bootstrap measures of phylogenetic support. *Molecular Phylogenetic and Evolution* 25: 362-371.
- Zaher, H., Langer, M.C., Fara, E., Carvalho, I.S., and Arruda, J.T. 2003. A mais antiga serpente (Anilioidea) brasileira: Cretáceo Superior do Grupo Bauru. General Salgado. SP. *Paleontologia em Destaque, Boletim da Sociedade Brasileira de Paleontologia*, 8: 50.

### Figure captions

Fig. 1. Location map of the fossiliferous localities of *Colombophis* in northern South America: **A.** La Victoria (1), Villavieja (2), and Urumaco (3); **B.** Morro do Careca (4), Talismã (5), and Patos (6).

Fig. 2. *Colombophis portai*, photographs of anterior trunk vertebrae and schematic drawings, IGM 184285(1) (**A**) and UFAC-PV 5715 (**B**), in (1) anterior, (2) posterior, (3) lateral, (4) dorsal and (5) ventral views. Scale-bars = 5mm

Fig. 3. *Colombophis portai*, photographs of midtrunk vertebrae and schematic drawings, IGM 183561 (**A**), 183928 (**B**), and UFAC-PV 4089 (**C**), in (1) anterior, (2) posterior, (3) lateral, (4) dorsal and (5) ventral views. Scale bars = 5mm.

Fig. 4. *Colombophis portai*, photograph of posterior trunk vertebra and schematic drawing, UFAC-PV 2957, in (A) anterior, (B) posterior, (C) lateral, (D) dorsal and (E) ventral views. Scale bars = 5mm.

Fig. 5. Comparison between the haemal keel variations of three incomplete midtrunk vertebrae (IGM 184159) and schematic drawings in ventral view. Scale bar = 5mm.

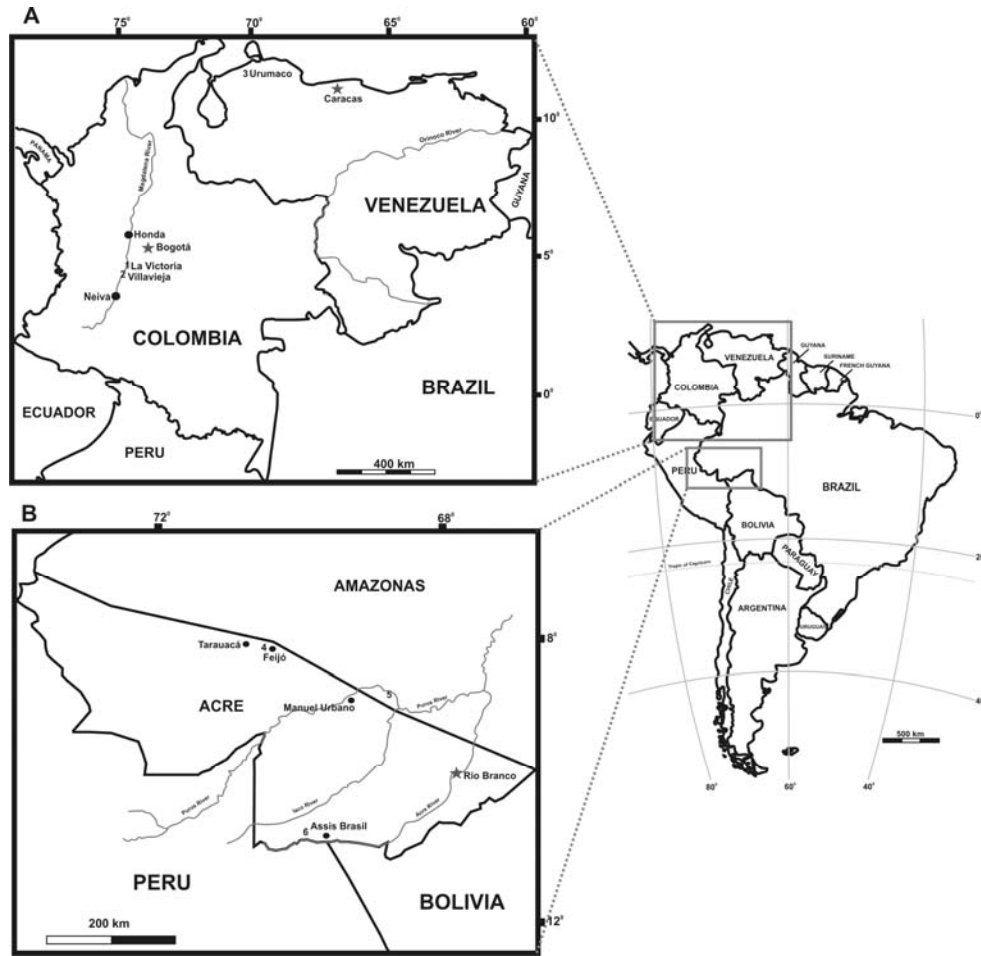
Fig. 6. *Colombophis spinosus* sp. nov., holotype, UFAC-PV 2359. Photograph of midtrunk vertebra and schematic drawings, in (A) anterior, (B) posterior, (C) lateral, (D) dorsal and (E) ventral views. Scale-bar = 10mm.

Fig. 7. *Colombophis spinosus* sp. nov., photographs of midtrunk vertebrae, IGM 184176-1 (**A**), UFAC-PV 1609 (**B**), UFAC-PV 2952 (**C**), UFAC-PV 2956 (**D**), UFAC-PV 4027 (**E**), and UFAC-PV 5716E (**F**), in (1) anterior, (2) posterior, (3) lateral, (4) dorsal and (5) ventral views. Scale-bar= 5mm (IGM 184176-1) and 10mm.

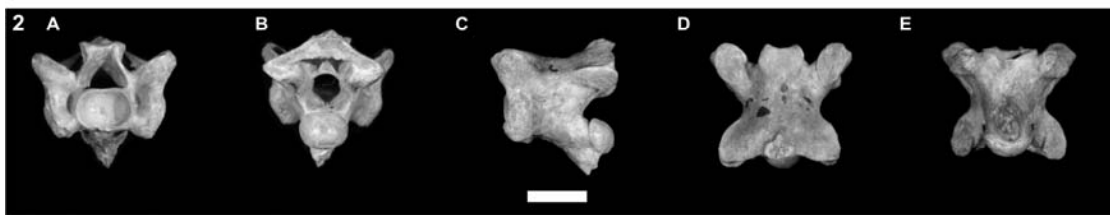
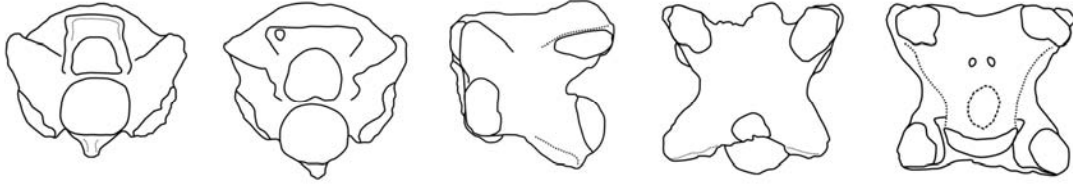
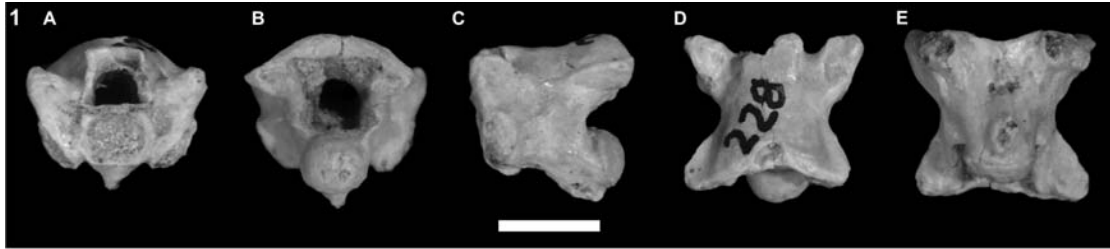
Fig. 8. *Colombophis spinosus* sp. nov., photograph of posterior trunk vertebra, UFAC-PV 3485, in (A) anterior, (B) posterior, (C) lateral, (D) dorsal and (E) ventral views. Scale-bar= 10mm.

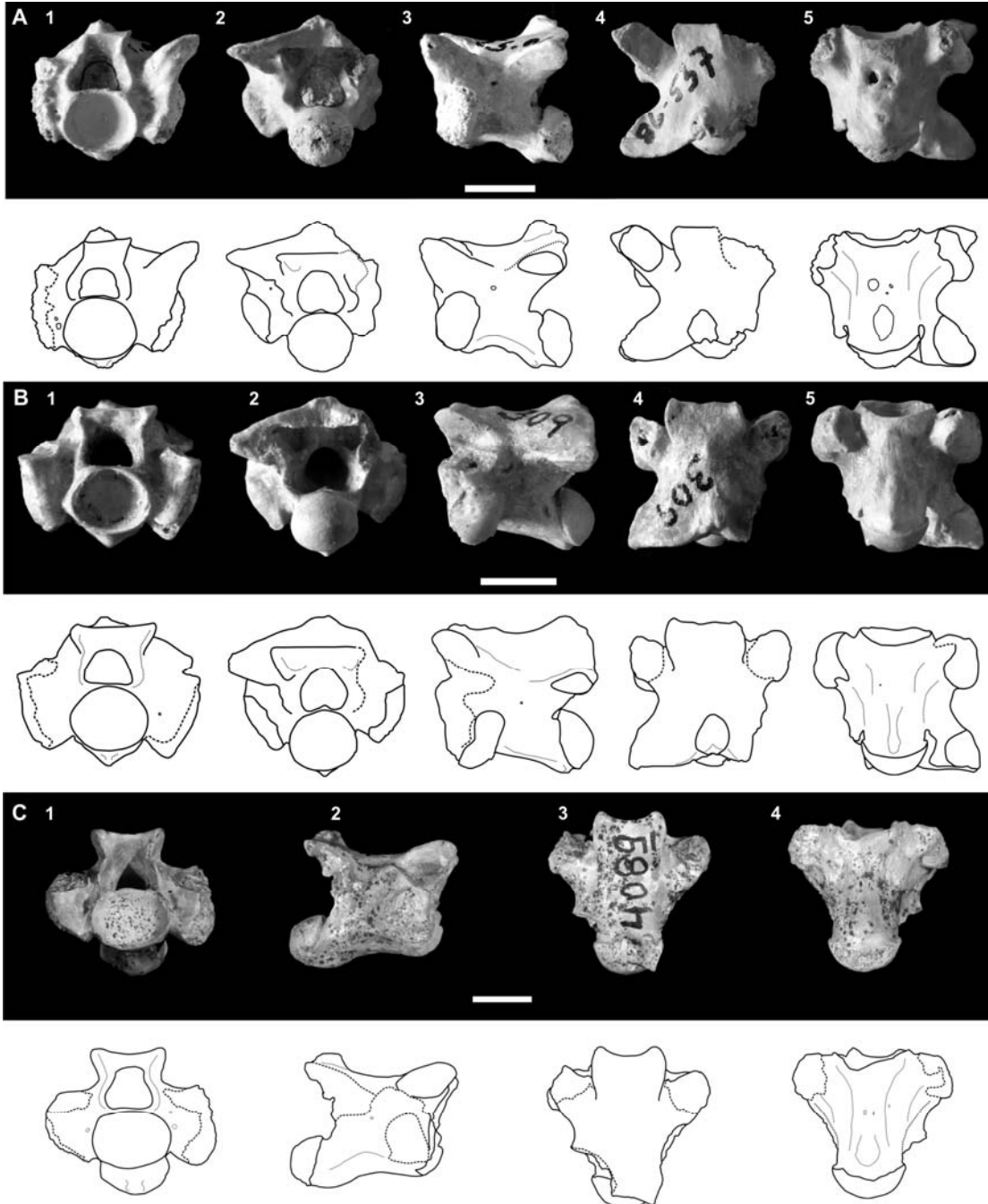
Table 1. Comparative measurements of *Colombophis* and of the fossil and living Anilioidea species. Non available data are marked with a dash.

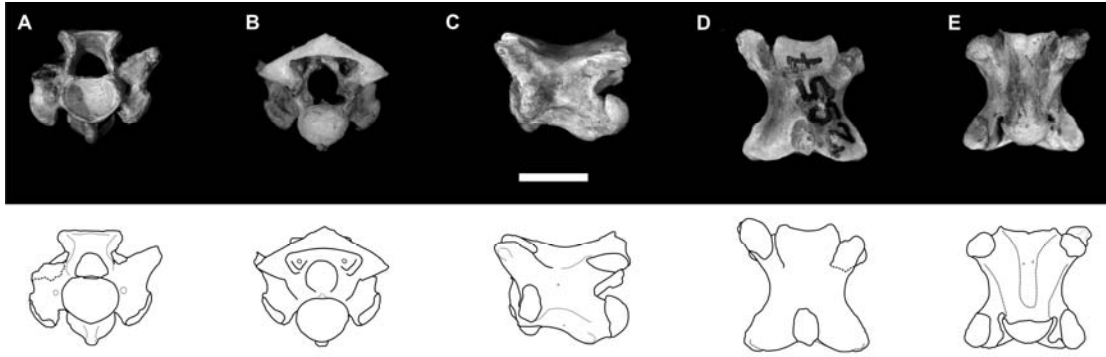
Specimens	h	pr-pr	cl
UFAC-PV 1609 <i>Colombophis spinosus</i>	14	-	7.4
UFAC-PV 2952 <i>C. spinosus</i>	16.6	-	9
UFAC-PV 2953 <i>C. spinosus</i> (Holotype)	16.3	-	10.9
UFAC-PV 2956 <i>C. spinosus</i>	14.4	10.2	7.5
UFAC-PV 4027 <i>C. spinosus</i>	16.5	10.8	9.6
UFAC-PV 5424 <i>C. spinosus</i>	14.3	-	7.7
UFAC-PV 5716E <i>C. spinosus</i>	16.6	-	8.5
IGM 183561 <i>C. portai</i>	10.6	-	7.9
IGM 184285 <i>C. portai</i>	6.3	-	6.6
UFAC-PV 2957 <i>C. portai</i>	9.8	10.8	9.3
UFAC-PV 3480 <i>C. portai</i>	9.3	10.9	8.8
UFAC-PV 4089 <i>C. portai</i>	12.8	-	12
UFAC-PV 5715 <i>C. portai</i>	10.8	11.4	9.1
<i>Australophis anilioides</i>	6	7.28	5.58
<i>Coniophis</i> cf. <i>C. precedens</i>	2.2	3	2.4
<i>Eoanilius europae</i>	2	2.3	1.8
<i>Hoffstetterella brasiliensis</i>	3.5	4.2	3.2
<i>Michauxophis occitanus</i>	4	4.4	3.4
<i>Cylindrophis ruffus</i>	3.8	4.8	3.2
IB 40251 <i>Anilius scytale</i>	5.7	6.4	5.1
MZUSP 14572 <i>Anilius scytale</i>	4.9	4.3	4
MZUSP 14573 <i>Anilius scytale</i>	5.2	4.8	3.6
MZUSP 14574 <i>Anilius scytale</i>	3.2	4.1	3.2

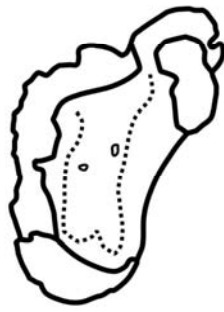
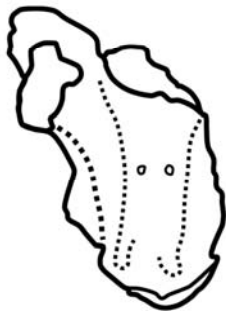
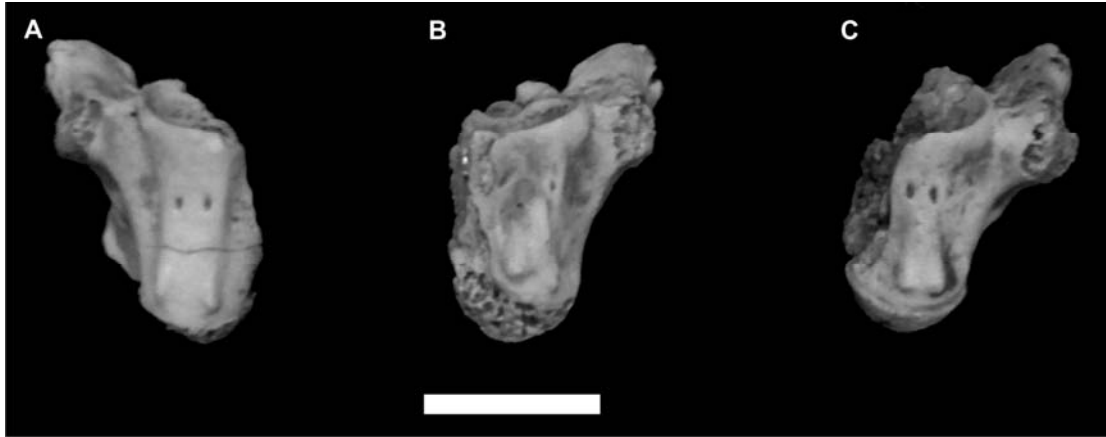


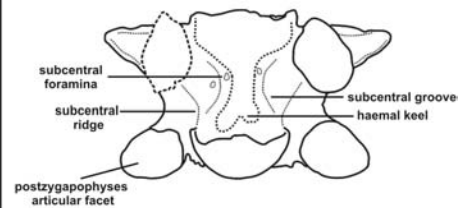
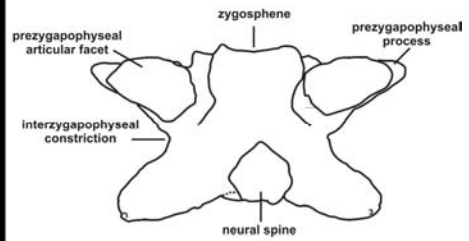
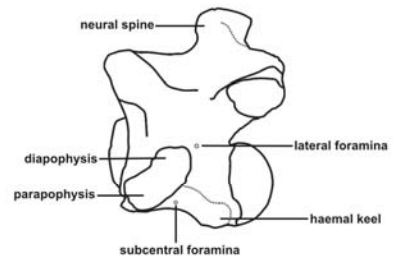
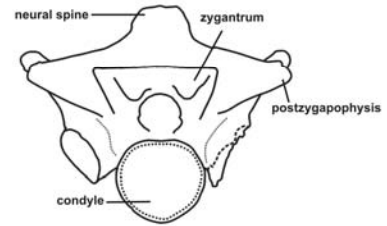
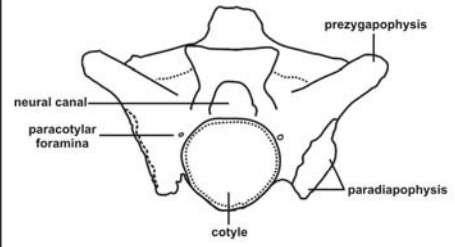
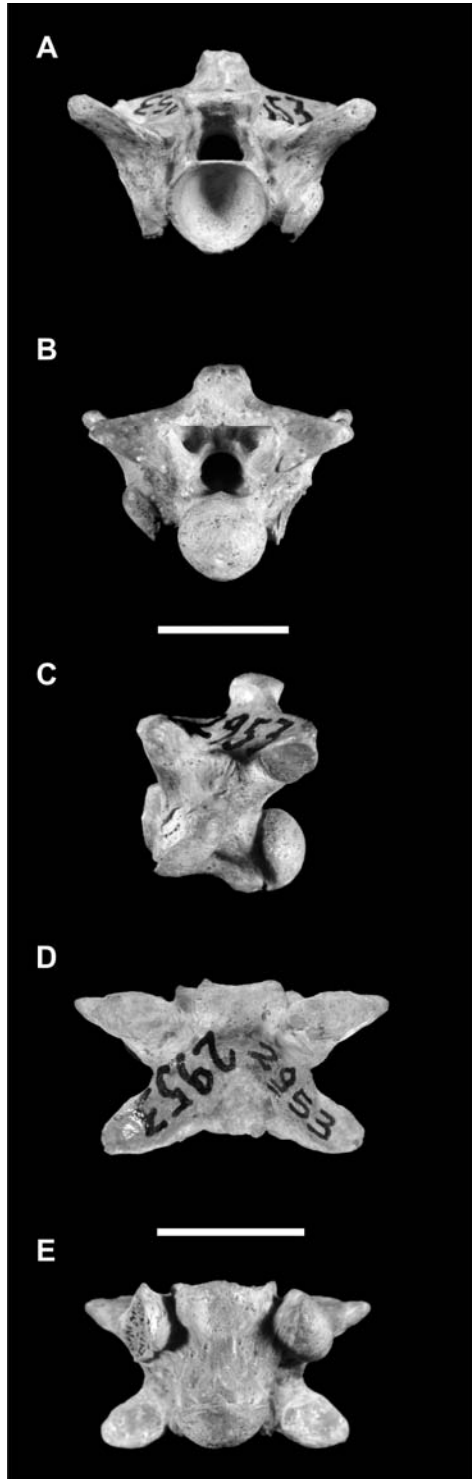


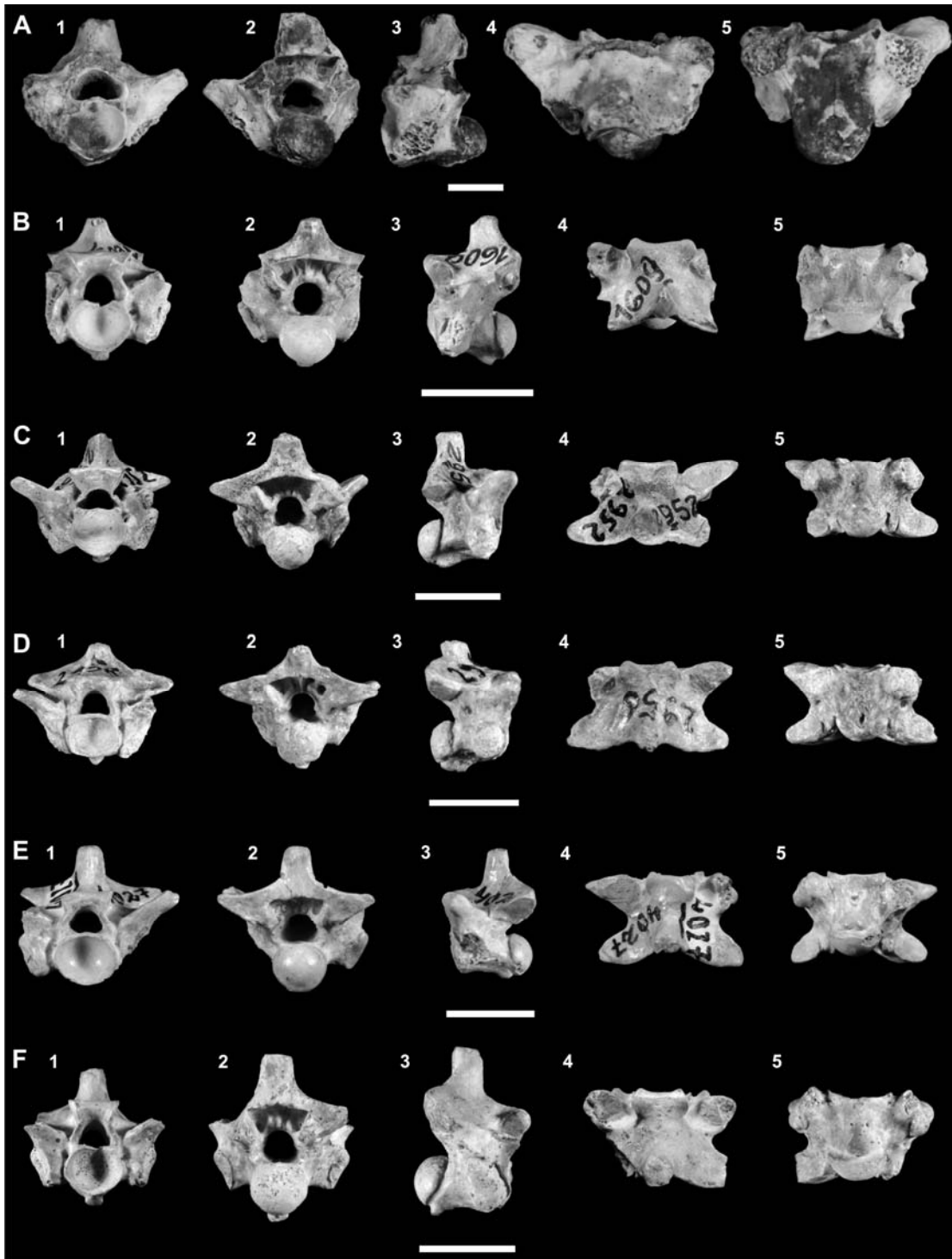


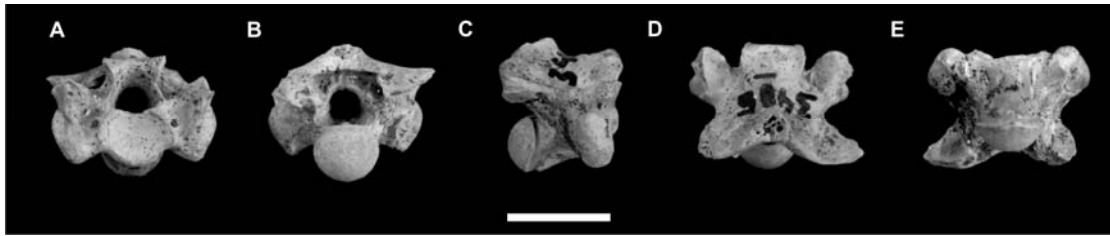












### 4.3 Artigo III

Hsiou, A.S.; Albino, A.M. Presence of the genus *Eunectes* (Serpentes, Boidae) in the Neogene of Southwestern Amazonia, Brazil. **Journal of Herpetology**, Athen, v. 43, n. 4, p. 612–619, 2009.

Neste artigo é reportada a presença do gênero recente *Eunectes* para a Formação Solimões, Neógeno do sudoeste da Amazônia Brasileira. Este gênero foi previamente registrado para o Mioceno médio da Colômbia, representado pela extinta espécie *Eunectes stirtoni*. Neste trabalho são descritas vértebras dorsais médias e uma vértebra dorsal posterior, atribuídas a *Eunectes*, caracterizadas pela seguinte combinação de caracteres que as distinguem de outros Boidae Neotropicais: grande tamanho; arco neural ligeiramente deprimido; processo espinhoso relativamente baixo; zigofene robusta e moderadamente espessa, com um proeminente tubérculo mediano; presença irregular de foramina paracotilares; e forte projeção látero-ventral das paradiapófises na vértebra dorsal posterior. A presença de *Eunectes* na Formação Solimões representa o primeiro registro fóssil de serpentes para o sudoeste da Amazônia Brasileira e sugere a origem deste gênero para o Mioceno ou anterior.



Presence of the genus *Eunectes* (Serpentes, Boidae) in the Neogene of southwestern  
Amazonia, Brazil

Annie S. Hsiou<sup>1</sup> and Adriana M. Albino<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Seção de Paleontologia, Museu de Ciências Naturais, FZB-RS, Av. Salvador França,  
1427, CEP: 90690-000, Jardim Botânico, Porto Alegre, RS, Brazil,  
*anniehsiou@gmail.com*

<sup>2</sup> CONICET, Departamento de Biología, Universidad Nacional de Mar del Plata, Funes  
3250, 7600 Mar del Plata, Argentina, *aalbino@mdp.edu.ar*

Key Words: *Eunectes*, Boidae, Miocene, Amazonia, Brazil, Neogene.

Abstract. – The extant genus *Eunectes* was first reported for the Middle Miocene of Colombia, represented by the extinct species *Eunectes stirtoni*. Here, we describe vertebral remains referable to this genus collected in the Neogene Solimões Formation at the Talismã locality, situated on the right-hand bank upstream of the Purus River, in the South of Amazonas State, Brazil. The material consists of isolated mid- and posterior trunk vertebrae characterized by the following combination of features that distinguishes the genus from other Neotropical boids: large size, slightly depressed neural arch, relatively low neural spine, robust and moderately thick zygosphenes, with a prominent median tubercle, paracotylar foramen irregularly present, and a strong lateroventral projection of the paradiapophyses on the posterior trunk vertebrae. The presence of *Eunectes* in the Solimões Formation represents the first fossil record of snakes from the southwestern Brazilian Amazonia and supports the origin of this genus in the Miocene or before.

The Neotropical boids, represented by the genera *Boa*, *Corallus*, *Epicrates*, and *Eunectes*, constitute a well-supported clade of snakes (Burbrink, 2005; Noonan and Chippindale, 2006). The genus *Eunectes* (Anacondas) includes large semiaquatic snakes that occur in rivers and fresh water lakes, from Venezuela and Colombia to Argentina (Peters and Oreja-Miranda, 1970; Stafford, 1986). Currently, four species are recognized: *Eunectes murinus*, *Eunectes deschauenseei*, *Eunectes notaeus*, and *Eunectes beniensis*. Among them, the Green Anaconda, *E. murinus*, has the broadest distribution, occurring in forested environments of Bolivia, Brazil, Colombia, Ecuador, Guiana, French Guiana, Peru, Trinidad, and Venezuela. *Eunectes deschauenseei* (Dark-Spotted Anaconda) lives in the savanna of northeastern Brazil (including Marajó Island) and the coastal regions of French Guiana, whereas *E. notaeus* (Yellow Anaconda) occurs in Mato Grosso State of Brazil and eastern Bolivia to northern Argentina (Henderson et al., 1995). The least known species is *E. beniensis* (Beni Anaconda), restricted to Bolivia (Dirksen, 2002). Despite its broad recent distribution, fossils of the genus *Eunectes* are known only from the Middle Miocene of Colombia and represented by the extinct species *Eunectes stirtoni* (Hoffstetter and Rage, 1977). However, the validity of this species has been questioned (Hecht and LaDuke, 1997).

The aim of this paper is to describe the vertebral remains of snakes referable to the genus *Eunectes* coming from the probable Late Miocene Solimões Formation at the Talismã locality (southwestern Brazilian Amazonia) and to discuss their significance.

#### Geological Setting and Biochronology

The vertebral remains were collected at the fossiliferous locality of Talismã (08°48'22''S, 68°48'12''W), situated on the right-hand bank upstream of the Purus River, in Amazonas State, between the mouth of the Iaco River and the municipality of Manuel Urbano, Brazil (Fig. 1A). According to Cozzuol (2006), the section is dominated by fine sediments, mainly silts and clays, with gypsum and calcite veins in the lower part and manganese stains in the upper part, both probably diagenetic. The deposits are characterized by massive bedding with no evident lamination. Two fossiliferous levels were found at 1.7 and 7 m above water level (Fig. 1B).

The age of the fossils found in the Solimões Formation at Talismã and their relations to other South American fossiliferous localities are controversial because of

poorly established correlations between the different stratigraphical levels of the distinct fossiliferous localities where the formation is exposed, which is further complicated by the absence of radiometric datings (Cozzuol, 2006; Latrubesse et al., 2007). According to Latrubesse (1992) and Latrubesse et al. (1997), the mammal fauna of Southwestern Brazilian Amazonia was deemed to correspond to the Huayquerian (Late Miocene) and possibly reached the Montehermosan (Late Miocene-Early Pliocene). Based on palynological data obtained in typical fossiliferous localities, Latrubesse et al. (2007) suggested a Late Miocene age for the Solimões Formation.

The snake material we studied was collected at the Talismã locality, which is considered by some authors as belonging to the Huayquerian-Montehermosan (Late Miocene/Pliocene) because of the presence of the rodents *Potamarchus murinus* and *Neopliblema horridula* (Santos et al., 1993; Negri, 2004). According to Santos and Negri (1993), the faunal set of xenarthrans (Tardigrada) suggests, on one hand, a probable affinity with the fauna of the Santacruzan Age of Argentina (Early-Middle Miocene) and, on the other, a relation with the Laventan Age of Colombia (Middle Miocene). According to Negri (2004; unpubl. data), the faunistic association of Tardigrada in this locality would indicate an older age, correlatable and close to the Laventan (13.5–11.8 Ma, Madden et al., 1997). Here, we follow the arguments of Latrubesse et al. (2007) and assume a probable Late Miocene age for the Solimões Formation.

#### Materials and Methods

The specimens are satisfactorily preserved, and are stored at UFAC (Rio Branco, AC, Brazil). They include three midtrunk vertebrae and one posterior trunk vertebra very well preserved and three incomplete midtrunk vertebrae. Skeletons of extant bovids were used for comparisons (Appendix 1). Osteological nomenclature and measurements follow Auffenberg (1963), Hoffstetter and Gasc (1969), Rage (1984), LaDuke (1991a,b), and Lee and Scanlon (2002). Systematic arrangement used is based on Noonan and Chippindale (2005). Measurements are expressed in millimeters.

Vertebral measurements: cl, centrum length; coh, condyle height; cow, condyle width; cth, cotyle height; ctw, cotyle width; h, total high of the vertebrae; naw, neural arch width at interzygapophyseal ridge; nch, neural canal height; ncw, neural canal

width; nsh, neural spine height; po-po, distance between postzygapophyses; pr-pr, distance between prezygapophyses; pr-po, distance between pre- and postzygapophyses of the same side; prl, prezygapophysis length; prw, prezygapophysis width; zh, zygosphene height; zw, zygosphene width.

Institutional Abbreviations: HAA, private Herpetological collection of Adriana Albino; HASH, private Herpetological collection of Annie Schmaltz Hsiou; IB, Instituto Butantan, São Paulo; MCN.D., Didactic Collection of Herpetology, Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre; MZUSP, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, São Paulo; UFAC-PV, Paleovertebrate Collection of the Laboratório de Pesquisas Paleontológicas, Universidade Federal do Acre, Rio Branco.

Systematic Paleontology

Serpentes Linnaeus, 1758

Alethinophidia Nopsca, 1923

Macrostromata Müller, 1831

Booidea Gray, 1825

Boidae Gray, 1825

*Eunectes* Wagler, 1830

*Eunectes* sp.

Fig. 2

*Referred Specimens.*- The specimens are very well preserved. In general view, the vertebrae are large and robust. All of the vertebrae are wide, high and short, with a vertebral centrum shorter than the neural arch width ( $cl < naw$ ). In anterior view, a wide and robust zygosphene, with fairly long articular facets, is observed. The zygosphene is much wider than the cotyle ( $zw > ctw$ ) and shows a slightly convex or rectilinear dorsal edge. The prezygapophyses are inclined above the horizontal plane on the midtrunk vertebrae (Fig. 2A-C), and nearly horizontal on the posterior trunk vertebra (Fig. 2D). The prezygapophysial process is well preserved in the posterior vertebra; it is short and stands a little beyond the articular facet (Fig. 2D). The neural canal is triangular and bears three internal crests: one located on the floor and two on the lateral walls, which together produce a trilobated aspect. In the midtrunk vertebrae, the cotyle is oval, slightly flattened dorsoventrally ( $ctw > cth$ ), whereas it is round in the posterior

trunk vertebra (ctw = cth). In only one specimen (UFAC-PV 2954/2960), there is a large pair of paracotylar foramina, one on each side of the cotyle. The paradiapophyses are fragmented hindering further detail; however, they are apparently robust and lateral-ventrally oriented. In the posterior trunk vertebra, a large lateroventral expansion of the paradiapophyses is observed, resembling a large transverse process (Fig. 2D).

In posterior view, the neural arch roof is slightly depressed in the midtrunk vertebrae (Fig. 2A–C) and more depressed in the posterior trunk vertebra (Fig. 2D). The posterodorsal notch of the neural arch is quite deep, and the neural spine (only preserved in UFAC-PV 3475) is relatively low, with a vertical crest that is the continuation of the posterior edge of the neural arch. The zygantrum is robust and deep, with the small zygantral foramina located on each side of the vertebra midline. The postzygapophyses are slightly inclined dorsally. The condyle is oval, slightly flattened dorsoventrally in the midtrunk vertebrae (cow > coh) and nearly round in the posterior trunk vertebrae (cow ~ coh).

In lateral view, the neural spine is robust, well developed but relatively low, slightly inclined posteriorly (observed in UFAC-PV 3475, Fig. 2C). It is anteroposteriorly shortened and starts posterior to the roof of the zygosphene. Lateral foramina are present on each side of the neural arch. The centrum is short, showing a well-defined and delimited precondylar constriction. The main axis of the condyle is slightly inclined upward. Ventrally to the condyle, a posteriorly projected haemal keel is observed, which nearly reaches the precondylar constriction.

In dorsal view, the neural arch is wider than long (pr-pr > pr-po) and relatively wider than the total height of the vertebra (pr-pr > h). The articular facets of the prezygapophyses are broad, long (prl > prw) and subtriangular, with its main axis anterolaterally oriented. The anterior edge of the zygosphene is slightly concave but shows a prominent median tubercle anteriorly projected and located just above the neural canal in the midtrunk vertebrae (Fig. 2A–C). In the posterior vertebra, the tubercle resembles a “tongue” that projects anteriorly above the dorsal edge of the neural canal (Fig. 2D). The roof of the neural arch shows a pronounced flexion that starts at the level of the upper angle of each zygantrum up to the basis of the articular facets of the zygosphene. The neural arch presents, on the posterior edge, a deep notch in the middle, beginning at the mentioned flexion. The interzygapophyseal ridge, extending between the prezygapophysis and postzygapophysis on each side of the vertebra, is curved and short but not much constricted.

In ventral view, the vertebral centrum is short ( $cl < naw$ ) and triangular, wider anteriorly, with subcentral ridges well defined. The haemal keel is well developed longitudinally on the midline of the ventral surface of the centrum. It originates at the ventral edge of the cotyle, becoming more prominent and wider in the midportion of the vertebral centrum. There is a pair of small subcentral foramina, one on each side of the haemal keel. The postzygapophyses show large articular facets with a subtriangular form.

*Measurements.*- UFAC-PV 2954/2960:  $naw=19.5$ ;  $cl=14.5$ ;  $ncw=6.3$ ;  $nch=3.8$ ;  $cow=9.5$ ;  $coh=7.7$ ;  $ctw=9.4$ ;  $cth=7.5$ ;  $po-po=26.1$ ;  $pr-po=17.8$ ;  $prw=5.1$ ;  $prl=7.4$ ;  $zw=12.7$ ;  $zh=5$ . UFAC-PV 2951:  $naw=18.4$ ;  $cl=13.7$ ;  $ncw=6.5$ ;  $nch=3.9$ ;  $cow=9$ ;  $coh=7.4$ ;  $ctw=9.1$ ;  $cth=8$ ;  $po-po=23.2$ ;  $pr-po=17$ ;  $prw=5.6$ ;  $prl=6.7$ ;  $zw=10.6$ ;  $zh=4$ . UFAC-PV 3475:  $h=19.6$ ;  $naw=16.5$ ;  $cl=13$ ;  $ncw=4.8$ ;  $nch=3.2$ ;  $cow=7.5$ ;  $coh=6.8$ ;  $ctw=7.4$ ;  $cth=6.5$ ;  $nsh=4.1$ ;  $po-po=20.5$ ;  $pr-po=15.3$ ;  $prw=4.3$ ;  $prl=6.2$ ;  $zw=9.1$ ;  $zh=4.2$ . UFAC-PV 3476:  $naw=13.8$ ;  $cl=11.5$ ;  $ncw=5.5$ ;  $nch=2.4$ ;  $coh=5$ ;  $cow=5.5$ ;  $ctw=5$ ;  $cth=5$ ;  $po-po=17.8$ ;  $pr-pr=19.2$ ;  $pr-po=13.9$ ;  $prw=4.2$ ;  $prl=5.6$ ;  $zw=10.4$ ;  $zh=2.9$ .

cf. *Eunectes* sp.

Fig. 3

*Referred Specimens.*- Three incomplete mid-trunk vertebrae (UFAC-PV 2958, 2959 and 3477).

*Description.*- The specimens UFAC-PV 2958 and 2959 are fragments of nearly complete midtrunk vertebrae. The first specimen is the right side of a precloacal vertebra, and the second, the left side. Neither specimen presents the dorsal portion of the neural arch. In these samples, it is possible to observe the anterolateral orientation of the prezygapophyses and the presence of a short prezygapophysial process (more visible on the ventral surface of the articular facet). The paradiapophyses are quite fragmented and lateroventrally oriented. The vertebral centrum is short and anteriorly broadened, with a well-developed and thin haemal keel on the ventral surface. The condyle is large and slightly flattened dorsoventrally. The specimen UFAC-PV 3477 is rather fragmented and, because of the depressed aspect of the neural arch from a posterior view, seems to be a vertebra of the posterior trunk region. The poor preservation and fragmentation of the material allow us only a tentative assignation to the genus *Eunectes*.

*Measurements.*- UFAC-PV 2958: cl=17.3; cow=10.4; coh=9; prw=7.1; prl=9.8. UFAC-PV 2959: cl=14.8; cow=8.8; coh=7; prw=6.7; prl=8.5. UFAC-PV 3477: h=17.3; naw=15.9; cl=14.1; ncw=5.4; nch=3.5; ctw=7.4; cth=6.2; po-po=19.4; pr-pr=21.4; pr-po=14.4; prw=4.3; prl=5.9; zgw=9.9; zh=4.1.

#### Comparisons and comments on the characters

The material described in this paper shares the following combination of vertebral characters with the genera of Neotropical boids: very robust, high, short, and wide vertebrae; neural arch not strongly depressed; neural spine well developed; posterior edge of neural arch with a marked notch; robust zygosphenes; low inclination of the articular facet of the prezygapophysis (less than 15<sup>0</sup>); short prezygapophyseal process; vertebral centrum shorter than the width of the neural arch; delimited precondylar constriction; haemal keel in the vertebrae of the midtrunk region instead of a hypapophysis; presence of subcentral, lateral and paracotylar foramina (Rage, 2001; Lee and Scanlon, 2002; Szyndlar and Rage, 2003; Albino and Carlini, 2008).

The vertebrae are assigned to the extant genus *Eunectes* on the basis of the following features: large size; slightly depressed neural arch; moderately low neural spine; robust and moderately thick zygosphenes with a prominent median tubercle; paracotylar foramen irregularly present; and a strong lateroventral orientation of the paradiapophyses on the posterior trunk vertebrae.

Within the Neotropical boids, the midtrunk vertebrae are similar to samples of midsized individuals of the genera *Eunectes* and *Boa*, differing from the smaller size of *Corallus* and *Epicrates*. In *Eunectes* and *Corallus*, as in the fossils, the midtrunk vertebrae are usually lower than in *Boa* and *Epicrates*.

The neural arch of the fossil material and *Eunectes* is slightly depressed on the midtrunk vertebrae, differing from the condition in *Boa* and *Corallus* (except *Corallus cropanii*), which have a high neural arch, and in *Epicrates*, which shows an intermediate condition (Rage, 2001; pers. obs.).

The midtrunk vertebrae of the fossil material show a lower neural spine than in *Boa* and *Epicrates*. Rage (2001) argues that the neural spine is high in *Boa*, *Corallus cropanii*, *Epicrates*, and *Eunectes*, but less high in other *Corallus* species. These conclusions do not coincide with our observations of the osteological material (Appendix 1) where vertebrae of *Eunectes* have a proportionally low neural spine. This character seems to be variable among species and specimens. Nevertheless, the neural



spine of *Corallus* is anteroposteriorly elongated, whereas it is shortened in the fossils as in *Eunectes*.

The zygosphene of *Eunectes*, *Epicrates*, and *Corallus* are distinctively wider and thinner than in *Boa*, but *Eunectes* shows a more robust zygosphene than the other two genera (Camolez, 2006; pers. obs.). According to Albino and Carlini (2008), *Boa constrictor* shows a very thick and robust zygosphene, different from that of the other genera. The zygosphene of the fossil material is wide and moderately thick, resembling the condition in *Eunectes*. Another feature in the zygosphene is a conspicuous median tubercle that projects anteriorly, between the dorsal edge and the neural canal, on the midtrunk vertebrae of the fossil material and *Eunectes*. In the fossil posterior trunk vertebra, this tubercle is tongue-shaped, projecting above the dorsal edge of the neural canal, as in posterior trunk vertebrae of extant specimens of *Eunectes*. The anterior edge of the zygosphene in the vertebrae of *Boa* shows a V-shaped notch in dorsal view, or it is often concave, without any trace of a median tubercle (Albino and Carlini, 2008). According to Camolez (2006), *Epicrates* presents an anterior blade on the zygosphene, whereas *Corallus* shows a ‘‘crenate’’ zygosphene, as that described by Auffenberg (1963).

The relative length of the centrum and the proportions of the prezygapophyseal surfaces observed in the fossil specimens and *Eunectes* also distinguishes them from *Boa*, which has a shorter centrum and longer prezygapophysis than the other genera (Albino and Carlini, 2008). The fossil posterior trunk vertebra shows a larger lateroventral expansion of the paradiapophyses, resembling a large transverse process, as observed in posterior vertebrae of extant specimens of *Eunectes* through direct comparisons (Appendix 1).

According to Kluge (1991), the presence of paracotylar foramina on both sides of the cotyle is a derived character state, shared, within Neotropical boids, by *Boa* and some species of *Corallus*. However, it was also observed in one fossil specimen here studied (UFAC-PV 2954/2960) and in two extant specimens of *E. murinus* (MCN.D. 306 and 342). The presence of this foramen in extant specimens of *E. murinus* is irregular; often they only appear on one side of the cotyle, rarely a pair, although the presence of one pair on each side of the cotyle has also been observed. The fossil vertebrae are distinguished from *Boa*, *Corallus annulatus*, and *C. cropanii* because in these genera the foramina are always present (Kluge, 1991; Rage, 2001; Albino and Carlini, 2008). The polarity of this foramen is controversial (Kluge, 1991; Rage, 2001)

but its presence in one fossil specimen studied here represents a similarity with the species *E. murinus*.

According to Camolez (2006), the species of *Eunectes* do not show differences in the morphology of the precloacal vertebrae, although some differences are noticeable in the caudal vertebrae. Unfortunately, no postcloacal vertebrae have been preserved among the fossils, making their identification to the species level impossible at the moment, apart from the similarity in the presence of paracotyler foramina in one specimen as in *E. murinus*. Additionally, there are distinctions in the body dimensions of the extant species that can be compared with the studied fossils. The extant species of *Eunectes* stand out for being large snakes, among which, *E. murinus* is considered one of the largest snake known, with individuals reaching 11.4 m (Pope, 1961, 1962; Rivas, 1999). *Eunectes murinus* (usually 3 m for males and 6 m for females, Waller and Micucci, 1993; Rivas and Burghardt, 2001) is much larger than *E. notaeus* (generally 3 m for females) and *E. deschauenseei* (2 m in length) (Waller and Micucci, 1993). According to our observations, the vertebral fossil material shows a similar size to vertebrae belonging to midsized individuals of the species *E. murinus*.

Fossils of the genus *Eunectes* have only been reported from the Middle Miocene of La Venta (Colombia), represented by the extinct species *E. stirtoni* Hoffstetter and Rage, 1977. The material was described based on a right prootic and an incomplete basisphenoid. According to Hoffstetter and Rage (1977), they are distinct in morphology from extant *E. murinus*. The authors also assigned an incomplete series of vertebrae associated with the holotype to *E. stirtoni*, without providing a formal description. Later, Hecht and LaDuke (1997) examined these vertebrae and questioned the allocation to the genus *Eunectes*. They argued that the size and shape, and other characters, do not match with the vertebral morphology of *Eunectes*, but they did not provide a discussion of these features. These authors also assume as *Eunectes* sp. a series of eight fragmented presumably posterior trunk vertebrae from La Venta that have a very protuberant paradiapophyses; nevertheless, the composite drawing provided by the authors does not show the projected paradiapophyses as in the posterior vertebra of the Solimão Formation studied in this paper.

## Discussion

The extant species of *Eunectes* are adapted to a semiaquatic lifestyle, living in rivers, lakes, lagoons, swamps, temporary pools, and flooded forests (Strimple, 1993).

They have morphological adaptations consistent with the lifestyle: dorsal nostrils and eyes fairly close to each other on the top of the head, relatively small eye diameter, and narrower ventral scales (Scartozzoni, 2005). The aquatic habit arose only once among the Neotropical boids, in the snakes of the genus *Eunectes*, despite the great diversity of habits found in other genera (Murphy and Henderson, 1997). This statement could support the hypothesis proposed by Latrubesse et al. (1997, 2007) that a large fluvial megafan complex would be present in the Late Miocene of the Solimões Formation. The environment proposed for the region is suggested by the presence of vertebrate fauna (rodents, crocodiles, turtles, and freshwater fish) and palynological data that indicate open areas and forest galleries along rivers, swamps, and shallow lakes that would be subject to variation in the water level in a seasonal dry-humid tropical climate (Latrubesse et al., 2007).

Presence of the semiaquatic *Eunectes* in the Solimões Formation represents the first fossil record of snakes from southwestern Brazilian Amazonia. It would indicate a general ecological similarity with the Miocene fauna of La Venta (Colombia), extending the distribution of the genus toward the southeast. It also would indicate at least some similarity between the Miocene faunas of Talismã (Brazil), La Venta (Colombia), and Socorro and Urumaco (Venezuela). Although the fossils of boids found in the Socorro and Urumaco areas may not be assigned to the generic level (Head et al., 2006), the presence of these kind of snakes in the Miocene faunas of Brazil, Colombia, and Venezuela would demonstrate that the boids were broadly distributed in northern South America as early as the Middle and Late Miocene.

Recent phylogenetic analyses based on molecular data of Neotropical boids, conclude that *Eunectes* and *Epicrates* form a strongly supported clade (Burbrink, 2005; Noonan and Chippindale, 2006). According to Noonan and Chippindale (2006), *Epicrates* is recovered as paraphyletic with respect to *Eunectes*, suggesting that the Caribbean *Epicrates* are the sister group to *Eunectes* + South American *Epicrates* clade. The molecular data sets are consistent with Caribbean dispersal of *Epicrates* prior to the divergence between the representatives of South American *Epicrates* and *Eunectes* (Noonan and Chippindale, 2006). The authors propose that after the isolation of South America at the end of the Late Cretaceous (or Paleocene, Gayet et al., 1992), the Neotropical boids underwent little diversification until the invasion of the Caribbean at the beginning of the Oligocene, where the connectivity of what today represents the Greater Antilles reached its peak. If this hypothesis is correct, the divergence of the

genus *Eunectes* from the South American *Epicrates* may have occurred immediately after that dispersal event. The earliest fossil record from the Middle and Late Miocene of northern South America is congruent with this supposition and corroborates the probable origin of the genus as early as the Miocene.

Acknowledgments. -- The authors wish to thank for the financial support provided by CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) to ASH for studying at Universidade Federal do Rio Grande do Sul (PPGGeociências/UFRGS). Thanks also to J. Ferigolo (MCN/FZBRS) for all the incentive and help; to J.P. Souza-Filho, A. Maciente and M. B. de Souza (UFAC) for loan of the fossil Squamata material from Solimões Formation; to H. Zaher (MZUSP) and F.L. Franco (IB) for the permission to visit the Herpetological collections; to M.L. Araújo and M.L.M. Alves (MCN/FZBRS) for the loan of the Boidae specimens; to J.C. Cisneros (UFRGS) for English revision of the manuscript; and to J.C. Rage and an anonymous reviewer for their careful reviews and helpful suggestions.

#### Literature Cited

- Albino, A. M., and A. A. Carlini. 2008. First record of *Boa constrictor* (Serpentes, Boidae) in the Quaternary of South America. *Journal of Herpetology* 42: 82-88.
- Auffenberg, W. 1963. The fossil snakes of Florida. *Tulane Studies in Zoology* 10: 131-216.
- Burbrink, F. T. 2005. Inferring the phylogenetic position of *Boa constrictor* among the Boinae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 34: 167-180.
- Camolez, T. 2006. Levantamento, identificação e descrição da fauna de Squamata do Quaternário brasileiro (Lepidosauria). Unpubl. Master's Thesis, Univ. de São Paulo, Brazil.
- Cozzuol, M. A. 2006. The Acre vertebrate fauna: age, diversity, and geography. *Journal of South American Earth Sciences* 21: 185-203.
- Dirksen, L. 2002. *Anakondas*. Natur und Tier Verlag., Münster.
- Gayet, M., Rage, J. C., Sempere, T., and Gagnier, P. Y. 1992. Modalités des échanges de vertébrés continentaux entre l'Amérique Du Nord ET l'Amérique du Sud au Crétacé supérieur et au Paléocène. *Bulletin de La Societe Geologique de France* 6: 781-791.

- Head, J. J., M. R. Sánchez-Villagra, and O. A. Aguilera. 2006. Fossil snakes from the Neogene of Venezuela (Falcón State). *Journal of Systematic Palaeontology* 3: 233-240.
- Hecht, M. K., and T. C. LaDuke. 1997. Limbless tetrapods. In R. F. Kay., R. H. Madden, R. L. Cifelli, and J. J. Flynn (eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics – The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*, pp. 95-99. Smithsonian Institution Press, Washington and London.
- Henderson, R. W., T. W. P. Micucci, G., Puerto, and R.W. Bourgeois. 1995. Ecological correlates and patterns in the distribution of Neotropical boas (Serpentes: Boidae): a preliminary assessment. *Hepertological Natural History* 3: 15-27.
- Hoffstetter, R., and J. P. Gasc. 1969. Vertebrate and ribs of modern reptiles. In C. Gans, A. D'a. Bellairs and T.S. Parsons (eds.), *Biology of the Reptilia - Morphology A*, pp. 201-310. Academic Press, London and New York.
- Hoffstetter, R., and J. C. Rage. 1977. Le gisement de vertébrés miocènes de La Venta (Colombie) et sa faune de serpents. *Annales de Paléontologie (Vertébrés)* 63: 161-190.
- Kluge, A. G. 1991. Boine snake phylogeny and research cycles. *Miscellaneous Publications Museum of Zoology, University of Michigan* 178: 1-58.
- LaDuke, T. C. 1991a. Morphometric variability of the precaudal vertebrae of *Thamnophis sirtalis sirtalis* (Serpentes: Colubridae), and implications for the interpretation of the fossil record. Unpubl. Ph.D. Diss., The City University of New York.
- , 1991b. The fossil snakes PF Pit 91, Rancho La Brea, California. *Contributions in Science* 424: 1-28.
- Latrubesse, E. M. 1992. El Cuaternario fluvial de la cuenca del Purus en el Estado de Acre, Brasil. Unpubl. Ph.D. Diss., Univ. Nacional de San Luis, Argentina.
- Latrubesse, E. M., J. Bocquentin, C. R. Santos, and C. G. Ramonell. 1997. Paleoenvironmental model for the late Cenozoic southwestern Amazonia: paleontology and geology. *Acta Amazonica* 27: 103-118.
- Latrubesse, E. M., S. A. F. Silva, M. A. Cozzuol, and M. L. Absy. 2007. Late Miocene continental sedimentation in southwestern Amazonia and its regional significance: Biotic and geological evidence. *Journal of South American Earth Sciences* 23: 61-80.
- Lee, M. S.Y., and J. D. Scanlon. 2002. Snake phylogeny based on osteology, soft anatomy and ecology. *Biological Reviews* 77:333-401.

- Madden, R. H., J. Guerrero, R. F. Kay, J. J. Flynn, C. C. Swisher, III, and A. Walton. 1997. The Laventan Stage and Age. In R. F. Kay, R. H. Madden, R. L. Cifelli, and J. J. Flynn (eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics - The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*, pp. 499-519. Smithsonian Institution Press, Washington and London.
- Murphy, J. C., and R. W. Henderson. 1997. *Tales of giants snakes: a historical natural history of anacondas and pythons*. Krieger Publishing, Malabar.
- Negri, F. R. 2004. Os Tardigrada (Mammalia, Xenarthra) do Neógeno, Amazônia Sul-Occidental, Brasil. Unpubl. Ph.D. Diss., Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Brazil.
- Noonan, B. P., and P. T. Chippindale. 2006. Dispersal and vicariance: The complex evolutionary history of boid snakes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 40: 347–358.
- Peters, J. A., and B. Orejas-Miranda. 1970. *Catalogue of the Neotropical Squamata. Part II. Lizards and amphisbaenians*. Smithsonian Institution Press, London.
- Pope, C.H. 1961. *The giant snakes*. Alfred A. Knopf, New York.
- , 1962. The six giants. Two boas and four pythons of the tropics are the longest of all existing land animals. *Natural History* 71:21-27.
- Rage, J. C. 1984. *Handbuch der Paleoherpetologie, Part 11, Serpentes*. Gustav Fisher Verlag, Stuttgart.
- , 2001. Fossil snakes from the Paleocene of São José de Itaboraí, Brazil. Part II. Boidae. *Palaeovertebrata* 30: 111-150.
- Rivas, J. A. 1999. The life history of the green anaconda (*Eunectes murinus*), with emphasis on its reproductive biology. Unpubl. Ph.D. Diss., Univ. of Tennessee.
- Rivas, J. A., and G. M. Burghardt. 2001. Understanding sexual size dimorphism in snakes: wearing the snake's shoes. *Animal Behaviour* 62, F1-F6.
- Santos, J. C. R., G. De Lullis, and G. Silva. 1993. Novos achados de *Urumacotherium* Bocquentin-Villanueva, 1984 (Edentata, Tardigrada) no Huayqueriense-Montehermosense do Estado do Acre, Brasil. *Ameghiniana* 30: 340-341.
- Santos, J. C. R., and F. R. Negri. 1993. Sobre alguns Tardigrada (Edentata, Mammalia) da localidade fossilífera Talismã (Fm. Solimões), Amazônia Sul-Occidental Brasileira. In *Congresso Brasileiro de Paleontologia and Simpósio Paleontológico do Cone Sul*, 13 and 1. Boletim de Resumos, São Leopoldo, Brasil, p. 137.

- Scartozzoni, R. R. 2005. Morfologia de serpentes aquáticas neotropicais: um estudo comparativo. Unpubl. M.Sc. Diss., Univ. de São Paulo, Brazil.
- Stafford, P. J. 1986. Pythons and boas. T.F.H Publications Ltd, England.
- Strimple, P. D. 1993. Overview of the natural history of the green anaconda (*Eunectes muirnus*). Herpetological Natural History 1:25-35.
- Szyndlar, Z., and J. C. Rage. 2003. Non-erycine Booidea from the Oligocene and Miocene of Europe. Institute of Systematics and Evolution of Animals. Polish Academy of Science, Kraków, Poland.
- Waller, T., and P. A. Micucci. 1993. Estado Actual del Conocimiento de la Biología, Comercio y Conservación de las Boas Neotropicales: Géneros *Boa* L. (1758) y *Eunectes* Wagler (1830) (Reptilia: Serpentes: Boidae). Informe Traffic Sudamerica, Secretaría de CITES, Argentina.

Legends of the figures

Figure 1. Location map (A) and the stratigraphic profile of the fossiliferous locality Talismã (B) (adapted from Cozzuol, 2006; Photo taken from [www.ufac.br](http://www.ufac.br)).

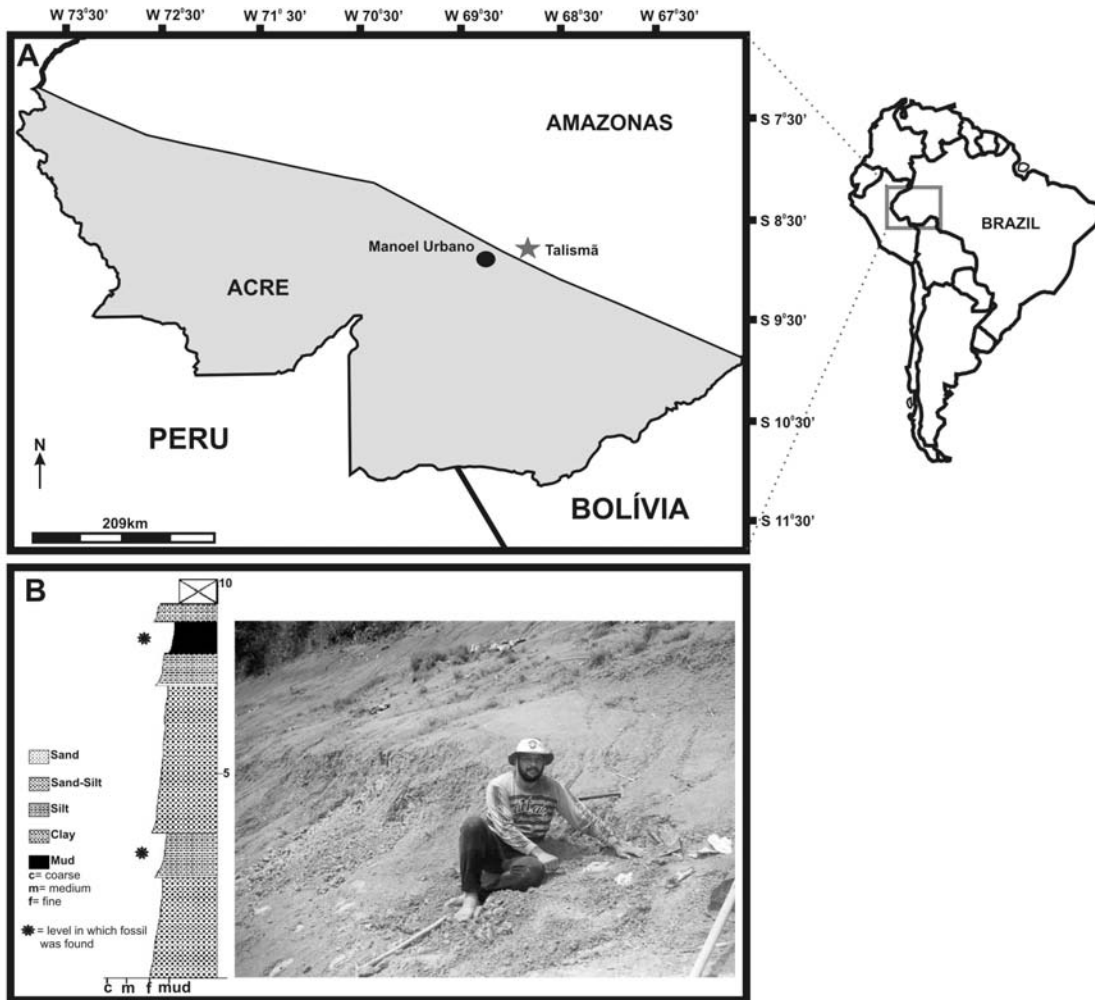
Figure 2. *Eunectes* sp. Midtrunk vertebrae, UFAC-PV 2951 (A), UFAC-PV 2954/2960 (B) and UFAC-PV 3475 (C); posterior trunk vertebra, UFAC-PV 3476 (D); in (1) anterior, (2) posterior, (3) lateral, (4) dorsal and (5) ventral views; scale-bars = 10mm.

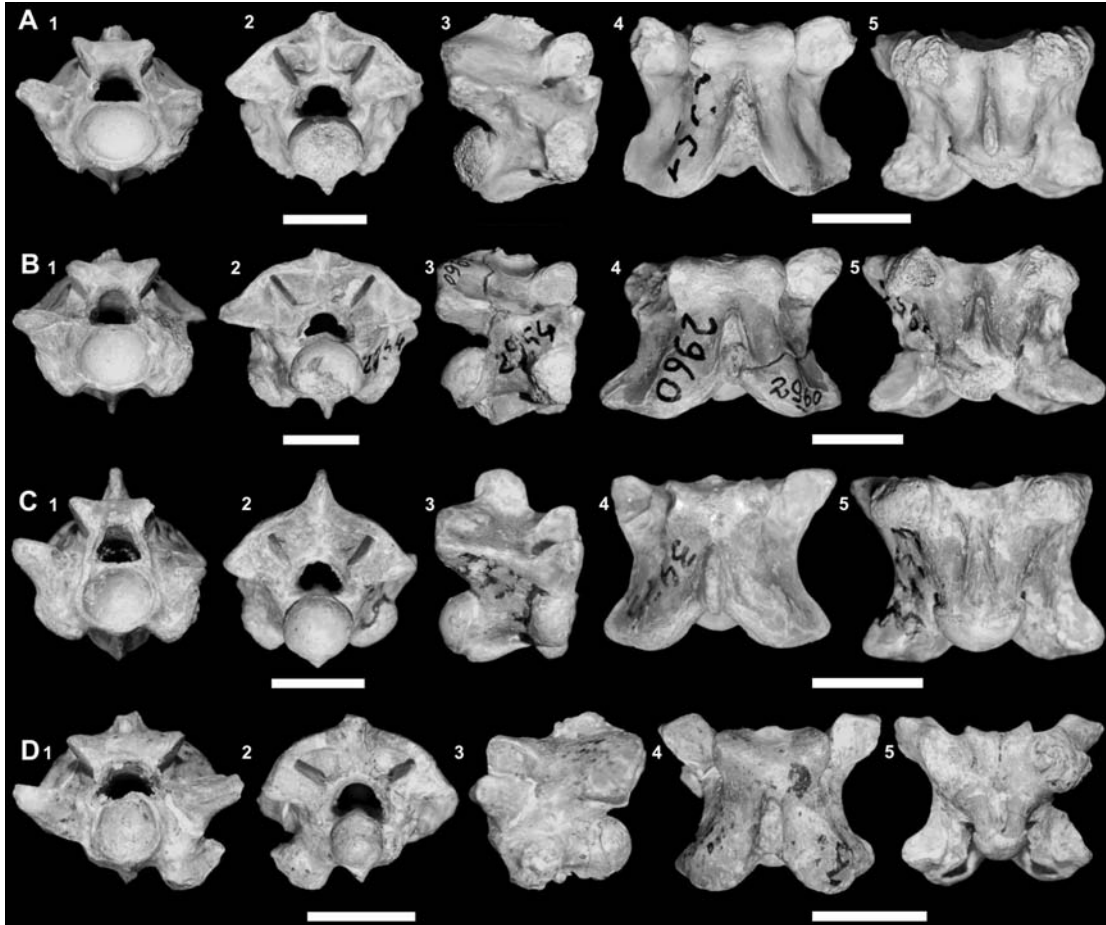
Figure 3. cf. *Eunectes* sp. Midtrunk vertebrae, UFAC-PV 2958 (A) in dorsal (1) and ventral (2) views; UFAC-PV 2959 (B) in dorsal (1) and ventral (2) views; and UFAC-PV 3477 (C) in (1) anterior, (2) posterior, (3) lateral, (4) dorsal and (5) ventral views; scale bars = 10mm.

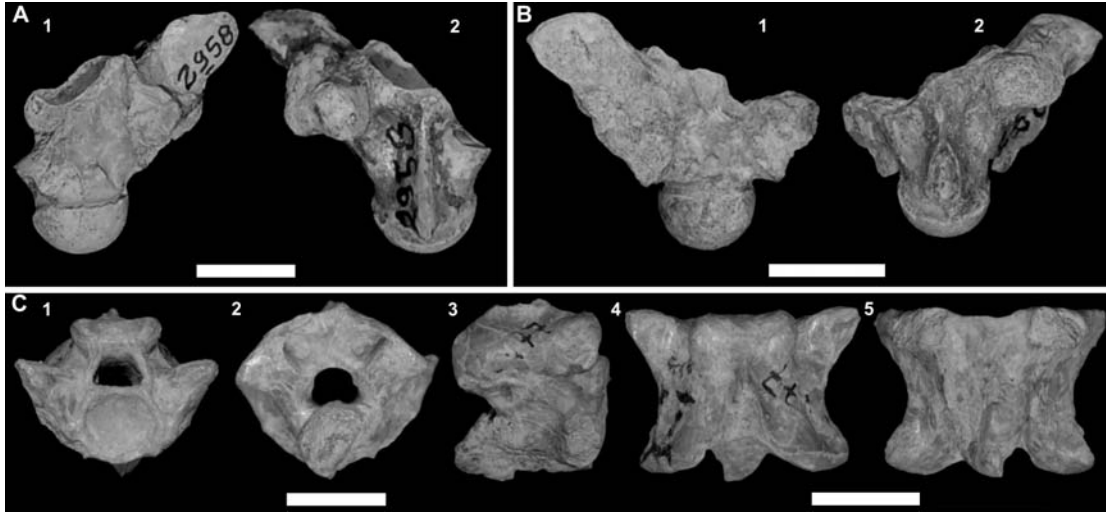


Appendix. Comparative material examined in this study.

*Boa constrictor constrictor*, HASH 02, MCN.D. 335-343-344-347-351; *B. c. occidentalis*, HAA 13-14-15-16-19-25; *Corallus caninus*, IB 46900, MZUSP 14426; *C. hortulanus*, MZUSP 13853-13855-13050; *Epicrates cenchria*, IB 23052, MZUSP 13888; *Epicrates c. alvarezi*, HAA 01-06; *Epicrates c. assizi*, IB 49335; *Epicrates c. crassus*, IB 52174; *Eunectes deschauenseei*, IB 17642, MPEG 18019; *Eunectes murinus*, HASH 01, IB 19795, MCN.D. 306-316-319-342, MPEG 16443, MZUSP 2501; *Eunectes notaeus*, HAA 18, IB 7540, IB 17014, MZUSP 8303.







## 5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

### 5.1 Síntese do registro fóssil de lagartos e serpentes na América do Sul

Neste continente, lagartos e serpentes são registrados a partir do Cretáceo inferior até o Pleistoceno superior-Holoceno, sendo os fósseis originários da Argentina, Bolívia, Brasil, Colômbia, Equador, Peru, Uruguai e Venezuela (ALBINO, 1994, 1996, 2007) (ver Capítulo 1, TAB. 1). O registro de lagartos e serpentes para o Cretáceo da América do Sul são principalmente procedentes do Brasil e Argentina. No Brasil, restos de lagartos e serpentes são até agora registrados para as regiões sudeste e nordeste do país. Fósseis de lagartos filogeneticamente relacionados com a ancestralidade dos Squamata (*Pristiguana*, *Tijubina* e *Olindalacerta*) e um espécime indeterminado, ocorrem em sedimentos do Cretáceo inferior e superior (ver ESTES & PRICE, 1973; BONFIM JÚNIOR & MARQUES, 1997; EVANS & YABUMOTO, 1998; CANDEIRO, 2007; CANDEIRO *et al.*, 2009). Serpentes são escassamente registradas para o Mesozóico do Brasil e até agora restritas ao Cretáceo superior da Formação Adamantina, representadas pelos Anilioidea e um espécime ainda não estudado (BERTINI, 1994; ZAHER *et al.*, 2003). Além destes, HSIU *et al.* (2009) apresentaram dois fragmentos vertebrais de Madtsoiidae para a Formação Itapecuru, Cretáceo médio (Albiano-Cenomaniano inferior), do Estado do Maranhão, mas este material ainda continua em estudo. Para a Argentina, um provável Iguanidae foi descrito (APESTEGUÍA *et al.*, 2005), além de fósseis de lagartos ainda indeterminados (ALBINO, 2002, 2007). As serpentes estão representadas no Cretáceo da Argentina por cinco táxons distintos, dois extintos (Dinilysiidae e Madtsoiidae), provavelmente a presença de Boidae, e de aletínofídeos basais representados pelos Anilioidea, além de uma das serpentes mais primitivas conhecidas, *Najash rionegrina* (APESTEGUÍA & ZAHER, 2006; ALBINO, 2007; GÓMEZ *et al.*, 2008). Além da Argentina e Brasil, os Madtsoiidae também foram referidos para o Cretáceo superior da Bolívia (GAYET *et al.*, 2001).

Para o Paleógeno, lagartos e serpentes exibem uma grande diversidade de táxons. Os lagartos são representados pelas famílias Iguanidae, Gekkonidae, Teiidae, ?Scincidae, e fragmentos de Anguimorpha (ver ALBINO, 1994, 1996; CARVALHO, 2001). As serpentes são conhecidas quase que exclusivamente por fragmentos de vértebras das famílias Madtsoiidae, Palaeopheidae, Aniliidae, Boidae e Tropidophiidae

(ver ALBINO, 1994, 1996; RAGE, 1998, 2001). Para o Neógeno o material é ainda mais numeroso, sendo que a grande maioria dos fósseis de lagartos e serpentes (gêneros e espécies) atualmente ocorre na herpetofauna sul-americana (ver ALBINO, 1994, 1996).

Embora tenha ocorrido notável incremento no conhecimento do registro fóssil de lagartos e serpentes na América do Sul, até agora alguns problemas ainda persistiam, como a ausência de informação destes grupos para o início do Néogeno do Brasil, e a ausência de trabalhos de integração dos dados para o Cenozóico sul-americano, o que limitava as possibilidades de interpretação sobre a evolução dos escamados, principalmente para a região norte da América do Sul (Brasil: Formação Solimões; Colômbia: Fauna de La Venta; e Venezuela: Fauna de Urumaco).

## 5.2 Os lagartos e serpentes do Mioceno da Formação Solimões

Neste trabalho foram reconhecidos e descritos táxons atribuídos aos Teiidae (cf. *Paradracaena* sp.), Boidae (*Eunectes* sp. e cf. *Eunectes* sp.) e aos Anilioidea (*Colombophis portai* e *C. spinosus* sp. nov.) para a fauna inédita de escamados da Formação Solimões, Mioceno superior do sudoeste da Amazônia brasileira. Destes, apenas dois táxons são extintos: *Paradracaena* e *Colombophis*. Entre os táxons vivos, apenas *Eunectes* ocorre atualmente na Bacia Amazônica.

O extinto gênero *Paradracaena* representa o primeiro registro de lagartos para o Mioceno superior do sudoeste da Amazônia brasileira, bem como o mais antigo registro para o Néogeno do Brasil. Atualmente, o gênero recente *Dracaena*, considerado táxon irmão de *Paradracaena*, é um grande teídeo semi-aquático, representado por duas espécies, ambas ocorrendo em ambientes alagados e densa vegetação (KRAUSE, 1985). *Dracaena guianensis* ocorre ao longo da Bacia Amazônica, e *D. paraguayensis* no Estado do Mato Grosso e Paraguai (VANZOLINI & VALENCIA, 1965; ÁVILA-PIRES, 1995). Os hábitos de *Paradracaena* poderiam ter sido similares (PUJOS *et al.*, 2009).

Também foi registrado a ocorrência do gênero de boídeo recente *Eunectes* para a Formação Solimões, representando o primeiro registro de serpentes para o sudoeste da Amazônia brasileira, o que permite sugerir a origem deste gênero para o Mioceno ou mesmo anteriormente. As espécies recentes de *Eunectes* são adaptadas ao modo de vida semi-aquático, habitando rios, lagos, lagoas, pântanos e

florestas alagadas (STRIMPLE, 1993).

Foi realizada a revisão do extinto *Colombophis*, que permitiu a alocação tentativa deste gênero em Anilioidea, e o reconhecimento de uma nova espécie, *C. spinosus* sp. nov. Anteriormente, *Colombophis* havia sido registrado apenas para o Mioceno médio da Colômbia e Venezuela (HOFFSTETTER & RAGE, 1977; HECHT & LADUKE, 1997; HEAD, *et al.*, 2006) e agora é reportado pela primeira vez para o Mioceno superior do Brasil, bem como a nova espécie *C. spinosus* sp. nov. também é registrada para o Mioceno da Colômbia, Venezuela e Brasil. Foram apresentadas novas informações sobre a morfologia vertebral e variação ao longo da coluna de *Colombophis*, sendo também discutidas suas afinidades com outros anilióideos fósseis e recentes. Anilióideos recentes são serpentes pequenas e exibem hábito preferencialmente fossorial, embora, *Anilius* (falsa-coral da Bacia Amazônica) tenha às vezes hábito semi-aquático (GREENE, 1997). A morfologia vertebral de *Colombophis*, especialmente aquela observada em *C. spinosus* sp. nov parece relacionada ao hábito proposto para a serpente do Cretáceo superior da Argentina, *Dinilysia patagônica*: tamanho médio a grande, arco neural deprimido, e alto processo espinhoso. Segundo ALBINO & CALDWELL (2003), a morfologia vertebral de *Dinilysia* indicaria uma modo de vida semi-escavadora ou semi-aquática. Em *C. portai*, as duas primeiras características vertebrais atribuídas a *C. spinosus* sp. nov. estão presentes, embora o tamanho não seja compatível com um estilo puramente subterrâneo.

### **5.3 Paleambiente e a fauna de lagartos e serpentes do sudoeste da Amazônia brasileira, La Venta e Urumaco**

A associação de lagartos e serpentes encontrada na Formação Solimões indica uma similaridade ecológica entre as faunas miocênicas do norte da América do Sul. Um paleambiente continental foi proposto para a região sudoeste da Amazônia brasileira, que inclui uma diversa fauna de vertebrados (roedores, crocodilomorfos, tartarugas e peixes de água doce). Os dados palinológicos indicam áreas abertas e florestas de galeria ao longo de rios, pântanos, e lagos rasos. Este cenário poderia estar sujeito a variação sazonal do nível d'água em um clima tropical seco-úmido (LATRUBESSE *et al.*, 2007). Para a fauna de Urumaco, na Formação Socorro, o cenário paleoambiental inclui depósitos deltaicos e fluviais (HAMBALEK *et al.* 1994), com a presença de crocodilomorfos, tartarugas de água doce e bagres (*catfishes*) que

habitavam pântanos, associados com tubarões e sirênios, freqüentes em ambientes estuarinos e em grandes rios de água doce (AGUILERA, 2004; SANCHEZ-VILLAGRA, 2006). A Fauna de La Venta é um depósito continental, com uma diversa e abundante fauna de peixes de água doce, tartarugas, e crocodilomorfos, que indicam habitat aquáticos que se desenvolveram em uma floresta tropical, combinada com mosaicos de florestas/pradarias e áreas abertas de pradarias (KAY & MADDEN, 1997).

Alguns autores reportam similaridade entre estas três faunas baseados em fósseis de mamíferos. Entretanto, encontram mais afinidades entre o sudoeste da Amazônia brasileira com Urumaco do que com La Venta (COZZUOL, 2006; NEGRI *et al.*, 2010). A Fauna de La Venta e a Formação Socorro são consideradas como Mioceno médio, enquanto a Formação Solimões é atribuída ao Mioceno superior. Além disso, a predominância de elementos tropicais, bem como o desenvolvimento de grandes sistemas fluviais (HAMBALÉK *et al.* 1994; KAY & MADDEN, 1997; LATRUBESSE *et al.*, 1997, 2007; AGUILERA, 2004; SANCHEZ-VILLAGRA, 2006) é coincidente com o presumível modo de vida dos lagartos e serpentes registradas para estas regiões. A fauna de lagartos e serpentes fósseis compartilhada entre o sudoeste da Amazônia brasileira, Urumaco e La Venta é consistente com estas suposições paleambientais. Os fósseis de escamados encontrados na Formação Solimões, são quase que exclusivamente semi-aquáticos, o que reforçaria a hipótese de uma maior similaridade ecológica entre essas faunas miocênicas. Isto parece ser sustentado pela presença do boídeo *Eunectes* e do teídeo *Paradracaena* em La Venta e no sudoeste da Amazônia brasileira, bem como pela presença de *Colombophis* nas três faunas.

A fauna de escamados descrita para o Mioceno superior da Formação Solimões representa os primeiros registros do grupo para o Neógeno do sudoeste da Amazônia brasileira, e também contribui para um melhor entendimento anatômico de certos grupos de escamados, bem como de sua distribuição na região norte da América do Sul.

#### **5.4 Sobre a idade da localidade fossilífera Talismã (sudoeste da Amazônia brasileira)**

Como foi mencionada no Capítulo 2 (item 2.1.1.1), a idade dos fósseis encontrados na Formação Solimões e sua relação com outras localidades fossilíferas da América do Sul é controversa, devido ao fraco estabelecimento de correlação entre os



diferentes níveis estratigráficos das distintas localidades onde a formação é exposta, o que é agravado pela ausência de datações (LATRUBESSE *et al.*, 2007). Segundo LATRUBESSE (1992) e LATRUBESSE *et al.* (1997) a associação faunística de mamíferos da região sudoeste da Amazônia brasileira foi considerada correspondendo ao Huayqueriense (Mioceno superior), e possivelmente alcançando o Montehermosense (Mioceno superior-Plioceno inferior). Recentemente, baseado em dados palinológicos coletados em típicas localidades fossilíferas, LATRUBESSE *et al.* (2007) sugeriram uma idade Mioceno superior para os depósitos da Formação Solimões para a mesma região.

O material descrito de escamados deste trabalho foi principalmente coletado na localidade Talismã, que é considerada por alguns autores como Huayqueriense-Montehermosense (Mioceno superior/Plioceno inferior) pela presença dos roedores *Potamarchus murinus* e *Neopliblema horridula* (SANTOS *et al.*, 1993; NEGRI, 2004). Segundo SANTOS & NEGRI (1993), o conjunto faunístico de xenartros (Tardigrada) sugere uma provável afinidade com a fauna de idade Santacruzense da Argentina (Mioceno inferior-médio) e, por outro lado, uma relação com a idade Laventense da Colômbia (Mioceno médio). Segundo NEGRI (2004), a associação faunística dos Tardigrada na localidade Talismã poderia indicar uma idade mais antiga, correlacionável ou similar ao Laventense (13.5-11.8 Ma, MADDEN *et al.*, 1997).

Por esta razão, existem duas hipóteses para a presença dos escamados da Formação Solimões: a) os registros anteriores de escamados para o Mioceno do norte da América do Sul seriam na grande maioria do Mioceno médio da Colômbia e Venezuela (e.g. *Paradracaena* e *Colombophis*), enquanto que os fósseis descritos neste trabalho seriam do Mioceno superior. Assim, alguns táxons poderiam ter persistido até o Mioceno superior na região sudoeste da Amazônia brasileira; ou b) os escamados fósseis deste sítio poderiam corroborar com a hipótese de NEGRI (2004) de uma idade Laventense.

## 6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AGUILERA, O.A. **Tesoros paleontológicos de Venezuela: Urumaco, Patrimonio Natural de la Humanidade**. Caracas: Universidad Nacional Experimental Francisco Miranda, 2004. p. 148.

ALBINO, A.M. Estado actual del registro de escamados extinguidos de América del Sur y sus implicancias paleoambientales. **Cuadernos de Herpetología**, Buenos Aires, v. 8, n. 1, p. 146-154, 1994.

ALBINO, A.M. The South American Fossil Squamata (Reptilia: Lepidosauria). In: ARRATIA, G. (ed.) **Contributions of Southern South America to Vertebrate Paleontology**. München: Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen, 1996. p. 185-202 (Geologie und Paläontologie, 30 A).

ALBINO, A.M. El lagarto más antiguo de la Argentina. In: CONGRESO "OSVALDO A. REIG" DE VERTEBRADOLOGÍA BÁSICA Y EVOLUTIVA E HISTÓRICA Y FILOSOFÍA DE LA CIENCIA, 1., 2002. **Abstracts...** Buenos Aires: FHN, 2002, p. 21. 23.

ALBINO, A.M. Lepidosauromorpha. In: GASPARINI, Z.; RODOLFO, L.; CORIA, A (eds.) **Patagonian Mesozoic Reptiles-Life of the Past**. Bloomington: Indiana University Press, 2007. p. 87-115.

ALBINO, A.M.; CALDWELL, M.W. Hábitos de vida de la serpiente cretácica *Dinilysia patagonica* Woodward. **Ameghiniana**, Buenos Aires, v. 40, n. 3, p. 407-414, 2003.

APESTEGUÍA, S.; AGNOLIN, F.L; LIO, G.L. An early Late Cretaceous lizard from Patagonia, Argentina. **Comptes Rendus Paleovol.**, Amsterdam, v. 2005, n. 4, 2005.

APESTEGUÍA, S.; ZAHER, H. A Cretaceous terrestrial snake with robust hindlimbs and a sacrum. **Nature**, London, v. 440, n. 20, p. 1037-1040, 2006.

ÁVILA-PIRES, T.C.S. Lizards of Brazilian Amazonia (Reptilia: Squamata). **Zoologische Verhandelingen**, Leiden, n. 299, p. 1-176, 1995.

BERTINI, R.J. Comments on the fossil amniotes from the Adamantina and Marília formations, continental Upper Cretaceous of the Paraná Basin, Southeastern Brazil (Part 2: Saurischia, Ornithischia, Mammalia, Conclusions and final Considerations). In: SIMPÓSIO SOBRE O CRETÁCEO DO BRASIL, 3., 1994, Rio Claro. Boletim... Rio Claro: Universidade Estadual Paulista, 1994. p. 101-104.

BONFIM-JÚNIOR, F.C.; MARQUES, S.R.B. Um novo lagarto do Cretáceo do Brasil (Lepidosauria, Squamata, Lacertilia – Formação Santana, Aptiano da Bacia do Araripe). **Anuário do Instituto de Geociências/UFRJ**, Rio de Janeiro, v. 20, p. 233-240, 1997.

CANDEIRO, C.R.A. Paleogeographic distribution of the terrestrial squamate reptiles from the Cretaceous of Brazil. **Biosciences Journal**, Uberlândia, v. 23, n. 1, p. 65-74, 2007.

CANDEIRO, C.R.A.; NAVA, W.; MARTINELLI, A.G.; FORASIEPI, A.M.; SCANFERLA, C.A.; MUZZOPAPPA, P. New lizard record (Diapsida, Lepidosauria) from the Upper Cretaceous Adamantina Formation, Brazil. **Bulletin of Geociencias**, cidade, v. 84, n. 3, p. 573-576, 2009.

CARVALHO, A.B. **Estudo taxonômico dos “lagartos” fósseis (Lepidosauria: Squamata) da Bacia de São José de Itaboraí (Paleoceno), Estado do Rio de Janeiro**. 2001. 131 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas)–Programa de Pós-Graduação em Zoologia do Museu Nacional/UFRJ, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2001.

COZZUOL, M.A. The Acre vertebrate fauna: age, diversity, and geography. **Journal of South American Earth Sciences**, Oxford, n. 21, p. 185–203, 2006.

ESTES, R.; PRICE, L. Iguanid lizard from Upper Cretaceous of Brazil. **Science**, Washington, v. 180, p.748-751, 1973.

EVANS, S.E; YABUMOTO, Y. A lizard from the Early Cretaceous Crato Formation, Araripe Basin, Brazil. **Neues Jahrbuch fur Geologie und Palaontologie Mh.**, Stuttgart, n. 6, p. 349-364, 1998.

GAYET, M.; MARSHALL, L.G.; SEMPERE, T.; MEUNIER, F.J.; CAPETTA, H.; RAGE, J.C. Middle Maastrichtian vertebrates (fishes, amphibians, dinosaurs and other reptiles, mammals) from Pajcha Pata (Bolivia). Biostratigraphic, palaeoecologic and palaeobiogeographic implications. **Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology**, Amsterdam, n. 169, p. 39-68, 2001.

GÓMEZ, R.O.; BÁEZ, A.M.; ROUGIER, G.W. An anilioid snake from the Upper Cretaceous of northern Patagonia. **Cretaceous Research**, Amsterdam, n. 29, p. 481-488, 2008.

GREENE, W. **Snakes: the evolution of mystery in nature**. Berkeley and Los Angeles: University of California Press, 1997. 351 p.

HAMBALEK, N.; RULL, V.; De DIGIACOMO, E; & DÍAZ de GAMERO, M.L. Evolución paleoecológica y paleoambiental de la secuencia del Neógeno en el surco de Urumaco. Estudio palinológico y litológico. **Boletín de la Sociedad Venezolana de Geología**, Caracas, n., 191, p. 7–19, 1994.

HEAD, J.J; SANCHÉZ-VILLAGRA, M.R.; AGUILERA, O.A. Fossil snakes from the Neogene of Venezuela (Falcón State). **Journal of Systematic Palaeontology**, London, v. 4, n. 3, p. 233-240, 2006.

HECHT, M.K.; LaDUKE, T.C. Limbless tetrapods. **Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia**. Washington and London: Smithsonian Institution Press, 1997. p. 95-99.

HOFFSTETTER, R.; RAGE, J.C. Le gisement de vertébrés miocènes de La Venta (Colombie) et sa faune de serpents. **Annales de Paléontologie (Vertébrés)**, Paris, v. 63, n. 2, p. 161-190, 1977.

HSIOU, A.S.; SANTOS, R.A.B.; MEDEIROS, M.A. First record of Madtsoiidae (Serpentes) from the Middle Cretaceous (Albian-Early Cenomanian) of Brazil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 21, 2009. Belém, **Livro de Resumos...** Belém: UFPA-MPEG, 2009. p. 90.

KAY, R.F.; MADDEN, R.H. Paleogeography and paleoecology. In KAY, R.F.; MADDEN, R.H.; CIFELLI, R.L.; FLYNN, J.J. (ed.). **Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia**. Washington and London: Smithsonian Institution Press, 1997. p. 520-550.

LATRUBESSE, E.M. **El cuaternario fuvial de la cuenca del Purus en el estado de Acre, Brasil**. 1992. 214 f. Tese (Doutorado), Universidad Nacional de San Luis, Argentina, 1992.

LATRUBESSE, E.M.; BOCQUENTIN, J.; SANTOS, C.R.; RAMONELL, C.G. Paleoenvironmental model for the late Cenozoic southwestern Amazonia: paleontology and geology. **Acta Amazonica**, Manaus, v. 27, n. 2, p. 103-118, 1997.

LATRUBESSE, E.M.; SILVA, S.A.F.; COZZUOL, M.A.; ABSY, M.L. Late Miocene continental sedimentation in southwestern Amazonia and its regional significance: Biotic and geological evidence. **Journal of South American Earth Sciences**, Oxford, n. 23, p. 61-80, 2007.

MADDEN, R.H.; GUERRERO, J.; KAY, R.F.; FLYNN, J.J.; SWISHER III, C.C.; WALTON, A.H. The Laventan Stage and Age. In KAY, R.F.; MADDEN, R.H.; CIFELLI, R.L.; FLYNN, J.J. (ed.). **Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia**. Washington and London: Smithsonian Institution Press, 1997. p. 499-519.

NEGRI, F.R. **Os Tardigrada (Mammalia, Xenarthra) do Neógeno, Amazônia Sul-Occidental, Brasil**. 2004. 156 f. Tese (Doutorado), Faculdade de Biociências, Programa de Pós-Graduação em Zoologia, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 2004.

NEGRI, F.R.; VILLANUEVA, J.B.; FERIGOLO, J.; ANTOINE, P.O. A review of Tertiary mammal faunas and birds from western Amazonia. In HOORN, C.; WESSELINGH, F.P. (ed.). **Amazonia: landscape and species evolution - A look into the past**. Chichester: Blackwell Publishing Ltd, 2010. p. 245-258.

- PUJOS, F.; ALBINO, A.M.; BABY, P.; GUYOT, J-L. Presence of the extinct lizard *Paradracaena* (Teiidae) in the Middle Miocene of the Peruvian Amazon. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Los Angeles, v. 29, n. 2, p. 594-598, 2009.
- RAGE, J.C. Fossil snakes from the Paleocene of São José de Itaboraí, Brazil. Part I. Madtsoiidae, Aniliidae. **Palaeovertebrata**, Montpellier, v. 27, n. 3-4, p. 109-144, 1998.
- RAGE, J.C. Fossil snakes from the Paleocene of São José de Itaboraí, Brazil. Part II. Boidae. **Palaeovertebrata**, Montpellier, v. 30, n. 3-4, p. 111-150, 2001.
- SÁNCHEZ-VILLAGRA, M.R.; AGUILERA, O. Neogene vertebrates from Urumaco, Falcón State, Venezuela: diversity and significance. **Journal of Systematic Palaeontology**, London, v. 4, n.3, p. 213-220, 2006.
- SANTOS, J.C.R.; De LULLIS, G.; SILVA, G. Novos achados de *Urumacotherium* Bocquentin-Villanueva, 1984 (Edentata, Tardigrada) no Huayqueriense-Montehermosense do Estado do Acre, Brasil. **Ameghiniana**, Buenos Aires, v. 30, p. 340-341, 1993.
- SANTOS, J.C.R.; NEGRI, F.R. Sobre alguns Tardigrada (Edentata, Mammalia) da localidade fossilífera Talismã (Fm. Solimões), Amazônia Sul-Occidental Brasileira. In CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA E SIMPÓSIO PALEONTOLÓGICO DO CONE SUL, 13 e 1, 1993. São Leopoldo, **Boletim de Resumos...** São Leopoldo: UNISINOS, 1993, p. 137.
- STRIMPLE, P.D. Overview of the natural history of the green anaconda (*Eunectes muirns*). **Herpetological Natural History**, Stanford, v. 1, n. 1, p. 25-35, 1993.
- VANZOLINI, P.E; VALENCIA, J. The genus *Dracaena*, with a brief consideration of macroteiid relationships (Sauria, Teiidae). **Arquivos de Zoologia**, São Paulo, v. 13, p. 7-40, 1965.
- ZAHER, H; LANGER, M.C.; FARA, E.; CARVALHO, I.S.; ARRUDA, J.T.. A mais antiga serpente (Anilioidea) brasileira: Cretáceo Superior do Grupo Bauru, General Salgado, SP. **Paleontologia em Destaque (Boletim Informativo da Sociedade Brasileira de Paleontologia)**, Porto Alegre, v. 18, n. 44, p. 50, 2003.

## **7 ANEXOS**

ANEXO A – Página inicial do manuscrito publicado intitulado “First lizard remains (Teiidae) from the Miocene of Brazil (Solimões Formation) no periódico *Revista Brasileira de Paleontologia*.

## FIRST LIZARD REMAINS (TEIIDAE) FROM THE MIOCENE OF BRAZIL (SOLIMÕES FORMATION)

ANNIE SCHMALTZ HSIU

Seção de Paleontologia, Museu de Ciências Naturais, FZB-RS, Av. Salvador França, 1427, 90690-000, Porto Alegre, RS, Brasil. [anniehsiou@gmail.com](mailto:anniehsiou@gmail.com)

ADRIANA MARIA ALBINO

CONICET, Departamento de Biología, Universidad Nacional de Mar del Plata, Funes 3250, 7600 Mar del Plata, Argentina. [aalbino@mdp.edu.ar](mailto:aalbino@mdp.edu.ar)

JORGE FERIGOLO

Seção de Paleontologia, Museu de Ciências Naturais, FZB-RS, Av. Salvador França, 1427, 90690-000, Porto Alegre, RS, Brasil. [jorge.ferigolo@fzb.rs.gov.br](mailto:jorge.ferigolo@fzb.rs.gov.br)

**ABSTRACT** – The South American Teiidae fossil record is restricted to the Cenozoic, and the most conspicuous remains were found in Early to Late Miocene of Argentina and Middle Miocene of Colombia and Peru, all represented by Tupinambinae lizards. Here, we describe a right fragmentary dentary and one dorsal vertebra collected in the Solimões Formation at the Talismã locality, situated on the Purus River, in the southwestern Brazilian Amazonia (Late Miocene). The material is tentatively conferred to the extinct genus *Paradracaena*. It represents the first record of lizards for the Neogene southwestern Brazilian Amazonia.

**Key words:** Teiidae, Tupinambinae, Solimões Formation, Miocene, southwestern Brazilian Amazonia.

**RESUMO** – O registro fóssil de Teiidae para a América do Sul é restrito ao Cenozóico. Os fósseis mais significantes são encontrados a partir do Mioceno inferior ao superior da Argentina e Mioceno médio da Colômbia e Peru, principalmente representados pelos Tupinambinae. Neste trabalho descreve-se um fragmento de dentário direito e uma vértebra dorsal coletados em sedimentos da Formação Solimões, na localidade Talismã, alto rio Purus, sudoeste da Amazônia brasileira. O material é tentativamente conferido ao extinto gênero *Paradracaena*. Este material representa o primeiro registro de lagartos para o Neógeno do sudoeste da Amazônia brasileira.

**Palavras-chave:** Teiidae, Tupinambinae, Formação Solimões, Mioceno, sudoeste da Amazônia brasileira.

### INTRODUCTION

The South American Miocene lizard record is mainly represented by the Teiidae family (Albino, 1996; Albino *et al.*, 2006). The fossils include members of the Tupinambinae found from Early to Late Miocene of Argentina and Middle Miocene of Colombia and Peru. Teiid remains from the Early Miocene of Patagonia (Argentina) were assigned to *Tupinambis* (Brizuela & Albino, 2004). Other lizard remains from the Early-Middle Miocene of southernmost Patagonia, that were considered extinct genera (*Diasemosaurus* Ameghino, 1893 and *Dibolosodon* Ameghino, 1893), have been recently reevaluated as belonging to the genus *Tupinambis* (Brizuela & Albino, 2008a). Also, Albino *et al.* (2006) and Brizuela & Albino (2008b) recognized the presence of *Tupinambis* or *Crododilurus* for the Middle Miocene of northwestern Patagonia. For the Late Miocene of central and

northeastern Argentina the genus *Tupinambis* was also recorded (Ambrosetti, 1890; Estes, 1983; Donadío, 1984; Albino *et al.*, 2006).

Besides the records of Argentina, Sullivan & Estes (1997) reevaluated the material from La Venta Fauna (Middle Miocene of Colombia) reported by Estes (1961, 1983), and together with new materials, described the extinct tupinambine *Paradracaena colombiana* (closely related with the extant genus *Dracaena*), and a specimen probably referable to the extant *Tupinambis*. In addition, Pujos *et al.* (2009) described a dentary attributed to *Paradracaena* for the Middle Miocene of Peruvian Amazonia.

Recently, Hsiou *et al.* (2007) reported material of squamates from the Solimões Formation, Late Miocene of southwestern Brazilian Amazonia. As a continuation of this previous work, the main goal of this paper is to describe the first Teiidae remains from the Neogene of Brazil.



ANEXO B – Carta de submissão do manuscrito intitulado “Reanalysis of the South American Miocene snake of the genus *Colombophis* with a description of a new species” junto ao periódico *Acta Palaeontologica Polonica*.



# ACTA PALAEONTOLOGICA POLONICA

Instytut Paleobiologii PAN, ul. Twarda 51/55, 00-818 Warszawa, Poland  
e-mail: app@twarda.pan.pl phone/fax (00 48 22) 620 62 25

Warsaw, 17 December, 2009

Requested by :

Dr. Annie S. Hsiou  
Seção de Paleontologia, Museu de Ciências Naturais, FZB-RS,  
Av. Salvador França, 1427, CEP: 90690-000,  
Jardim Botânico, Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brazil;

## Statement

*Acta Palaeontologica Polonica* Editors confirm submission of manuscript (**#APP090921162417**) entitled: **"Reanalysis of the South American Miocene snake of the genus *Colombophis* with a description of a new species"** by **Annie S. Hsiou, Adriana M. Albino, and Jorge Ferigolo**.

Manuscript has been submitted 21 September 2009.  
Manuscript status: in review.

Editor of *Acta Palaeontologica Polonica*

Doc. dr hab. Jarosław Stolarski

*Acta Palaeontologica Polonica* is indexed in Biological Abstracts, Current Contents/Physical, Chemical and Earth Sciences, GeoArchive, Geological Abstracts, GeoRef, PASCAL, Polish Scientific Journals Contents-Agr. & Biol. Sci., Referativnyj Zhurnal, Research Alert, Science Citation Index Expanded, SciSearch and Zoological Record. Contents of current issues is available in Internet: <http://www.paleo.pan.pl/acta/acta.htm> or <http://ciuw.warman.net.pl/alf/psjc/>

ANEXO C – Página inicial do manuscrito publicado intitulado “Presence of the genus *Eunectes* (Serpentes, Boidae) in the Neogene of southwestern Amazonia. Brazil” no periódico *Journal of Herpetology*.

## Presence of the Genus *Eunectes* (Serpentes, Boidae) in the Neogene of Southwestern Amazonia, Brazil

ANNIE S. HSIU<sup>1,2</sup> AND ADRIANA M. ALBINO<sup>3</sup>

<sup>1</sup>*Seção de Paleontologia, Museu de Ciências Naturais, FZB-RS, Av. Salvador França, 1427, CEP: 90690-000, Jardim Botânico, Porto Alegre, RS, Brazil; E-mail: anniehsiou@gmail.com*

<sup>3</sup>*CONICET, Departamento de Biología, Universidad Nacional de Mar del Plata, Funes 3250, 7600 Mar del Plata, Argentina; E-mail: aalbino@mdp.edu.ar*

**ABSTRACT.**—The extant genus *Eunectes* was first reported for the Middle Miocene of Colombia, represented by the extinct species *Eunectes stirtoni*. Here, we describe vertebral remains referable to this genus collected in the Neogene Solimões Formation at the Talismã locality, situated on the right-hand bank upstream of the Purus River, in the South of Amazonas State, Brazil. The material consists of isolated mid- and posterior trunk vertebrae characterized by the following combination of features that distinguishes the genus from other Neotropical boids: large size, slightly depressed neural arch, relatively low neural spine, robust and moderately thick zygosphenes, with a prominent median tubercle, paracotylar foramen irregularly present, and a strong lateroventral projection of the paradiapophyses on the posterior trunk vertebrae. The presence of *Eunectes* in the Solimões Formation represents the first fossil record of snakes from the southwestern Brazilian Amazonia and supports the origin of this genus in the Miocene or before.

The Neotropical boids, represented by the genera *Boa*, *Corallus*, *Epicrates*, and *Eunectes*, constitute a well-supported clade of snakes (Burbrink, 2005; Noonan and Chippindale, 2006). The genus *Eunectes* (Anacondas) includes large semiaquatic snakes that occur in rivers and fresh water lakes, from Venezuela and Colombia to Argentina (Peters and Oreja-Miranda, 1970; Stafford, 1986). Currently, four species are recognized: *Eunectes murinus*, *Eunectes deschauenseei*, *Eunectes notaeus*, and *Eunectes beniensis*. Among them, the Green Anaconda, *E. murinus*, has the broadest distribution, occurring in forested environments of Bolivia, Brazil, Colombia, Ecuador, Guiana, French Guiana, Peru, Trinidad, and Venezuela. *Eunectes deschauenseei* (Dark-Spotted Anaconda) lives in the savanna of northeastern Brazil (including Marajó Island) and the coastal regions of French Guiana, whereas *E. notaeus* (Yellow Anaconda) occurs in Mato Grosso State of Brazil and eastern Bolivia to northern Argentina (Henderson et al., 1995). The least known species is *E. beniensis* (Beni Anaconda), restricted to Bolivia (Dirksen, 2002). Despite its broad recent distribution, fossils of the genus *Eunectes* are known only from the Middle Miocene of Colombia and represented by the extinct species *Eunectes stirtoni* (Hoffstetter and Rage, 1977). However, the validity of this species has been questioned (Hecht and LaDuke, 1997).

The aim of this paper is to describe the vertebral remains of snakes referable to the genus *Eunectes* coming from the probable Late Miocene Solimões Formation at the Talismã locality (southwestern Brazilian Amazonia) and to discuss their significance.

**Geological Setting and Biochronology.**—The vertebral remains were collected at the fossiliferous locality of Talismã (08°48'22"S, 68°48'12"W), situated on the right-hand bank upstream of the Purus River, in Amazonas State, between the mouth of the Iaco River and the municipality of Manuel Urbano, Brazil (Fig. 1A). According to Cozzuol (2006), the section is dominated by fine sediments, mainly silts and clays, with gypsum and calcite veins in the lower part and manganese stains in the upper part, both probably diagenetic. The deposits are characterized by massive bedding with no evident lamination. Two fossiliferous levels were found at 1.7 and 7 m above water level (Fig. 1B).

The age of the fossils found in the Solimões Formation at Talismã and their relations to other South American fossiliferous localities are controversial because of poorly established correlations between the different stratigraphical levels of the distinct fossiliferous localities where the formation is exposed, which is further complicated by the absence of radiometric datings (Cozzuol, 2006; Latrubesse et al., 2007). According to Latrubesse (1992) and Latrubesse et al. (1997), the mammal fauna of Southwestern Brazilian Amazonia was deemed to correspond to the Huayquerian (Late Miocene) and possibly reached the Montehermosan

<sup>2</sup>Corresponding Author.

ANEXO D – Resumo do trabalho apresentado durante o V Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados, ocorrido no período de 2 a 4 de agosto de 2006 em Santa Maria, RS.

Revista  
**Ciência e Natura**

Revista do Centro de Ciências  
Naturais e Exatas

**V SIMPÓSIO BRASILEIRO DE  
PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS  
- V SBPV -**



**SANTA MARIA - RS  
2 A 4 DE AGOSTO DE 2006  
UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA MARIA**

*Universidade Federal de Santa Maria*

*Edição Especial - Agosto/2006*

**PRIMEIRO REGISTRO DE ALLIGATORIDAE (CROCODYLIA, EUSUCHIA) PARA O QUATERNÁRIO DO ESTADO DO RIO GRANDE DO SUL, BRASIL**

Seção de Paleontologia, Museu de Ciências Naturais, FZB-RS, Av. Salvador França, 1427, CEP 90690-000, Jardim Botânico, Porto Alegre, RS, Brasil. PPGGeociências UFRGS.  
anniehsiou@gmail.com

JORGE FERIGOLO  
Seção de Paleontologia, Museu de Ciências Naturais, FZB-RS, Av. Salvador França, 1427, CEP 90690-000, Jardim Botânico, Porto Alegre, RS, Brasil

O registro fóssil da Família Alligatoridae no Quaternário da América do Sul, além de escasso, é basicamente constituído por restos muito fragmentários, e procedente principalmente de Argentina e Brasil. O material aqui apresentado é um fragmento incompleto de pré-maxila esquerda (MCN-PV 8084; Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul), coletado no Balneário Hermenegildo (Município de Santa Vitória do Palmar), Planície Costeira do estado (Sistema Laguna-Barreira III; 120 mil anos AP). Nesta localidade é coletado um grande número de fragmentos, principalmente de mamíferos pleistocênicos. De acordo com trabalhos anteriores, estes fósseis foram depositados em ambiente lagunar, sendo posteriormente retrabalhados em ambiente marinho praiado e finalmente incluídos em arenitos e coquinas dos parcéis (antigas linhas de praia) submersos na Plataforma Continental Interna do Rio Grande do Sul. O espécimen aqui apresentado é o primeiro registrado para um aligatrido no Pleistoceno do Estado do Rio Grande do Sul. Apesar de muito incompleta e retrabalhada, observa-se na pré-maxila a marcada ornamentação, e expansão lateral da face externa, a margem lateral da narina externa, parte da parede lateral do foramen incisivo e parte do foramen que alojava o quarto dente do dentário, além da preservação deste quarto dente. Embora único e incompleto, a comparação com espécimens recentes permite atribuir o espécimen ao gênero *Caiman*.

ANEXO E – Resumo do trabalho apresentado durante o XXIII Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, ocorrido no período de 21 a 24 de maio de 2007 em Trelew, Argentina.



## XXIII JAPV



Trelew, Patagonia Argentina  
21 – 24 de Mayo, 2007

### Programa de Comunicaciones Cientificas y Libro de Resúmenes

Editores

Dra. Ana María Báez, Dra. María Teresa Dozo, Lic. Silvina de  
Valais, Lic. Adrián Guillaume, Lic. María Encarnación Pérez,  
Dr. Diego Pol, Lic. Amalia Villafañe.

Organizado por el Grupo

2007

### Sobre os Squamata (Lepidosauria) da Formação Solimões, Mioceno da Amazônia Sul-Occidental, Brasil

A.S. HSIU<sup>1,2</sup>, J. FERIGOLO<sup>1,2</sup> e A.M. ALBINO<sup>3</sup>

O registro de Squamata fósseis na América do Sul estende-se do Cretáceo ao Holoceno, incluindo localidades da Argentina, Bolívia, Brasil, Chile, Colômbia, Equador, Peru, Uruguai e Venezuela. No Brasil, são poucas as referências existentes sobre escamados da Formação Solimões, que é atribuída ao Mioceno. O material aqui apresentado pertence à Coleção de Paleovertebrados da Universidade Federal do Acre (UFAC), Rio Branco, Estado do Acre, Brasil. Os materiais foram preliminarmente atribuídos aos Boidae (fragmentos de vértebras) pelo fato de que as vértebras são robustas, curtas, largas e altas, com centro vertebral curto e comprido; aos "Aniliidae" (fragmentos de vértebras), devido ao aspecto geral deprimido do corpo vertebral, arco neural achatado dorso-ventralmente, processo espinhoso reduzido, barra do zigofene delgada e as sinapófises divididas em di- e parapófises; aos "Colubridae" (fragmentos de vértebras), por exibir um aspecto geral vertebral delgado, alongado e estreito, com centro vertebral comprido e estreito, aos ?Amphisbaenia (fragmentos de maxila e dentário) pela dentição pleurodonte, orientação dos dentes mais ou menos estreita e pela ausência do osso esplenial; aos Teiidae (fragmentos de mandíbula e vértebras) pelo fato de que no dentário há cavidades subcirculares basais bem desenvolvidas e dentes do tipo molariformes, vértebras compridas e estreitas com arco neural pouco deprimido, e aos ?Iguanidae (fragmento de maxila) devido à implantação dentária pleurodonte. Este é o primeiro registro de lagartos e anfisbenas para o Terciário Superior do Brasil, bem como, se for confirmada tal afirmação, o mais antigo registro de Amphisbaenia para a América do Sul.

<sup>1</sup>Seção de Paleontologia, Museu de Ciências Naturais, FZB-RS, Jardim Botânico, Porto Alegre, RS, Brasil, [anniehsiou@gmail.com](mailto:anniehsiou@gmail.com), [jorge.ferigolo@fb.rs.gov.br](mailto:jorge.ferigolo@fb.rs.gov.br)

<sup>2</sup>PPGGeociências-UFRGS/CNPq

<sup>3</sup>Departamento de Biología, Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata, Argentina, [aalbino@mdp.edu.ar](mailto:aalbino@mdp.edu.ar)

### New hadrosaur materials from Salitral Moreno, Allen Formation, Río Negro province, Argentina

R.D. JUÁREZ VALIERI<sup>1</sup>, J.O. CALVO<sup>1</sup>, J.C. MUÑOZ<sup>2</sup>, G.C. SALINAS<sup>3</sup> and L.E. FIORELLI<sup>4</sup>

Hadrosaurs are a common component during the Alamitian (upper Campanian-lower Maastrichtian) in northern Patagonia, although only one species has been named, "*Kritosaurus*" *australis* Bonaparte *et al.* 1984. Additionally, three unominated forms are recorded in this region. Particularly, one of these was referred as to the Lambeosaurinae, although recently its taxonomic status has been discussed by some of the authors. Here, we report the discovery of abundant hadrosaur material from the lower Member of the Allen Formation (Alamitian Land Vertebrate Age, upper Campanian-Lower Maastrichtian), cropping out in Salitral Moreno, northern Río Negro province. The specimens were collected through successive fieldtrips conducted by the Universidad Nacional del Comahue and the Museo Carlos Ameghino, during the last 15 years. Collected bones include multiple, but not articulated individuals belonging to different ontogenetic stages. Cranial and postcranial materials are present, including: several maxillae and dentaries, premaxilla, abundant cervical, dorsal and caudal vertebrae, scapulae, coracoid, several humeri, metacarpals, ilia, ischium, femora, tibia, fibula, metatarsals and phalanges. Preliminary observations show high-spined caudal vertebrae and appendicular material resembling the "Lambeosaurine" specimen, found in the same locality. However, the presence of some dorsal vertebrae with low neural spines could imply the existence of a second taxon. Jaw bones show some plesiomorphic characters for Hadrosauridae, for instance, presence of a short diastema in the dentaries and a subvertical coronoid process. It confirm the presence of basal hadrosaurs in Allen Formation, that implies a reestudy of classical "Lambeosaurine" specimen for corroborate their phylogenetic status. *Funding: Proyecto-Dino, Universidad Nacional del Comahue Project:04/I-122.*

<sup>1</sup>Universidad Nacional del Comahue, Centro Paleontológico Lago Barreales, Añelo, Neuquén. [rubendjuarez@gmail.com](mailto:rubendjuarez@gmail.com)

<sup>2</sup>Museo Provincial "Carlos Ameghino", Cipolletti, Río Negro

<sup>3</sup>Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires.

<sup>4</sup>Centro Regional de Investigaciones Científica y Transferencia Tecnológica (CRILAR), Anillaco, La Rioja.

### Descripción del cráneo y consideraciones sobre el origen de *Astrapothericulus* (Mammalia, Astrapotheria) del Mioceno temprano de Santa Cruz

A. KRAMARZ<sup>1</sup>

Los Astrapotheriidae constituyen el grupo más especializado dentro del Orden Astrapotheria, e incluyen los más grandes y grotescos animales entre las faunas terrestres nativas del Terciario sudamericano. Entre ellos, *Astrapothericulus* Ameghino se distingue por su tamaño pequeño y por presentar rasgos comparativamente menos especializados que otros astrapoterios oligomiocénicos. Se describe aquí el primer resto craneano referible indudablemente a la especie genotípica *Astrapothericulus iheringi* (una porción anterior de cráneo con los C, P3-M3). El ejemplar (MPEF 1280) proviene de la secuencia inferior de la Formación Pinturas. Los caninos son proporcionalmente tan grandes como en *Astrapotherium* Burmeister, tienen esmalte hasta la base del diente, la que es abierta, a diferencia de los caninos delicados y radicados conocidos anteriormente para *Astrapothericulus*. Se interpreta aquí que estas diferencias son dimórficas, como las ya indicadas para los caninos de otros Astrapotheriidae. El cráneo presenta caracteres plesiomórficos respecto de *Astrapotherium*: los nasales son menos retraídos y contactan con los maxilares, por lo que el rostro es más tubular, las órbitas son más grandes y anteriores, el diastema entre C y P3 es más corto y plano. Mandíbulas previamente descritas de *Astrapothericulus* también presentan rasgos primitivos, pero que están presentes en estados juveniles de

ANEXO F - Resumo do trabalho apresentado durante o XXIII Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados, publicado no periódico *Ameghiniana* em 2007.

# AMEGHINIANA

Revista de la Asociación Paleontológica Argentina



Resúmenes

Tomo 44. Nº 4 - Suplemento

Buenos Aires 2007

<sup>1</sup>Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brasil. [elizeteholanda@yahoo.com.br](mailto:elizeteholanda@yahoo.com.br)

<sup>2</sup>Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brasil.

### Novas considerações sobre a espécie *Tapirus cristatellus* Winge (Mammalia, Perissodactyla), Pleistoceno superior, Estado da Bahia, Brasil

E.C. HOLANDA<sup>1,2</sup>, C. CARTELLE<sup>3</sup> and E.J. FERIGOLO<sup>2</sup>

*Tapirus cristatellus* Winge é registrada nas cavernas dos Estados de Minas Gerais e Bahia, Pleistoceno superior. São descritos aqui dois novos espécimes para o Estado da Bahia, depositados na Coleção de Paleomastozoologia, Museu de Ciências Naturais, PUCMinas, Brasil. O espécime MLC-5643, da localidade Gruta dos Brejões, é um crânio incompleto de um adulto jovem, com o M3 não erupcionado. Já o espécime MCL-5644, da localidade Toca dos Ossos, é um crânio incompleto de um juvenil, com os DP1-3 e o DP4 em erupção. O espécime adulto possui as sinapomorfias de *T. cristatellus*: frontais baixos e sem pneumatização, crista sagital estreita, baixa, mas com os parietais se projetando mais dorsalmente que os nasais e frontais. Acrescenta-se o processo pós-timpânico alto e estreito, direcionado ântero-ventralmente, e a crista lambdóide robusta e direcionada látero-posteriormente. O espécime juvenil apresenta frontais largos, processo pós-timpânico alto e estreito, e nos parietais formam-se duas cristas parassagittais fortemente marcadas. Este padrão de formação de cristas parassagittais difere do padrão juvenil de *Tapirus terrestris* (Linnaeus) onde a crista é sagital, e se assemelha ao padrão juvenil da espécie recente *T. pinchaque* (Roulin) e da espécie pleistocênica da América do Norte, *T. veroensis* Sellards. Nestas, as cristas parassagittais do juvenil migram medialmente formando a crista sagital apresentada em sub-adultos e adultos, como vista também em *T. cristatellus*. Estes novos caracteres corroboram a validade da espécie, assim como implicam na sua afinidade filogenética com as espécies *T. pinchaque* e *T. veroensis*.

<sup>1</sup>Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brasil. [elizeteholanda@yahoo.com.br](mailto:elizeteholanda@yahoo.com.br)

<sup>2</sup>Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Brasil. [jorge.ferigolo@fzbr.rs.gov.br](mailto:jorge.ferigolo@fzbr.rs.gov.br)

<sup>3</sup>Museu de Ciências Naturais, Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais, Brasil. [cartelle@pucminas.br](mailto:cartelle@pucminas.br)

### Sobre os Squamata (Lepidosauria) da Formação Solimões, Mioceno da Amazônia Sul-Occidental, Brasil

A.S. HSIU<sup>1,2</sup>, J. FERIGOLO<sup>1,2</sup> e A.M. ALBINO<sup>3</sup>

O registro de Squamata fósseis na América do Sul estende-se do Cretáceo ao Holoceno, incluindo localidades da Argentina, Bolívia, Brasil, Chile, Colômbia, Equador, Peru, Uruguai e Venezuela. No Brasil, são poucas as referências existentes sobre escamosos da Formação Solimões, que é atribuída ao Mioceno. O material aqui apresentado pertence à Coleção de Paleovertebrados da Universidade Federal do Acre (UFAC), Rio Branco, Estado do Acre, Brasil. Os materiais foram preliminarmente atribuídos aos Boidae (fragmentos de vértebras) pelo fato de que as vértebras são robustas, curtas, largas e altas, com centro vertebral curto e comprido; aos "Aniliidae" (fragmentos de vértebras), devido ao aspecto geral deprimido do corpo vertebral, arco neural achatado dorso-ventralmente, processo espinhoso reduzido, barra do zigofene delgada e as sinapófises divididas em di- e parapófises; aos "Colubridae" (fragmentos de vértebras), por exibir um aspecto geral vertebral delgado, alongado e estreito, com centro vertebral comprido e estreito, aos ?Amphisbaenia (fragmentos de maxila e dentário) pela dentição pleurodonte, orientação dos dentes mais ou menos estreita e pela ausência do osso esplenial; aos Teiidae (fragmentos de mandíbula e vértebras) pelo fato de que no dentário há cavidades sub-circulares basais bem desenvolvidas e dentes do tipo molariformes, vértebras compridas e estreitas com arco neural pouco deprimido, e aos ?Iguanidae (fragmento de maxila) devido à implantação dentária pleurodonte. Este é o primeiro registro de lagartos e anfisbenas para o Terciário Superior do Brasil, bem como, se for confirmada tal afirmação, o mais antigo registro de Amphisbaenia para a América do Sul.

<sup>1</sup>Seção de Paleontologia, Museu de Ciências Naturais, FZB, RS, Jardim Botânico, Porto Alegre, RS, Brasil.

[anniesiou@gmail.com](mailto:anniesiou@gmail.com), [jorge.ferigolo@fzbr.rs.gov.br](mailto:jorge.ferigolo@fzbr.rs.gov.br)

<sup>2</sup>PPG, Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Brasil, CNPq.

<sup>3</sup>Departamento de Biología, Universidad Nacional de Mar del Plata, Funes 3250, 7600 Mar del Plata, Argentina, [aalbino@mdp.edu.ar](mailto:aalbino@mdp.edu.ar)

### New hadrosaur materials from Salitral Moreno, Allen Formation, Río Negro province, Argentina

R.D. JUÁREZ VALIERI<sup>1</sup>, J.O. CALVO<sup>1</sup>, J.C. MUÑOZ<sup>2</sup>, G.C. SALINAS<sup>3</sup> and L.E. FIORELLI<sup>4</sup>

Hadrosaurs are a common component during the Alamitian (upper Campanian-lower Maastrichtian) in northern Patagonia, although only one species has been named, "*Kritosaurus*" *australis*. Additionally, three unnominated forms are

ANEXO G – Resumo do trabalho apresentado durante o Workshop Quaternário RS: Integrando Conhecimentos, ocorrido no período de 20 a 22 de junho de 2007 em Canoas, RS.



# **QUATERNÁRIO RS**

**INTEGRANDO CONHECIMENTOS**

**ULBRA – CANOAS, RS**

**20-22 DE JUNHO DE 2007**

**RESUMOS**

## O ESTADO ATUAL DO REGISTRO FÓSSIL DE RÉPTEIS E AVES NO PLEISTOCENO DO ESTADO DO RIO GRANDE DO SUL, BRASIL

ANNIE SCHMALTZ HSIU\*

Secção de Paleontologia, Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Av. Salvador França, 1427, cep: 90690-000, Jardim Botânico, Porto Alegre, RS, Brasil, [anniehsiou@gmail.com](mailto:anniehsiou@gmail.com)

O registro fóssil de répteis e aves no Pleistoceno do Estado do Rio Grande Sul (RS) é escasso e pouco conhecido, sendo que as ocorrências estão restritas em sua grande maioria nas regiões oeste e costeira do estado. A fauna fóssil de répteis e aves é relativamente diversa no Arroio Touro Passo (Município de Uruguaiana, extremo oeste do RS [Formação Touro Passo - datado com idades entre 42.000 e 6.000 anos AP, Milder, 2000]), apresentando restos fósseis de Testudines, Squamata e Ciconiiformes. Os Testudines apresentam os registros mais expressivos, que inclui restos de cascos e fragmentos pós-cranianos de Criptodira, que foram atribuídos à espécie recente *Trachemys dorbigni* (Emydidae) e para um Testudinidae indeterminado (Bombin, 1976; Maciel *et al.*, 1996). Os Pleurodira foram identificados para a família Chelidae, representados por fragmentos fósseis referidos a espécie recente *Hydromedusa tectifera*. Os Squamata são registrados apenas por alguns poucos fragmentos de crânio, mandíbula e restos pós-cranianos de um único exemplar atribuído a um lagarto Teiidae, pertencendo ao gênero atual *Tupinambis*. Embora seja maior e se distinga de todas as espécies conhecidas do gênero, é até agora, o primeiro achado de Squamata fóssil para o estado (Hsiou, 2006). Apenas um único registro de ave foi reportado para o Arroio Touro Passo, representado por um fragmento de tarsometarso de um Ciconiiformes indeterminado (Ribeiro *et al.*, 1995). Provavelmente este espécime possa pertencer à família Ciconiidae, por apresentar morfologia da perna muito similar ao da espécie atual *Mycteria americana* (Ribeiro comunicação pessoal). Para o Arroio Quaraí (Município de Quaraí, extremo oeste do RS [datado entre 33.000 a 11.000 AP, Miller, 1987]), também foram identificados restos de *Phrynops* cf. *P. hilarii* (Chelidae) e *Geochelone* (Testudinidae) (Maciel *et al.*, 1996). Os fósseis de répteis e aves encontrados na Planície Costeira do Rio Grande do Sul (PCRS), estão associados a Sistema Laguna-Barreira III, mais especificamente a Laguna III (com idade de cerca de 120 Ka Buchmann, 2002), sendo encontrados na atual linha de praia. Fósseis de Testudines foram encontrados nas localidades Balneário Hermenegildo, "Concheiros", Farol da Conceição e Lagoa do Peixe, que foram referidos aos Testudinidae (*Geochelone*) (Maciel *et al.*, 1996) e outros fragmentos representados pelas famílias Chelidae (*Phrynops hilarii*), Emydidae (*Trachemys dorbigny.*) e Chelonidae (*Caretta caretta*) (Buchmann comunicação pessoal). Recentemente, procedente do Balneário Hermenegildo (Município de Santa Vitória do Palmar), um fragmento incompleto de pré-maxila esquerda foi atribuído à família Alligatoridae. Embora único e incompleto, a comparação com os espécimes recentes permitiu a sua designação para o gênero *Caiman* (Hsiou & Ferigolo, 2006). Também foram encontrados fósseis de aves na PCRS (porção sul do estuário da Laguna dos Patos, região dos "Concheiros", proximidades do Farol Sarita e Balneário Cassino), constituídos por fragmentos pós-cranianos, atribuídos a ordem de aves marinhas Procellariiformes da espécie *Thalassarche melanophrys* (Lopes *et al.*, 2006). Em relação aos materiais de Testudines (que são relativamente mais numerosos), existem registros ainda indeterminados para algumas localidades pleistocênicas dos municípios de Alegrete, Caçapava do Sul e Pântano Grande (Oliveira, 1995; Maciel *et al.*, 1996, Scherer & Da Rosa, 2003). Entretanto, apenas a localidade Sanga da Cruz (Alegrete) apresenta datação (11.740±600, 13.880±800 e 14.830±750 anos AP, MILDRE, 2000). Atualmente os gêneros *Hydromedusa*, *Trachemys*, *Phrynops* e *Caretta* no RS. Muito embora alguns considerem a presença de *Geochelone carbonaria* para o Pleistoceno do RS (Maciel *et al.*, 1995), hoje esta espécie não é reportada para o RS, sendo registrada para a região sudoeste, sudeste, centroeste, e nordeste do Brasil, mas também presente em algumas regiões ao leste da Amazônia. Esta espécie na América do Sul estaria associada à vegetação tipo savana ou sendo também encontrada em áreas adjacentes de floresta (Pritchard & Trebbau, 1984). Segundo alguns autores (Maciel *et al.*, 1996; Oliveira, 1999) isso sugere a hipótese de que no Pleistoceno a presença de *Geochelone* indicaria um inverno menos rigoroso que o atual. Segundo Oliveira (1999) a associação de *Tupinambis*, a ave atribuída à ordem Ciconiiformes e de alguns mamíferos (capivaras) na fauna local do Arroio Touro Passo, sugeriria um clima quente e úmido no Pleistoceno daquela região. Este dado contrasta, em certa forma, com a presença de



Testudinidae no Arroio Touro Passo. Ressalta-se que durante o Quaternário estes animais desenvolveram formas gigantescas na América do Sul, várias delas extintas, e que se reduziram em abundância e distribuição por causa de mudanças climáticas (De la Fuente, 1999). A escassez no RS de fósseis de répteis e aves talvez esteja relacionada à falta de coletas sistemáticas e de metodologia adequada (e.g. *screen washing*), indicando a necessidade de intensificar trabalhos neste sentido. Além do mais, há a possibilidade de ser uma limitação no próprio registro fossilífero, visto que o mesmo é por muitas vezes incompleto.

[\*Bolsista CNPq/PPGGeociências-UFRGS]

### **Referências Bibliográficas**

- Bombin, M. 1976. Modelo paleoecológico evolutivo para o Nequaternário da Região da Campanha-Oeste do Rio Grande do Sul (Brasil) – A Formação Touro Passo, seu conteúdo fossilífero e a pedogênese pós-deposicional. *Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS*, **15**:1-90.
- Buchmann, F.S.C. 2002. *Bioclastos de organismos terrestres e marinhos na praia e plataforma interna do Rio Grande do Sul: natureza, distribuição, origem e significado geológico*. Programa em Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Tese de Doutorado, 108p.
- De la Fuente, M. S. 1999. A review of the Pleistocene reptiles of Argentina: Taxonomic and palaeoenvironmental considerations. In: J. Rabassa & M. Salemme (eds.) *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, A.A. Balkema Publishers, p. 109-136.
- Hsiou, A.S. 2006. *Primeiro registro de Teiidae (Squamata, Lacertilia) para o Pleistoceno Superior do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil*. Programa em Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Dissertação de Mestrado, 74p.
- Hsiou, A.S. & Ferigolo, J. 2006. Primeiro registro de Alligatoridae (Crocodylia, Eusuchia) para o Quaternário do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 5, 2006. *Revista Ciência e Natureza, Boletim de Resumos*, Santa Maria, UFSM, p. 55.
- Lopes, R.P.; Brião, C. & Buchmann, F.S.C. 2006. Primeiro registro de fósseis pleistocênicos de aves marinhas na Planície Costeira do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Boletim da Sociedade Brasileira de Paleontologia*, **53**:45.
- Maciel, L.; Ribeiro, A.M. & Sedor, F. 1996. Considerações sobre quelônios fósseis do Quaternário do Rio Grande do Sul, Brasil. *Ameghiniana*, **33**(4):467.
- Milder, S.E.S. 2000. *Arqueologia do Sudeste do Rio Grande do Sul: Uma perspectiva Geoarqueológica*. Programa de Pós-Graduação em Arqueologia, Universidade de São Paulo, Tese de Doutorado, 172 f.
- Miller, E.T. 1987. Pesquisas arqueológicas paleoindígenas no Brasil Ocidental. *Estudos Atacameños*, **8**:37-61.
- Oliveira, E.V. 1995. Vertebrados do Quaternário do Município de Caçapava do Sul, Estado do Rio Grande do Sul. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 14, 1995. *Atas*, Uberaba, p.102.
- Oliveira, E.V. 1999. *Quaternary vertebrates and climates from southern Brazil*. In: J. Rabassa & M. Salemme (eds.) *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, A.A. Balkema Publishers, p. 61-73.
- Pritchard, P.C.H. & Trebbau, P. 1984. *The turtles of Venezuela*. Contributions to Herpetology Number 2, Regular Edition, Publications of the Society for the Study of Amphibians and Reptiles, 414p.
- Ribeiro, A.M.; Alvarenga, H.M. & Rosenau, M. 1995. Primeiro registro de ave fóssil para a Formação Touro Passo (Pleistoceno superior-Holoceno inferior) do Rio Grande do Sul. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 14, 1995. *Atas*, Uberaba, p.107.
- Scherer, C.S. & Da Rosa, A.A.S. 2003. Um equídeo fóssil do Pleistoceno de Alegrete, RS, Brasil. *Pesquisas em Geociências*, **30**(2):33-38.

ANEXO H – Resumo do trabalho apresentado durante o XX Congresso Brasileiro de Paleontologia, ocorrido no período de 21 a 26 de outubro de 2007, Búzios, RJ.



# XX CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA

21 A 26 DE OUTUBRO DE 2007 - BÚZIOS

# ANAIS

**A PALEONTOLOGIA CELEBRANDO A VIDA**



## O REGISTRO FÓSSIL DE SQUAMATA (LEPIDOSAURIA) NO BRASIL

### THE FOSSIL RECORD OF SQUAMATA (LEPIDOSAURIA) IN BRAZIL

<sup>1</sup>A.S Hsiou & A.M. Albino<sup>2</sup>

<sup>1</sup>PPGGeociências-UFRGS/CNPq, Seção de Paleontologia, Museu de Ciências Naturais, FZB-RS, Av. Salvador França, 1427, cep: 90690-000, Jardim Botânico, Porto Alegre, RS, Brasil

<sup>2</sup>Departamento de Biología, Universidad Nacional de Mar del Plata, Funes 3250, 7600 Mar del Plata, Argentina

*anniehsiou@gmail.com, aalbino@mdp.edu.ar*

O registro de Squamata (lagartos, serpentes e anfisbêneas) fósseis na América do Sul estende-se do Cretáceo ao Holoceno, incluindo famílias e espécies com representantes atuais e fósseis procedentes de localidades da Argentina, Bolívia, Brasil, Chile, Colômbia, Equador, Peru, Uruguai e Venezuela. Este registro, embora geograficamente amplo, é ainda pouco conhecido. No Brasil, poucos são os registros para Mesozóico, sendo ao Cenozóico o mais abundante. Para o Cretáceo existe um único registro de uma serpente Aniloidea e restos de lagartos primitivos (**Pristiguana**, **Tijubina** e **Olindalacerta**, táxons com posição filogenética incerta). Durante o Terciário, as serpentes são conhecidas apenas por algumas poucas vértebras de Madtsoiidae, "Aniliidae", Boidae e "Colubridae". Em relação aos lagartos, eles estão representados no Terciário pelos Iguania, Gekkota, Scincomorpha e Anguimorpha. Para o Quaternário, o registro é mais amplo e numeroso, o qual muitos fósseis de escamados são correlacionáveis com as formas atuais. As anfisbêneas são reportadas até agora, somente para o Pleistoceno superior do Estado de Minas Gerais, entretanto, se confirmada a determinação dos novos materiais provenientes do Mioceno da Amazônia Sul-Occidental, indicariam uma idade mais antiga deste grupo no Brasil.

ANEXO I – Resumo do trabalho apresentado durante o XX Congresso Brasileiro de Paleontologia, ocorrido no período de 21 a 26 de outubro de 2007, Búzios, RJ.

## NOVOS REGISTROS DE SILURIFORMES E TESTUDINES PARA A FORMAÇÃO RIO MADEIRA, PLEISTOCENO SUPERIOR, ESTADO DE RONDÔNIA, BRASIL

### NEW RECORDS OF SILURIFORMES AND TESTUDINES FROM THE RIO MADEIRA FORMATION, UPPER PLEISTOCENE, RONDÔNIA STATE, BRAZIL

Annie S. Hsiou<sup>1</sup>, Andrea Maciente<sup>2</sup>, Elizete C. Holanda<sup>1</sup> & Ednair R. do Nascimento<sup>1</sup>

<sup>1</sup>PPGGeociências/UFRGS, Seção de Paleontologia, Museu de Ciências Naturais, FZB-RS,  
Av. Salvador França, 1427, CEP 90690-000, Jardim Botânico, Porto Alegre, RS, Brasil

<sup>2</sup>Laboratório de Pesquisas Paleontológicas/UFAC

anniehsiou@gmail.com, andreamaciente@gmail.com, elizeteholanda@yahoo.com.br,  
ednair.nascimento@gmail.com

Os sedimentos da Formação Rio Madeira constituem o preenchimento pleistocênico (27.310 a 46.310 anos AP) da Bacia do Abunã, na porção NW do Estado de Rondônia. Pouco se conhece sobre os vertebrados fósseis desta formação. Foram atribuídos para esta formação restos de mamíferos, crocodilo e tartarugas, provenientes de garimpos localizados na margem direita do rio Madeira. Esta contribuição tem como objetivo registrar a primeira ocorrência de um peixe, bem como apresentar a identificação do material de tartarugas. Os espécimes analisados estão depositados no Museu do Estado de Rondônia (MERO) e no Museu da Vida e da Terra da Universidade do Vale do Rio dos Sinos (UMVT). MERO-PV. 014 e 015 correspondem, respectivamente, a um fragmento de placa nugal e um fragmento indeterminado de neurocrânio, atribuídos ao gênero **Phractocephalus** (Siluriformes, Pimelodidae) por sua ornamentação típica no neurocrânio, com altos relevos e depressões subcirculares. O gênero **Phractocephalus** é constituído por três espécies: uma atual, encontrada nas bacias do Amazonas, Orinoco e Essequibo (**P. hemioliopertus**); e duas extintas, do Mioceno Superior da Venezuela (**P. nassi**) e do Estado do Acre (não nominada). Este novo achado de pimelodídeo pode ser atribuído com dúvidas à espécie atual **P. hemioliopertus**. Os espécimes MERO-PV. 006 e 008 correspondem, respectivamente, a um fragmento de hipoplastrão esquerdo e a uma placa marginal de Chelidae indeterminado. A designação deste material como Chelidae é tentativa, pelo fato de ambos exemplares apresentarem poucas características diagnósticas. O hipoplastrão é bastante convexo, não exibindo ornamentações, apresentando porções da ponte fraturadas em suas porções anterior e posterior, contato sutural com placas do hioplastrão e xifiplastrão, respectivamente. O fragmento de placa marginal encontra-se fraturada em todo o seu contorno, impossibilitando maiores determinações. UMVT-4585 (a, b, c) correspondem a três fragmentos de plastrão: hioplastrão (4585a) e hipoplastrão (4585b e c) esquerdos. Este material foi referido a **Geochelone (Chelonoidis)** (Testudinidae) devido ao contato sutural do hipoplastrão com o hioplastrão, que é mais ou menos simétrico, e pelo aspecto robusto e grosso do plastrão. O registro destes novos táxons contribui para o melhor conhecimento da região durante o Pleistoceno. A presença de **Phractocephalus** e ?Chelidae associados aos registros de mamíferos aquáticos (**Inia** sp. e **Trichechus** sp.) são indicadores de grandes corpos d'água e de inundações sazonais, corroborando os estudos palinológicos, que sugerem para o período de deposição da Formação Rio Madeira um ambiente quente e úmido, dominado por elementos de floresta flúvio-tropical.

ANEXO J - Resumo do trabalho apresentado durante o III Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados, ocorrido no período de 22 a 25 de setembro, Neuquén, Argentina.



Congreso Latinoamericano  
de Paleontología de Vertebrados

# Libro de Resúmenes

22 al 25 de Septiembre de 2008 - Neuquén, Patagonia, Argentina





## FIRST RECORD OF *EUNECTES* (SERPENTES, BOIDAE) FROM THE SOUTHWESTERN AMAZONIA (LATE MIOCENE) OF BRAZIL

Hsiou, Annie S.<sup>1,2</sup>; Albino, Adriana M.<sup>3</sup> & Ferigolo, Jorge<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Seção de Paleontologia, Museu de Ciências Naturais, FZB-RS, Av. Salvador França, 1427, cep: 90690-000, Jardim Botânico, Porto Alegre, RS, Brasil. anniehsiou@gmail.com ; jorge.ferigolo@fzb.rs.gov.br ;

<sup>2</sup>PPGGeociências-UFRGS/CNPq ; <sup>3</sup>CONICET-Departamento de Biología, Universidad Nacional de Mar del Plata, Funes 3250, 7600 Mar del Plata, Argentina. aalbino@mdp.edu.ar

Miocene South American boids have been recorded only from Argentina (Albino, 1996), Colombia (Hoffstetter & Rage, 1977; Hecht & LaDuke, 1997) and Venezuela (Head *et al.*, 2006). The purpose of this communication is to report the first record of the living genus *Eunectes* from Late Miocene of the Solimões Formation, southwest of the Brazilian Amazonia, which is the oldest record for Brazil as well. The genus *Eunectes* was previously restricted to the Middle Miocene of La Venta, Colombia (Hoffstetter & Rage, 1977; Hecht & LaDuke, 1997).

The remains reported here were found in the Talismã locality (at the right margin of the upper Purus River, southern Amazonas State), from where many fossil mammals and crocodylians have been collected. The material consists of three isolated middle-trunk vertebrae (UFAC-PV 2951, 2954/2960, 3475) and one isolated posterior trunk vertebra (UFAC-PV 3476), all of them very well preserved. The vertebrae are characterized by the following combination of features: large size, paracotylar foramen absent, low neural spine, and high and robust zygosphenes, with a prominent median tubercle.

At present, the snakes of the genus *Eunectes* inhabit large hydrographic basins in Neotropical South America, from Venezuela and Colombia to Argentina, developing an aquatic lifestyle, for which they have many morphological adaptations. The presence of *Eunectes* in the Late Miocene of the Solimões Formation indicates that, to at least higher orders, Boidae had achieved much of its northernmost distributions by the Middle-Late Miocene, as suggested by Head *et al.* (2006).

Albino, A.M. 1996. Snakes from the Miocene of Patagonia (Argentina). Part I. The Booidea. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abh.*, 199(3): 417-434.

Hecht, M.K., LaDuke, T.C. 1997. Limbless tetrapods. In: Kay, R.F.; Madden, R.H.; Cifelli, R.L.; Flynn, J.J. (ed.) *Vertebrate Paleontology in the Neotropics - The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Washington: Smithsonian Institution Press, p. 95-99.

Head, J.J.; Sánchez-Villagra, M.R. & Aguilera, O.A. 2006. Fossil snakes from the Neogene of Venezuela (Falcón State). *Journal of Systematic Palaeontology*, 4(3): 233-240.

Hoffstetter, R. & Rage, J.C. 1977. Le gisement de vertébrés miocènes de La Venta (Colombie) et sa faune de serpents. *Annales de Paléontologie (Vertébrés)*, 63(2): 161-190.

ANEXO K - Resumo do trabalho apresentado durante a Paleo RS 2008, ocorrido no período de 21 e 22 de novembro de 2008, Porto Alegre, RS.

# Paleo RS 2008



*Paleo RS 2008*

## Livro de Resumos

## First record of *Eunectes* (Serpentes, Boidae) from the Southwestern Amazonia (Late Miocene) of Brazil

ANNIE SCHMALTZ HSIU\*

Secção de Paleontologia, Museu de Ciências Naturais, FZB-RS, Av. Salvador França, 1427, cep: 90690-000, Jardim Botânico, Porto Alegre, RS, Brasil, [anniehsiou@gmail.com](mailto:anniehsiou@gmail.com)

ADRIANA MARIA ALBINO

CONICET-Departamento de Biología, Universidad Nacional de Mar del Plata, Funes 3250, 7600 Mar del Plata, Argentina, [aalbino@mdp.edu.ar](mailto:aalbino@mdp.edu.ar)

JORGE FERIGOLO

Secção de Paleontologia, Museu de Ciências Naturais, FZB-RS, Av. Salvador França, 1427, cep: 90690-000, Jardim Botânico, Porto Alegre, RS, Brasil, [jorge.ferigolo@fzb.rs.gov.br](mailto:jorge.ferigolo@fzb.rs.gov.br)

Miocene South American boids have been recorded only from Argentina, Colombia and Venezuela. The purpose of this communication is to report the first record of the living genus *Eunectes* from the probably Late Miocene Solimões Formation, southwest of the Brazilian Amazonia. The genus *Eunectes* was previously restricted to the Middle Miocene of La Venta (Colombia), represented by extinct species *E. stirtoni* (Hoffstetter & Rage, 1977; Hecht & LaDuke, 1997). The remains reported here were found in the Talismã locality (at the right margin of the upper Purus River, southern Amazonas State). The studied material consists of three isolated middle-trunk vertebrae (UFAC-PV 2951, 2954/2960, 3475) and one isolated posterior trunk vertebra (UFAC-PV 3476), all of them very well preserved. The fossil vertebrae are assigned to the living genus *Eunectes* on the basis of the combination of the following features: large size, depressed neural arch, low neural spine, robust and moderately high zygosphenes with a prominent median tubercle, and a strong lateroventral orientation of the paradiapophyses on the posterior trunk vertebrae. At present, the snakes of the genus *Eunectes* inhabit large hydrographic basins in Neotropical South America, from Venezuela and Colombia to Argentina, developing an aquatic lifestyle. This statement supports the proposed paleoenvironment of open areas with forest galleries along rivers, swamps and shallow lakes in a dry-humid tropical climate. Also, the presence of *Eunectes* in the Solimões Formation corroborates that the Boidae achieved much of its northernmost distributions by the Middle-Late Miocene. [\*Bolsista PPGGeociências/UFRGS/CNPq; Resumo originalmente publicado no Livro de Resúmenes do III Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados, 2008]

ANEXO L - Resumo do trabalho apresentado durante a Paleo RS 2008, publicado no boletim informativo da Sociedade Brasileira de Paleontologia *Paleontologia em Destaque* em 2009.



ISSN 1807-2550

# Paleontologia em Destaque

Boletim Informativo da Sociedade Brasileira de Paleontologia

[www.sbpbrasil.org](http://www.sbpbrasil.org)

Ano 24, n. 62

Março/2009

## EDITORIAL

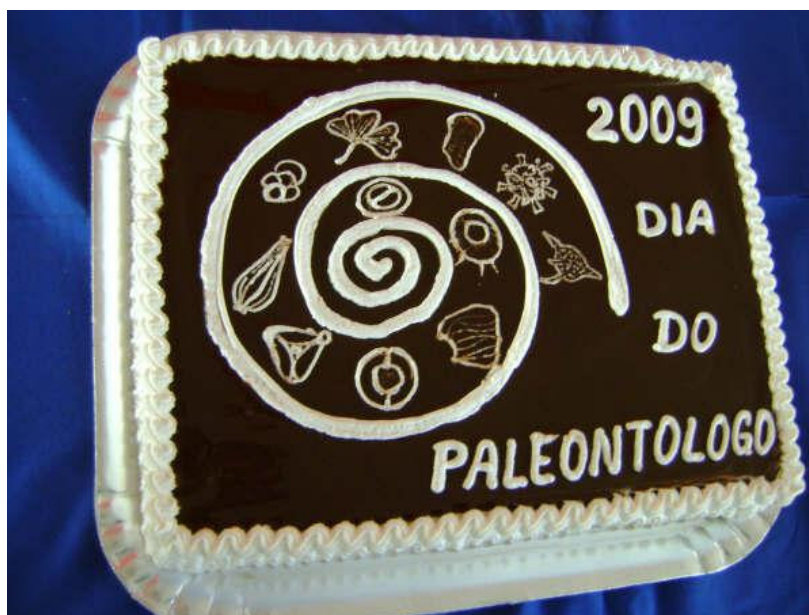
Como anteriormente comunicado aos associados, o BPD tem sido editado apenas para publicação de resumos das Paleos e divulgação de textos, documentos, etc., que permitam resgatar o histórico da nossa associação. Conteúdos que até pouco tempo vinham sendo divulgados pelo Boletim, serão divulgados no novo *site* da SBP, ou através de comunicados diretos – via e-mail – por nossa secretária. Assim, neste número, são publicados os 85 resumos apresentados durante as Paleos 2008, realizadas em várias regiões do Brasil, selecionados por seus respectivos organizadores para fazer parte deste Boletim.

A maioria das Paleos ocorreu nos dois últimos meses de 2008 e as programações variaram bastante. Nas Paleos RS, PR/SC, MG e NE, além da apresentação de trabalhos, houve a realização de palestras, exposições, excursão de campo, entre outras atividades. As Paleos realizadas no Acre, Maranhão e São Paulo, deram ênfase à reunião com paleontólogos, discutindo e/ou divulgando questões e temas importantes para a Paleontologia nos seus estados. Marina B.

Soares – RS; Élvio P. Bosetti – PR/SC; Karin Elise B. Meyer – MG; Maria Helena Hessel e Wagner Souza-Lima – NE; Karen A. Rodrigues – AC; e Rafael M. Lindoso – MA enviaram relatos e fotos dos encontros para publicarmos, a quem agradecemos. Além desses eventos, a UNISINOS – RS comemorou o dia do Paleontólogo (07/03/2009) com um coquetel. Neste Boletim, mostramos ainda fotos da inauguração da nova sala de exposições do Museu de Paleontologia da UFRGS. Todas as fotos aqui publicadas e outras poderão ser apreciadas em breve na ‘Galeria de Imagens’ do *site* da SBP.

A editoração deste número do BPD contou com a colaboração especial de Alcemar R. Martello, doutorando do Curso de Pós-Graduação em Biodiversidade Animal, UFSM.

Boa leitura!



Comemoração ao dia do paleontólogo, UNISINOS-RS  
(Foto gentilmente cedida por Simone Baecker Fauth)

### Neste número:

Resumos Paleos 2008	2
Relato das Paleos	48
Museu de Paleontologia – UFRGS	51
Links interessantes	52
Eventos	52

ramos mandibulares estão fragmentados em mais de vinte partes. Ainda assim, foi possível reconstruir boa parte destes elementos, tornando possível um estudo osteológico mais detalhado, apresentado neste trabalho. Não foi possível identificar, até o momento, os lacrimais e o pós-parietal, além dos ossos do basicrânio (exceto o basioccipital) e do palato (exceto a porção anterior do pterigóide). Apesar de fragmentário, foi possível identificar o material como um *C. brevirostris*, principalmente por apresentar um crânio curto e a sutura naso-pré-maxilar bastante característica. A presença de um material mais completo permitiu testar o relacionamento filogenético deste táxon. Uma análise filogenética foi conduzida com o *software* TNT v. 1.1 [Goloboff, P.A. *et al.* 2003. <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny>], utilizando 75 táxons e 166 caracteres [Brochu, C.A. 2004. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24(4):857-873], resultando em nove árvores igualmente mais parcimoniosas com 494 passos cada (CI=0,42; RI=0,84). Como principal resultado obteve-se a confirmação do estrito relacionamento entre *C. brevirostris* e as demais espécies de *Caiman*. A próxima etapa do trabalho será a completa preparação do pós-crânio e seu estudo osteológico detalhado, no intuito de ampliar a diagnose da espécie, refinar a análise filogenética e discutir o estágio ontogenético do espécime. [\*Bolsista CNPq]

### **FIRST RECORD OF *EUNECTES* (SERPENTES, BOIDAE) FROM THE SOUTHWESTERN AMAZONIA (LATE MIOCENE) OF BRAZIL**

ANNIE SCHMALTZ HSIU\* & JORGE FERIGOLO

Seção de Paleontologia, Museu de Ciências Naturais, FZB, RS, [anniesiou@gmail.com](mailto:anniesiou@gmail.com), [jorge.ferigolo@fzb.rs.gov.br](mailto:jorge.ferigolo@fzb.rs.gov.br)

ADRIANA MARIA ALBINO

CONICET-Departamento de Biología, Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina, [aalbino@mdp.edu.ar](mailto:aalbino@mdp.edu.ar)

Miocene South American boids have been recorded only from Argentina, Colombia and Venezuela. The purpose of this communication is to report the first record of the living genus *Eunectes* from the probably Late Miocene Solimões Formation, southwest of the Brazilian Amazonia. The genus *Eunectes* was previously restricted to the Middle Miocene of La Venta (Colombia), represented by the extinct species *E. stirtoni* [Hoffstetter, R. & Rage, J.C. 1977. *Annales de Paléontologie* 63:161-190; Hecht, M.K. & LaDuke, T.C. 1997. In: Kay, R.F. *et al.* (eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta*, Smithsonian Institution, p.95-99]. The remains reported here were found in the Talismã locality (at the right margin of the upper Purus River, southern Amazonas State). The studied material consists of three isolated middle-trunk vertebrae (UFAC-PV 2951, 2954/2960, 3475) and one isolated posterior trunk vertebra (UFAC-PV 3476), all of them very well preserved. The fossil vertebrae are assigned to the living genus *Eunectes* on the basis of the combination of the following features: large size, depressed neural arch, low neural spine, robust and moderately high zygosphenes with a prominent median tubercle, and a strong lateroventral orientation of the paradiapophyses on the posterior trunk vertebrae. At present, the snakes of the genus *Eunectes* inhabit large hydrographic basins in Neotropical South America, from Venezuela and Colombia to Argentina, developing an aquatic lifestyle. This statement supports the proposed paleoenvironment of open areas with forest galleries along rivers, swamps and shallow lakes in a dry-humid tropical climate. Also, the presence of *Eunectes* in the Solimões Formation corroborates that the Boidae achieved much of its northernmost distributions by the Middle-Late Miocene. [Resumo originalmente publicado no Livro de Resúmenes do III CLPV, 2008; \*Bolsista PPGGeociências/UFRGS/CNPq]

### **DE VOLTA A ÉDEN: OCORRÊNCIA DE DIDELPHIDAE EM CAVERNA DO MUNICÍPIO DE PAINS (MINAS GERAIS)**

LEONARDO MORATO\*

PPGeo, Depto. Geologia, UFRJ, RJ, [gepaleo@yahoo.com.br](mailto:gepaleo@yahoo.com.br)

FLÁVIO SCALABRINI SENA

Grupo de Extensão e Pesquisas Espeleológicas Guano Speleo, UFMG, MG, [sensomeioambiente@yahoo.com.br](mailto:sensomeioambiente@yahoo.com.br)

A Gruta do Éden (MG-0130) no município de Pains (Província Cárstica do Alto São Francisco, Minas Gerais) é uma caverna calcária de grande importância, devido à sua beleza cênica, dimensões expressivas, presença de espeleotemas raros, curso d'água perene, além de outras características. Entre a comunidade espeleológica, há muito se conhece nessa caverna a presença de um pequeno esqueleto de mamífero, embora esse não tenha ainda sido formalmente identificado. O espécime em questão não foi coletado, se encontrando na superfície de um depósito argiloso, às margens do canal abandonado de drenagem que representa o conduto principal do nível superior da caverna, parcialmente incrustado por escorrimentos calcínicos. A entrada da caverna mais próxima foi produzida

ANEXO M - Resumo do trabalho apresentado durante o XXI Congresso Brasileiro de Paleontologia, ocorrido no período de 13 a 18 de setembro de 2009, Belém, PA.



# **Livro de Resumos**

ISSN 2175-7720



XXI Congresso  
Brasileiro de  
**Paleontologia**

A Paleontologia  
e os eventos globais

Belém Pará Brasil

2009

## Presença de Colubroidea (Squamata, Serpentes) no Quaternário da Província Espeleológica de Ubajara, Estado do Ceará

Annie Schmaltz Hsiou<sup>1,2</sup>, Paulo Victor de Oliveira<sup>1,3</sup> & Celso Lira Ximenes<sup>4</sup>

No Quaternário do Brasil (Pleistoceno final-Holoceno) restos de serpentes Colubroidea foram previamente registradas para os abrigos ou cavernas dos estados da Bahia, Goiás, Minas Gerais e São Paulo, representados por três famílias: Colubridae, Viperidae e Elapidae. Em 1998 e 1999, durante um projeto de diagnóstico espeleológico e paleontológico do Parque Nacional de Ubajara, foram coletadas algumas vértebras de Colubridae e Viperidae em uma caverna calcária da Província Espeleológica de Ubajara, no noroeste do Estado do Ceará, representando novos registros fósseis de répteis para o Quaternário daquele estado. Este material está depositado na coleção de paleontologia do Museu de Pré-História de Itapipoca (MUPHI), no Ceará. A região de Ubajara abriga o maior e mais importante complexo espeleológico do Ceará e sua importância deve-se ao elevado grau de evolução do *carste*, bem como por tratar-se de uma área potencialmente fossilífera ainda pouco explorada. Essa Província Espeleológica é composta por 9 morros calcários que comportam 14 cavernas conhecidas até o presente, sendo que 6 desses morros contendo 10 dessas cavidades estão dentro dos limites do Parque Nacional de Ubajara. A rocha calcária aflorante na região corresponde à Formação Frecheirinha, do Grupo Ubajara, do Neoproterozóico da Bacia do Jaibaras. Essa formação apresenta um contato geológico discordante com a borda leste da Bacia do Parnaíba (Grupo Serra Grande). O material de serpentes foi encontrado na Gruta do Urso Fóssil, localizada no Morro do Pendurado, dentro do parque nacional. A caverna possui 195 m de desenvolvimento e tem grande importância paleontológica, sendo a descoberta mais significativa em seu interior um crânio de *Arctotherium brasiliense* (Carnivora, Ursidae). O material de serpentes foi encontrado em dois pequenos condutos, denominados na topografia da gruta como salão dos blocos abatidos e antessala do urso. O depósito sedimentar neles inseridos é formado por acumulações alóctones, principalmente siliciclásticos, e autóctones, sendo estas compostas por um misto de fragmentos de rocha desprendidos do teto, sedimentos argilosos e precipitações químicas de  $\text{CaCO}_3$ , oriundas da dissolução da rocha calcária, formando capas carbonáticas no solo da caverna, sobre os blocos calcários desmoronados e por vezes sobre peças esqueléticas. Durante a triagem do material de paleovertebrados coletado na caverna, foram identificadas quatro vértebras dorsais médias de Colubridae indeterminados (MUPHI 2565, 2617, 2637 e 2639) e uma vértebra dorsal média de Viperidae, atribuída ao gênero *Crotalus* (MUPHI 2640). Com base na anatomia comparativa, os fósseis são atribuídos aos Colubroidea pela seguinte combinação de caracteres vertebrais: vértebras mais longas do que largas, de forma delicada; zigofene delgada; processo espinhoso estreito e delgado; paradiafófises diferenciadas; foramina paracotilares geralmente presentes; e processo parazigapofiseal bem desenvolvido. A grande maioria dos táxons de Colubridae e Viperidae fósseis encontrados no Quaternário do Brasil, estão representados por formas atuais, sugerindo pouca mudança significativa na composição taxonômica na fauna de serpentes nesta época. Apoio: CNPq, Projeto Universal.

<sup>1</sup>Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Seção de Paleontologia, Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Rua Dr. Salvador França, 1427, 90690-000, Porto Alegre, RS, Brasil.

<sup>2</sup>Bolsista de Doutorado CNPq.

<sup>3</sup>Bolsista CAPES.

<sup>4</sup>Museu de Pré-história de Itapipoca (MUPHI), Avenida Anastácio Braga, 349 - Centro - 62500-000, Itapipoca, CE, Brasil.



ANEXO N - Resumo do trabalho apresentado durante o XXI Congresso Brasileiro de Paleontologia, ocorrido no período de 13 a 18 de setembro de 2009, Belém, PA.

## First record of **Madtsiidae (Serpentes)** from the **Middle Cretaceous (Albian-Early Cenomanian)** of **Brazil**

Annie Schmaltz Hsiou<sup>1,2</sup>, Ronny A. B. Santos<sup>3,4,5</sup> & Manuel Alfredo Medeiros<sup>4,5</sup>

The extinct family Madtsiidae (Late Cretaceous-Pleistocene) includes fossils mainly known by vertebral remains, although there are additional records of cranial elements in the Paleogenous and Neogenous of Australia. There are several works about the systematic position of Matsoiidae. For many times the group was considered as being a Boidae, a lineage of very primitive snakes, or a basal alethinophidian monophyletic group. Recently, new hypothesis was proposed considering Madtsiidae as archaic, non-alethinophidian snakes, or even belonging the extant clade Macrostromata. South American (Madtsiidae?) fossils are represented in the Late Cretaceous of Argentina (Los Alamitos Formation) by three genera (*Rionegrophis*, *Alamitophis* and *Patagoniophis*) with four species, all of them consisting of isolated trunk vertebrae, also reported for the Late Cretaceous of Bolivia (undetermined fragments). In the Paleogenous, the family is present in the Early Paleocene of Argentina (Rio Chico Formation) and Early Eocene of Brazil (Itaboraí Basin), represented by *Madtsoia*. Here we report the first Middle Cretaceous vertebral remains of Madtsiidae, collected in Falésia do Simito and Laje do Coringa fossiliferous sites, Cajual Island (early Cenomanian deposits of the Alcântara Formation, Itapecuru Group), northeastern Brazil. The material is housed at Centro de Pesquisa de História Natural e Arqueologia do Maranhão (CPHNAMA), in São Luiz, Maranhão State, and consists of two small isolated trunk vertebrae, probably belonging to the middle (VT-1222) and posterior (VT-1116) trunk region. The fossils are assigned to Madtsiidae by the following combination of characters: middle and posterior trunk vertebrae with moderately or well developed haemal keel; paracotylar and parazygantral foramina present; prezygapophyseal processes absent; and diapophyses relatively wide, exceeding the width across the prezygapophyses at least in posterior trunk vertebrae. This is the oldest Brazilian snake and the oldest South American record for the family Madtsiidae.

<sup>1</sup>Programa em Pós-graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Seção de Paleontologia, Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Rua Dr. Salvador França, 1427, 90690-000, Porto Alegre, RS, Brasil.

<sup>2</sup>Bolsista de Doutorado CNPq.

<sup>3</sup>Bolsista em aperfeiçoamento FAPEMA.

<sup>4</sup>Centro de Pesquisa de História Natural e Arqueologia do Maranhão, Rua do Giz, 59 - Praia Grande - 65010-680, Centro Histórico de São Luís, São Luís, MA, Brasil.

<sup>5</sup>Departamento de Biologia, Centro de Ciências Biológicas e da Saúde, Universidade Federal do Maranhão (UFMA), Avenida dos Portugueses, s/n<sup>o</sup>, Campus Universitário do Bacanga, 65085-580, São Luis, MA, Brasil.



ANEXO O - Resumo do trabalho apresentado durante o XXI Congresso Brasileiro de Paleontologia, ocorrido no período de 13 a 18 de setembro de 2009, Belém, PA.

## **Análise tafonômica de Testudines, Mioceno Superior do Alto Juruá, Acre**

Janderson de Oliveira Gomes<sup>1</sup>, Juliana Souza Ferreira<sup>1,2</sup>, Karen Adami Rodrigues<sup>1</sup>, Francisco Ricardo Negri<sup>3</sup>, Annie Schmaltz Hsiou<sup>4</sup> & Nei Ahrens Haag<sup>1</sup>

Recentemente, estudos na Formação Solimões e mais especificamente no Estado do Acre, possibilitaram o estabelecimento de novos modelos geológicos que estão proporcionando um melhor entendimento da paleontologia regional. Sobre os fósseis, os vertebrados têm sido os mais estudados, sendo eles atribuídos a idade Mioceno superior. A Bacia do Acre destaca-se por apresentar um rico registro fóssil que inclui uma alta diversidade de répteis, que inclui grandes crocodilomorfos e tartarugas. As espécies fósseis de tartarugas coletadas nesta região correspondem na sua maioria, aos aquáticos Podocnemididae e Chelidae, além da ocorrência dos terrestres Testudinidae. Chelídeos estão representados por duas espécies do gênero *Chelus* (*C. lewisi* e *C. colombianus*), além de restos indeterminados. Os Podocnemididae foram atribuídos a dois gêneros, *Podocnemis* (*P. negrii*) e *Stupendemys* (*S. souzai* e *S. geographicus*), com alguns registros adicionais, cujas atribuições taxonômicas ainda continuam incertas. Trabalhos de campo recentemente realizados no Alto Rio Juruá contribuíram com mais informações sobre a diversidade de espécies, bem como estudos sobre processos tafonômicos inéditos para os Testudines fósseis da Formação Solimões. A localidade fossilífera Fazenda Paraguá, descoberta durante a expedição de 2008, na Reserva Extrativista do Alto Juruá, registra uma diversificada paleofauna bem preservada. Esta localidade caracteriza-se pela presença de uma variedade de fósseis, entre eles, dentes de crocodilianos, fragmentos de ossos longos (*in situ*), fragmentos de cintura pélvica(?), placas de Gliptodontidae, Astrapotheria, dentes de *Lepidosiren*(?), mandíbula de Toxodontidae, Testudines (*in situ*) e troncos de vegetais rolados. O estudo tafonômico do material coletado, resultou na identificação de um evento inédito na região, pela presença de uma assembléia fossilífera encontrada no nível onde estão dispostos plastrão e carapaça, depositados em posição de linha de praia sob mesma orientação de soterramento, considerando-se conservação *in situ*. Os sedimentos aflorantes indicam uma associação de baixa energia, composta por argila verde a cinza-esverdeada, cujos sedimentos exibem finas laminações, que são atribuídas a um ambiente flúvio-lacustre-palustre. Os fósseis foram encontrados em ritimito síltico-argiloso, sugerindo que a morte ocorreu na planície de inundação adjacente a um canal fluvial. A desarticulação dos esqueletos indica que os mesmos sofreram pouco transporte antes de serem soterrados. Na análise tafonômica de Testudines, foram observadas a posição de soterramento, os sedimentos, o tipo de fossilização, a disposição dos indivíduos no paleoambiente e a fauna associada. Eventos de soterramento rápido de alta energia são explicados pela tafonomia devido a observação de inversão de concavidade de estruturas do esqueleto. Pela análise, os Testudines sofreram soterramento rápido, sendo preservados em posição de vida. No entanto, observa-se que durante o evento todos os indivíduos tiveram sua posição invertida, ou seja, carapaça voltada para baixo, na mesma direção e posição. Apoio: CNPq, Petrobras.

<sup>1</sup>Laboratório de Paleontologia, Centro Multidisciplinar, Universidade Federal do Acre (UFAC), Campus Floresta, Cruzeiro do Sul, Acre, Brasil.

<sup>2</sup>Bolsista PIBIC.

<sup>3</sup>Laboratório de Paleontologia, Universidade Federal do Pará (UFPA), Campus Altamira, Altamira, Pará, Brasil.

<sup>4</sup>Programa de Pós-graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Seção de Paleontologia, Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Rua Dr. Salvador França, 1427 - Jardim Botânico - 90690-000, Porto Alegre, RS, Brasil.



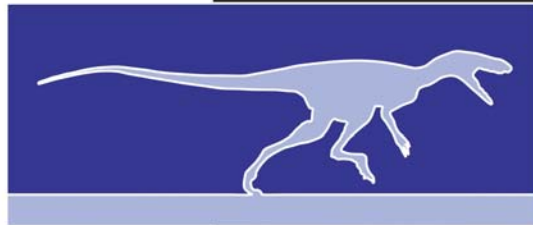
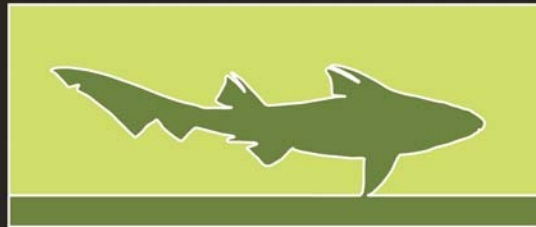
ANEXO P - Resumo do trabalho apresentado durante o VI Simpósio Brasileiro de Paleontologia, ocorrido no período de 28 a 30 de maio de 2008, Riberão Preto, SP.



# ***Paleontologia em Destaque***

Boletim Informativo da Sociedade Brasileira de Paleontologia

Edição Especial - Maio/2008



**VI Simpósio Brasileiro de  
Paleontologia de Vertebrados**

## **Boletim de Resumos**

**EDITORES**

Max C. Langer

Jonathas S. Bittencourt

Mariela C. Castro



dorsal half; transverse foramen of atlas positioned at an intermediate distance from the neural canal; head of the femur proximally oriented; great trochanter of femur laterally oriented; and wide transverse diameter of the proximal end of the tibia-fibula. This result contradicts the previous tentative allocation of *Pachyarmatherium* within Glyptodontidae, and indicates that the glyptodont-like characters of carapace and osteoderms (thick osteoderms and lack of movable bands) of *Pachyarmatherium* are homoplasies shared with glyptodonts. Moreover, the morphological evidence from the external ornamentation of osteoderms does not offer support for the placement of *Pachyarmatherium* within Glyptatelinae, because the only feature shared by glyptateline genera (*Glyptatelus*, *Clypeotherium*, and *Neoglyptatelus*) and *Pachyarmatherium* – posterior displacement of the central figure – is also present in armadillos (e.g. *Dasypus*).

### Sítio Cerro da Tapera, uma nova localidade fossilífera para o Pleistoceno do Rio Grande do Sul, Brasil

**Ana Maria Ribeiro**<sup>1</sup>

*ana.ribeiro@fzb.rs.gov.br*

**Átila Augusto Stock Da-Rosa**<sup>2</sup>

*atiladarosa@yahoo.com*

**Carolina Saldanha Scherer**<sup>1,3</sup>

*carolina\_scherer@yahoo.com.br*

**Annie Schmaltz Hsiou**<sup>1,3</sup>

*anniehsiou@gmail.com*

**Vanessa Gregis Pitana**<sup>1</sup>

*gregisva@gmail.com*

<sup>1</sup> Seção de Paleontologia, Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do RS. Porto Alegre-RS

<sup>2</sup> Laboratório de Estratigrafia e Paleobiologia, Universidade Federal de Santa Maria. Santa Maria-RS

<sup>3</sup> PPG Geociências, UFRGS; Bolsista CNPq. Porto Alegre-RS

Os vertebrados fósseis pleistocênicos no Estado do Rio Grande do Sul (RS) são encontrados em várias localidades, principalmente na sua Região Oeste, com um predomínio dos estudos sobre a geologia dos depósitos, a sistemática e paleoautoecologia dos fósseis aí coletados. Nesta porção do RS foi descoberta recentemente uma nova localidade contendo fósseis de vertebrados, em trabalho de campo na região da campanha do RS. O citado afloramento, denominado Cerro da Tapera, localiza-se no Município de Quaraí, à margem direita do Rio Quaraí, cerca de 200 metros a jusante da desembocadura do Arroio Cati no supracitado rio, sob



coordenadas 30°50'70"S e 56°28'89"O. Os depósitos são tipicamente fluviais, apresentando várias camadas (A a I, de cima para baixo) intercaladas de arenitos finos a médios e lamitos marrons. Um perfil composto compreende os níveis: A) lamito maciço marrom, com nódulos carbonáticos no topo, espessura 1,5 m; B) lente com espessura máxima de 0,5 m de arenito médio, marrom claro, não argiloso, com estratificação cruzada acanalada; C) lamito maciço marrom, sem nódulos carbonáticos; D) camada de espessura média de 0,8 m de arenito médio a fino, algo argiloso, localizadamente ferruginoso, com estratificação cruzada acanalada; E) lamito marrom maciço; F) lente de 0,2 m de espessura de arenito fino, marrom a cinza esverdeado, com traços de estratificação cruzada acanalada; G) lamito maciço marrom; H) camada de espessura média de 0,8 m de arenito fino argiloso, conglomerático na base, localizadamente ferruginoso, com estratificação cruzada acanalada; I) nível de lamito marrom na base do afloramento, ao nível do rio. Foram retiradas amostras para datação por termoluminescência de dois níveis (B e D) de areia média, um superior (B, lente) e um inferior (D) próximo ao limite com o nível de lamito (E), sendo possivelmente este o nível fossilífero. As idades obtidas de  $11.000 \pm 2.000$  anos AP para o nível B e de  $13.000 \pm 2.150$  anos AP para o nível D sugerem uma sedimentação relativamente contínua, com curto espaço de tempo entre as camadas analisadas. O alto grau de imprecisão nas datações aponta, contudo, para a necessidade de cautela e de maiores esforços de datação e correlação. Até o momento foram identificados apenas um osteodermo de *Propraopus grandis* e um fragmento de galhada direita de *Morenelaphus* sp., além de alguns espécimes ainda indeterminados. Estes fósseis foram coletados de forma rolada na margem do rio, pelo que se supõem serem provenientes do nível lamítico citado anteriormente. *Propraopus grandis* e *Morenelaphus* são também encontrados em outras localidades pleistocênicas como as que ocorrem ao longo do Arroio Touro Passo (Município de Uruguaiana) e Sanga da Cruz (Município de Alegrete), cujos níveis apresentaram sedimentos com idades bastante similares. De acordo com as idades apresentadas e os fósseis encontrados, pode-se sugerir uma correlação com a Idade Lujanense, proposta para a região pampeana da Argentina. Novos trabalhos de campo são necessários a fim de intensificar a coleta de material, bem como ampliar o conhecimento sobre a geologia dos depósitos, e assim realizar maiores trabalhos com relação ao tipo de paleoambiente presente na época de deposição destas rochas. [Este trabalho contou com apoio da FAPERGS Projeto PROAPP nº 0413804].



ANEXO Q – Página inicial do manuscrito publicado intitulado “Primeiro registro de *Caiman* (Crocodylia, Alligatoridae) para o Pleistoceno do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil” no periódico *GAEA*.

# Primeiro registro de *Caiman* (Crocodylia, Alligatoridae) para o Pleistoceno do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil

Annie Schmaltz Hsiou

Programa de Pós-Graduação em Geociências, UFRGS e Museu de Ciências Naturais, FZB-RS, Av. Salvador França, 1427, 90690-000, Porto Alegre, Brasil. anniesiou@gmail.com

Daniel Costa Fortier

Programa de Pós-Graduação em Geociências, UFRGS, Av. Bento Gonçalves, 9500, 91509-900, Porto Alegre, RS, Brasil. daniel.fortier@ufrgs.br

## ABSTRACT

FIRST RECORD OF *CAIMAN* (CROCODYLIA, ALLIGATORIDAE) FROM THE PLEISTOCENE OF RIO GRANDE DO SUL STATE, BRAZIL. A first record of Alligatoridae reptiles is made to the coastal plain deposits from Rio Grande do Sul State, in southern Brazil. The fossil bone represents a part of a left premaxilla and is probably related to the lagoon sediments of the Barrier-Lagoon System III, considered to be formed at 120 ka and exposed at Hermenegildo Beach, Santa Vitória do Palmar city. In spite of its incomplete preservation, the comparison with modern specimens and other elements of the family from South America suggests its relation with the modern genus *Caiman*.

**Key-words:** Alligatoridae, *Caiman*, Pleistocene, Coastal Plain, Rio Grande do Sul, Brazil.

## RESUMO

A presença de répteis da família Alligatoridae é registrada pela primeira vez em depósitos da Planície Costeira do Rio Grande do Sul. O fóssil, representado por um fragmento incompleto de pré-maxila esquerda, foi identificado entre o material depositado na praia do Balneário Hermenegildo, em Santa Vitória do Palmar, com provável origem a partir dos níveis lagunares do Sistema Laguna-Barreira III, datados como correspondendo a 120 ka. Apesar de seu caráter incompleto, a comparação com formas recentes e com outros elementos da família para a América do Sul permite associá-lo ao gênero *Caiman*.

**Palavras chaves:** Alligatoridae, *Caiman*, Pleistoceno, Planície Costeira, Rio Grande do Sul, Brasil.

## INTRODUÇÃO

A Planície Costeira do Rio Grande do Sul (PCRS), uma ampla faixa de areias e lagoas, com cerca de 620 km, é a mais extensa do Brasil e cobre todo leste do Estado do Rio Grande do Sul (RS) (Figura 1). Villwok e Tomazelli (1995) e Tomazelli e Villwok (2000, 2005) reconheceram aí cinco sistemas, um de leques aluviais e quatro de lagoas-barreiras, estabelecidos em ordem decrescente de idade como SLB I, II, III e IV, e formados nos últimos 400 ka. Os fósseis gerados durante a deposição dos sistemas mais antigos costumam ser encontrados dispersos na atual linha de praia, como resultado dos processos

hidrodinâmicos atuais que transportam e depositam o material erodido de várias áreas-fonte da plataforma interna.

Os fragmentos ósseos de vertebrados encontrados na PCRS têm sido apontados como pertencentes ao SLB III, mais especificamente à Laguna III, um complexo de ambientes deposicionais na região de retrobarreira, constituído por arenitos imaturos de granulometria fina a siltico-argilosa, pobremente selecionados, de coloração creme, com laminação plano-paralela e freqüentemente incluindo concreções carbonáticas ferruginosas (Villwok e Tomazelli, 1995; Buchmann, 2002). Os depósitos arenosos correspondentes à Barreira III teriam sido formados durante o

último período interglacial do Pleistoceno, em ambiente costeiro praial e marinho raso, sendo recobertos por depósitos eólicos (Tomazelli e Villwok, 1996, 2000). Entre seu conteúdo fóssil foram identificadas numerosas conchas de moluscos e restos de vertebrados (Buchmann, 2002; Lopes *et al.*, 2005) e estruturas sedimentares biogênicas (Gibert *et al.*, 2006). Para Villwok e Tomazelli (1995) e Buchmann (2002), o SLB III teria se depositado aproximadamente a 120 ka, correspondendo à Idade Mamífero Lujanense (Cione e Tonni, 1999).

Entre os vertebrados fósseis pleistocênios provenientes desses depósitos lagunares, os mamíferos são os mais abun-

ANEXO R – Página inicial do manuscrito publicado intitulado “New Teiidae species (Squamata, Scincomorpha) from Late Pleistocene of the Rio Grande do Sul State, Brazil” no periódico *Revista Brasileira de Paleontologia*.

## A NEW TEIIDAE SPECIES (SQUAMATA, SCINCOMORPHA) FROM THE LATE PLEISTOCENE OF RIO GRANDE DO SUL STATE, BRAZIL

ANNIE SCHMALTZ HSIOU

Museu de Ciências Naturais, FZB-RS, Av. Salvador França, 1427, 90690-000, Jardim Botânico, Porto Alegre, RS, Brazil. [anniehsiou@gmail.com](mailto:anniehsiou@gmail.com)

**ABSTRACT** – The fossil record of the Teiidae in South America is restricted almost exclusively to the Cenozoic, with the group mainly represented by *Tupinambis* during Miocene-Holocene times. Currently, this genus includes the largest lizards of the New World as well as the largest members of the family. *Tupinambis uruguaiensis* nov. sp., the first fossil squamate from Rio Grande do Sul State, is represented by a right lower jaw, basicranium, three dorsal vertebrae, and a left radius and ulna of the same individual. The material comes from the Touro Passo Formation, where reptiles were previously represented only by Testudines. The new species shares several characters with the living species of *Tupinambis*, but is distinguished from all them by an articular bone with a deeply concave ventral margin, angular process is more rounded, proportionally larger and projecting beyond the ventral and posterior adjacent limits, and a very protuberant adductor crest so that the lateral articular bone surface is lateroventrally directed.

**Key words:** Squamata, Teiidae, *Tupinambis*, Late Pleistocene, Rio Grande do Sul State, southern Brazil.

**RESUMO** – O registro da família Teiidae na América do Sul é restrito quase que exclusivamente ao Cenozóico e o grupo é principalmente representado por *Tupinambis*, no intervalo Mioceno-Holoceno. Atualmente este gênero inclui os maiores lagartos do Novo Mundo e os maiores membros da família. *Tupinambis uruguaiensis* sp. nov. é o primeiro Squamata registrado para o Pleistoceno final do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. O material inclui uma hemimandíbula direita, basicrânio, três vértebras dorsais, rádio e ulna esquerdos de um mesmo indivíduo, procedentes da Formação Touro Passo, cujos répteis eram antes representados apenas por Testudines. A nova espécie compartilha muitos caracteres das espécies recentes de *Tupinambis*, mas distingue-se de todas elas pelo articular com margem ventral marcadamente côncava; processo angular mais arredondado e proporcionalmente maior, projetando-se para além dos limites ventral e posterior adjacentes; e pela crista adutora muito proeminente, resultando numa face lateral do articular voltada látero-ventralmente.

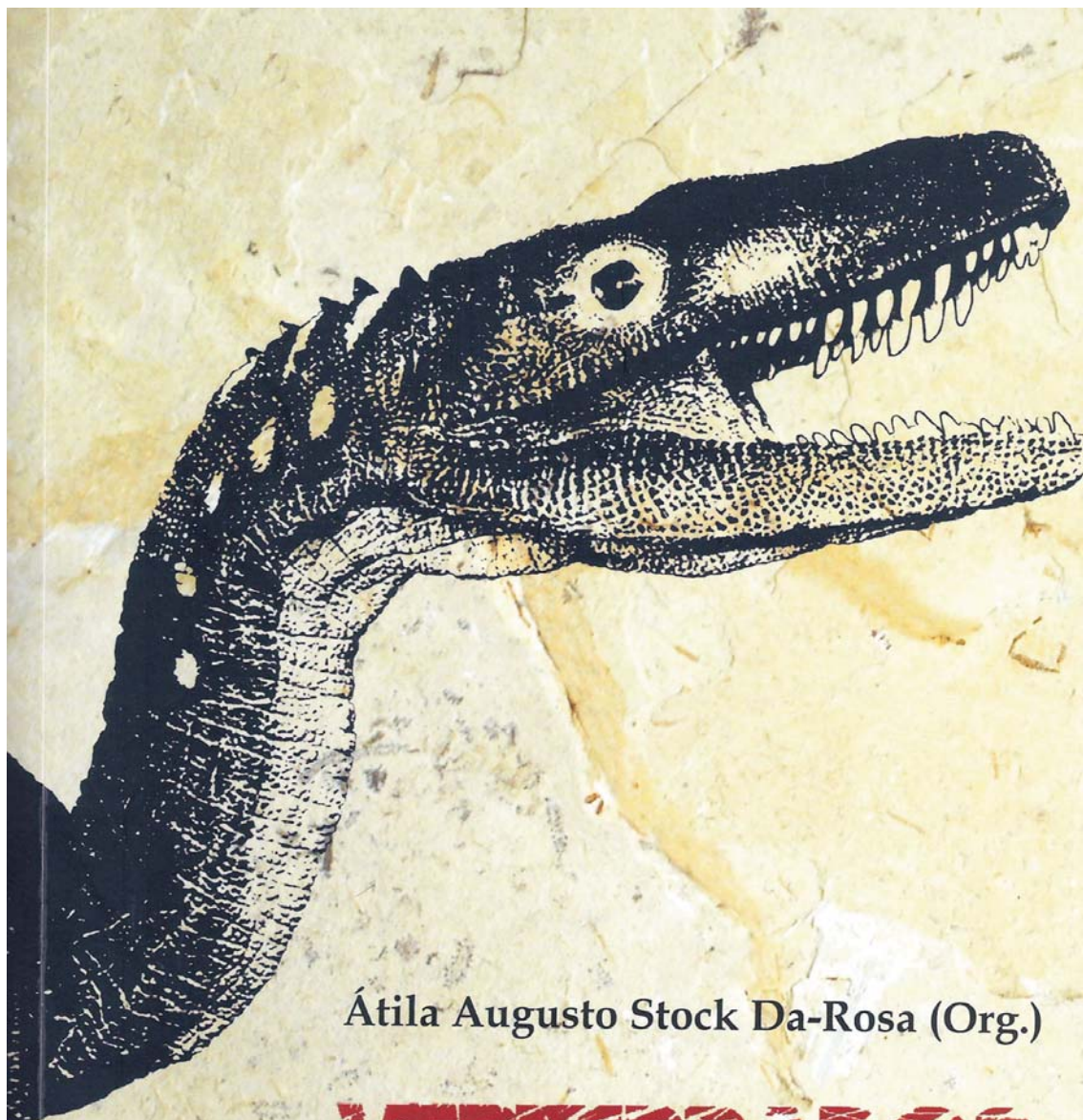
**Palavras-chave:** Squamata, Teiidae, *Tupinambis*, Pleistoceno final, Rio Grande do Sul, sul do Brasil.

### INTRODUCTION

The Family Teiidae, including nine genera, is today widely distributed in South and Central America and Antilles, but has only one genus in North America (Estes, 1983). Estes (1983) recognized two subfamilies: Polyglyphanodontinae (extinct) and Teiinae (Teiini and Tupinambini Presch, 1974a). Later on, Estes *et al.* (1988) raised the Tupinambini to a subfamily (Tupinambinae) that included four genera: *Callopiestes*, *Crocodylurus*, *Dracaena* and *Tupinambis*. Currently, members of Tupinambinae do not occur in North America and apparently are restricted to South America (Sullivan & Estes, 1997). Here, the fossil record is abundant for the Miocene-Holocene interval, where *Tupinambis* predominates, mainly in Argentina (Donadio, 1983, 1984a, Gasparini *et al.*, 1986; Brizuela & Albino, 2004) and Colombia (Estes, 1961, 1983; Sullivan & Estes, 1997). Donadio (1985) proposed the name *Lumbrerasaurus scagliai* for an Eocene

tupinambinae from Argentina, on the basis of the cross section of the teeth and subtle differences in the morphology of the dorsal vertebrae, but this was considered a *nomen dubium* by Sullivan & Estes (1997). Ameghino (1893) described *Diasemosaurus occidentalis* and *Dibolosodon typicus* (Early Miocene of Argentina), relating the first to *Chlamydosaurus* and the second to the Proterosauridae (in Ameghino's manuscript). Later, Báez & Gasparini (1977) and Donadio (1983, 1984b) considered *Diasemosaurus* closely related to *Tupinambis*, whereas Estes (1983) considered *Diasemosaurus* a *nomen dubium*, and *Dibolosodon* as "Lacertilia" *incertae sedis*. Sullivan & Estes (1997) reevaluated the material of Estes (1961, 1983) from the Miocene of Colombia, and together with new materials from La Venta (Middle Miocene), recognized a new tupinambine: *Paradracaena colombiana*. Another tupinambine, *Callopiestes bicuspidatus*, was recognized from the Pliocene of Argentina, so far the only record of the genus for South America (Chani, 1976). In Brazil,

ANEXO S – Página inicial do capítulo do livro publicado intitulado “Capítulo 15 - Répteis e Aves do Pleistoceno do Rio Grande do Sul” no livro *Vertebrados fósseis de Santa Maria e região*.



Átila Augusto Stock Da-Rosa (Org.)

**VERTEBRADOS  
FÓSSEIS DE  
SANTA MARIA  
E REGIÃO**



## Capítulo 15

# Répteis e Aves do Pleistoceno do Estado do Rio Grande do Sul

Annie Schmaltz Hsiou

Programa de Pós-Graduação em Geociências - UFRGS

Dada a diversidade dos temas a serem apresentados, este capítulo está dividido em subitens, que tratam das tartarugas, lagartos, jacarés e aves do Pleistoceno do Estado do Rio Grande do Sul.

### 1. RÉPTEIS

#### 1.1 *Testudines (tartarugas)*

##### 1.1.1 *O que são?*

Os Testudines (tartarugas ou quelônios) são um grupo de répteis muito antigos que apresentam o corpo recoberto por um casco ósseo revestido por um escudo córneo ou, em alguns casos, semelhante a um couro. Além destas características, as tartarugas não apresentam arcos temporais no crânio (tipo anápsido); o osso quadrado é imóvel; a boca não possui dentes, mas apenas um bico córneo, não apresentam o osso esterno e as costelas não se unem ventralmente. Atualmente, são reconhecidas duas subordens: Cryptodira, em que a cabeça e o pescoço encolhem para dentro do casco em forma de "S", e os Pleurodira, que retraem a cabeça e o pescoço curvando-o horizontalmente (ou látero-externamente).

Os Testudines descobriram um modo de vida bem-sucedido desde o Triássico, e pouco se modificaram até os dias de hoje. Como

ANEXO T – Página inicial do capítulo do livro publicado intitulado “O registro fóssil de répteis e aves no Pleistoceno final do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil” no livro *Quaternário do RS: integrando conhecimentos, série Monografias, volume 1, publicação especial da Sociedade Brasileira de Paleontologia.*



# QUATERNÁRIO DO RIO GRANDE DO SUL

INTEGRANDO CONHECIMENTOS

ANA MARIA RIBEIRO  
SORAIA GIRARDI BAUERMANN  
CAROLINA SALDANHA SCHERER  
(ORG.)

MONOGRAFIAS DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE PALEONTOLOGIA

# O REGISTRO FÓSSIL DE RÉPTEIS E AVES NO PLEISTOCENO FINAL DO ESTADO DO RIO GRANDE DO SUL, BRASIL

Annie Schmaltz Hsiou

## ABSTRACT - THE FOSSIL RECORD OF REPTILES AND BIRDS IN THE LATE PLEISTOCENE OF RIO GRANDE DO SUL STATE, BRAZIL

The fossil record of reptiles and birds in the late Pleistocene of Rio Grande do Sul State is scarce and poorly known. The occurrences are mainly restricted to the coastal and western regions of the State. In the west border, the fossil fauna of Touro Passo Creek is relatively diverse, consisting of turtle (Emydidae, Testudinidae and Chelidae), lizard (Teiidae) and bird (Ciconiidae) remains. Only turtles had been identified (Chelidae and Testudinidae) in Quaraí River and Sanga da Cruz. The Coastal Plain presents continental turtles (Emydidae, Testudinidae and Chelidae), sea turtles (Cheloniidae), crocodilians (Alligatoridae) and sea birds (Procellariiformes).

## INTRODUÇÃO

O registro fóssil de répteis e aves no Pleistoceno final do Estado do Rio Grande Sul (RS) é escasso e pouco conhecido, quando comparado com os registros de mamíferos, que são relativamente mais abundantes e estudados (*e.g.* Paula-Couto, 1939a, 1939b, 1940; Souza-Cunha, 1959; Bombin, 1976; Oliveira, 1992, 1996; Rodrigues & Ferigolo, 2004; Rodrigues *et al.*,

2004; Scherer *et al.*, 2007; Gadens-Marcon, 2007). Bombin (1976) apresentou as primeiras referências sobre a ocorrência de répteis (Testudines), alocando os mesmos em uma lista paleofaunística da Formação Touro Passo, porém a presença de alguns táxons ainda não pode ser confirmada. Nos últimos anos, estudos sistemáticos de répteis e aves reportaram novos registros para o Pleistoceno final do RS (Ribeiro *et al.*, 1995; Maciel *et al.*, 1996; Lopes *et al.*, 2006; Hsiou, 2006, 2007; Hsiou & Ferigolo, 2006; Hsiou & Fortier, 2007).

Os répteis e as aves do Pleistoceno final do RS estão concentrados em sua grande maioria nas regiões oeste e costeira. Na região oeste, nas imediações dos Arroio Touro Passo (Município de Uruguaiana) e Rio Quaraí (entre os Municípios de Barra do Quaraí e Uruguaiana) a fauna fóssil é relativamente diversa, enquanto os fósseis encontrados na Planície Costeira do RS (PCRS) são ainda pouco conhecidos. O objetivo desta contribuição é apresentar o estado atual do conhecimento de répteis e aves fósseis no Pleistoceno final do RS, Brasil.

**Abreviaturas.** LGP-A, Laboratório de Geologia e Paleontologia-Aves, Universidade Federal de Rio Grande (FURG); MCN/FZBRS, Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul MCN-PV, Coleção de Paleovertebrados da Seção de

ANEXO U – Página inicial do capítulo do livro publicado intitulado “Atividades educacionais na Seção de Paleontologia do Museu de Ciências Naturais, Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul” no livro *Paleontologia: Cenários da Vida*.



# Paleontologia: Cenários de Vida



## Editores:

Ismar de Souza Carvalho

Rita de Cassia Tardin Cassab

Cibele Schwanke

Marcelo de Araujo Carvalho

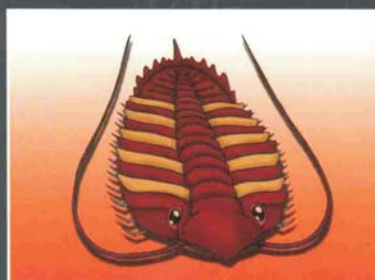
Antonio Carlos Sequeira Fernandes

Maria Antonieta da Conceição Rodrigues

Marise Sardenberg Salgado de Carvalho

Mitsuru Arai

Maria Emília Queiroz Oliveira



## Volume 2

PATROCÍNIO:



# ATIVIDADES EDUCACIONAIS NA SEÇÃO DE PALEONTOLOGIA DO MUSEU DE CIÊNCIAS NATURAIS, FUNDAÇÃO ZOOBOTÂNICA DO RIO GRANDE DO SUL

## EDUCATIONAL ACTIVITIES AT THE SEÇÃO DE PALEONTOLOGIA OF THE MUSEU DE CIÊNCIAS NATURAIS, FUNDAÇÃO ZOOBOTÂNICA DO RIO GRANDE DO SUL

Ana Maria Ribeiro<sup>1</sup>, Jorge Ferigolo<sup>1</sup>, Patrícia Hadler Rodrigues<sup>1,2</sup>, Carolina Saldanha Scherer<sup>1,2</sup>, Annie Schmaltz Hsiou<sup>1,2</sup> & Maria Alice Matusiak<sup>1</sup>

<sup>1</sup>MCN/FZBRS, Av. Dr. Salvador França, 1427, Jardim Botânico, Porto Alegre, RS, CEP 90690-000

<sup>2</sup>Programa de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Bolsista CNPq

E-mail: ana.ribeiro@fzb.rs.gov.br

### RESUMO

---

Para responder às solicitações das escolas públicas e privadas e da comunidade em geral, foram desenvolvidos na Seção de Paleontologia, dois subprojetos de Educação. O primeiro, “Vertebrados fósseis do Rio Grande do Sul”, um “kit” de réplicas de fósseis para empréstimo às escolas, é parte do Projeto “Preparação de vertebrados fósseis, confecção de moldes/cópias e reconstituições para formar coleções didáticas (Ensino Fundamental e Médio) e intercâmbio interinstitucional”. O segundo, “Introdução à Paleontologia: Conhecendo a Flora e Fauna fóssil do Rio Grande do Sul”, trata-se de uma oficina para alunos de Biologia, História e Geografia, e para professores de Ensino Fundamental e Médio. Estes dois subprojetos objetivam promover o ensino elementar em Paleontologia nas escolas, bem como dar a conhecer a importância do patrimônio fossilífero do Estado do RS.

**Palavras-chave:** educação ambiental, kit didático, oficina de Paleontologia, patrimônio fossilífero

### ABSTRACT

---

To account for postulations of private and public schools, as well as the request of the community in general, there were developed at the Seção de Paleontologia, two education sub-projects. The first, “Vertebrados fósseis do Rio Grande do Sul”, a kit of fossil casts for loan to the schools, belongs to the Project “Preparação de vertebrados fósseis, confecção de moldes/cópias e reconstituições para formar coleções didáticas (Ensino Fundamental e Médio) e intercâmbio interinstitucional”. The second, “Introdução à Paleontologia: Conhecendo a Flora e Fauna fóssil do Rio Grande do Sul”, a workshop for students of Biology, History and Geography and elementary and secondary school professors. These two sub-projects pretend to promote the elementary education in Paleontology at the schools as well as the preciousness of the fossil patrimony of RS State.

**Key-words:** environment education, didactic kit, workshop of paleontology, fossil patrimony