

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

**PRIMEIRO REGISTRO DE TEIIDAE (SQUAMATA, LACERTILIA)
PARA O PLEISTOCENO SUPERIOR DO ESTADO DO RIO GRANDE
DO SUL, BRASIL**

ANNIE SCHMALTZ HSIU

**ORIENTADOR: Jorge Ferigolo
CO-ORIENTADORA: Lígia Krause**

Porto Alegre – 2006

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

**PRIMEIRO REGISTRO DE TEIIDAE (SQUAMATA, LACERTILIA)
PARA O PLEISTOCENO SUPERIOR DO ESTADO DO RIO GRANDE
DO SUL, BRASIL**

ANNIE SCHMALTZ HSIUO

**ORIENTADOR: JORGE FERIGOLO
CO-ORIENTADORA: LÍGIA KRAUSE**

**BANCA EXAMINADORA: Prof. Dr. Cesar Leandro Schultz
Prof. Dr. Hussam Zaher
Prof. Dr. Márcio Borges Martins**

**Dissertação de Mestrado apresentada
como requisito para obtenção do
Título de Mestre em Geociências.**

Porto Alegre – 2006

AGRADECIMENTOS

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo auxílio financeiro recebido sob forma de Bolsa de Mestrado.

A Universidade Federal do Rio Grande do Sul e ao Programa de Pós-Graduação em Geociências.

A Presidência da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul e à Direção do Museu de Ciências Naturais da FZB-RS, por fornecerem toda a infra-estrutura necessária para a realização deste trabalho.

Ao professor Dr. Jorge Ferigolo, pelas inegáveis qualidades de orientador e pesquisador, e por toda sua amizade.

A professora Dra. Lígia Krause, pela co-orientação e principalmente por ter me fornecido toda a base inicial sobre os Teiidae.

A Dra. Erica Helena Backup do MCN-FZB/RS, pelas inúmeras sugestões e discussões pertinentes acerca da sistemática e taxonomia empregada nesta dissertação.

Ao Dr. Márcio Borges Martins do MCN-FZB/RS, pela atenção dispensada e pela orientação em relação aos Teiidae recentes.

Ao Dr. Thales de Lema do Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (MCT-PUCRS), por disponibilizar as bibliografias referentes aos Squamata.

Ao Dr. Marcos Di Bernardo, do Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul (MCT-PUCRS), pelo empréstimo de material osteológico de *Tupinambis meriana*.

A Moema Leitão Araújo e Maria Lúcia Machado Alves, do Núcleo de Ofidiologia de Porto Alegre (NOPA, MCN-FZB/RS), pelo empréstimo de material osteológico de *Tupinambis merianae*.

Ao Dr. Hussam Zaher pela autorização para examinar o material osteológico de Teiidae da Coleção de Herpetologia do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP) sob o auxílio de sua estudante de mestrado Tatiana Camolez.

A Seção de Geoprocessamento do MCN-FZB/RS, especialmente ao Ricardo Aranha Ramos e Antônio Seggiaro, pelas sugestões e confecção dos mapas.

Ao Luis Flávio Lopes da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), pela fotografia do material.

Ao Santiago Brizuela por bibliografia referente aos Teiidae fósseis da América do Sul.

Aos bibliotecários do MCN-FZB/RS, PUCRS e UFRGS.

Aos amigos da Secretaria do PPGGeociências da UFRGS, Roberto e Denise, pelo auxílio durante o curso.

Ao Luciano Maciel pela coleta do material no Arroio Touro Passo.

As colegas da Seção de Paleontologia do MCN-FZB/RS, Carolina Scherer, Ana Maria Ribeiro, Patrícia Hadler, Maria Alice Matuziak, Elisete Holanda, Ednair Nascimento, Gabrielle Gadens e Vanessa Gregis Pitana, por serem praticamente a minha segunda família, e pelos momentos agradáveis e valiosas sugestões levadas em consideração neste trabalho. A Carolina também pelo auxílio com as bibliografias referentes à Formação Touro Passo e a Ana Maria pela atenção e auxílio durante o curso.

Aos meus colegas de mestrado do Programa de Pós-Graduação em Geociências da UFRGS, Téo Veiga pelas ilustrações deste trabalho, e ao Leonardo Morato pelas inúmeras sugestões e discussões pertinentes.

Ao meu grande amigo Carlo Campos Peserico, por todo seu apoio, compreensão, paciência e amizade para comigo, durante os momentos finais e definitivos deste trabalho.

A Grasielle Schmaltz, minha prima, que se tornou uma grande amiga.

A conclusão deste trabalho não seria possível sem o apoio da minha família, especialmente minha mãe, meu pai, minha irmã e meu padrasto, por sempre acreditarem e apoiarem meus estudos e escolha profissional.

Finalmente, agradeço a todos aqueles que auxiliaram direta e indiretamente na concretização deste trabalho.

RESUMO

Este trabalho trata do primeiro Squamata (Lacertilia, Teiidae) do Pleistoceno superior do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil, e atribuído ao gênero *Tupinambis*. O material (MCN-PV 2184) é uma hemimandíbula direita, basicrânio, três vértebras dorsais, rádio e ulna esquerdos de um mesmo indivíduo, e provém da Formação Touro Passo, cujos répteis eram antes representados apenas por Testudines. O espécime apresenta as sinapomorfias dos Teiidae e muitas características das espécies recentes de *Tupinambis*, mas distingue-se pelo maior tamanho e pelos seguintes caracteres: tubérculo basal mais horizontalizado, dentário e esplenial muito altos, coronóide relativamente baixo, articular com margem ventral marcadamente côncava, e crista adutora muito proeminente, pelo que a face lateral do articular está voltada látero-ventralmente.

Palavras chaves: Squamata, Teiidae, *Tupinambis*, Pleistoceno superior, Estado do Rio Grande do Sul, Brasil.

ABSTRACT

This work deals with the first Squamata (Lacertilia, Teiidae) from the Upper Pleistocene of Rio Grande do Sul State, Brazil, assigned to the genus *Tupinambis*. The material (MCN-PV 2184) is a right lower jaw, basicranium, three dorsal vertebrae, left radio and ulna of the same individual, from Touro Passo Formation where reptiles were before represented only by Testudines. The specimen presents the synapomorphies of Teiidae and several characteristics of living species of *Tupinambis*, but is distinct by its larger size and the following characters: basal tubera horizontalized, very tall dentary and splenial bones, coronoid relatively low, articular bone with a deeply concave ventral margin, and adductor crest very protuberant, so that the lateral articular bone surface is lateroventrally directed.

Key words: Squamata, Teiidae, *Tupinambis*, Upper Pleistocene, Rio Grande do Sul State, Brazil.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	9
1.1 Os Squamata Opper, 1811	9
1.2 Os Teiidae Gray, 1827	10
1.3 O gênero <i>Tupinambis</i>	15
2 A FORMAÇÃO TOURO PASSO	18
2.1 Geologia	18
2.2 Paleontologia	21
3 MATERIAL E MÉTODOS	23
3.1 Material	23
3.2 Métodos	24
4 SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA	29
5 DESCRIÇÃO	30
6 DISCUSSÃO	43
7 CONCLUSÕES	48
8 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	49
ANEXOS	61

1 INTRODUÇÃO

1.1 Os Squamata Opperl, 1811

Os Squamata são usualmente considerados uma ordem (ROMER, 1968) ou uma super-ordem (RAGE, 1984) de Lepidosauria compreendendo as subordens ou ordens: Amphisbaenia, Serpentes e Lacertilia. De acordo com ESTES *et al.* (1988) os Squamata podem ser diagnosticados com base em mais de setenta caracteres derivados, principalmente osteológicos e musculares.

O registro fóssil de Squamata sul-americanos estende-se desde o Cretáceo ao Pleistoceno, procedentes de localidades do Brasil, Argentina, Bolívia, Chile, Peru, Equador, Colômbia e Venezuela (ALBINO, 1994, 1996). Os mais antigos (Cretáceo) são do Brasil (ESTES & PRICE, 1973; BONFIM, JR. & MARQUES, 1997; EVANS & YABUMOTO, 1998), Argentina (WOODWARD, 1901; ESTES *et al.*, 1970; APESTEGUÍA *et al.*, 2005) e Chile (VALENCIA *et al.*, 1990), sendo que as três subordens supra-citadas são registradas para este continente.

O registro fóssil de Lacertilia na América do Sul é bastante escasso e muito fragmentário, basicamente constituído por mandíbulas e maxilares. A maioria é da Argentina, Brasil, Colômbia, Bolívia, Chile e Equador (ALBINO, 1994, 1996). Atualmente, estão presentes na América do Sul seis grupos de lagartos: Anguidae, Gymnophthalmidae, Iguania, Gekkonidae, Scincidae e Teiidae, apenas os dois primeiros sem registro fóssil (ALBINO, 1996) no continente.

1.2 Os Teiidae Gray 1827

Esta família foi dividida por BOULENGER (1885) em quatro grupos (I–IV) baseado nas escamas da região nasal. O grupo I foi posteriormente chamado de "macroteídeos" e o grupo II de "microteídeos". De acordo com esse autor, os macroteídeos diferem dos microteídeos em apresentarem um lâmina nasal anterior não separada pelas escamas fronto-nasais, membros desenvolvidos, e como o próprio nome indica, são formas de tamanho médio a grande. MACLEAN (1974) reconheceu esses dois grupos como sendo duas subfamílias separadas (Teiinae e Gymnophthalminae). ESTES (1983) e PRESCH (1983) independentemente, classificaram os dois grupos em famílias. "Teiidae" (*sensu stricto*) como usado no trabalho de BOULENGER (1885), é o grupo I (macroteídeos) que inclui os gêneros *Ameiva*, *Callopietes*, *Cnemidophorus*, *Crocodylurus*, *Dicrodon*, *Dracaena*, *Kentropix*, *Teius* e *Tupinambis*, de acordo com ESTES (1983) e PRESCH (1983).

Os Teiidae são em geral considerados como um grupo monofilético. Porém, segundo SULLIVAN & ESTES (1997) as relações entre os táxons recentes e extintos da família não estão ainda bem esclarecidas e uma revisão rigorosa é necessária. Muitos táxons recentes são propostos com base em caracteres (como morfologia das escamas) que impossibilitam a comparação com os táxons extintos, além de faltar uma caracterização osteológica mais adequada para os táxons recentes.

Segundo ESTES (1983), duas subfamílias seriam válidas, Polyglyphanodontinae (extinta) e Teiinae (esta incluindo os Teiini e Tupinambini de PRESCH 1974a). Posteriormente, ESTES *et al.* (1988) elevaram os Tupinambini ao nível de subfamília: Tupinambinae. DENTON & O'NEILL (1995) propuseram os Chamopsiinae

para o Cretáceo superior da América do Norte. Contudo, SULLIVAN & ESTES (1997) consideram este táxon não justificável, pelo fato de DENTON & O'NEILL (1995) terem apresentado apenas duas sinapomorfias, dentes longitudinalmente estriados e fossa parietal anteriormente deslocada. Dentes estriados são encontrados também em *Paradracaena* e outros lagartos e a posição da fossa parietal não é conhecida com certeza para todos os representantes da família (SULLIVAN & ESTES, 1997). Como será visto adiante (vide Descrição), também *Tupinambis* apresenta dentes estriados.

ESTES *et al.* (1988) listaram quatorze sinapomorfias para a família Teiidae, entre as quais apenas algumas são esqueléticas e assim aplicáveis aos fósseis: substituição dentária com desenvolvimento de cavidades subcirculares nas bases dos dentes; extensivo depósito de cimento na base dos dentes; vomer alongado, alcançando o pterigóide; esplênico hipertrofiado, estendendo-se anteriormente em direção à sínfise.

A família Teiidae é hoje amplamente distribuída na América do Sul e Central, com apenas um único gênero (*Cnemidophorus*) na América do Norte (ESTES, 1983; PIANKA & VITT, 2003). São reconhecidos nove gêneros: *Ameiva*, *Callopistes*, *Cnemidophorus*, *Crocodylurus*, *Dicrodon*, *Dracaena*, *Kentropyx*, *Teius*, e *Tupinambis* (PRESCH, 1974a). A diversidade varia muito dentro dos diferentes gêneros desta família. Enquanto alguns têm um grande número de espécies (e.g., *Cnemidophorus*, com cinquenta e seis espécies), outros têm muitas (e.g., *Ameiva* e *Kentropix*), poucas (e.g., *Tupinambis*, *Callopistes*, *Teius*, *Dracaena*, e *Dicrodon*), ou apenas uma espécie, como é o caso de *Crocodylurus* (PIANKA & VITT, 2003).

Fósseis de Teiidae são encontrados no Cretáceo superior da Ásia Central, e Cretáceo superior e Cenozóico das Américas do Norte e do Sul. Representantes de ambos os grupos, Teiinae e Tupinambinae foram propostos para o Cretáceo superior dos Estados

Unidos e Canadá (ARMSTRONG-ZIEGLER, 1980; ESTES 1983; GAO & FOX, 1996; NYDAM, 2002; NYDAM & CIFELLI, 2002a, 2002b). Os Polyglyphanodontinae foram também registrados para o mesmo período, na América do Norte e Mongólia (ESTES 1983; ALIFANOV, 2000; NYDAM, 2002; NYDAM & CIFELLI, 2002a). Na América do Sul, o registro mais antigo é para o Cretáceo inferior do Chile, na Formação Colimapu (VALENCIA *et al.*, 1990), sendo para o Cenozóico o mais abundante (ALBINO, 1996; SULLIVAN & ESTES, 1997).

Os Teiidae no Cenozóico da América do Sul

Para o Paleoceno, material de Teiidae *incertae sedis* foi referido por PAULA-COUTO (1970) e ESTES (1970, 1983) para a Formação Itaboraí, Rio de Janeiro, Brasil. CARVALHO (2001) revisou tal material, propondo um Teiidae semelhante a *Crocodylurus* mas diferindo deste em várias características dentárias, entre elas um maior espaçamento interdentário.

Para o Eoceno do norte da Argentina, Formação Lumbrera, DONADIO (1985) propôs *Lumbrerasaurus scagliai*, constituído de um crânio incompleto e algumas vértebras dorsais. Baseado na forma da secção transversa dos dentes e diferenças sutis na morfologia das vértebras foi considerado *nomem dubium* por SULLIVAN & ESTES (1997).

Para o Mioceno inferior da Argentina, Formação Santa Cruz, AMEGHINO (1893) propôs *Diasemosaurus occidentalis* e *Dibolosodon typicus*, o primeiro incluído na família Agamidae e, o segundo nos Champsosauridae. BÁEZ & GASPARINI (1977) e

DONADIO (1983a, 1984b) consideraram *Diasemosaurus* um táxon próximo a *Tupinambis*, mas ESTES (1983) o considerou *nomen dubium*, e a *Diboloson* como *Lacertilia incertae sedis*.

Durante o Mioceno, predomina o Tupinambinae *Tupinambis*, principalmente na Argentina (DONADIO, 1983a, 1984a, 1984b; GASPARINI *et al.*, 1986; BRIZUELA & ALBINO, 2004a, 2005) e Colômbia (SULLIVAN & ESTES, 1997). Outros materiais referentes a Teiidae são encontrados no Mioceno médio (BRIZUELA & ALBINO, 2004b) e Mioceno superior (ALBINO & MONTALVO, 2003), ambos na Argentina.

ESTES (1961) descreveu Teiidae para o Mioceno superior da Colômbia: *Tupinambis* cf. *T. teguixin* e *Dracaena colombiana*. Posteriormente, em 1983, ele atribuiu o material de *T. teguixin* a uma nova espécie, *T. huilensis*. Material de *Tupinambis* também foi registrado para o Mioceno inferior da Fauna de Coyaima, Colômbia (ESTES 1961; ESTES & BÁEZ 1985). Um reestudo destes espécimes, bem como de novo material da Fauna de La Venta (Grupo Honda, Formações Villavieja e La Victoria, Mioceno médio da Colômbia), permitiu reconhecer um novo Tupinambinae, *Paradracaena colombiana* (SULLIVAN & ESTES, 1997).

AMBROSETTI (1890) descreveu restos de mandíbulas com dentes, *Propodinema paranensis* e *P. oligocena*, para a Formação Ituzaingó (Mioceno superior-Plioceno da Argentina; SCILLATO-YANÉ, 1981). Posteriormente, ROMER (1968) incluiu *Propodinema* na sinonímia de *Teius*. Entretanto, BÁEZ & GASPARINI (1977) observaram que tal espécime assemelha-se realmente a *Tupinambis*. Trabalhos posteriores (DONADIO, 1983a; ESTES 1983) atribuíram o mesmo material à espécie vivente *T. teguixin*.

Para o Plioceno da Argentina, ROVERETTO (1914) propôs novas espécies de *Tupinambis* (*T. preteguixin*, *T. prerufescens*, *T. brevirostris* e *T. multidentatus*) para o Formação Monte Hermoso. Todavia, DONADIO (1983a) e ESTES (1983) atribuíram todo o material a *Tupinambis teguixin*. KRAGLIEVICH (1947) propôs uma nova espécie de *Tupinambis* (*T. onyxodon*) para a Formação Vorohué (Plioceno superior-Pleistoceno). Também este material foi considerado como *T. teguixin* por DONADIO (1983a) e ESTES (1983). CHANI (1976) descreveu outro Tupinambinae, *Callopistes bicuspidatus*, para a Formação Monte Hermoso (Plioceno inferior), este sendo o único registro fóssil do gênero para a América do Sul.

No Pleistoceno sul-americano prevalece o gênero *Tupinambis*: *T. teguixin* em Tarija e Ñuapua (Bolívia; HOFFSTETTER, 1963, 1968) e Argentina (região pampeana; RUSCONI, 1937; DONADIO, 1983a; ESTES, 1983), e *Tupinambis* cf. *T. merianae* para a Formação Sopas, Uruguai (UBILLA & PEREA, 1999). No Brasil, os fósseis atribuídos a *Tupinambis* sp. são encontrados nas cavernas dos Estados de Minas Gerais (ESTES, 1983; SOUZA-CUNHA & MAGALHÃES, 1986; CAMOLEZ *et al.*, 2005) e Bahia (Camolez, *informação verbal* em 2004), datados para o Pleistoceno superior-Holoceno. HSIU & FERIGOLO (2004, 2005a, 2005b) atribuíram *Tupinambis* para o Pleistoceno superior da Formação Touro Passo, no Estado do Rio Grande do Sul.

Também para a subfamília Teiinae representantes fósseis foram registrados para a América do Sul. HOFFSTETTER (1970) reconheceu a presença do gênero *Dicrodon* para o Pleistoceno superior do Equador (Península de Santa Elena). ESTES (1983) referiu-se a restos atribuídos a *Ameiva* sp. para as cavernas pleistocênicas de Minas Gerais, Brasil. CAMOLEZ & ZAHER (2004) identificaram fragmentos cranianos de *Ameiva ameiva* e *Cnemidophorus gr. ocellifer* e restos de Teiidae *incertae sedis* em duas cavernas do Estado

da Bahia, Brasil, datados para o Pleistoceno superior. Ainda, CAMOLEZ *et al.* (2005) identificaram em três cavernas ao norte de Minas Gerais (idades entre 10.000 e 12.000 anos AP) restos de *Ameiva ameiva* e Teiinae indet. Recentemente, ALBINO (2005) reportou a presença de *Cnemidophorus* sp. para Pleistoceno superior-Holoceno da Argentina.

Para o Holoceno da Argentina, foi registrado *Tupinambis rufescens* para a localidade de Observatorio, Província de Córdoba (DONADIO, 1983a, 1983b, 1984b) e *T. merianae* para a Cueva Tixi, Província de Buenos Aires (ALBINO, 2001).

Para o Holoceno do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil, registrou-se *Tupinambis teguixin* e *Teius oculatus* para o Sítio Arqueológico Afonso Garivaldino Rodrigues, Município de Montenegro, com idades entre 9.439 ± 369 e 7.520 ± 350 anos AP (QUEIROZ, 2004).

1.3 O gênero *Tupinambis*

Este gênero inclui os maiores lagartos do Novo Mundo, e duas espécies, *T. merianae* e *T. rufescens*, alcançam um comprimento rostro-cloacal de 500mm e uma cauda (pós-cloaca) com quase o dobro disto, de modo a poder atingir no máximo um total de 1300mm (FITZGERALD *et al.*, 1991). Atualmente são reconhecidas sete espécies: *T. teguixin* (Linnaeus, 1758), *T. rufescens* (Günther, 1817), *T. merianae* (Duméril & Bibron, 1839), *T. duseni* Lonnberg, 1910, *T. longilineus* Ávila-Pires, 1995, *T. quadrilineatus* Manzani & Abe, 1997 e *T. palustris* Manzani & Abe, 2000, todas elas registradas para o Brasil, exceto *T. rufescens*, que é também encontrado no Chaco da Argentina, Bolívia e Paraguai. O gênero é restrito à América do Sul, distribuindo-se do leste dos Andes,

Amazônia, até o norte da Patagônia (PETERS & DONOSO-BARROS, 1970; PRESCH, 1973; PÉRES, 2003).

A taxonomia do gênero *Tupinambis* tem sofrido alterações constantes. Recentemente, novas espécies foram descritas e o reestudo de material tipo tem levado a mudanças a nível específico (PÉRES, 2003). ÁVILA-PIRES (1995), estudou o material tipo de *T. teguixin*, chegando à conclusão de que esta espécie apresentaria apenas uma escama loreal. Conseqüentemente, ÁVILA-PIRES (1995) conclui que as espécies *T. nigropunctatus* e *T. teguixin* deveriam ser chamadas, respectivamente, *T. teguixin* e *T. merianae*, esta com vasta distribuição geográfica, e com duas escamas loreais. Também *T. rufescens* e *T. duseni* são objeto de alguma controvérsia, mas segundo PÉRES & COLLI (2004) elas são válidas e claramente distinguíveis.

Tupinambis teguixin ocorre ao longo de corpos d'água, sendo encontrada em toda a Amazônia, do norte ao leste do Cerrado, e no sudeste do Brasil, na Guiana Francesa, Suriname, Guyana, Venezuela, Colômbia, Equador, Peru e Bolívia (ÁVILA-PIRES, 1995; COLLI *et al.*, 1998).

Tupinambis rufescens ocorre preferencialmente em habitat árido, o Chaco da Argentina, Bolívia e Paraguai (PETERS & DONOSO-BARROS, 1970; CEI, 1993; FITZGERALD *et al.*, 1999). No Brasil não existem registros seguros de *T. rufescens*, embora a espécie possa habitar áreas transicionais entre o Chaco e outros biomas, nas bordas entre Brasil e Argentina, Bolívia e Paraguai (PÉRES, 2003).

Tupinambis merianae é a espécie que possui a mais ampla distribuição geográfica, ocorrendo em áreas abertas desde o sul da Amazônia em direção ao norte da Patagônia e ao leste dos Andes (ÁVILA-PIRES, 1995; PÉRES, 2003). A espécie ocorre na Argentina, Bolívia, Paraguai, Uruguai e Brasil (ÁVILA-PIRES, 1995).

Tupinambis duseni é endêmica do Cerrado, ocorrendo nos Estados do Paraná e Goiás (ABE *et al.*, 1992; PÉRES, 2003) e no Paraguai (FITZGERALD *et al.*, 1999). *T. longilineus*, uma das formas mais pequenas do gênero, ocorre ao longo dos rios e córregos no sudoeste da Amazônia brasileira, e é apenas conhecido para duas localidades: Alvorada d'Oeste, Estado de Rondônia, (ÁVILA-PIRES, 1995) e Rio Ituxi, Estado do Amazonas (FITZGERALD, *et al.*, 1999).

Tupinambis quadrilineatus é endêmico do Cerrado Central (MANZANI & ABE, 1997; COLLI *et al.*, 1998). Recentemente, foi descrita (MANZANI & ABE, 2002) uma nova espécie de *Tupinambis*, *T. palustris*, que é encontrada ao longo do Rio Paraná e seus afluentes, no Estado de São Paulo.

O espécime aqui estudado é o primeiro lagarto teídeo para o Pleistoceno do Estado do Rio Grande do Sul. Embora rico quanto à megafauna, em relação aos répteis, o Pleistoceno deste estado apenas havia fornecido até agora fragmentos de Testudines.

2 A FORMAÇÃO TOURO PASSO

2.1 Geologia

A Formação Touro Passo foi formalmente proposta por BOMBIN (1976) e corresponde a depósitos de planície de inundação do Arroio Touro Passo, Município de Uruguaiana, extremo oeste do Estado do Rio Grande do Sul (ANEXO A – FIG. 1), bacia hidrográfica do Rio Uruguai, situada entre os Rios Ibicuí e Quaraí.

De acordo com BOMBIN (1976), na área-tipo estudada existem apenas duas unidades geológicas: a) Rochas do Grupo São Bento, e b) Sedimentos da Formação Touro Passo. A área localiza-se no terço inferior do curso do Arroio Touro Passo, com centro aproximado na longitude 56°50'O e latitude 29°40'S, em terras do Sr. Milton Almeida. Os afloramentos ocorrem na forma de barrancas ou terraços.

BOMBIN (1976) definiu a formação contendo dois membros separados por diastema: a) um inferior, designado como Membro Rudáceo, depositado em discordância erosiva sobre basaltos da Formação Serra Geral; b) e outro superior, Membro Lamítico, depositado sobre o anterior, formado essencialmente por silte argiloso ou areia siltica a siltico-argilosa, apresentando localmente uma camada de cinza vulcânica. Discorda de forma obscura na parte superior com sedimentos recentes (ANEXO A – FIG. 2). O membro rudáceo contém fósseis rolados de mamíferos pleistocênicos, com deposição, segundo o autor supra-citado de 13.000-12.000 anos AP. O membro lamítico contém a maior parte dos fósseis da formação, geralmente *in situ*, bem como material arqueológico antigo, sendo depositado entre 12.000-3.500 anos AP.

Segundo BOMBIN (1976) os depósitos recentes contêm sub-fósseis de moluscos de água doce e material arqueológico mais recente, com deposição de 3.500 anos AP até o Presente. Há ainda um nível de cinzas vulcânicas, em posição correspondente à metade superior do membro lamítico (10.000-9.000 anos AP?). Para esse autor, cada membro é composto por uma única camada, depositada num mesmo intervalo de tempo. Assim, apresenta uma idade absoluta de 11.010 ± 190 anos AP (C^{14}) para uma amostra de tronco carbonizado localizado próximo à base do membro lamítico.

OLIVEIRA & LAVINA (2000) propõem que os membros, definidos por BOMBIN (1976), seriam apenas episódios locais de sedimentação, tornando difícil a datação do material encontrado nesta área devido à escavação pelo arroio dos sedimentos mais antigos (incluindo moluscos) e deposição sucessiva de sedimentos associados a representantes da fauna atual.

MILDER (2000) realizou novas datações por termoluminescência para o membro lamítico, que indicaram idades entre 6.000 e 42.000 anos AP. As datações foram feitas em uma barranca de onde foram coletados moluscos, e no afloramento da Fazenda Milton Almeida, onde ocorrem mamíferos e moluscos. Para a barranca onde afloram moluscos, foi obtida uma idade de 6.400 anos AP. No afloramento de mamíferos e moluscos, as datações forneceram idades de 15.400 e 16.327 anos AP, respectivamente, sendo que a porção basal deste último afloramento indicou uma idade de 42.600 anos AP. Isto mostra que o membro lamítico destes afloramentos tem idades distintas. Como alguns eventos de deposição são contemporâneos, enquanto outros não, o membro lamítico existe apenas como unidade litoestratigráfica, não representando uma “camada” de mesma idade em toda a formação. Portanto, a datação realizada por BOMBIN (1976) é válida apenas para um conjunto de camadas ou afloramento, fornecendo uma idade mínima para a rocha,

enquanto as datações por termoluminescência dão uma idade média dos pacotes sedimentares. As idades mostram que o ciclo deposicional é mais complexo e antigo. Em resumo, a deposição no Arroio Touro Passo é multicíclica, um fato observável em diversas outras sub-bacias do Rio Uruguai (DA ROSA, 2003).

A estratigrafia da formação ainda necessita de maiores estudos. DA ROSA & MILDER (2001) defendem que as mesmas litologias da Formação Touro Passo são encontradas em diversas localidades da região, indicando uma uniformidade ou semelhança deposicional em determinado tempo. DA ROSA (2003) ressalta a similaridade litológica entre o Arroio Touro Passo, a Barra do Quaraí e a Sanga da Cruz, com um nível de conglomerado na base e por um nível lamítico no topo. Segundo esse autor, esta deposição ter-se-ia dado numa região considerável, que vai do extremo oeste do Rio Grande do Sul, até o norte do Uruguai e o nordeste da Argentina. Portanto, o Arroio Touro Passo, Barra do Quaraí e Sanga da Cruz teriam um mesmo regime de deposição, num mesmo período, todos dentro dos últimos quarenta e cinco mil anos (ANEXO A – FIG. 3).

DA ROSA *et al.* (2000) realizaram datações por C^{14} para os depósitos fluviais do Rio Quaraí, indicando idades de 12.690 ± 100 e 29.800 ± 200 anos AP. Na localidade Sanga da Cruz as datações por C^{14} indicaram as idades de 12.770 anos AP para o nível lamítico superior e 17.830, 17.850 e 19.350 anos AP para o nível rudáceo inferior (OLIVEIRA, 1996). Além destas, datações por termoluminescência foram realizadas para a Sanga da Cruz, com idades de 11.740 ± 600 , 13.880 ± 800 e 14.830 ± 750 anos AP (MILDER, 2000).

A Formação Touro Passo foi litologicamente correlacionada com a Formação Sopas (Uruguai) e Formação Luján (Argentina) por BOMBIN (1976) e por UBILLA (1985). Entretanto, novas datações para o Arroio Sopas (UBILLA *et al.*, 2004), e

a Aloformação Guterrez (DA ROSA & MILDER, 2001), forneceram idades mais antigas, entre 45 e 130 mil anos, portanto distintas daquelas para a Formação Touro Passo. Novos estudos estratigráficos e novas datações poderão esclarecer os dados conflitantes.

2.2 Paleontologia

Já foram realizados vários estudos paleontológicos nos sedimentos da Formação Touro Passo, de onde foram extraídos invertebrados (moluscos) e vertebrados (répteis, mamíferos e aves) (vide ANEXO A – TAB. 1).

Segundo BOMBIN (1976) os moluscos (bivalves e gastrópodes) de água doce, na sua maioria, são encontrados em barrancas nas imediações da confluência do Arroio Touro Passo com o Arroio Pindaí Mirim (ANEXO A – FIG.1). Trabalho posterior (OLIVEIRA & MILDER, 1990) mencionou a presença de moluscos em mais duas localidades ao longo do Arroio Touro Passo. De acordo com esses autores, no depósito I os moluscos estão depositados na porção superior do membro rudáceo, associado a restos mamíferos fósseis rolados, e no depósito II os moluscos encontravam-se na porção superior do Membro Rudáceo, atingindo a porção inferior do membro lamítico. RETAMOSO *et al.* (2001) realizaram estudos acerca dos moluscos fósseis (bivalves e gastrópodes) da Formação Touro Passo e segundo os autores supra-citados, as observações tafonômicas destes moluscos permitiram reconhecer que os mesmos encontram-se em posição de vida, sendo bons indicadores paleoambientais.

Os répteis encontrados na formação são bastante escassos, até agora apenas restos de Testudines, além do material de teídeo aqui descrito. Os restos de Testudines

foram atribuídos aos Cryptodira e Pleurodira: Emydidae (*Trachemys dorbigni*) e Chelidae (*Hydromedusa tectifera*) respectivamente (BOMBIN, 1976; MACIEL *et al.*, 1996). Recentemente, HSIU & FERIGOLO (2004, 2005a, 2005b) reportaram o primeiro registro de Squamata para o Pleistoceno superior do Estado do Rio Grande do Sul, um Lacertilia (Teiidae), atribuído ao gênero *Tupinambis*.

Os mamíferos encontrados nos sedimentos da Formação Touro Passo são característicos do Pleistoceno da América do Sul, e incluem representantes dos Xenarthra, Notoungulata, Rodentia, Proboscidea, Perissodactyla e Artiodactyla (BOMBIN, 1976; OLIVEIRA, 1992, 1996, 1999).

RIBEIRO *et al.* (1995) reportaram o único registro de ave fóssil para a formação, constituído apenas por um fragmento de tarsometatarso, sendo este material atribuído à ordem Ciconiformes.

3 MATERIAL E MÉTODOS

3.1 Material

O material estudado foi coletado no afloramento “Barranca Grande”, Arroio Touro Passo (ANEXO A – FIG. 1), membro lamítico da Formação Touro Passo, nesta localidade também foram encontrados restos de mamíferos (BOMBIN, 1976; OLIVEIRA, 1992, 1996, 1999) e um único fragmento de ave (RIBEIRO *et al.*, 1995). De acordo com Oliveira (1992, 1999) a associação faunística da localidade “Barranca Grande” inclui *Hydrochoerus hydrochoeris*, *Hippidion* sp., *Morenelaphus* sp., *Hemiauchenia paradoxa*, *Glossotherium robustum*, *Neothoracophorus* cf. *N. elevatus* e Ciconiformes.

O material é representado pela hemimandíbula direita, fragmento de basicrânio e restos pós-cranianos, todos de um mesmo indivíduo e está depositado na Coleção de Paleovertebrados da Seção de Paleontologia do Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, sob o número MCN-PV 2184.

O estado de preservação é bom, exceto pelas muitas fraturas devidas à diagênese e pela incrustação por carbonato de cálcio. Na hemimandíbula direita (desarticulada entre os ossos angular, dentário e esplenial, pelo menos 10,0mm) estão presentes o dentário, esplenial, coronóide, supra-angular, angular e articular. No fragmento de basicrânio estão preservados o basioccipital (tubérculo basal esquerdo), parabasisfenóide (processo basipterigóide esquerdo), otoccipital, proótico e supraoccipital. No pós-crânio, preservam-se três vértebras dorsais e fragmentos isolados de rádio e ulna esquerdos.

3.2 Métodos

O trabalho foi desenvolvido nas dependências da Seção de Paleontologia do MCN da FZB/RS. O material foi estudado macroscopicamente e sob microscópio estereoscópico. As medidas foram tomadas com paquímetro Mitutoyo, com precisão de 0,1 mm. O material foi fotografado com câmera digital Sony DSC-F828 (8 mega-pixels).

A terminologia dentária e óssea seguiu PRESCH (1970, 1974b), BARBERENA *et al.* (1970), KRAUSE (1978a, 1978b), ESTES (1983), GAO & FOX (1996) e BELL *et al.* (2003). A sistemática segue PRESCH (1974a), ESTES (1983) e ESTES *et al.* (1988).

O espécime MCN-PV 2184 foi comparado com material (QUADRO 1) das diferentes espécies recentes de *Tupinambis*, e em particular com o de *T. merianae*, por ser esta até agora a única espécie registrada (LEMA, 1994) para o Estado do Rio Grande do Sul, além de ser uma das maiores espécies do gênero.

QUADRO 1 - Listagem do material de comparação das diferentes espécies recentes de *Tupinambis* e outros Teiidae, utilizado para comparação com o fóssil MCN-PV 2184. Entre parênteses, de que porções é constituído o espécime.

<p>Coleção de Répteis do MCN-FZB/RS</p> <p>MCN-R. 15215, <i>Tupinambis merianae</i> (crânio, mandíbula e pós-crânio)</p>
<p>Coleção Didática de Répteis do MCN-FZB/RS</p> <p>MCN.D. 298, <i>Tupinambis merianae</i> (crânio, mandíbula e pós-crânio)</p> <p>MCN.D. 299, <i>T. merianae</i> (crânio, mandíbula e pós-crânio)</p> <p>MCN.D. 300, <i>T. merianae</i> (crânio, mandíbula e pós-crânio)</p> <p>MCN.D. 301, <i>T. merianae</i> (crânio, mandíbula e pós-crânio)</p>
<p>Coleção de Herpetologia do MZUSP</p> <p>MZUSP 12624, <i>Crocodylus lacertinus</i> (crânio e mandíbula)</p> <p>MZUSP 92074, <i>C. lacertinus</i> (mandíbula)</p> <p>MZUSP 92090, <i>C. lacertinus</i> (crânio e mandíbula)</p> <p>MZUSP 40082, <i>Dracaena guianensis</i> (crânio e mandíbula)</p> <p>MZUSP 62849, <i>D. paraguayensis</i> (crânio e mandíbula)</p> <p>MZUSP 43042, <i>Tupinambis</i> sp. (crânio e mandíbula)</p> <p>MZUSP 92131, <i>T. duseni</i> (crânio e mandíbula)</p> <p>MZUSP 84998, <i>T. merianae</i> (crânio e mandíbula)</p> <p>MZUSP 85000, <i>T. merianae</i> (crânio e mandíbula)</p> <p>MZUSP 91580, <i>T. merianae</i> (crânio e mandíbula)</p> <p>MZUSP 84921, <i>T. quadrilineatus</i> (crânio e mandíbula)</p> <p>MZUSP 84928, <i>T. quadrilineatus</i> (crânio e mandíbula)</p> <p>MZUSP 93082, <i>T. rufescens</i> (crânio e mandíbula)</p> <p>MZUSP 93083, <i>T. rufescens</i> (crânio e mandíbula)</p> <p>MZUSP 93084, <i>T. rufescens</i> (crânio e mandíbula)</p> <p>MZUSP 92087, <i>T. teguixin</i> (crânio e mandíbula)</p> <p>MZUSP 92149, <i>T. teguixin</i> (crânio e mandíbula)</p> <p>MZUSP 43042, <i>Tupinambis</i> sp. (crânio e mandíbula)</p>
<p>Coleção de Anexos do Laboratório de Herpetologia do MCT-PUCRS</p> <p>MCP-AN 706, <i>Tupinambis merianae</i> (crânio e mandíbula)</p> <p>MCP-AN 1132, <i>T. merianae</i> (crânio e mandíbula)</p>
<p>Coleção de Herpetologia da UFRGS</p> <p>UFRGS 0122, <i>Tupinambis teguixin</i> (crânio e mandíbula)</p>

O estudo comparativo com espécimes recentes apresentou limitações relacionadas à disponibilidade de material. Em algumas espécies há apenas material craniano/mandibular (*Tupinambis duseni*, *T. quadrilineatus*, *T. rufescens* e *T. teguixin*), enquanto que em outras espécies o problema foi em relação ao pequeno número de espécimes disponíveis (*T. duseni*, *T. quadrilineatus*, *T. rufescens*, sendo que o material osteológico de *T. longilineus* e *T. palustris* não foi possível examinar pelo fato de poucos espécimes disponíveis em coleções). Em relação às espécies fósseis o maior problema relacionou-se ao fato de que material Quaternário restringe-se a dentários ou maxilares isolados (RUSCONI, 1937; HOFFSTETTER, 1963, 1968; ESTES, 1983; DONADIO, 1983a, 1983b, 1984b; SOUZA-CUNHA & MAGALHÃES, 1986; UBILLA & PEREA, 1999; ALBINO, 2001; CAMOLEZ *et al.*, 2005), sendo que muitos dos espécimes ainda não foram descritos (Cartelle, *informação verbal* em 2005).

Abreviaturas

Instituições e Coleções:

MCN.D., Coleção Didática de Répteis do MCN-FZB/RS;

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

MCN-PV, Coleção de Paleovertebrados da Seção de Paleontologia do MCN-FZB/RS;

MCN-R., Coleção de Répteis do MCN-FZB/RS;

MCP-AN, Coleção de Anexos do Laboratório de Herpetologia, Museu de Ciências e Tecnologia da Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre/RS, Brasil.

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

UFRGS, Coleção de Herpetologia, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre/RS, Brasil.

Anatômicas:

A, angular

BO, basioccipital

BPT, processo basipterigóide

C, coronóide

CA, côndilo articular

CE, centro vertebral

CO, côndilo occipital

COT, cótilo

CSB, cavidades subcirculares basais

D, dentário

E, esplenial

FA, faceta articular

FAI, forames alveolares inferiores

FM, forame magno

OL, olécrano

OTO, otoccipital

PAAR, processo angular do articular

PAS, processo ascendente

PBS, parabasiesfenóide

PC, processo clinóide

PE, processo espinhoso

POZ, pós-zigapófise

PP, processo paraoccipital

PPMC, processo póstero-medial do coronóide

PR, processo retroarticular

PRO, proótico

PRZ, pré-zigapófise

PSD, plataforma subdental

PT, processo transverso

SA, supra-angular

SC, sulcus dentalis

SIG, entalhe sigmóide

SIN, sinapófise

SO, supraoccipital

TB, tubérculo basal

ZA, zigantro

ZS, zigofene

4 SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

A sistemática segue PRESCH (1974a), ESTES (1983) e ESTES *et al.* (1988).

REPTILIA Linnaeus, 1758

DIAPSIDA Osborn, 1903

LEPIDOSAUROMORPHA Gauthier, Estes & de Queiroz 1988

LEPIDOSAURIA Haeckel, 1866

SQUAMATA Opperl, 1811

LACERTILIA Owen, 1842

SCINCOMORPHA Camp, 1923

TEIIDAE Gray, 1827

TUPINAMBINAE Presch, 1974

Tupinambis Daudin, 1803

Tupinambis sp.

Procedência e idade: Formação Touro Passo, Pleistoceno superior. Proveniente do afloramento “Barranca Grande”, Arroio Touro Passo, Município de Uruguaiana, Estado do Rio Grande do Sul, Brasil (ANEXO A – FIG. 1).

Material examinado: MCN-PV 2184, Coleção de Paleovertebrados da Seção de Paleontologia do Museu de Ciências Naturais da FZB/RS. Material composto por: fragmento de basicrânio; hemimandíbula direita; três vértebras dorsais e fragmentos isolados de rádio e ulna esquerdos.

5 DESCRIÇÃO

Crânio (ANEXO B – FIG. 1 e 2)

Apenas parte do basicrânio foi preservado, incluindo supraoccipital, basioccipital, parabasisfenóide, proótico e otoccipital, todos algo incompletos.

Supraoccipital. Este osso, que forma a parte principal do teto do basicrânio tem forma grosseiramente hexagonal. No seu terço posterior, o osso apresenta uma área plana, ligeiramente côncava, mais larga que longa e cujo limite posterior é a margem dorsal côncava do forame magno. O limite lateral desta margem é formada por um delicado processo medial, junto à base do processo paroccipital. Esta face plana, é limitada lateralmente pela crista baixa e arredondada, que mais anteriormente se situa sobre a sutura com o proótico. Anteriormente à área plana, nos dois terços anteriores do osso, situa-se a crista occipital mediana, que se torna progressivamente mais alta e mais espessa no sentido anterior. Ela se constitui no limite medial de uma fossa que lateralmente é limitada por uma crista baixa sobre a sutura deste osso com o proótico. Anterior e ventralmente à crista, há um fragmento ósseo que poderia corresponder a uma porção deslocada do processo ascendente.

Basioccipital. A superfície ventral é praticamente lisa, e ligeiramente côncava látero-lateralmente e ântero-posteriormente. Além do côndilo occipital, o caráter mais conspícuo neste osso é o tubérculo basal (= *basal tubera*, ROMER, 1968; tubérculo esfenoccipital). A porção média do côndilo que ele forma é marcadamente convexa

ventralmente, bem como o é a porção logo anterior ao mesmo. O contato com a porção exoccipital do otoccipital não é visível. O tubérculo basal (esquerdo; direito perdido) é grande, com duas faces, uma menor, posterior, e outra maior, ventral, separada da posterior por uma crista espessa e arredondada, que se estende quase até a margem do côndilo; e que anteriormente se constitui na margem ântero-lateral do osso, a qual se estende até a margem anterior do mesmo, sutural com o parabasisfenóide. A porção distal do tubérculo é arredondada e proeminente, devido a uma epífise (fusionada). BELL *et al.* (2003), em trabalho sobre *Neusticurus eupleopus*, se referiram a tais epífises como “apophyseal ossifications”. O eixo do tubérculo basal é oblíquo em relação ao plano mediano, sendo dirigido mais lateralmente e menos ventralmente do que em outras espécies de *Tupinambis*. Isto também em função de que, embora oblíqua, a margem anterior é bastante horizontalizada em relação a outras espécies de *Tupinambis*. O limite ventral da margem lateral (epifiseal) do tubérculo projeta-se discretamente ventral ao côndilo occipital. O tubérculo basal, muito espesso na extremidade ventral, dorsalmente vai progressivamente tornando-se mais delgado, até encontrar a *crista tuberalis*, ponto este de sutura com otoccipital, não mais visível, devido ao fusionamento. A base do tubérculo estende-se deste ponto (limite com a porção exoccipital do otoccipital) até a sutura com o parabasisfenóide anteriormente. No lado esquerdo o tubérculo está fraturado na base, evidenciando paredes ósseas espessas, e uma cavidade entre elas. A sutura transversa entre o basioccipital e o parabasisfenóide é ainda visível.

Parabasisfenóide. Osso extremamente complexo, ele é o principal componente do assoalho da cavidade craniana. Sua porção mais posterior é ligeiramente mais dorsal que a anterior e forma com o basioccipital o assoalho basicraniano posterior.

Separada da porção posterior pelo dorso selar, a porção anterior é evidentemente mais ventral que a posterior. O limite da sela túrcica é uma crista transversal (*crista sellaris*) bem desenvolvida, e situada entre as bases dos processos clinóides, os quais estão separados entre si por cerca de 8,4mm. Ainda no dorso selar, logo ventral ao processo clinóide, situa-se o diminuto forame do nervo abducente (n. VI). No fundo da sela túrcica, junto ao ângulo entre o dorso selar e as paredes laterais, observa-se um forame oval, para ramos cerebrais da artéria carótida interna. Anteriormente à sela há um pequeno fragmento ósseo, fraturado e deslocado dorsalmente, mas o processo cultriforme parece estar ausente. A superfície ventral do corpo do osso é ligeiramente côncava, em continuidade com a concavidade do basioccipital. Entre este osso e o basioccipital observa-se uma tênue linha de sutura, transversa na metade central (50%) e inclinada posteriormente no seu quarto lateral (25 + 25%). Na face lateral do corpo do basisfenóide (medialmente à crista proótica, e ventral e posteriormente ao processo clinóide), há o grande forame posterior do canal vidiano (entrada da artéria carótida interna e saída do ramo palatino do nervo facial, n.VII), alguns milímetros anteriormente à sutura com o basioccipital. A sutura entre os processos alares do parabasisfenóide e do proótico não é visível. Todavia, uma crista delicada, mas bem definida se inicia junto ao processo clinóide anteriormente e se estende pela face lateral, aparentemente do processo alar do parabasisfenóide, em sentido ventral, continuando-se como margem anterior da crista proótica. Normalmente o processo alar do proótico recobre o processo alar do basisfenóide, sem participação do proótico, que se sutura àquele osso, dorsal e algo posteriormente ao processo clinóide (para ROMER, 1968, as asas do basisfenóide - *alae basisphenoidales*, são precisamente os processos clinóides, os quais se continuam dorsalmente como barras cartilaginosas, as *pilae antoticae*). Os processos clinóides são arredondados, e se projetam alguns milímetros anterior e cerca de 2,7mm

acima do dorso selar. O processo basipterigóide esquerdo (direito fraturado e perdido) está fraturado na base, e algo deslocado posterior e medialmente. A margem ventral é arredondada e mais espessa posteriormente, mas a apófise posterior da margem falta por fratura. Pela fratura do processo em sua base, não se pôde identificar o forame anterior do canal vidiano (saída da artéria palatina, ramo da carótida interna). Alguns pequenos fragmentos ósseos estão acolados à sua face medial, e não foram retirados para evitar maiores danos ao espécime.

Proótico. Este osso forma a parede lateral da cavidade craniana, anteriormente ao otoccipital. Apresenta um entalhe em forma de “V” deitado, a incisura proótica (= entalhe do trigêmio de OELRICH, 1956, para a saída do n. V). Para fins de estudo, o osso pode ser dividido em duas porções, uma dorsal e outra ventral à incisura. A porção dorsal é alta e longa, quase quadrangular e mais ou menos plana. Posteriormente a esta porção, e formando com ela um ângulo de quase 90° (região côncava do osso), o proótico se continua por um processo póstero-lateral, que se funde a face anterior do processo paroccipital (otoccipital), recobrando pelo menos seus dois terços mediais. Dorsalmente, esta porção está fusionada ao supraoccipital ao nível de uma crista baixa e arredondada. Ventralmente à porção dorsal, e separado dela pela incisura proótica situa-se o processo alar, triangular, alto e curto. A margem dorsal da incisura proótica é inclinada anterior e dorsalmente, enquanto que sua margem ventral é quase horizontal. A margem dorsal se continua ventral e posteriormente por uma crista estreita, mas relativamente alta sobre a face lateral da crista proótica, até atingir a margem ventral da mesma. Por outro lado, a margem ventral da incisura é precisamente a margem (dorsal) do processo alar, e se estende anteriormente até próximo ao limite posterior do processo clinóide do

parabasisfenóide. A crista proótica está incompleta e fraturada, mas pode-se observar que se projeta no sentido ântero-ventral para póstero-dorsal num ângulo em torno aos 45° com o plano horizontal. Ela é muito delgada, limitando lateralmente um largo e profundo recesso, chamado de *recessus vena jugularis* por OELRICH (1956). Infelizmente, pela delicadeza da crista proótica e pela dureza da rocha, optou-se por não expor melhor este recesso (em cujo fundo localiza-se o forame do nervo facial (n.VII). Devido às restrições na preparação não foi possível determinar se o proótico participa na margem anterior da *fenestra ovalis*, como descrito por outros autores, para diferentes lagartos.

Otoccipital. Este é um osso composto, formado pelo exoccipital e opistótico que fusionam entre si antes do nascimento. Ele forma a maior parte da face posterior do crânio, a margem lateral do forame magno e as porções laterais do côndilo occipital, com morfologia usual, a margem não se projeta tão posteriormente quanto a dorsal (supraoccipital); e o limite dorsal do côndilo situa-se logo abaixo da porção média do forame magno. Além destas, as estruturas mais importantes são as aberturas dos nervos cranianos (posteriores) e da região auditiva (laterais). Uma fossa triangular é limitada pela base do processo paroccipital, a margem lateral do forame magno, e a *crista tuberalis*. Nesta fossa há três forames, o maior deles sendo dorsal aos outros dois, dos quais o medial é maior que o lateral. Os dois ventrais são forames do nervo hipoglosso (n. XII) e o dorsal o forame para os nervos vago e acessório (n. X e XI). A *crista tuberalis* (esquerda, incompleta dorsalmente), estende-se da base do processo paroccipital (direito preservado, fraturado na base) dorsalmente, até fusionar-se ao tubérculo basal ventralmente. Como o tubérculo, a crista é mais espessa ventralmente e reduz de espessura dorsalmente. Na face lateral do otoccipital situam-se a *fenestra ovalis* (dorsal) e o *recessus scalae tympani*

(ventralmente à fenestra). Ambos parecem oblíquos, abrindo-se no sentido posterior, têm forma oval e dimensões (~ 2,0mm) semelhantes. O maior diâmetro da *fenestra ovalis* parece ser estar horizontalizado, enquanto que o do recesso parece verticalizado. A *crista interfenestralis*, relativamente bem preservada, é extremamente delgada, com cerca de 0,5mm. Ambas aberturas estão bastante altas na parede lateral, o recesso estando mais ou menos ao mesmo nível dos forames para o nervo hipoglosso na face posterior do basicrânio. O processo paroccipital (direito, fraturado na base, deslocado ventral e posteriormente) tem face posterior plana. Uma delicada crista se inicia sob sua margem ventral medialmente, depois se deslocando para a face posterior, de modo a delimitar uma face ventral nos dois terços laterais do processo. Anteriormente é visível apenas a superfície articular, rugosa, já que o restante da face anterior é recoberto pelo processo póstero-lateral do proótico. Na margem dorsal há um entalhe no terço lateral, delimitando uma pequena área triangular possivelmente para articulação com o parietal. A extremidade do processo é verticalizada e ligeiramente arredondada.

Mandíbula (ANEXO B – FIG. 1 a 9)

Dentário. Este osso apresenta muitas diferenças quando comparado com as espécies atuais de *Tupinambis*. Ele é proporcionalmente muito alto, exceto em sua extremidade mais anterior, a qual pelo contrário é proporcionalmente muito baixa. Todavia, sua altura não aumenta progressivamente: o osso é muito baixo anteriormente, mas aumenta em altura rapidamente no sentido posterior. De acordo com a baixa altura anterior,

a área da sínfise é proporcionalmente pequena (diâmetro maior ~9,0mm). Outra diferença maior é que a margem dorsal do osso (face lateral) é praticamente retilínea (côncava nas espécies atuais). Além disto, medialmente a participação do dentário dorsal e ventralmente ao esplenial é semelhante ou até proporcionalmente menor do que o usual, o que está relacionado ao grande desenvolvimento deste último osso. Na face lateral são visíveis quatro forames alveolares inferiores. Há treze dentes preservados (vide Dentição). A linha de implantação destes é lateralmente convexa mais anteriormente (nível dos caniniformes), depois se torna ligeiramente côncava (primeiros molariformes), e finalmente é quase retilínea, algo inclinada lateralmente até os últimos molariformes.

Esplenial. Este osso, bem como o dentário do espécime MCN-PV 2184, distingue-se em muito do encontrado nas espécies aceitas para *Tupinambis*. Como o dentário tem uma participação na face medial semelhante à encontrada nos espécimes de *Tupinambis* em geral, e pelo fato de a mandíbula ser muito alta no espécime MCN-PV 2184, o esplenial é, não só proporcional, em termos absolutos bem mais alto do que nos espécimes de *Tupinambis*. Muito afilado anteriormente (pequeno fragmento isolado), ele se apresenta como uma cunha entre as margens dorsal/ventral do dentário. Posteriormente ele aumenta em altura rapidamente até o nível do antepenúltimo molariforme, onde reduz ligeiramente de altura até seu limite posterior. Dois forames ovais situam-se relativamente muito próximos (~5,0mm), o maior (~5,0mm) e ligeiramente mais dorsal é o forame alveolar anterior inferior; e o menor (~3,0mm), posterior, o forame milo-hioídeo anterior. O primeiro situa-se a um nível entre o terceiro e quarto molariformes, e o segundo ao nível do quinto molariforme.

Coronóide. O coronóide é um osso pequeno mas complexo com quatro processos. O processo dorsal é inclinado no sentido ântero-lateral para pósteromedial, tem

margem livre (dorsal) arredondada, base longa, e margem anterior muito inclinada anteriormente, o que faz com que pareça relativamente baixo. Uma crista estreita mas proeminente se inicia na margem posterior do processo dorsal, e se estende sobre a face lateral do mesmo e do processo lateral até o contato deste com o dentário. Este processo é longo, e está mais ou menos alinhado verticalmente com as extremidades anteriores dos ossos angular e supra-angular. O processo ântero-medial contorna ventralmente a margem posterior do dentário, e junto com o processo lateral abraçam o mesmo. O processo pósteromedial (deslocado posteriormente devido a fraturas) é longo e inclinado posteriormente de modo a formar a porção mais anterior da margem ventral da fossa adutora. Iniciando-se na margem posterior do processo dorsal, uma crista medial continua a crista lateral (mas é mais proeminente), estende-se sobre o processo pósteromedial até a porção mais ventral de sua margem anterior, onde perde altura e desaparece imperceptivelmente.

Supra-angular. Junto com o coronóide anteriormente e o articular posteriormente, este osso forma a margem dorsal da fossa adutora. Esta margem está fraturada mais anteriormente, mas é arredondada na parte média e mais cilíndrica anteriormente à faceta para o quadrado, onde uma crista mais delgada, oblíqua em sentido medial e posterior, a une à margem anterior da faceta articular. Ele forma ainda a maior parte da face lateral da mandíbula, entre o dentário e a parte dorsal da crista adutora. Uma delicada depressão parece marcar a localização do forame supra-angular anterior, posteriormente à sutura supra-angular/dentário, ventralmente ao processo dorsal do coronóide. O forame supra-angular anterior, com uma abertura voltada anteriormente, é visível ventralmente à margem anterior do processo dorsal do coronóide; e o posterior, de dimensões proporcionalmente muito pequenas, em sua posição usual, próximo à

extremidade dorsal do angular, ligeiramente dorsal e medial à extremidade dorsal da crista adutora.

Angular. Este é um osso relativamente pequeno, e que apesar do nome nem forma o processo angular, nem está junto ao ângulo da mesma. Ele apresenta uma exposição predominantemente lateral, entre o supra-angular e dentário anteriormente, e o articular posteriormente. Nesta face situa-se a maior parte da proeminente crista adutora (GAO & NORELL, 2000). O osso se estende pela margem ventral da mandíbula, onde, partindo da face ventral, um processo ântero-medial se intromete em cunha, articulando-se ao dentário lateralmente e ao esplenial medialmente. Neste delicado processo observa-se o pequeno forame milo-hioídeo posterior. A acentuada projeção lateral da crista adutora é o que dá a forma característica à mandíbula do espécime MCN-PV 2184.

Complexo articular/pré-articular. Estes ossos, fusionados entre si formam com o supra-angular grande parte das faces lateral e medial da porção pós-coronóide da mandíbula. A margem ventral da fossa adutora (região do pré-articular) é arredondada e projeta-se medialmente além da superfície adjacente do osso. Mais anteriormente, há uma proeminência articular para o processo póstero-medial do coronóide. A faceta articular é curta mas muito larga, oval e muito profunda, limitada anteriormente por uma crista delicada mas alta, e posteriormente por uma crista semelhante, mas mais baixa. Como em outros lagartos, a margem anterior, alta, poderia limitar o movimento anterior do quadrado. Ventralmente à margem posterior da fossa adutora, há uma crista vertical, proeminente, arredondada, que se estende ventralmente até a margem anterior do processo angular. Ela separa duas áreas bem distintas: a porção posterior à crista é ligeiramente convexa, e se estende até a flange, ventral ao processo retroarticular. Logo ventral à faceta articular para o quadrado há uma fossa discreta e muito rasa. O processo angular é grande, oval e rugoso, e

se projeta com uma margem arredondada, para além tanto dos limites ventral e posterior adjacentes. Anteriormente à espessa crista vertical e ventralmente à fossa adutora a face medial da porção pós-coronóide é marcadamente côncava, e se estende até a margem ventral côncava do articular, logo à frente do processo angular. Embora falte sua extremidade, o processo retroarticular é relativamente espesso, com ápice direcionado posteriormente. Logo atrás da faceta para o quadrado, ele apresenta um pequeno forame para o ramo da corda do tímpano (do Nervo Facial, n.VII). A face lateral do articular é praticamente plana e ligeiramente côncava junto à margem do processo angular. Devido à proeminência acentuada da crista adutora esta face é marcadamente inclinada ventralmente. Que isto não se deve ao osso como um todo mas apenas à crista, é o fato de que as estruturas mediais não estão inclinadas medialmente. Além da proeminência do processo angular, o mais importante nesta face é sua margem ventral marcadamente côncava (do processo angular até a proeminência para o processo póstero-medial do coronóide).

Dentição (ANEXO B - FIG. 3, 4 e 5; ANEXO C - TAB. 1). Esta é heterodonte, os dentes mais anteriores sendo unicuspidados, e usualmente chamados de “caniniformes”, por sua forma cônica e com seu ápice recurvado distalmente; e os mais posteriores baixos, arredondados, chamados de “molariformes”. A implantação é do tipo subpleurodonte, e com visível espessamento na base dos dentes, segundo ESTES *et al.* (1988) por deposição de cimento. Enquanto que a margem óssea é alta bucalmente, a plataforma subdental situa-se vários milímetros ventralmente à base dos dentes. Entre a plataforma e a base dos dentes, observa-se cavidades subcirculares basais, uma para cada um de todos os dentes presentes, cavidades estas (“alvéolos de substituição” de BARBERENA *et al.*,1970) relacionadas à substituição dentária. Estão preservados pelo

menos parte de treze dentes, mas dois ou três dentes caniniformes mais anteriores foram perdidos pelo processo tafonômico, pelo que se pode depreender que a série dentária do animal deve ter tido entre quinze e dezesseis dentes: sete ou oito caniniformes, e oito molariformes. Embora tenham tido seu ápice perdido, os cinco caniniformes são cônicos e devem ter sido algo recurvados distalmente. A estes seguem-se oito molariformes, dentes relativamente baixos, globulares e de secção circular, exceto os três últimos, com secção oval. Os molariformes são bastante distintos em sua preservação: o primeiro (“dente de transição” caniniformes-molariformes, usualmente alto mas sem ápice recurvado) foi perdido em grande parte; o segundo é o maior da série (ANEXO C - TAB.1), mas devido a uma fratura basal projeta-se algo mais dorsalmente do que os demais; o terceiro tem apenas sua metade distal preservada; o quarto e quinto estão praticamente completos; o sexto e o sétimo perderam sua metade oclusal; e o oitavo também está praticamente completo. Exceto pelos três primeiros, muito semelhantes inclusive no tamanho (ANEXO C - TAB.1), os demais molariformes vão reduzindo em suas proporções, principalmente no diâmetro buco-lingual. Deste modo, enquanto que os cinco primeiros são quase circulares em secção, os três últimos são ovais (maior diâmetro: méso-distal). Nos molariformes melhor preservados observa-se uma ornamentação extremamente delicada. No ápice, uma cúspide muito baixa (em parte pelo desgaste), a partir da qual partem estrias radiais em todos os sentidos. Não foram preservadas no espécime MCN-PV 2184 as “cúspides mesial e distal”, como descrito por BARBERENA *et al.* (1970). Nos espécimes recentes tais cúspides são mais comuns nos dentes posteriores, ovais, como bem observado pelos autores acima. Além disto, nos espécimes que observamos (e.g., MCN-R 15245, MCN.D. 299) a cúspide mesial é muito maior do que a distal e também do que a cúspide central do dente.

Todas as três cúspules situam-se sobre uma crista méso-distal, a qual é mais alta do que as demais estrias radiais.

Pós-crânio (ANEXO B – FIG. 7, 8 e 9)

Vértebras. Estas têm a morfologia usual encontrada na região dorsal de *Tupinambis*, embora sejam maiores. O centro é ovóide, mais largo dorsalmente e mais estreito ventralmente. Ao longo da linha mediana, ventralmente, há uma crista baixa e arredondada que une as margens ventrais do cótilo/côndilo. O cótilo é mais largo e mais alto do que o côndilo. Enquanto que o cótilo é mais marcadamente côncavo (faceta articular) ventralmente do que dorsalmente, o côndilo ao contrário é mais convexo dorsalmente do que ventralmente. Ambas as facetas do cótilo e do côndilo são algo inclinadas, a do cótilo orientada algo ventralmente, e a do côndilo algo dorsalmente. Embora fraturado, o processo espinhoso do arco neural é baixo, curto (ântero-posteriormente) e inclinado posteriormente. A pré-zigapófise é um pouco maior do que a pós-zigapófise, sendo ambas ligeiramente inclinadas, medial e lateralmente, respectivamente. O zigofene é muito grande (cerca de 50% da pré-zigapófise), mais inclinado ventral do que lateralmente. Os zigantros estão revestidos por carbonato de cálcio e não permitem estudo mais adequado. O processo transversal é pouco projetado lateralmente e apresenta uma sinapófise pequena, arredondada, não contínua com a pré-zigapófise. A morfologia destas vértebras permite sugerir que tenham pertencido à região dorsal mais posterior (“região abdominal”), o que é mais evidente na morfologia e posição

das sinapófises, muito semelhante ao que se encontra em *Tupinambis merianae* (vide KRAUSE, 1978a).

Rádio e Ulna. Estes ossos também têm a morfologia usual encontrada em *Tupinambis*, mas são maiores (vide KRAUSE, 1978b, 1990).

6 DISCUSSÃO

O espécime MCN-PV 2184 apresenta morfologia geral semelhante à de *Tupinambis* (e.g. *T. merianae*, BARBERENA *et al.*,1970), mas vários caracteres o distinguem de todas as espécies hoje válidas para este gênero. Enquanto que no basicrânio elas são menores, na mandíbula as diferenças estão principalmente nos ossos dentário, esplênial, angular e articular. O espécime se distingue ainda por ser maior do que todos os espécimes comparados, a única diferença encontrada no pós-crânio.

O espécime fóssil é de um indivíduo adulto, pelo fato de apenas a sutura entre basioccipital e parabasisfenóide não estar ainda completamente fusionada. Todavia, nos molariformes observa-se a ornamentação de tênues estriações (ou cristas) e delicadas cúspules centrais, o que permite sugerir que a substituição dentária ainda não havia cessado.

Basicrânio

A diferença mais importante no basicrânio, entre o espécime fóssil e o material recente é que a face ventral do basioccipital é menos côncava, o que se deve principalmente à orientação do tubérculo basal. No fóssil o mesmo se projeta mais lateralmente do que ventralmente, sendo então mais horizontalizado do que em todos os espécimes comparados, o que é muito evidente em suas margens anterior e posterior, também horizontalizadas.

A porção ventral da *crista tuberalis* no espécime MCN-PV 2184 parece mais verticalizada, mas isto talvez se deva apenas às proporções do espécime. Material adicional poderá esclarecer esta dúvida.

Pelo fato de a sutura entre proótico e otoccipital estar completamente fusionada, não foi possível determinar se a margem anterior da *fenestra ovalis* está formada pelo primeiro osso, como tem sido proposto por alguns autores para *Tupinambis merianae* (e.g. BARBERENA *et al.*, 1970), outros Teiidae (ALVAREZ *et al.*, 1987; TEDESCO *et al.*, 1999), e outros lagartos (OELRICH, 1956; TORRES-CARVAJAL, 2002; BELL *et al.*, 2003; CONRAD, 2004; BEVER *et al.*, 2005). Para esclarecer este ponto, são necessários espécimes onde ainda proótico/opistótico não estejam fusionados, mas nos quais o crescimento a este nível já tenha cessado. Embora o espécime fóssil não tenha fornecido evidências para esclarecer a formação das margens da *fenestra ovalis*, alguns espécimes juvenis de *T. merianae* (e.g. MCN.D. 301) estudados para comparação forneceram alguns dados. Neles, a margem anterior da *fenestra ovalis* não está ainda completa, o que poderia ser interpretado como o proótico formando a referida margem. Todavia, no espécime MCN.D. 299 (*T. merianae*) observa-se uma delicada barra óssea formando a parte mais dorsal da margem anterior da fenestra, barra óssea esta formada pelo otoccipital. Assim, pelo menos nesta espécie, ou a margem anterior da fenestra é toda ela formada pelo otoccipital, ou pelo menos sua parte mais dorsal o é.

Mandíbula

Nesta, o espécime MCN-PV 2184 apresenta as sinapomorfias dos Teiidae (esplênial hipertrofiado, substituição dentária com cavidades subcirculares basais, depósito de cimento na base dos dentes, implantação dentária subpleurodonte, plataforma subdental e *sulcus dentalis* ESTES *et al.*, 1988; GAO & FOX, 1996), e compartilha muitos caracteres com as espécies recentes de *Tupinambis*. Todavia, ele difere destas no tamanho (ANEXO C – TAB. 2) e na morfologia principalmente das estruturas nas quais participam dentário, esplênial, angular e articular. Na porção pré-coronóide a área da sínfise é proporcionalmente pequena, mas a maior diferença está na extremidade anterior muito baixa, numa mandíbula que aumenta rapidamente em altura posteriormente, o que não acontece nas espécies recentes de *Tupinambis*, onde este aumento é muito gradual e não tão acentuado (mandíbulas mais baixas). No fóssil tal particularidade deve-se ao acentuado aumento em altura do dentário e do esplênial, no sentido ântero-posterior.

Na porção pós-coronóide a grande diferença do espécime MCN-PV 2184 está na face lateral. Aqui a crista adutora é muito saliente lateralmente, o que faz com que a face lateral do articular seja particularmente inclinada ventralmente; embora medialmente não haja inclinação correspondente. Outro aspecto que acentua a particular morfologia da região pós-coronóide é o processo angular e a concavidade ventral do articular, anterior ao processo. O processo é mais arredondado, e proporcionalmente maior do que nas espécies recentes de *Tupinambis*, projetando-se para além dos limites ventral e posterior adjacentes. Segundo BELL *et al.* (2003), o tamanho do processo angular é proporcional ao tamanho/idade dos indivíduos. A margem ventral é marcadamente côncava no fóssil, enquanto que em *T. duseni* (MZUSP 92131), *T. rufescens* (MZUSP 93082, 93083 e 93084) e *T. quadrilineatus* (MZUSP 84921 e 84928) esta margem é claramente retilínea. Em *T. teguixin* (MZUSP 92149 e 92087; UFRGS 0122) e *T. merianae* (MZUSP 84998, 85000 e

91508; MCN.D. 298, 299, 300 e 301; MCN-R 15215; MCP-AN 706 e 1132) há também uma concavidade, mas esta não é na margem ventral e sim na porção mais ventral da face lateral do articular, entre o processo angular e a margem ventral quase retilínea.

Outras diferenças entre o espécime MCN-PV 2184 e as espécies aceitas de *Tupinambis*, mas talvez menos significativas são: a) processo dorsal do coronóide relativamente mais baixo, mais arredondado e com base mais longa; b) talvez relacionado com sua altura, a margem anterior do processo coronóide parece ser mais inclinada anteriormente (menos vertical) no espécime MCN-PV 2184 do que nos espécimes estudados para comparação, embora tanto em *T. merianae* quanto nas demais espécies haja variação neste ângulo. Espécimes grandes apresentaram margem anterior mais verticalizada, enquanto que em espécimes menores o ângulo variou mais; ambas as fossas c) anterior ao processo angular, e d) ventral ao processo retroarticular (face medial) são muito rasas; e) (relacionado com “b”) ângulo muito aberto entre a face medial do articular e a face verticalizada da porção mais posterior da mandíbula (~ 120°; nos espécimes comparados, ~ 90°); e f) processo póstero-medial do coronóide chega muito mais próximo da margem ventral da mandíbula do que nas espécies recentes, o que poderia relacionar-se à marcada concavidade ventral do osso articular.

Em relação a outros gêneros, observou-se que o espécime MCN-PV 2184 compartilha uns poucos caracteres, cuja importância não foi ainda determinada. Entre eles, a extremidade anterior do processo ântero-medial do coronóide, do angular e do supra-angular, que apesar das fraturas parecem alinhadas. Isto acontece em *Paradracena* e *Crocodylus*, mas apenas em alguns espécimes de *Tupinambis*, de acordo com SULLIVAN & ESTES (1997). A marcada convexidade da margem ventral do dentário é encontrada também em *Dracaena*. Em *Dracaena* e *Paradracaena*, SULLIVAN & ESTES

(1997) descrevem estriações nos dentes molariformes, segundo eles diferentemente de qualquer outra condição em Teiidae. No entanto, tais estrias, estão presentes tanto nos espécimes de *T. merianae* examinados (como aliás já descrito por BARBERENA *et al.*, 1970), quanto no fóssil MCN-PV 2184.

7 CONCLUSÕES

1. O espécime MCN-PV 2184 aqui descrito é o primeiro Squamata (Lacertilia, Teiidae) registrado para o Pleistoceno superior do do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil.

2. O espécime apresenta muitas semelhanças com os recentes das diferentes espécies de *Tupinambis*, mas distingue-se pelo maior tamanho e pelos caracteres:

- a) tubérculo basal mais horizontalizado no basicrânio;
- b) mandíbula relativamente baixa na extremidade anterior e alta posteriormente; margem dentária horizontalizada, e área da sínfise relativamente pequena;
- c) dentário e esplenial muito altos, e que aumentam abruptamente em altura ântero-posteriormente;
- d) crista adutora muito proeminente, o que faz com que a área posterior a esta crista seja inclinada látero-ventralmente;
- e) coronóide relativamente baixo, com margem anterior muito inclinada;
- f) margem ventral do articular marcadamente côncava.

3. Com base nos estudos realizados e para os fins aqui propostos, o espécime MCN-PV 2184 é atribuído ao gênero *Tupinambis*.

4. Este lagarto é o segundo réptil a compor a fauna da Formação Touro Passo, antes representada apenas por Testudines.

8 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ABE, A.S.; PESANTES, O.S.; MANZANI, P.R. Considerações sobre o gênero *Tupinambis* (Lacertilia, Teiidae). In: CONGRESSO LATINO-AMERICANO DE ZOOLOGIA, 12., 1992; CONGRESSO BRASILEIRO DE ZOOLOGIA, 19., 1992. Belém, **Resumos...** Belém: 1992. p. 128.

ALBINO, A. 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.

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

_____. Reptiles. In: MAZZANTI, L.; QUINTANA, C.A. (ed.) **Cueva Tixi: cazadores y recolectores de las Sierras de Tandilia Oriental**. Mar del Plata: Imprenta Relieve, 2001. p. 65-74. (Geología, Paleontología y Zooarqueología, Publicación Especial 1).

_____. A Late Quaternary lizard assemblage from the southern pampean region of Argentina. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Lawrence, v. 25, n. 1, p. 185-191, 2005.

_____; MONTALVO, C.I. Primer registro de escamosos fósiles en la Provincia de La Pampa (Argentina). In: JORNADAS ARGENTINAS DE PALEONTOLOGÍA DE VERTEBRADOS, 19., 2003. Buenos Aires, **Resúmenes...** Buenos Aires: 2003, p. 05.

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.

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.

ARMSTRONG-ZIEGLER, J.G. Amphibia and Reptilia from the Campanian of New Mexico. **Fieldiana (Geology)**, Chicago, n. 4, p. 1-39, 1980.

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.

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.

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

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. Disponível em: http://palaeo-electronica.org/paleo/2005_1/bever4/issue1_05.htm

BOMBIN, M. Modelo paleoecológico evolutivo para o Neokuaternário 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**, Porto Alegre, n. 15, p. 1-90, 1976.

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

BOULENGER, G.A. **Catalogue of the lizards in the British Museum (Natural History), Volume II**. London: Wheldon and Wesley Ltd, 1885. 772p.

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

_____; _____. 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.

_____; _____. 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.

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.

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

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

CEI, J.M. **Reptiles del noroeste, nordeste y este de la Argentina: Herpetofauna de las selvas subtropicales Puna y Pampas**. Torino: Museo Regionale di Scienze Naturali,

Museo Regionale di Scienze Naturali, Monografia XIV, 1993, p. 394-405.

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

COLLI, G.R.; PÉRES JR. A.K. CUNHA, H.J. A new *Tupinambis* (Squamata: Teiidae) from Central Brazil, with an analysis of morphological and genetic variation in the genus. **Herpetologica**, Lawrence, v. 54, n. 4, p. 477-492, 1998.

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.

DA ROSA, A.A.S. Preliminary correlation of fluvial deposits at the extreme west of Rio Grande do Sul State, southern Brazil. In: LATINAMERICAN CONGRESS OF SEDIMENTOLOGY, 3., 2003. Belém, **Abstracts...** Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi, UFPA, 2003. p. 243-245.

_____; MILDNER, S.E.S. Aloformação Guterrez: Uma nova unidade estratigráfica para o extremo oeste do Estado do Rio Grande do Sul. In: CONGRESSO DA ABEQUA, 7., 2001. Imbé, **Boletim de Resumos...** Imbé: ABEQUA, 2001. p. 253-254.

_____; _____. OLIVEIRA, E.V. Considerações sobre a megafauna pleistocênica da Região Centro-Oeste do Rio Grande do Sul. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 2., 2000. Rio de Janeiro, **Boletim de Resumos...** Rio de Janeiro: Museu Nacional, UFRJ, 2000. p. 52.

DENTON, R.K.; O'NEILL, R.C. *Prototeius stageri*, gen. et sp. nov., a new teiid lizard from the Upper Cretaceous Marshalltown Formation of New Jersey, with a preliminary phylogenetic revision of the Teiidae. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Lawrence, v. 15, n. 2, p. 235-253, 1995.

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, 1983a.

_____. Restos de lacertílios asociados a asentamientos indígenas (Sauria, Teiidae) en la

Provincia de Santiago del Estero, Argentina. **Boletín de la Asociación Herpetológica Argentina**, Buenos Aires, v. 1, n. 3, p. 13, 1983b.

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

_____. 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.

_____. Un nuevo lacertílio (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**, Cambridge, v. 1961, n. 143, p. 1-8, 1961.

_____. 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.

_____. Sauria terrestria, Amphisbaenia. In: Wellnhofer, P. (ed.) **Handbuch der Paleoherpetologie**, Stuttgart: Gustav Fisher Verlag, 1983. p. 249 (Part 10A).

_____; FRAZETTA, T.H.; WILLIAMS, E.E. Studies on the fossil snake *Dinilysia patagonica* Woodward. Part I. Cranial Morphology. **Bulletin of Museum of Comparative Zoology**, Cambridge, v. 140, n. 2, p. 25-74, 1970.

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

_____; 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, 1985.

_____; 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.

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

FITZGERALD, L.A.; CHANI, J.M.; DONADIO, O.E. *Tupinambis* lizards in Argentina: implementing management of a traditionally exploited resource. In: ROBINSON, J.H.; REDFORD, K. (ed.) **Neotropical Wildlife Use and Conservation**. Chicago: University of Chicago Press, 1991. p. 303-346.

_____; COOK, J.A.; AQUINO, A.L. Molecular phylogenetics and conservation of *Tupinambis* (Sauria: Teiidae). **Copeia**, Lawrence, v. 1999, n. 4, p. 894-905, 1999.

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

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

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

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.

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

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

HSIOU, A.; FERIGOLO, J. Estudo preliminar de um lagarto teiídeo (Squamata, Sauria) para o Pleistoceno superior do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. **Ameghiniana**, Buenos Aires, v. 41, n. 4, p. 51R, 2004.

_____; _____. Primeiro Teiidae (Lepidosauria, Squamata) para o Pleistoceno superior do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. In: CONGRESSO LATINO-AMERICANO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 2., 2005. Rio de Janeiro, **Boletim de Resumos...** Rio de Janeiro: Museu Nacional, 2005a. p. 137.

_____; _____. Um Teiidae (Squamata, Scincomorpha) para o Pleistoceno superior do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 19., 2005; CONGRESSO LATINO-AMERICANO DE PALEONTOLOGIA, 6., 2005. Aracajú, **CD Resumos...** Aracajú: SBP, 2005b.

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.

_____. 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.

_____. Morfologia e aspectos funcionais do esqueleto apendicular de macroteiídeos (Sáuria, Scincomorpha, Teiidae). **Boletim do Instituto de Biociências**, Porto Alegre, n. 47, p. 1-114, 1990

LEMA, T. de. Lista comentada dos répteis ocorrentes no Rio Grande do Sul, Brasil. **Comunicações do Museu de Ciências e Tecnologia da PUCRS, Série Zoologia**, Porto Alegre, v. 7, p. 41-150, 1994.

MACIEL, L.; RIBEIRO, A.M.; SEDOR, F. Considerações sobre quelônios fósseis do Quaternário do Rio Grande do Sul, Brasil. **Ameghiniana**, Buenos Aires, v. 33, n. 4, p. 467, 1996.

MACLEAN, W.P. Feeding and locomotor mechanisms of teiid lizards: functional morphology and evolution. **Papéis Avulsos de Zoologia**, São Paulo, v. 27, n. 15, p. 179-231, 1974.

MANZANI, P.R.; ABE, A.S. A new species of *Tupinambis* Daudin, 1802 (Squamata, Teiidae) from central Brazil. **Boletim do Museu Nacional, Nova série**, Rio de Janeiro, n. 382, p. 1-10, 1997.

_____; _____. A new species of *Tupinambis* Daudin, 1803 from southeastern Brazil (Squamata, Teiidae). **Arquivos do Museu Nacional**, Rio de Janeiro, v. 60, n. 4, p. 295-302, 2002.

MILDER, S.E.S. **Arqueologia do Sudeste do Rio Grande do Sul: Uma perspectiva Geoarqueológica**. 2000. 172 f. Tese (Doutorado) - Museu de Arqueologia e Etnologia, Curso de Pós-Graduação em Arqueologia, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2000.

NYDAM, R. Lizards of the Mussentuchit local fauna (Albian-Cenomanian Boundary) and comments on the evolution of the Cretaceous lizard fauna of North America. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Lawrence, v. 22, n. 3, p. 645-660, 2002.

_____; CIFELLI, R.L. A new teiid lizard from the Cedar Mountain Formation (Albian-Cenomanian Boundary) of Utah. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Lawrence, v. 22, n. 2, p. 276-285, 2000a.

_____; _____. Lizards from the Lower Cretaceous (Aptian-Albian) Antlers and Cloverly Formations. **Journal of Vertebrate Paleontology**, Lawrence, v. 22, n. 2, p. 286-298, 2002b.

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

OLIVEIRA, E. V. **Mamíferos fósseis do Quaternário do Estado do Rio Grande do Sul, Brasil**. 1992. 118f. Dissertação (Mestrado em Geociências) – Instituto de Geociências, Curso de Pós-Graduação em Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 1992.

_____. Mamíferos Xenarthra (Edentata) do Quaternário do Estado do Rio Grande do Sul,

Brasil. **Ameghiniana**, Buenos Aires, v. 33, n. 1, p. 65-75, 1996.

_____. Quaternary vertebrates and climates from southern Brazil. In: RABASSA, J.; SALEMME, M. (ed) **Quaternary of South America and Antarctic Peninsula**. Rotterdam: A.A. Balkema Publishers, 1999. p. 61-73.

_____; MILDNER, S.E.S. considerações preliminares sobre uma nova fauna de moluscos fósseis da Formação Touro Passo (Pleistoceno superior-Holoceno) – Observações estratigráficas e paleoecológicas. **Veritas**, Porto Alegre, v. 35, n. 137, p. 121-129, 1990.

_____; LAVINA, E.L. Mamíferos – Protagonistas dos tempos modernos. In: HOLZ, M.; DE ROS, L.F. (ed) **Paleontologia do Rio Grande do Sul**. Porto Alegre: Edição CIGO/UFRGS, 2000. p. 376-394.

PAULA-COUTO, C. Evolução de comunidades, modificações faunísticas e integrações biocenóticas dos vertebrados Cenozóicos do Brasil. In: CONGRESSO LATINOAMERICANO DE ZOOLOGIA, 4., 1970. Caracas, **Actas...** Caracas: 1970. v. 2, p. 907-930.

PÉRES, A.K.Jr. **Sistemática e Conservação de lagartos do gênero *Tupinambis* (Squamata, Teiidae)**. 2003, 193f. Tese (Doutorado) - Instituto de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Universidade de Brasília, Brasília, 2003.

_____; COLLI, G.R. The taxonomic status of *Tupinambis rufescens* and *T. duseni* (Squamata: Teiidae), with a redescription of the two species. **Occasional Papers Sam Noble Oklahoma Museum of Natural History**, Norman, n. 15, p. 1-12, 2004.

PETERS, J.A.; DONOSO-BARROS, R. **Catalogue of the Neotropical Squamata: Part II, Lizards and Amphisbaenians**. Washington: Smithsonian Institution Press, 293p.

PIANKA, E.R.; VITT, L.J. **Lizards: Windows to the Evolution of Diversity**. Berkeley: University of California, 2003. 772 p.

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

_____. A review of the tegus, lizard genus *Tupinambis* (Sauria: Teiidae) from South America. **Copeia**, Washington, v. 1973, n. 4, p. 740-746, 1973.

_____. 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, 1974a.

_____. A survey of the dentition of the macroteiid lizards (Teiidae: Lacertilia). **Herpetologica**, Lawrence, v. 30, n. 4, p. 344-349, 1974b.

_____. The lizard family Teiidae: is it a monophyletic group? **Zoological Journal of the Linnean Society**, London, v. 1983, n. 77, p. 189-197, 1983.

QUEIROZ, A.N. de. Étude des vertébrés du site archéologique Rs-Tq-58, Montenegro, RS, Brésil: aspects archéozoologiques et taphonomiques. In: GOÑALONS, G.L.M. (ed.) **Zooarchaeology of South America**. Oxford: Archaeopress, 2004. p. 153-176. (BAR International Series 1298).

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

RETAMOSO, J.A.; DA ROSA, A.A.S.; KOTZIAN, C.B. Moluscos fósseis do Quaternário da região extremo-oeste do Rio Grande do Sul. CONGRESSO DA ABEQUA, 7., 2001. Imbé, **Boletim de Resumos...** Imbé: ABEQUA, 2001. p. 297.

RIBEIRO, A.M.; ALVARENGA, H.M.; ROSENAU, M. 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. Uberaba, **Atas...** Uberaba: SBP, 1995. p.107.

ROMER, A.S. **Osteology of the Reptiles**. Chicago: University of Chicago Press, 1968. 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, 1937.

SCILLATO-YANÉ. G.J. Nuevo Mylodontidae (Edentata, Tardigrada) del "Mesopotamiense" (Mioceno tardío-Plioceno) de la Provincia de Entre Ríos. **Ameghiniana**, Buenos Aires, v. 28, n. 1-2, p. 29-34, 1981.

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.

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.

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

UBILLA, M. Mamíferos fósiles, geocronología y paleoecología de la Fm. Sopas (Pleistoceno superior) del Uruguay. **Ameghiniana**, Buenos Aires, v. 22, n. 3-4, p. 185-196, 1985.

_____; 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.

_____; _____; GOSO, C. Edades TL/OSL, C14 y bioestratigrafía de mamíferos en sedimentos continentales del Norte de Uruguay (Formación Sopas). In: JORNADAS ARGENTINAS DE PALEONTOLOGÍA DE VERTEBRADOS, 10., 2004. La Plata, **Libro de Resúmenes...** La Plata: APA, 2004. p. 62-63.

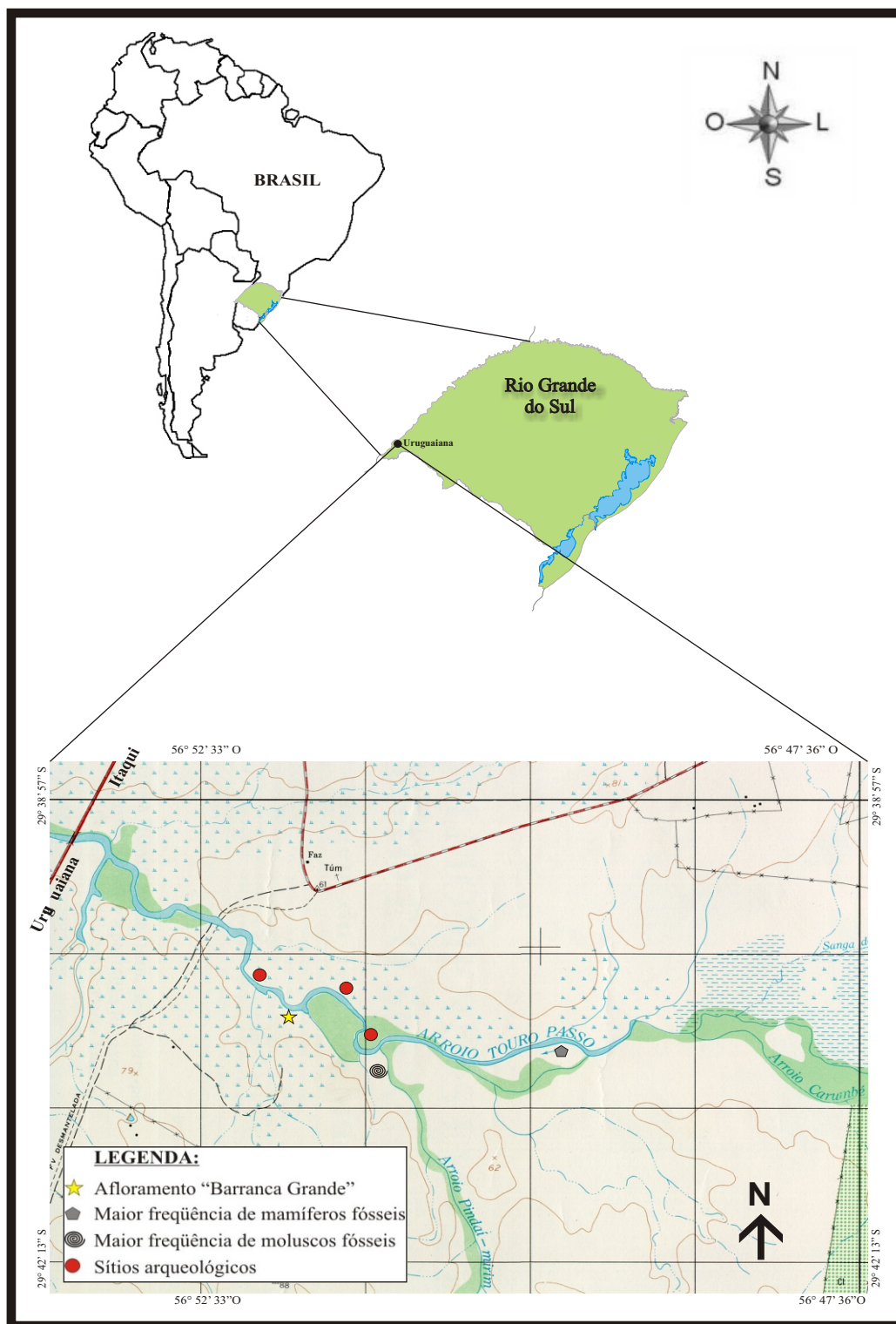
VALENCIA, J.; COVACEVICH, V. MARSHALL, L.; RIVANO, S.; CHARRIER, R.; SALINAS, P. Registro fósil más antiguo de la familia Teiidae de la Formación de Colimapu (Cretáceo temprano) en las termas del Flaco, Chile central. In: CONGRESO LATINOAMERICANO HERPETOLÓGICO, 2., 1990. Merida, **Libro de Resúmenes...**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

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.

ANEXOS

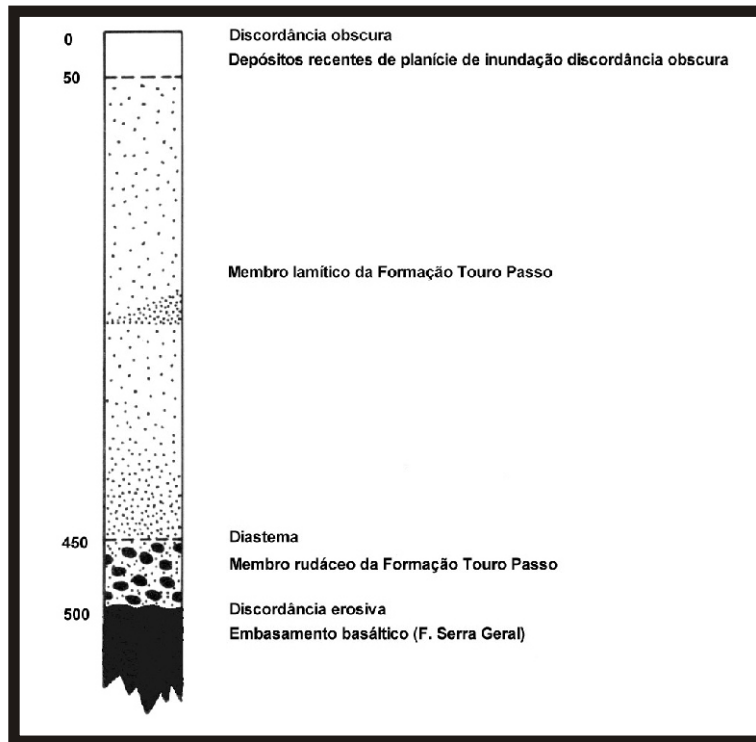
ANEXO A

FIGURA 1 - Mapa de localização do Arroio Touro Passo com principais afloramentos.



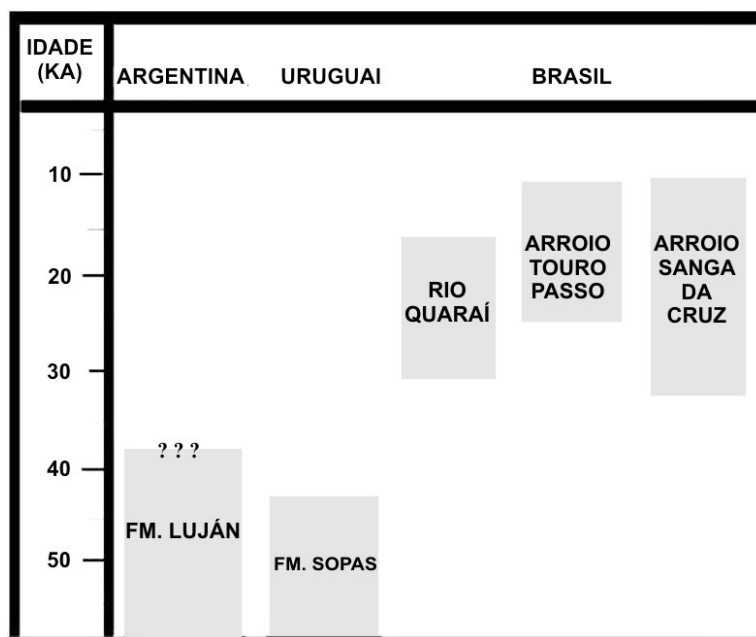
Baseado em BOMBIN (1976) (Escala 1:50.000)

FIGURA 2 - Seqüência estratigráfica na área tipo da Formação Touro Passo.



BOMBIN (1976)

FIGURA 3 - Correlação estratigráfica das localidades fossilíferas do extremo oeste do Estado do Rio Grande do Sul.



Modificado de DA ROSA, 2003.

TABELA 1 – Paleofauna de invertebrados e vertebrados da Formação Touro Passo.

MOLUSCOS	
GASTROPODA	
	Família <i>Hydrobiidae</i>
	<i>Heleobia</i> sp.
	<i>Potamolithus</i> sp.
	Família <i>Ancylidae</i>
	<i>Gundlachia</i> sp.
BIVALVIA	
	Família <i>Hyriidae</i>
	<i>Diplodon</i> sp.
	Família <i>Corbiculidae</i>
	<i>Neocorbicula limosa</i>

RÉPTEIS	
TESTUDINES	
Cryptodira	
	Família Emydidae
	<i>Trachemys dorbigni</i>
Pleurodira	
	Família Chelidae
	<i>Hydromedusa tectifera</i>
LEPIDOSAURIA	
Squamata	
	Família Teiidae
	<i>Tupinambis</i> sp.

MAMÍFEROS	
XENARTHRA	
Pilosa	
	Família Mylodontidae
	<i>Scelidotherium leptcephalum</i>
	<i>Glossotherium robustum</i>
Cingulata	
	Família Dasypodidae
	<i>Propraopus</i> sp.
	<i>Propraopus</i> cf. <i>P. grandis</i>
	<i>Pampatherium</i> sp.
	<i>Pampatherium humboldti</i>
	Família Glyptodontidae
	<i>Panochthus tuberculatus</i>
	<i>Glyptodon reticulatus</i>
	<i>Glyptodon clavipes</i>
	<i>Neothoracophorus</i> cf. <i>N. elevatus</i>

NOTOUNGULATA

Toxodonta

Família Toxodontidae

Toxodon platensis

RODENTIA

Caviomorpha

Família Hydrochoeridae

Hydrochoerus hydrochoeris

Myomorpha

Família Muridae

Reithrodon auritus

PROBOSCIDEA

Elephantoidea

Família Gomphoteriidae

Stegomastodon platensis

PERISSODACTYLA

Hippomorpha

Família Equidae

Equus (Amerhippus) curvidens

Ceratomorpha

Família Tapiridae

Tapirus terrestris

ARTIODACTYLA

Suiformes

Família Tayassuidae

Tayassu pecari

Tylopoda

Família Camelidae

Palaeolama paradoxa

Lama guanicoe

Ruminantia

Família Cervidae

Blastocercus dichotomus

Ozotoceros bezoarticus

Mazama gouazoubira

Morenelaphus brachyceros

AVES

Ciconiformes

ANEXO B

FIGURA 1 - *Tupinambis* sp. MCN-PV 2184 - Vista occipital do basicrânio.
Abreviaturas: BO, basioccipital; BPT, processo basipterigóide; FM, forâmen magno; OTO, otoccipital; PP, processo paraoccipital; SO, supraoccipital; TB, tubérculo basal.

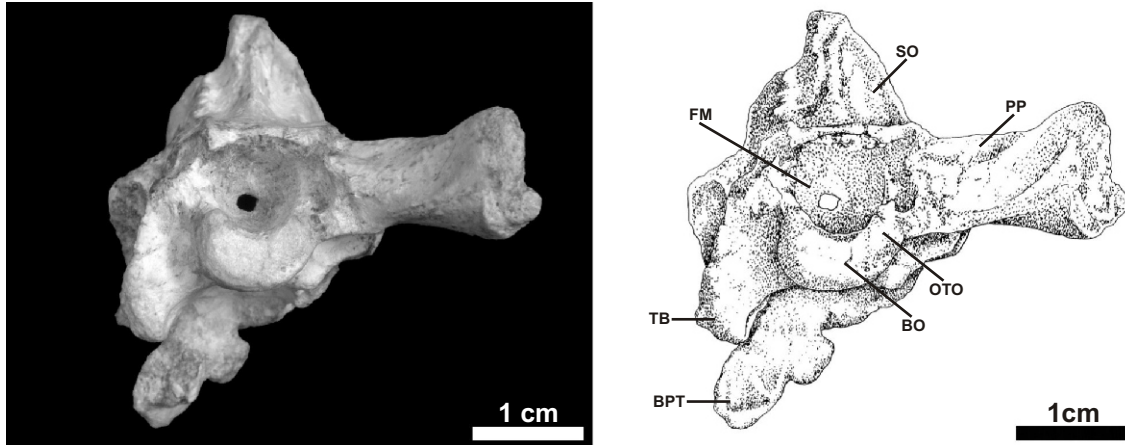
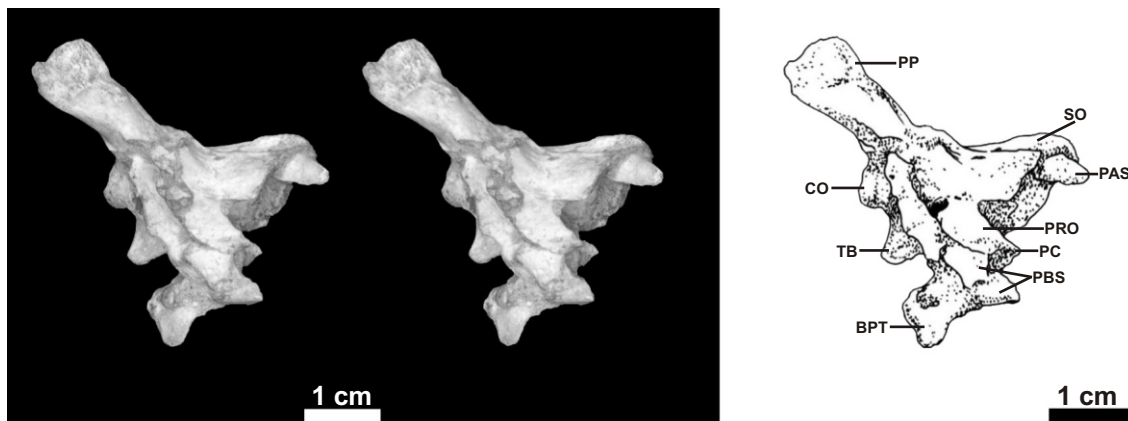
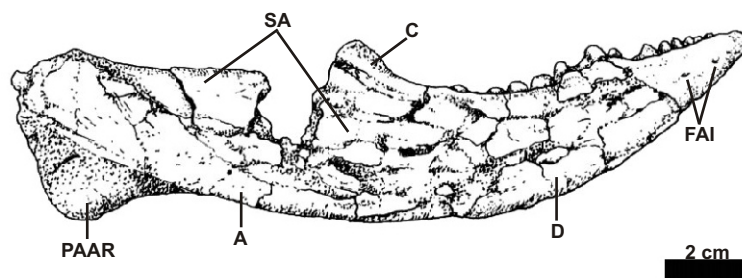


FIGURA 2 - *Tupinambis* sp. MCN-PV 2184 - Estereo par da região lateral do basicrânio.
Abreviaturas: CO, côndilo occipital; BPT, processo basipterigóide; PAS, processo ascendente; PBS, parabasiésfenóide; PC, processo clinóide; PP, processo paraoccipital; PRO, proótico; SO, supraoccipital; TB, tubérculo basal.



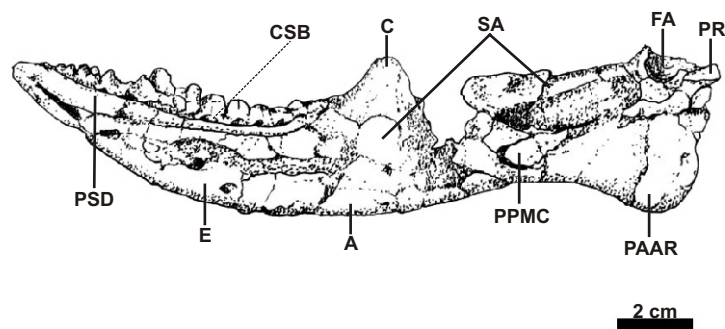
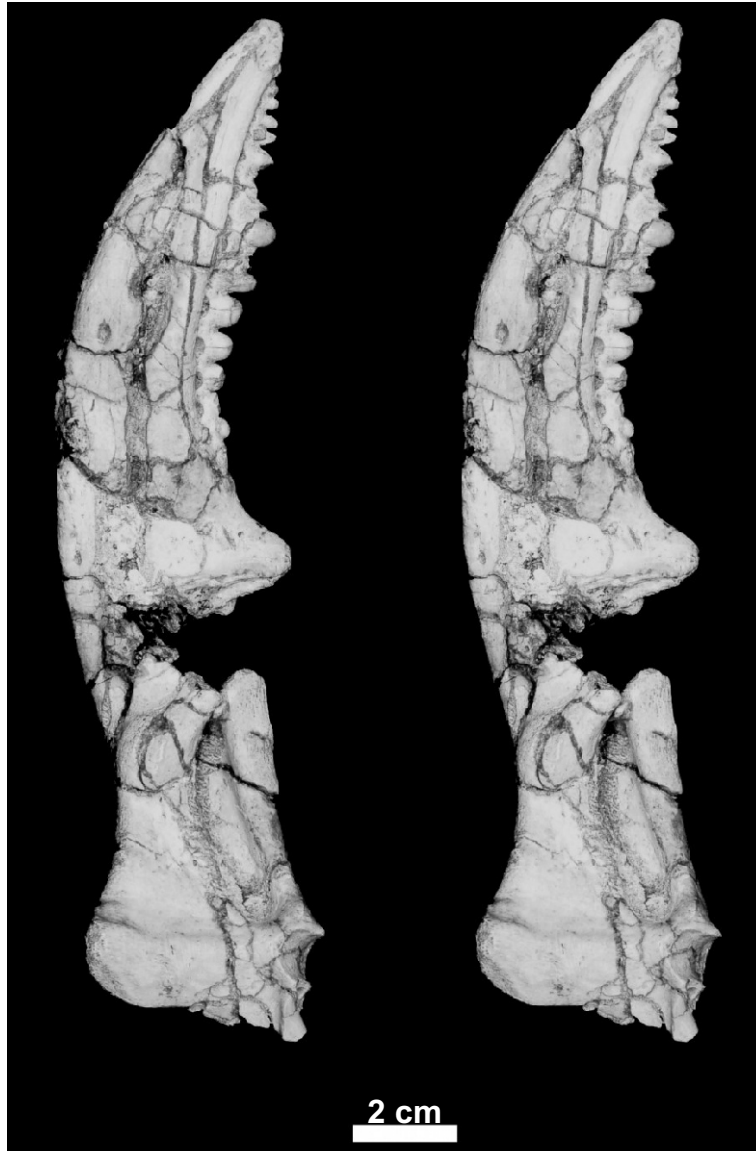
ANEXO B

FIGURA 3 - *Tupinambis* sp. MCN-PV 2184 - Estereo par da hemimandíbula direita em vista lateral. **Abreviaturas:** A, angular; C, coronóide; D, dentário; FAI, forames alveolares inferiores; PAAR, processo angular do articular; SA, supra-angular.



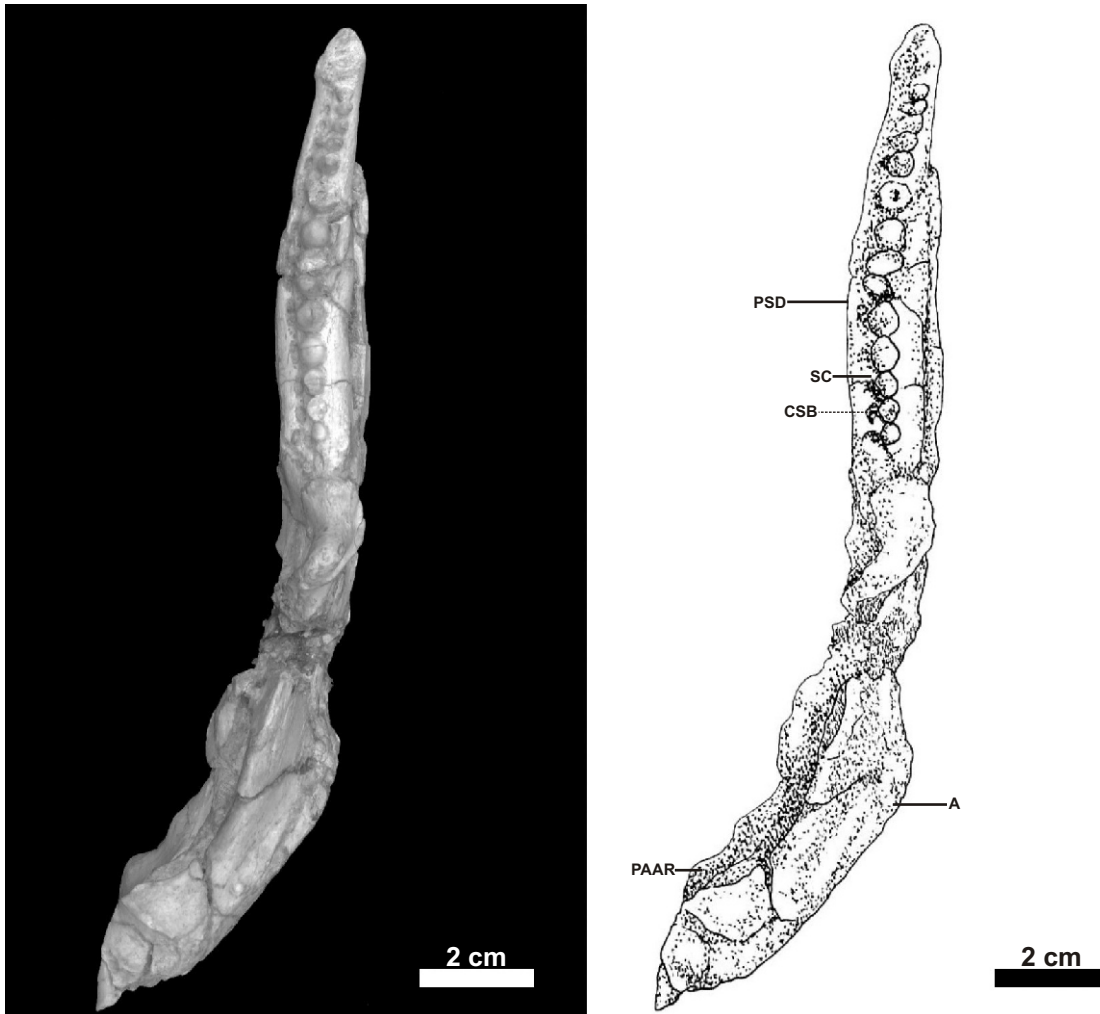
ANEXO B

FIGURA 4 - *Tupinambis* sp. MCN-PV 2184 - Estereo par da hemimandíbula direita em vista medial. **Abreviaturas:** A, angular; C, coronóide; CSB, cavidades subcirculares basais; E, esplenial; FA, faceta articular; PAAR, processo angular do articular; PPMC, processo póstero-medial do coronóide; PR, processo retroarticular; PSD, plataforma subdental; SA, supra-angular.



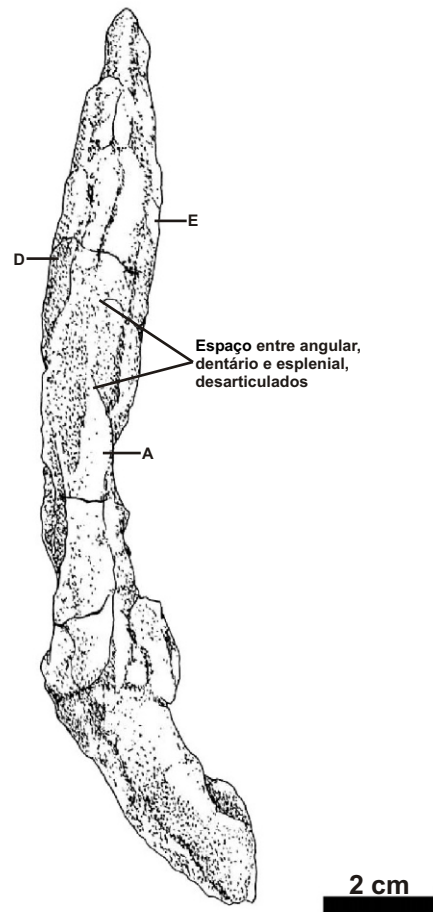
ANEXO B

FIGURA 5 - *Tupinambis* sp. MCN-PV 2184 - Vista oclusal da hemimandíbula direita.
Abreviaturas: A, angular; CSB, cavidades subcirculares basais; PAAR, processo angular do articular; PSD, plataforma subdental; SC, sulcus dentalis.



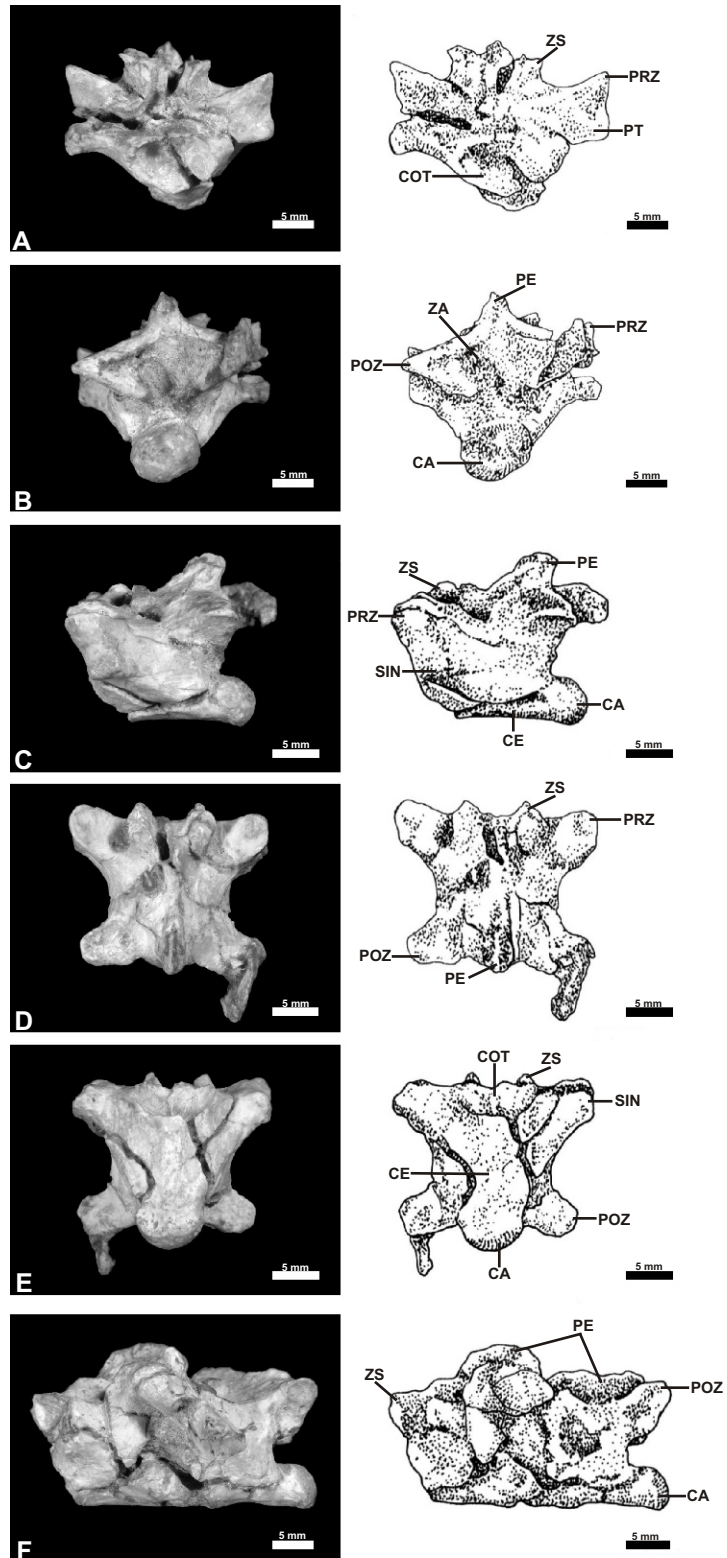
ANEXO B

FIGURA 6 - *Tupinambis* sp. MCN-PV 2184 - Vista ventral da hemimandíbula direita.
Abreviaturas: A, angular; D, dentário; E, esplenial.



ANEXO B

FIGURA 7 - *Tupinambis* sp. MCN-PV 2184 - Vértebra dorsal. **A**, vista anterior; **B**, vista posterior; **C**, vista lateral; **D**, vista dorsal; **E**, vista ventral; **F**, vista lateral das duas vértebras dorsais articuladas. **Abreviaturas:** CE centro; CA, côndilo articular; COT, cótilo; PE, processo espinhoso; POZ, pós-zigapófise; PRZ, pré-zigapófise; PT, processo transverso; SIN, sinapófise; ZA, ziganthro; ZS, zigofene.



ANEXO B

FIGURA 8 - *Tupinambis* sp. MCN-PV 2184 - Rádio esquerdo. **A**, vista anterior; **B**, vista posterior.

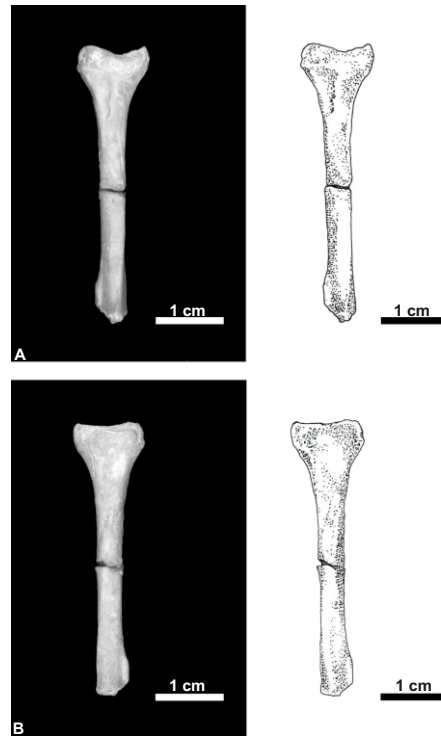
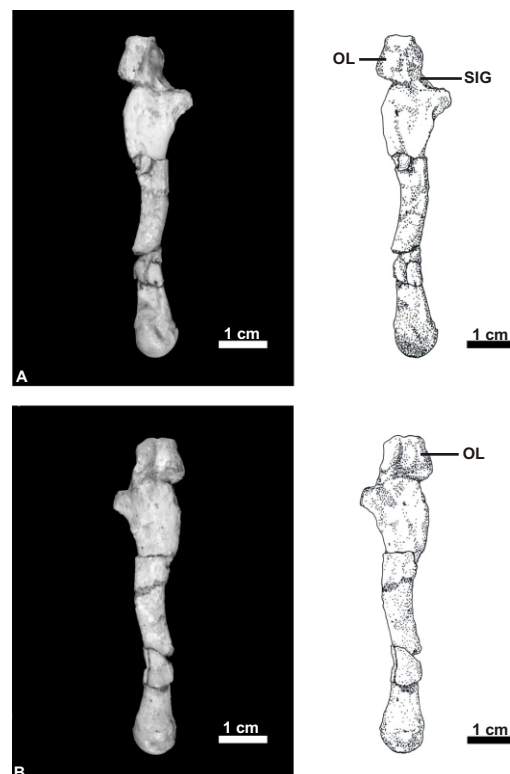


FIGURA 9 - *Tupinambis* sp. MCN-PV 2184 - Ulna esquerda. **A**, vista anterior; **B**, vista posterior. **Abreviaturas:** OL, olécrano; SIG, entalhe sigmóide.



ANEXO C

TABELA 1 - Medidas (em mm) do diâmetro méso-distal (M-D) e buco-lingual (B-L) dos dentes de MCN-PV 2184.

Dente	M-D	B-L
5º caniniforme	3,4	3,1
2º molariforme	4,6	4,4
4º molariforme	4,5	4,0
5º molariforme	4,0	4,1
6º molariforme	3,8	3,6
7º molariforme	3,5	3,3
8º molariforme	3,2	2,8

TABELA 2 - Medida do comprimento da mandíbula (mm) em MCN-PV 2184 e nos espécimes recentes de *Tupinambis*.

<i>Tupinambis</i>	Comprimento da mandíbula (mm)
MCN-PV 2184	155,1*
MCN.D. 298, <i>T. merianae</i>	74,0
MCN.D. 299, <i>T. merianae</i>	105,8
MCN.D.300, <i>T. merianae</i>	100,9
MCN-R. 15215, <i>T. merianae</i>	106,6
MCP-AN 706, <i>T. merianae</i>	121,0
MZUSP 84998, <i>T. merianae</i>	80,0
MZUSP 85000, <i>T. merianae</i>	67,0
MZUSP 91508, <i>T. merianae</i>	61,5
MZUSP 84921, <i>T. quadrilineatus</i>	64,5
MZUSP 84928, <i>T. quadrilineatus</i>	44,5
MZUSP 93082, <i>T. rufescens</i>	94,0
MZUSP 93083, <i>T. rufescens</i>	78,0
MZUSP 93084, <i>T. rufescens</i>	85,0
UFRGS 0122, <i>T. teguixin</i>	92,2
MZUSP 92087, <i>T. teguixin</i>	75,0
MZUSP 92149, <i>T. teguixin</i>	79,2
MZUSP 92131, <i>T. duseni</i>	96,0

* Pela desarticulação entre os ossos angular, dentário e esplenial, a medida está alongada em pelo menos 10,0 mm