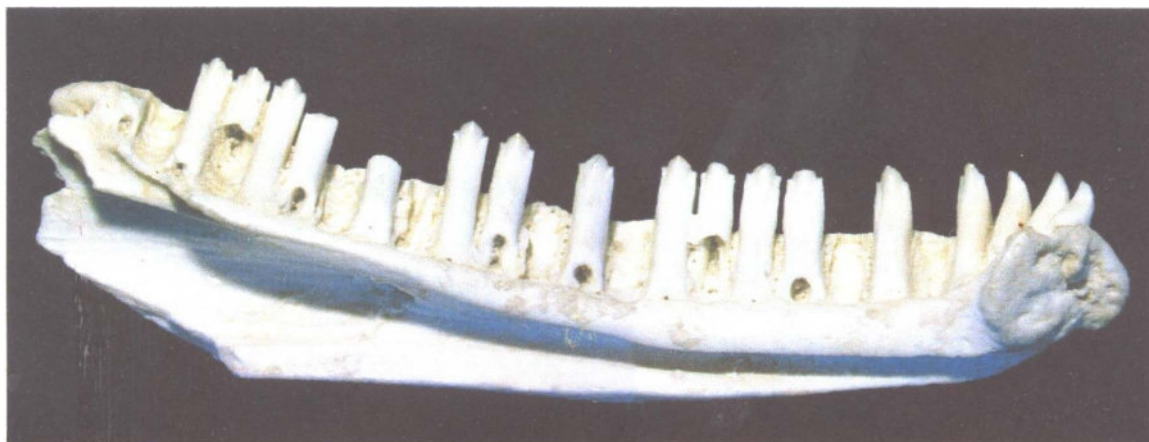


**ALBERTO BARBOSA de CARVALHO**



**ESTUDO TAXONÔMICO DOS “LAGARTOS” FÓSSEIS  
(LEPIDOSAURIA: SQUAMATA) DA BACIA DE SÃO JOSÉ DE  
ITABORAÍ (PALEOCENO), ESTADO DO RIO DE JANEIRO**

Dissertação apresentada à Coordenação do Programa de Pós-Graduação em  
Zoologia do Museu Nacional/UFRJ como parte dos requisitos necessários  
para obtenção do Título de Mestre em Ciências Biológicas - Zoologia

Rio de Janeiro  
2001

ALBERTO BARBOSA de CARVALHO

**ESTUDO TAXONÔMICO DOS “LAGARTOS” FÓSSEIS  
(LEPIDOSAURIA: SQUAMATA) DA BACIA DE SÃO JOSÉ DE  
ITABORAÍ (PALEOCENO), ESTADO DO RIO DE JANEIRO**

COMISSÃO EXAMINADORA:

Prof. Dr. \_\_\_\_\_ (Presidente)

Prof. Dr. \_\_\_\_\_

Prof. Dr. \_\_\_\_\_

Prof. Dr. \_\_\_\_\_ (Suplente)

Rio de Janeiro, dezembro de 2001

**Trabalho realizado no Setor de Paleovertebrados do  
Departamento de Geologia e Paleontologia do  
Museu Nacional/UFRJ**

**Orientador:**

**Prof. Dr. ALEXANDER WILHELM ARMIN KELLNER**

**Co-Orientador:**

**Prof. Dr. HUSSAM EL DINE ZAHER**

Rio de Janeiro  
2001

**FICHA CATALOGRÁFICA****CARVALHO, Alberto Barbosa de**

**Estudo Taxonômico dos “lagartos” fósseis (LEPIDOSAURIA: SQUAMATA) da Bacia de São José de Itaboraí (PALEOCENO), estado do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro. UFRJ, Museu Nacional, 2001. xii, 82 páginas + 35 figs.**

Tese: Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia)

1. SQUAMATA; 2. LAGARTOS; 3. PALEOCENO; 4. ITABORAÍ; 5. TAXONOMIA

I. Universidade Federal do Rio de Janeiro

II. Teses

Foto Capa: Face lingual do dentário DGM 666-R ( foto de A.B. Carvalho)

*Aos meus pais, Alberto Loureiro de Carvalho  
e Ana Maria Barbosa de Carvalho, responsáveis  
por minha formação moral e intelectual.*

## AGRADECIMENTOS

Primeiramente, gostaria de agradecer aos meus orientadores Prof. Dr. Alexander Wilhelm Armin Kellner e Prof. Dr. Hussam el dine Zaher, pela orientação, apoio e amizade, em todas as fases de desenvolvimento desta dissertação, que foram de fundamental importância para a realização deste trabalho.

Agradecimentos ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa concedida no decorrer da dissertação, e ao American Museum of Natural History (New York, EUA) pela bolsa de auxílio visitante, que permitiu a comparação com materiais fósseis da coleção desta instituição.

Ao chefe do Setor de Paleontologia do Departamento Nacional da Produção Mineral do Rio de Janeiro (DNPM/RJ), Geólogo Diógenes de Almeida Campos, por permitir o acesso à coleção de fósseis de Itaboraí, pertencente ao Departamento de Geologia e Mineralogia do DNPM/RJ e à Paleontóloga Rita de Cássia Tardin Cassab por seu apoio na fase de levantamento e catalogação dos materiais da coleção da instituição acima citada.

Meus agradecimentos ao Prof. Dr. Sergio Alex K. de Azevedo por permitir o acesso ao material depositado na Coleção de Paleovertebrados do Museu Nacional/UFRJ e à Prof<sup>a</sup>. Msc. Deise Dias R. Henriques pelo auxílio na catalogação dos materiais fósseis pertencentes à instituição acima citada, e pelo auxílio no levantamento bibliográfico. Ao Prof. Dr. Mark A. Norell do Department of Vertebrate Paleontology do American Museum of Natural History (N.Y., EUA) por permitir o acesso às coleções de Squamata fóssil do referido departamento.

Ao Prof. Dr. Benedito Humberto Rodrigues Francisco pelo fornecimento de bibliografias, sugestões e ensinamentos sobre a estratigrafia e geologia da Bacia de

Itaboraí; e à Prof. Dr. Lílian Paglarelli Bergqvist pelo fornecimento de bibliografias e auxílio na localização de materiais na coleção de fósseis do Departamento de Geologia e Mineralogia do DNPM/RJ.

À Prof<sup>a</sup>. Msc. Luciana Barbosa de Carvalho, irmã e conselheira, pela sua força e incentivo nos meus estudos na Paleontologia e pelo auxílio na obtenção das imagens digitais dos materiais fósseis; e ao artista plástico Maurílio S. de Oliveira pela orientação na confecção dos desenhos deste trabalho, meus agradecimentos.

Ao mestrando Felipe F. Curcio (IB/USP) e aos técnicos do Departamento de Zoologia da USP pelo auxílio na preparação dos materiais da fauna recente utilizados na comparação.

Meus agradecimentos ao Dr. Sérgio Nakagawa, pela amizade, atenção e apoio durante a fase de trabalhos em São Paulo.

À Prof<sup>a</sup>. Dra. Nanci Pereira de Vasconcelos, prima-mãe e amiga, cujo apoio em um momento difícil, permitiu-me dar continuidade às comparações e finalizar este trabalho, o meu muito obrigado!

Agradecimentos aos colegas do Setor de Paleovertebrados, do Departamento de Geologia e Paleontologia do Museu Nacional/UFRJ, do Departamento de Zoologia do Instituto de Biociências da USP, assim como aqueles que, embora não estejam citados, de alguma forma contribuíram para o bom desenvolvimento dessa dissertação.

## RESUMO

Representantes dos Squamata na Bacia de São José de Itaboraí foram inicialmente referidos por Couto (1949, 1958). Mais tarde, Estes (1970) faz referência à presença de famílias “Iguanidae”, Gekkonidae, Teiidae e possivelmente Scincidae do Paleoceno do Brasil (presumivelmente da Bacia de São José de Itaboraí). A presença destes clados na bacia em questão foi citada também por Estes & Price (1973), Estes (1983a,b) e Estes & Báez (1985). Carvalho & Zaher (1998), em uma análise preliminar do material, confirmam a presença dos clados acima mencionados, registrando a primeira ocorrência de um representante de Anguimorpha. Entretanto, nenhum dos espécimes foram figurados ou descritos em detalhe.

Nesta dissertação, são estudados 84 exemplares de “lagartos” do Paleoceno de São José de Itaboraí. O material consiste em fragmentos isolados, incompletos, de premaxila, maxilas e dentários. Sete táxons foram reconhecidos : *Iguania incertae sedis* (gên. e esp. nov.), Gekkonidae (gên. e esp. nov.), Scincomorpha *incertae sedis* (dois táxons - gêneros e espécies novas.), Teiidae (gên. e esp. nov.), e Anguimorpha *incertae sedis* (dois táxons - gêneros e espécies novas).

A presença destes táxons no Paleoceno de Itaboraí, apresentam implicações paleobiogeográficas importantes. Dentre estes, os *Iguania*, presentes já no Cretáceo da América do Sul, corroboram a hipótese de que este clado teve sua dispersão no Novo Mundo a partir do continente sul-americano. A ocorrência de Gekkonidae estende o registro fóssil deste grupo no Novo Mundo ao Paleoceno, reforçando a idéia de que membros deste clado tenham entrado neste continente via rafting vindos da África, durante o Cretáceo Superior (como fizeram alguns grupos de vertebrados), quando um oceano já estava presente entre os dois continentes, e mais tarde se dispersaram para o norte.



A presença de representantes próximos aos xantusídeos no Paleoceno de São José de Itaboraí, representa provavelmente um grupo irmão de Xantusiidae, sugerindo q este grupo tenha se originado na América do Sul e dispersado para a América Centra e América do Norte durante o Cenozóico.

Os teídeos, que são citados como exemplo da dispersão norte-sul durante o Cretáceo, são encontrados também no Paleoceno de Itaboraí, representam alguns dos clados de Squamata que sobreviveram aos eventos de extinção ocorridos no Cretáceo-Terciário, ao contrário do que aconteceu com elementos desta mesma família na América do Norte.

A diversidade de “lagartos” do Paleoceno de Itaboraí é complementada pela presença de dois novos táxons do clado Anguimorpha, sendo o primeiro registro deste grupo da Bacia de Itaboraí representam o primeiro registro fóssil deste grupo na América do Sul. Estes provavelmente representem uma nova família relacionada aos Anguioidea ou Platynota.

## ABSTRACT

The first record of Squamata at the São José de Itaboraí Basin was provided by Couto (1949, 1958). Later, Estes (1970) mentioned the presence of "Iguanidae", Gekkonidae, Teiidae and probably, Scincidae in Paleocene strata of Brazil (presumably referring to the São José de Itaboraí deposit). The occurrence of those clades in this basin were again cited by Estes & Price (1973), Estes (1983a,b) and Estes & Báez (1985). A preliminary analysis done by Carvalho & Zaher (1998) confirmed the occurrence of the former clades, and added the first representative of the Anguimorpha. So far, none of the specimens have been figured or described in detail.

In this dissertation 84 selected "lizard" specimens of the Paleocene deposits from the São José de Itaboraí Basin were studied. The material consists of isolated, sometimes incomplete, premaxillae, maxillae and dentaries. Seven taxa were recognized as follows: *Iguania incertae sedis* (new gen. and esp.), Gekkonidae (new gen. and esp.), Scincomorpha *incertae sedis* (two taxa – new genus and species), Teiidae (new gen. and esp.), and Anguimorpha *incertae sedis* (two taxa – new genus and species).

The presence of these taxa shows important paleobiogeographic implications. Among those is the occurrence of a member of *Iguania*, that were previously reported in the Cretaceous of South America, corroborating with the hypothesis that this clade was diversified in the New World from the south. The occurrence of Gekkonidae extends the fossil record of this clade in the New World to the Paleocene, reinforcing the idea that early members of this clade might have arrived to this continent from Africa by rafting sometime during the Late Cretaceous (as some other group of vertebrates hypothetically did), when a large seaway was already placed between those continents, and in latter times dispersed to the North.

The presence of a xantusiid-like in the Paleocene deposits of the São José de Itaboraí Basin, that possibly represents the sister group to the Xantusiidae, suggests that this clade might have originated in South America and then dispersed to Central and North America during the Cenozoic Era.

The teiids, that were previously regarded as an example of north-south dispersion during the Cretaceous, were also found in the Paleocene strata and represent some of the descendants of the squamate clades that, contrary to what has happened in North America, survived the Cretaceous-Tertiary extinction.

The fossil “lizard” diversity of the Paleocene deposits of the São José de Itaboraí Basin, is complemented by the presence of two new taxa referable to the Anguimorpha, which is the first occurrence of this group in South America. They might represent new anguimorphan taxa that are closely related either to Anguioidea or Platynota.

## SUMÁRIO

<b>AGRADECIMENTOS</b> .....	vi
<b>RESUMO</b> .....	viii
<b>ABSTRACT</b> .....	x
<b>1. INTRODUÇÃO</b> .....	1
1.1. O REGISTRO FÓSSIL DE SQUAMATA NA AMÉRICA DO SUL .....	2
1.1.1. A fauna de “lagartos” sul-americana .....	2
1.1.2. Os “lagartos” fósseis no Brasil .....	4
1.2. A BACIA DE SÃO JOSÉ DE ITABORAÍ .....	10
1.2.1. Localização e Aspectos gerais .....	10
1.2.2. A idade da Bacia de São José de Itaboraí .....	12
<b>2. OBJETIVOS</b> .....	15
<b>3. MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	16
3.1. ABREVIATURAS UTILIZADAS NO TEXTO .....	26
<b>4. DESCRIÇÃO DO MATERIAL</b> .....	26
<b>5. CONSIDERAÇÕES TAXONÔMICAS E PALEOBIOGEOGRÁFICAS</b> .....	39
5.1. AS RELAÇÕES FILOGENÉTICAS E DIAGNOSES DOS GRANDES GRUPOS DE SQUAMATA .....	40
5.2. PALEOBIOGEOGRAFIA DOS SQUAMATA, COM ÊNFASE NA IRRADIAÇÃO SUL-AMERICANA .....	50
5.3. EVENTOS DE DISPERSÃO DOS SQUAMATA NO NOVO MUNDO NA TRANSIÇÃO CRETÁCEO-TERCIÁRIO .....	55
<b>6. DISCUSSÕES E CONCLUSÕES</b> .....	57
6.1. AFINIDADES PROVÁVEIS E IMPLICAÇÕES PALEOBIOGEOGRÁFICAS DA FAUNA DE LAGARTOS DO PALEOCENO DE ITABORAÍ .....	57
6.2. CONCLUSÕES .....	66
<b>7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	69
<b>8. FIGURAS</b> .....	83

## 1. INTRODUÇÃO

Os Squamata formam um clado de lepidossaurios que inclui três táxons morfológicamente distintos - "Sauria", Amphisbaenia e Serpentes. O registro fóssil de Squamata é bastante escasso e, muitas vezes, pouco informativo (Estes, 1983a). As formas mais antigas conhecidas de Squamata datam do final do Permiano (Carroll, 1988), com os principais grupos de "lagartos" aparecendo por volta do final do Jurássico. Nos depósitos do Jurássico Superior da China e Europa, foram encontrados membros da maioria dos grupos atuais (Gao & Hou, 1995), com as serpentes aparecendo pela primeira vez no Cretáceo Inferior (Hoffstetter, 1955). Entretanto, o registro fóssil de "lagartos" e serpentes é bastante incompleto, principalmente no Mesozóico. No Brasil, o presente estado do conhecimento sobre os squamatas fósseis não é compatível com a grande extensão de afloramentos. São conhecidas apenas algumas poucas ocorrências de serpentes, todas do Cenozóico (Bacia de Taubaté, Capilla, 1994; Bacia de Itaboraí, Rage, 1998). Quanto aos "lagartos", foram descritos alguns fragmentos de mosassauros do Maastrichtiano (Bacia Pernambuco-Paraíba, Price, 1953, 1957) e três táxons de posição duvidosa, todos do final do Cretáceo Inferior e do Cretáceo Superior (Bacia Bauru, Estes & Price (1973); Bacia do Araripe, Bonfim & Marques (1997), Evans & Yabumoto, (1998)). No Cenozóico, Estes (1970) e Estes & Price (1973) mencionam a existência de vários fragmentos ósseos pertencentes às famílias "Iguanidae", Gekkonidae, ?Scincidae e Teiidae em sedimentos paleocênicos da Bacia de Itaboraí. Estes últimos são objeto deste estudo e serão vistos em detalhes no capítulo 4.

## 1.1. O REGISTRO FÓSSIL DE SQUAMATA NA AMÉRICA DO SUL

### 1.1.1. A fauna de “lagartos” sul-americana

O registro fóssil de “lagartos” na América do Sul é bastante escasso quando comparado ao de outros continentes como a América do Norte e Europa. A maioria dos fósseis registrados para a América do Sul foram descobertos em localidades na Argentina, Brasil, Colômbia, Bolívia e, em menor escala, no Chile e Equador. Além de escasso, esse registro também é muito fragmentário, impossibilitando muitas vezes um diagnóstico eficiente e o seu posicionamento filogenético preciso. As ocorrências no Brasil serão discutidas separadamente no item 1.1.2.

Atualmente, dez famílias de “lagartos” estão presentes na América do Sul: Corytophanidae, Hoplocercidae, Iguanidae, Polychridae, Tropiduridae, Scincidae, Gekkonidae\*, Gymnophthalmidae, Teiidae e Anguidae (Albino, 1996; Frost & Etheridge, 1989; Pough *et al.*, 1998). Destas, as famílias Corytophanidae, Hoplocercidae, Iguanidae (*sensu stricto*), Polychridae, Tropiduridae, Gymnophthalmidae e Anguidae não possuem registro fóssil neste continente até o momento (Albino, 1996).

O mais antigo registro de “lagarto” na América do Sul provém do Jurássico Médio (Liássico) da Argentina – *Protolacerta patagonica* – descrita por Casamiquela (1975) com base em elementos pélvicos e impressão do crânio, tendo sido posicionado como Sauria *incertae sedis*.

De Muizon *et al.* (1983) registraram a presença de “iguanídeos” no Cretáceo Superior de Tiupampa, na Bolívia. Entretanto, estes autores não forneceram descrição detalhada dos espécimes. Apesar dos registros, não há indicação certa da presença de

fósseis da família Iguanidae *sensu stricto* (i.e., *sensu* Frost & Etheridge, 1989) no continente sul-americano.

O Eoceno sul-americano também comporta poucos registros de “lagartos”. Donadio (1985) descreve *Lumbrerasaurus scagliai*, um teídeo da Província de Salta na Argentina, e Estes & Báez (1985) citam a possível ocorrência de alguns teídeos no Eoceno Inferior do mesmo país.

Para o Oligoceno, existem registros da presença de *Tupinambis* sp. na Colômbia e no Brasil (Báez & Gasparini, 1977; Estes, 1983a), bem como de numerosos “iguanídeos” e teídeos ainda não descritos na Argentina (Estes & Báez, 1985).

O Mioceno representa o período mais rico em fósseis de “lagartos” na América do Sul, com numerosos registros para a Argentina e Colômbia (Ameghino, 1898, 1899; Estes, 1961; Báez & Gasparini, 1977; Estes, 1983a; Sullivan & Estes, 1996). Cerca de 13 táxons foram estudados até o momento, sendo alguns deles alocados arbitrariamente em famílias ou até mesmo considerados como *nomina dubia* (Estes, 1983a). Um dos espécimes descrito por Ameghino (1899), do Mioceno Inferior da Argentina, foi considerado por este autor como sendo uma nova espécie de *Saniwa* (*S. australis*), gênero que ocorre no Eoceno e Oligoceno da América do Norte e Europa. Este pode ser o primeiro registro fóssil de Varanidae, e conseqüentemente, de Anguimorpha na América do Sul. Entretanto, Estes (1983a) questiona a identificação do espécime, que não foi figurado por Ameghino e encontra-se provavelmente perdido, considerando-o um *nomem dubium*. Estes & Báez (1985) examinaram desenhos do espécime, feitos por Bonaparte, que sugerem que o mesmo não se trata de um varanídeo. De fato, para Estes (1983a), a completa ausência de fósseis pertencentes aos varanídeos nos sedimentos mesozóicos e cenozóicos da América do Sul torna improvável a presença desta família neste continente.

No Plioceno, são encontrados os gêneros atuais *Tupinambis* e *Calopistes* da região de Buenos Aires, Argentina (Rovereto, 1914; Kraglievich, 1947; Estes & Báez, 1985), além de outros teídeos não descritos de diversas localidades do mesmo país (Estes, 1983a).

Até a presente data, existem nove registros de “lagartos” para o Pleistoceno sul-americano, sendo duas delas no Brasil (Estes, 1983a), uma no Equador (Hoffstetter, 1970; Báez & Gasparini, 1977; Estes, 1983a), quatro na Argentina (Duméril & Bibron, 1837; Rusconi, 1937; Estes, 1983a) e duas na Bolívia (Estes, 1983a). Todos os espécimes encontrados podem ser alocados em gêneros presentes na fauna atual.

#### 1.1.2. Os “lagartos” fósseis no Brasil

Apesar de seu amplo território e das inúmeras bacias sedimentares existentes, poucos são os registros de fósseis “lagartos” no Brasil. Além disso, os materiais encontrados são, na sua maioria, elementos fragmentários pouco diagnósticos, e os poucos exemplares inteiros são extremamente frágeis e de difícil preparação. Até o momento, apenas três espécies foram descritas para o Brasil, todas elas com afinidades incertas.

O primeiro registro fóssil de “lagarto” no Brasil - *Pristiguana brasiliensis* – foi descoberto em sedimentos do Cretáceo Superior da Bacia Bauru e descrito por Estes & Price (1973). Este material foi coletado na localidade de Peirópolis, próximo à cidade de Uberaba, estado de Minas Gerais. Os elementos preservados correspondem a um mesmo indivíduo e incluem: frontais, dentário esquerdo com dentes, surangular direito, pterigóide esquerdo, úmero esquerdo e fragmentos não identificáveis.

Segundo Estes & Price (1973), a presença em *Pristiguana* de um forâme parietal na borda fronto-parietal associado aos dentes colunares tricúspides e à presença de dentes no pterigóide, sugerem afinidades com a família “Iguanidae” (*sensu* Estes *et al.*, 1988). Por



outro lado, os mesmos autores não descartam uma possível relação com a família Teiidae, baseando-se no tamanho do frontal e na semelhança do seu dentário com o do gênero extinto norte-americano *Leptochamops*. Entretanto, todos estes caracteres são plesiomórficos e de nada servem para traçar relações de parentesco. Ademais, Estes & Price (1973) ainda empregam o antigo conceito para a família Iguanidae, que agrupava toda a irradiação de “lagartos” “iguanomorfos” (=Iguania) atualmente subdividida em nove famílias distintas (Frost & Etheridge, 1989). O estado fragmentário de *Pristiguana* não permite identificar com certitude a qual destas famílias de Iguania pertence. Infelizmente, o espécime encontra-se extraviado (Diógenes Campos, com. pess.), sendo necessária a aquisição de novo material para auxiliar na compreensão de suas afinidades filogenéticas.

O “lagarto” *Tijubina pontei* foi recentemente descrito por Bonfim Jr. & Marques (1997) a partir de um esqueleto articulado proveniente do Membro Crato, Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe. A proposta de inclusão deste táxon na família Teiidae foi baseada principalmente na presença de impressões de escamas na região cervical e pós-cloacal, as quais, segundo os autores, assemelham-se às escamas do gênero atual *Ameiva ameiva* e *Cnemidophorus ocellifer*. Os autores também citam como “características diagnósticas de Teiidae: dentes pleurodentes, a presença de cinco vértebras cervicais, clavícula, esterno bem desenvolvido e patas posteriores com cinco dedos”. Todas estas características são plesiomorfias de “lagartos”. De fato, baseando-se no trabalho de Estes *et al.* (1988), nenhum destes caracteres citados pode ser usado como diagnóstico da referida família: os dentes pleurodentes são característicos da maioria dos Squamata, com exceção dos Agamidae, Chamaeleontidae e Rhyncocephalia; a presença de menos de oito vértebras cervicais (caráter 107 de Estes *et al.*, 1988) ocorre nos cameleontídeos e dibamídeos, bem como em alguns anguídeos, scincídeos e cordilídeos; a presença de clavículas ocorre em todos os Squamata com membros anteriores bem desenvolvidos, estando somente ausente

pós-embrionicamente nos cameleontídeos (Lécuru, 1968; Estes *et al.*, 1988), dibamídeos (Greer, 1985; Estes *et al.*, 1988), serpentes (Bellairs & Underwood, 1951; Estes *et al.*, 1988) e anfisbênias; as escamas que podem servir como diagnósticas são principalmente as da região cefálica, as quais não são citadas pelos autores ou talvez não tenham se preservado no referido fóssil.

Mais tarde, este mesmo espécime foi citado por Martill & Frey (1998) como um provável Rhyncocephalia. No entanto, uma análise mais refinada do dentário deste espécime confirma a ausência de dentes acrodontes na região posterior do dentário, rejeitando qualquer afinidade com os Rhyncocephalia (H. Zaher, com. pess.). Fica claro que uma revisão dos caracteres presentes no exemplar de *Tijubina ponteii* é essencial para chegarmos a uma melhor diagnose e definição do seu posicionamento filogenético dentro de Squamata.

Outro “lagarto” do Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe, *Olindalacerta brasiliensis*, foi descrito por Evans & Yabumoto (1998). Este táxon foi descrito com base em um exemplar juvenil, quase completo e articulado. Um dos caracteres mais marcantes deste espécime é a presença de um processo posterior do dentário muito longo (característico de Rhyncocephalia), o qual *Olindalacerta* claramente não é (Evans & Yabumoto, 1998), visto que o mesmo não apresenta dentição tipo acrodonte em nenhuma região do dentário ou maxila. Este caráter também está presente em alguns agamídeos e chamaeleontídeos e em vários “iguanídeos” (*Iguania* não-acrodonte, sensu (Estes, *et al.*, 1988) embora em nenhum destes o processo seja tão longo quanto em *Olindalacerta*, ocorrendo também, porém de forma diferenciada, nos pygopodídeos e Scincomorpha. Para Evans & Yabumoto (1998), *Olindalacerta* está mais relacionada a *Iguania*. Ainda na Bacia do Araripe, um outro espécime de “lagarto” também proveniente do Membro Crato é citado por Kellner (1998), entretanto, este material ainda não foi estudado.

Registros paleocênicos de “lagartos” na América do Sul restringem-se aos materiais encontrados no Brasil, na Bacia de São José de Itaboraí, que foram parcialmente identificados por Estes (1970), Estes & Price (1973) e Carvalho & Zaher (1998), e que serão descritos em detalhes no capítulo 4 deste trabalho.

TABELA 1 - Lista atual das ocorrências de fósseis de “lagartos” na América do Sul desde o Cretáceo Inferior até o Pleistoceno.

Táxon	Idade	Localidade	Referência Bibliográfica
<b>IGUANIA</b>			
<i>Pristiguana brasiliensis</i>	Cretáceo Superior	Peirópolis, Minas Gerais, Brasil	Estes & Price, 1973; Báez & Gasparini, 1977; Estes, 1983a
“Iguanidae” Indet.	Cretáceo Superior	Tiupampa, Bolívia	De Muizon <i>et al.</i> , 1983
<i>Enrichosaurus debilis</i>	Mioceno Inferior	Provincia de Santa Cruz, Argentina	Ameghino, 1899; Estes, 1983a; Báez & Gasparini, 1977; Albino, 1996
<i>Enrichosaurus diminutus</i>	Mioceno Inferior	Provincia de Santa Cruz, Argentina	Ameghino, 1899; Estes, 1983a; Albino, 1996
<i>Enrichosaurus bombimaxila</i>	Mioceno Inferior	Provincia de Santa Cruz, Argentina	Ameghino, 1899; Estes, 1983a; Báez & Gasparini, 1977; Albino, 1996
“Iguanidae” Indet.	Mioceno Inferior	Pampa de Sacanana, Chubut, Argentina	Gasparini <i>et al.</i> , 1986; Albino, 1996
“Iguanidae” Indet.	Mioceno Inferior	Gaiman, Chubut, Argentina	Gasparini <i>et al.</i> , 1986; Albino, 1996
<i>Leiosaurus belli</i>	Pleistoceno Superior	Mendoza, Argentina	Denvender, 1977; Albino 1996
<i>Leiosaurus marelli</i>	Pleistoceno Médio	Buenos Aires, Argentina	Rusconi, 1937; Báez & Gasparini, 1979; Estes, 1983a
“Iguanidae” Indet.	Mioceno Médio	Huila, Colômbia	Estes, 1961; Albino, 1996
<b>TEIIDAE</b>			
Teiidae Indet.	? Cretáceo Inferior	Termas del Flaco, Chile	Albino, 1996
<i>Lumbrerasaurus scagliai</i>	Eoceno Inferior	Salta, Argentina	Donadio, 1985; Albino, 1996
<i>Tupinambis</i> sp.	Oligoceno Superior	Coyaima, Colômbia	Báez & Gasparini, 1977; Estes, 1983a
<i>Tupinambis</i> sp.	Mioceno Inferior	Gaiman, Chubut, Argentina	Gasparini <i>et al.</i> , 1986; Albino, 1996
<i>Paratracaena colombiana</i>	Mioceno Inferior	Tolima, Colômbia	Sullivan & Estes, 1996; Albino 1996
<i>Tupinambis</i> sp.	Mioceno Médio	Monte León, Santa Cruz, Argentina	Donadio, 1984b; Albino, 1996
<i>Paratracaena colombiana</i>	Mioceno Superior	Huila, Colômbia	Estes, 1961; Estes, 1983a; Sullivan & Estes, 1996
<i>Tupinambis teguixin</i>	Mioceno Superior – Plioceno Inferior	Cruz del Eje, Córdoba, Argentina	Donadio, 1984a; Albino, 1996
<i>Callistestes bicuspidatus</i>	Plioceno	Sul de Buenos Aires, Argentina	Chani, 1977; Albino, 1996
<i>Tupinambis paranensis</i> (cf. <i>T. teguixin</i> )	Plioceno Superior	Entre Rios, Argentina	Scalabrini, 1880(In: Ambrosetti, 1890); Báez & Gasparini, 1977; Donadio, 1983; Estes, 1983a; Albino, 1996

(continuação TABELA 1)

TEIIDAE			
<i>Tupinambis preteguixin</i>	Plioceno Superior; Pleistoceno Inferior	Monte Hermoso, Buenos Aires, Argentina; Chapadmalal, Argentina	Rovereto, 1914; Estes, 1983a; Albino, 1996
<i>Tupinambis teguixin</i>	Plioceno Superior – Pleistoceno Inferior	Sudeste de Buenos Aires, Argentina	Kraglievich, 1947; Reig, 1958; Donadio, 1983; Albino, 1996
<i>Ameiva</i> sp.	Pleistoceno	Minas Gerais, Brasil	Estes, 1983a
<i>Tupinambis</i> sp.	Pleistoceno	Minas Gerais, Brasil	Estes, 1983a
<i>Tupinambis teguixin</i>	Pleistoceno Superior	Vila Lugano, Buenos Aires, Argentina	Rusconi, 1937; Albino, 1996
<i>Tupinambis teguixin</i>	Pleistoceno Superior	Ñuapua, Bolívia	Hoffstetter, 1968; Albino, 1996
<i>Tupinambis teguixin</i>	Pleistoceno Superior	Tarija, Bolívia	Hoffstetter, 1963; Estes, 1983a; Albino, 1996
<i>Dicrodon</i> sp.	Pleistoceno Superior	Santa Elena, Equador	Hoffstetter, 1970; Báez & Gasparini, 1977; Estes, 1983a; Albino, 1996
? TEIIDAE			
<i>Tijubina pontei</i>	Cretáceo Inferior	Nova Olinda, Ceará, Brasil	Bonfim Jr. & Marques, 1997; Martill & Frey, 1998
<i>Diasmosaurus</i> sp.	Mioceno Inferior	Gaiman, Chubut, Argentina	Gasparini <i>et. al.</i> , 1986; Albino, 1996
<i>Diasmosaurus accidentalis</i>	Mioceno Médio	Monte León, Santa Cruz, Argentina	Ameghino, 1938; Estes, 1983a; Albino, 1996
? VARANIDAE			
<i>Saniwa australis</i>	Mioceno Inferior	Santa Cruz, Argentina	Ameghino, 1899; Báez & Gasparini, 1977; Estes, 1983a
LACERTILIA incertae sedis			
<i>Protolacerta patagonica</i>	Jurássico Médio	Provincia de Santa Cruz, Argentina	Casamiquela, 1975
<i>Olimdalacerta brasiliensis</i>	Cretáceo Inferior	Chapada do Araripe, Brasil	Evans & Yabumoto, 1998
<i>Dicartlesia incognita</i>	Cretáceo Inferior	Tres Cruces, Jujuy, Argentina	Huene, 1931, 1932; Estes, 1983a; Albino, 1996
<i>Dibolosodon typicus</i>	Mioceno Inferior	Santa Cruz, Argentina	Ameghino, 1898; Báez & Gasparini, 1977; Estes, 1983a; Albino, 1996

## 1.2. A BACIA DE SÃO JOSÉ DE ITABORAÍ

### 1.2.1. Localização e Aspectos gerais

A Bacia calcária de São José de Itaboraí (também conhecida informalmente como Bacia de Itaboraí) está localizada no município de Itaboraí, a cerca de 700 m do distrito de São José, no estado do Rio de Janeiro (Fig. 1).

Esta bacia é considerada como parte do rift continental do Sudeste do Brasil (Riccomini & Francisco, 1992) e representa uma das menores bacias sedimentares do mundo (Cunha, 1985). Trata-se de uma depressão tectônica de contorno elíptico (Fig. 2), formada sobre o embasamento cristalino Pré-Cambriano do Grupo Paraíba do Sul (Klein *et al.*, 1985; Medeiros & Bergqvist, 1999), apresentando seu eixo maior com 1400 m (direção NE-SW) e seu eixo menor com 500 m (direção NW-SE), e cerca de 125 m de profundidade máxima junto à falha São José (Francisco *et al.*, 1985).

A descoberta da bacia, em 1928, decorreu da análise de um suposto caolin encontrado na Fazenda São José, que revelou a presença de altos índices de carbonato de cálcio (Francisco & Cunha, 1978). Este fato chamou atenção para a possível exploração comercial da bacia. Assim, a partir de 1933 foi iniciada a exploração de calcário na Bacia de S. J. de Itaboraí, revelando um grande número de fósseis à medida em que esta era explorada.

Em 1935, Carlota Joaquina Maury publica o primeiro trabalho de descrição dos fósseis de gastrópodes terrestres da Bacia de São José de Itaboraí. Neste mesmo trabalho faz-se menção ao primeiro registro fóssil de vertebrados. O material - uma maxila de crocodilomorfo com cerca de 100 mm e oito dentes preservados - foi identificado através de uma fotografia pelo Dr. Charles C. Mook, do American Museum of Natural History,

que considerou o espécime semelhante ao gênero atual *Jacaretinga latirostris* (= *Caiman latirostris*) (Maury, 1935). Mais tarde, um estudo mais aprofundado deste material feito por Price & Couto (1946b) revelou que o mesmo estaria mais relacionado ao gênero *Sebecus*.

A maioria dos exemplares de vertebrados fósseis desta bacia foram encontrados nas fissuras abertas no calcário cinzento, que foram preenchidas por margas e calciruditos (Fig. 3). Restos de invertebrados e plantas também foram encontrados nestas fissuras. Todo este material fóssil foi provavelmente carregado de áreas próximas à bacia e depositado nas fendas (Medeiros & Bergqvist, 1999). Os restos de vertebrados encontrados associados no calcário cinzento junto com gastrópodes são o resultado da redeposição e recristalização de algumas partes do calcário (Couto, 1958).

A primeira descrição geológica da bacia foi feita por Viktor Leinz em 1938, quando o autor traça o perfil da bacia e define os três principais tipos de rochas encontrados naquele local: 1) Calcário puro, fitado; 2) Calcário cinzento; e 3) Sedimento eluvial. Mais tarde, Ruellan (1944) publica um mapa topográfico da bacia. Neste mesmo trabalho, o autor cita pela primeira vez a existência de um falhamento na parte sul da bacia (Falha São José) cuja presença seria confirmada mais tarde por Beurlen & Sommer (1954). Estes dois autores também mencionam a existência de uma outra falha (Falha Transversal) na metade meridional da bacia (Beurlen & Sommer, 1954) (Fig. 2).

Recentemente, Medeiros & Bergqvist (1999) traçaram um perfil litoestratigráfico e bioestratigráfico da bacia, dividindo as rochas em três seqüências estratigráficas (Fig. 4):

- **Seqüência Inferior (S1)** – depositada sobre o embasamento cristalino Pré-Cambriano, compreende três fácies: Fácies A formada pelo calcário travertino; Fácies B formada de

calcário cinzento; e Fácies C formada por calcário oolítico-pisolítico. Dentre os restos fósseis são encontrados plantas, gastrópodes terrestres, répteis e alguns mamíferos.

- **Seqüência Média (S2)** – caracterizada pelas margas e brechas de colapso que preenchem as fissuras no calcário cinzento e está agrupada em uma única Fácies D. Nesta são encontrados a maioria dos vertebrados, entre mamíferos, répteis e aves, além de plantas e invertebrados.
- **Seqüência Superior (S3)** – composta por sedimentos pleistocênicos terrígenos e conglomerados. Apenas uma fácies está presente: Fácies E. São encontrados fósseis de plantas, mamíferos e répteis.

A exploração da Bacia de S. J. de Itaboraí durou cerca de meio século. Em 1984 as operações de extração de calcário foram encerradas, interrompendo também a drenagem da água que minava no fundo da bacia. Com o passar dos anos o acúmulo da água formou um “lago” na depressão formada em virtude da extração do calcário (Bergqvist, 1996) (Fig. 5).

### 1.2.2. A idade da Bacia de São José de Itaboraí

A primeira datação feita para a bacia foi proposta por Maury (1929,1935), que sugeriu uma idade miocênica ou, no máximo, pliocênica, baseando-se nos gastrópodes terrestres. Price & Couto (1946a,b), ao analisarem fósseis de mamíferos coletados em 1944, propõem a idade Eoceno Inferior para o depósito, com base na comparação com os mamíferos encontrados nas camadas de *Notostylops* da Formação Casa Mayor, Eoceno Inferior da Patagônia. Mezzalana (1946) descreveu uma nova espécie de gastrópode (*Australorbis itaboraiensis*) atribuindo-o com dúvidas à idade Mioceno ou Plioceno, reiterando a idade proposta por Maury (1935). Mais tarde, Couto (1948), reavaliando a



fauna de gastrópodes, nota que esta permite sugerir uma datação eocênica para a bacia. Entretanto, nem *Australorbis itaboraiensis* (Mezzalira, 1946), de distribuição estratigráfica incerta, nem os demais gastrópodes da bacia forneciam dados consistentes que sustentassem esta idade. Assim, Couto (1948) reafirma a idade eocênica, baseada somente nos mamíferos, não descartando, porém, a possibilidade de uma idade paleocênica.

Couto (1952a) conclui que os mamíferos de Itaboraí são mais primitivos que os encontrados nas camadas de idade Casamayoreense, Paleoceno da Patagônia, citando pela primeira vez o termo Itaboraiense ("Itaboraian"; ver Couto, 1952b) para situar cronologicamente os mamíferos encontrados nos canais de dissolução daquela bacia.

Em 1953, Couto afirma que a maior parte dos vertebrados - especialmente mamíferos, encontrados envolvidos na marga que preenchia as fendas no calcário cinzento - seriam de idade Paleoceno Superior (equivalente ao Riochiquense da Patagônia) e que o calcário cinzento e a fauna de gastrópodes nele contidos são provavelmente do Cretáceo Superior ou Paleoceno Inferior a Médio.

Em 1970, Price & Campos descrevem uma nova coleção de fósseis da Bacia de São José de Itaboraí de idade pleistocênica. Os fósseis foram encontrados na porção sul da bacia, em sedimentos conglomeráticos e terrígenos.

Os trabalhos de Parodiz (1969), Brito *et al.* (1972), Palma & Brito (1974) e Brito (1989) propuseram uma interpretação diferente para as camadas sedimentares da bacia. Estes autores acreditavam que a camada de calcário fitado, contendo fendas de dissolução preenchidas por margas e vertebrados, estariam na parte mais inferior da bacia, sendo coberto pelo calcário cinzento contendo moluscos. No entanto, os trabalhos de Couto (1979) e Klein & Francisco (1981) apresentaram argumentos que contestaram esta hipótese. Segundo Couto (1979), para que o calcário fitado sofresse a ação do intemperismo com formação de cavidades cársticas, o depósito precisaria ser soerguido

pela reativação da falha tectônica, com conseqüente drenagem do lago que o formara. Portanto, para que houvesse uma nova sedimentação sobreposta ao calcário fitado, seria necessário admitir que um novo movimento tectônico tivesse rebaixado o depósito. Assim, discordâncias entre os sedimentos superior e inferior seriam evidentes, o que não é observado na bacia. Klein & Francisco (1981) apresentam em seu trabalho evidências da presença de gastrópodes oolitizados em matriz tufítica, indicando a existência dos mesmos quando ainda emanavam águas carregadas de carbonatos, sendo portanto mais antigos.

Cunha *et al.* (1980) reconheceram, através de estudo preliminar, similaridades entre os pólenes e esporos encontrados na Bacia de São José de Itaboraí e os existentes em um testemunho de sondagem da Bacia de Campos, cuja idade é Paleoceno Inferior/Médio. Em 1984, Tibana *et al.* (1984) citam dados palinológicos obtidos pela Petrobrás que também indicam uma idade paleocênica para a Bacia de São José de Itaboraí.

Marshall (1985) subdivide a idade Riochiquense incluindo o termo Itaboraiense proposto por Couto (1952b) aplicando-a às faunas de idade "Paleoceno Médio". Entretanto, Soria (1987) discorda da divisão proposta por Marshall (1985), dividindo a idade em Riochiquense Superior e Inferior, e aplicando esta última aos mamíferos de Itaboraí.

Pascual & Ortiz-Jaureguizar (1991) reavaliaram as propostas de Marshall (1985), delimitando os intervalos de tempo das Idades-Mamíferos: Tiupampense 63,2-61,8 m.a. (Paleoceno Inferior); Itaboraiense 61,8-58,5 m.a. ("Paleoceno Médio"); e Riochiquense 58,5-55 m.a. (Paleoceno Superior).

A única datação absoluta para a bacia foi feita por Riccomini & Francisco (1992). Os autores analisaram a amostra de um dique de ankaramito que atravessava o embasamento cristalino e os sedimentos carbonáticos, cuja a idade foi determinada por datação radiométrica de K-Ar. A idade encontrada (52,6 +/- 2,4 m.a.) corresponde ao

Eoceno Inferior a Médio, corroborando com a idade proposta anteriormente por Price & Coşto (1946, 1950) e Couto (1948).

As seqüências S1 e S2 propostas por Medeiros & Bergqvist (1999) são consideradas de idade Itaboraiense, que se insere no intervalo de tempo que vai de 61,8 a 58,5 m.a. (Bond *et al.*, 1995 *apud* Medeiros & Bergqvist, 1999). Este período de tempo corresponde ao que tem sido chamado informalmente por vários autores de “Paleoceno Médio” (Medeiros & Bergqvist, 1999). Após a comparação dos fósseis de mamíferos da Bacia de São José de Itaboraí com os do Grupo Rio Chico, Bergqvist & Ribeiro (1998 *apud* Medeiros & Bergqvist 1999) concluíram que a seqüência S1 é exclusivamente de idade Itaboraiense, e que a seqüência S2 apresenta mamíferos de duas idades diferentes (Itaboraiense e Riochiquense).

## 2. OBJETIVOS

Os objetivos gerais deste estudo foram: 1) o levantamento do material fóssil de Squamata da Bacia de São José de Itaboraí existente nas coleções do Museu Nacional/UFRJ e do Departamento de Geologia e Mineralogia do DNPM-RJ; 2) preparação deste material, que consiste na remoção da matriz rochosa que envolve o fóssil; e 3) catalogação dos exemplares que ainda não estavam tombados nestas coleções..

O objetivo específico é descrever os materiais de “lagartos” fósseis da Bacia de São José de Itaboraí, comparando-os com outros representantes fósseis e recentes, posicionando-os a nível supra-genérico. Embora existam várias referências aos fósseis de Squamata na Bacia de São José de Itaboraí (ver Estes, 1970; 1983a,b; Estes & Price, 1973; Estes & Báez, 1985; Carvalho & Zaher, 1998), somente o clado Serpentes têm seus representantes descritos e posicionados taxonômicamente (Rage, 1998).

Desta forma, este trabalho, vem contribuir para o entendimento do processo evolutivo dos fósseis de “lagartos” no Brasil, tão pouco estudados (ver discussão em Introdução, item 1.1.2), assim como gerar subsídios que nos permita levantar hipóteses sobre sua distribuição paleobiogeográfica e suas inter-relações com grupos de outros continentes.

### 3. MATERIAIS E MÉTODOS

Neste trabalho são estudados materiais cranianos de “lagartos” fósseis coletados na Bacia Calcária de São José de Itaboraí, Município do Rio de Janeiro, RJ. Os 84 exemplares são considerados de idade Itaboraiense/Riochiquense (correspondente ao informal Paleoceno “médio” – Pascual & Ortiz-Jaureguizar, 1991; Medeiros & Bergqvist, 1999). Estes materiais foram coletados por pesquisadores do Museu Nacional/UFRJ e do Departamento Nacional da Produção Mineral (DNPM/RJ) entre os anos de 1949 e 1968. Estas datas foram encontradas nas fichas que acompanhavam a maioria dos exemplares. Entretanto, é importante salientar que alguns destes não possuíam nenhum tipo de referência à data de coleta.

Nenhuma coleta de novos materiais foi realizada durante o estudo. No caso dos materiais fósseis da Bacia de São José de Itaboraí, a aquisição de novos materiais torna-se inviável, visto que, no ano de 1984, as atividades de exploração da pedreira de calcário na área da bacia em questão, foram encerradas. A água que brotava do fundo da bacia parou de ser drenada e com o passar dos anos esta água acumulou-se no interior da “cratera” formada pela retirada do calcário, criando uma espécie de “lago”, impossibilitando novas coletas.

Os espécimes usados neste estudo são fragmentos desarticulados compostos por elementos dentários, cujos caracteres são utilizados no reconhecimento dos táxons envolvidos. Os elementos vertebrais não foram incluídos no estudo por serem, em muitos casos, insuficientes para a identificação a nível genérico e específico, sobretudo quando encontrados desarticulados ou isolados dos elementos cranianos (Gao & Fox, 1996). A identificação dos materiais foi feita com base principalmente na morfologia dos dentes e na forma geral dos ossos que formam as arcadas (premaxila, maxila, dentário). Sempre que elementos não diretamente comparáveis (p. ex., maxila e dentário) possuíam características em comum, como a morfologia dos dentes, optou-se por adotar uma postura conservadora, alocando-os em uma mesma espécie.

A maioria dos exemplares estudados encontravam-se sem preparação, envolvidos por sedimento margoso, necessitando de uma preparação mais refinada. Esta etapa foi realizada no Laboratório de Preparação do Setor de Paleovertebrados do Museu Nacional/UFRJ, e para tal, foi utilizado um aparelho de Ultra-Som “UltraSonic Cleaner Thorton”, modelo T740 (freq. 40 KHz), marca UNIQUE, para extrair o sedimento dos locais onde a preparação manual não foi possível. Os exemplares foram colocados separadamente em frascos de vidro fechados contendo água, com seus respectivos números e em seguida imersos no reservatório do ultra-som contendo a água. O tempo de permanência dos materiais dentro do aparelho dependeu da quantidade de sedimento a ser retirado, variando em torno de três a seis minutos. Tempos excessivos de exposição ao ultra-som podem causar fraturas ou mesmo quebra e desintegração do material. Em função disso, para evitar por em risco os materiais fósseis estudados aqui, foram realizados testes com material ósseo (fragmentos de diáfises) sem identificação e considerados sem importância científica, encontrados em rejeitos da mesma localidade. Estes testes demonstraram que seis minutos seria o tempo máximo sem riscos para o material fóssil.

Além disso, a grande parte dos materiais se mostraram “limpos” com apenas três minutos, dispensando sua permanência no aparelho. Cabe salientar, no entanto que o tempo de permanência no aparelho varia de acordo com o espécime a ser preparado, não podendo, portanto, ser aplicado como regra para outros materiais.

As análises dos materiais bem como os desenhos dos exemplares mais representativos foram realizadas utilizando-se uma lupa Leica, modelo MZ 6 com câmara clara, pertencente ao Departamento de Zoologia do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo (IBUSP). As fotografias foram feitas com a lupa Zeiss, utilizando o software de captura de imagens digitais LQWin, pertencentes ao Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo (IGUSP).

Para o estudo comparativo foram utilizados materiais de “lagartos” atuais das coleções de Herpetologia do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), da coleção de Herpetologia do Laboratório do Instituto de Biociências da USP, e exemplares fósseis do Department of Vertebrate Paleontology do American Museum of Natural History (New York).

A preparação dos materiais recentes buscando a exposição dos caracteres osteológicos foi realizada nas dependências do Instituto de Biociências da USP. Os exemplares menores (crânio com menos de 3 cm de comprimento) foram diafanizados seguindo a técnica de Song & Parent (1995), onde os ossos e as cartilagens são corados em vermelho e azul respectivamente, e conservados em meio líquido (glicerina à 75%), e os exemplares maiores (crânio superior a 3 cm de comprimento) foram preparados à seco utilizando larvas de *Dermestius* sp.

Na comparação, foram utilizados indivíduos dos táxons Tropiduridae, Iguanidae, Hoplocercidae, Polychridae, Gekkonidae\*, Scincidae, Teiidae, Gymnophthalmidae e Anguidae existentes atualmente no Brasil (TABELA 2), e fósseis de Iguanidae,

Gekkonidae\*, Xantusiidae, Teiidae, Anguidae, Necrosauridae\*, Varanidae e Helodermatidae (TABELA 3).

Os táxons assinalados com um asterisco (\*) referem-se aos metatáxons (*sensu* Gauthier *et al.*, 1988), e são usados aqui para distingui-los de táxons caracterizados por sinapomorfias, bem como de táxons para- ou polifiléticos.

TABELA 2 - Lista de exemplares da fauna atual utilizados na comparação.

Nº DE COLEÇÃO	IDENTIFICAÇÃO	LOCALIDADE	INFORMAÇÕES
MRT 2580	<i>Tropidurus semitaeniatus</i>	E.E. Uruçuí-Una, Piauí	Crânio Seco + corpo diafanizado
MRT 4650	<i>Tropidurus semitaeniatus</i>	Serra das Confusões, Piauí	Diafanizado
MRT 4980	<i>Tropidurus semitaeniatus</i>	Serra das Confusões, Piauí	Diafanizado
MRT 4981	<i>Tropidurus semitaeniatus</i>	Serra das Confusões, Piauí	Diafanizado
MRT 2595	<i>Tropidurus oreadicus</i>	E.E. Uruçuí-Una, Piauí	Crânio Seco + corpo diafanizado
MRT 2601	<i>Tropidurus oreadicus</i>	E.E. Uruçuí-Una, Piauí	Crânio Seco + corpo diafanizado
MRT 2272	<i>Tropidurus oreadicus</i>	E.E. Uruçuí-Una, Piauí	Crânio Seco + corpo diafanizado
MRT 5042	<i>Tropidurus sp.</i>	Serra das Confusões, Piauí	Seco
MRT 4674	<i>Tropidurus sp.</i>	Serra das Confusões, Piauí	Diafanizado
MRT 4679	<i>Tropidurus sp.</i>	Serra das Confusões, Piauí	Diafanizado
MRT 3289	<i>Tropidurus pinima</i>	Santo Inácio, Bahia	Crânio Seco + corpo diafanizado
MRT 3216	<i>Tropidurus pinima</i>	Santo Inácio, Bahia	Diafanizado
MRT 0693	<i>Tropidurus divaricatus</i>	Alagoado, Bahia	Diafanizado
MRT 3257	<i>Tropidurus pinima</i>	Gentio do Ouro, Bahia	Diafanizado
MANSO 2068	<i>Tropidurus spinulosus</i>	APM Manso, Mato Grosso	Seco
MANSO 2331	<i>Stenocercus caducus</i>	APM Manso, Mato Grosso	Crânio Seco + corpo diafanizado
MANSO 1150	<i>Tropidurus torquatus</i>	APM Manso, Mato Grosso	Diafanizado
MANSO 1197	<i>Tropidurus spinulosus</i>	APM Manso, Mato Grosso	Seco
MANSO 1284	<i>Tropidurus spinulosus</i>	APM Manso, Mato Grosso	Seco
MANSO 1698	<i>Tropidurus spinulosus</i>	APM Manso, Mato Grosso	Seco
MANSO 2099	<i>Tropidurus spinulosus</i>	APM Manso, Mato Grosso	Seco
MANSO 0553	<i>Tropidurus torquatus</i>	APM Manso, Mato Grosso	Seco
MANSO 1189	<i>Tropidurus torquatus</i>	APM Manso, Mato Grosso	Seco
MANSO 1085	<i>Tropidurus torquatus</i>	APM Manso, Mato Grosso	Seco
MANSO 2050	<i>Tropidurus torquatus</i>	APM Manso, Mato Grosso	Seco
MANSO 2330	<i>Stenocercus caducus</i>	APM Manso, Mato Grosso	Crânio Seco + corpo diafanizado
MANSO 0374	<i>Stenocercus caducus</i>	APM Manso, Mato Grosso	Diafanizado
MANSO 0801	<i>Stenocercus caducus</i>	APM Manso, Mato Grosso	Diafanizado
MANSO 2332	<i>Stenocercus caducus</i>	APM Manso, Mato Grosso	Diafanizado

TROPIDURIDAE



(continuação TABELA 2)

IGUANIDAE	MRT 0575	<i>Iguana iguana</i>		Sem procedência		Seco			
	MRT 0580	<i>Iguana iguana</i>		Sem procedência		Seco			
	MANSO 0272	<i>Iguana iguana</i>		APM Manso, Mato Grosso		Crânio Seco + corpo diafanizado			
HOPLOCERCIDAE	MRT 4932	<i>Hoplocercus spinosus</i>		Serra das Confusões, Piauí		Crânio Seco + corpo diafanizado			
	MRT 2893	<i>Hoplocercus spinosus</i>		E.E. Uruçuí-Una, Piauí		Crânio Seco + corpo diafanizado			
	(não tombado)	<i>Morunasaurus sp.</i>		Sem procedência		Crânio Seco + corpo diafanizado			
	MANSO 0197	<i>Hoplocercus spinosus</i>		APM Manso, Mato Grosso		Seco			
	MANSO 0519	<i>Hoplocercus spinosus</i>		APM Manso, Mato Grosso		Seco			
	MANSO 0208	<i>Hoplocercus spinosus</i>		APM Manso, Mato Grosso		Diafanizado			
	MANSO 0411	<i>Hoplocercus spinosus</i>		APM Manso, Mato Grosso		Diafanizado			
	MRT 1929	<i>Anolis meridionalis</i>		E.E. Uruçuí-Una, Piauí		Diafanizado			
	MRT 1686	<i>Anolis meridionalis</i>		E.E. Uruçuí-Una, Piauí		Diafanizado			
	MANSO 0807	<i>Polychrus acutirostris</i>		APM Manso, Mato Grosso		Crânio Seco + corpo diafanizado			
	MANSO 2042	<i>Polychrus acutirostris</i>		APM Manso, Mato Grosso		Diafanizado			
	POLYCHRIDAE	MANSO 0475	<i>Anolis meridionalis</i>		APM Manso, Mato Grosso		Diafanizado		
MANSO 1065		<i>Anolis meridionalis</i>		APM Manso, Mato Grosso		Diafanizado			
MANSO 1280		<i>Anolis meridionalis</i>		APM Manso, Mato Grosso		Diafanizado			
MANSO 2799		<i>Anolis meridionalis</i>		APM Manso, Mato Grosso		Diafanizado			
MANSO 2853		<i>Anolis meridionalis</i>		APM Manso, Mato Grosso		Diafanizado			
MANSO 2902		<i>Polychrus acutirostris</i>		APM Manso, Mato Grosso		Diafanizado			
MANSO 0808		<i>Polychrus acutirostris</i>		APM Manso, Mato Grosso		Seco			
MANSO 2924		<i>Polychrus acutirostris</i>		APM Manso, Mato Grosso		Seco			
MANSO 0094		<i>Polychrus acutirostris</i>		APM Manso, Mato Grosso		Seco			
MRT 3449		<i>Phyllopezus pollicaris</i>		Santo Inácio, Bahia		Crânio Seco + corpo diafanizado			
MRT 3494		<i>Phyllopezus pollicaris</i>		Santo Inácio, Bahia		Crânio Seco + corpo diafanizado			
GEKKONIDAE*		MRT 1897	<i>Phyllopezus pollicaris</i>		E.E. Uruçuí-Una, Piauí		Diafanizado		
	MRT 1914	<i>Phyllopezus pollicaris</i>		E.E. Uruçuí-Una, Piauí		Diafanizado			
	MRT 2807	<i>Phyllopezus pollicaris</i>		E.E. Uruçuí-Una, Piauí		Diafanizado			
	MRT 4993	<i>Briba sp.</i>		Serra das Confusões, Piauí		Diafanizado			
	MRT 3533	<i>Briba sp.</i>		Santo Inácio, Bahia		Diafanizado			

(continuação TABELA 2)

MRT 4756	<i>Mabuya sp.</i>	Serra das Confusões, Piauí	Diafanizado
MRT 4894	<i>Mabuya cf. bistrriata</i>	Serra das Confusões, Piauí	Diafanizado
MANSO 1744	<i>Mabuya bistrriata</i>	APM Manso, Mato Grosso	Crânio Seco + corpo diafanizado
MANSO 1184	<i>Mabuya bistrriata</i>	APM Manso, Mato Grosso	Crânio Seco + corpo diafanizado
MANSO 1134	<i>Mabuya bistrriata</i>	APM Manso, Mato Grosso	Seco
MANSO 0274	<i>Mabuya frenata</i>	APM Manso, Mato Grosso	Diafanizado
MANSO 0403	<i>Mabuya frenata</i>	APM Manso, Mato Grosso	Diafanizado
MANSO 0998	<i>Mabuya frenata</i>	APM Manso, Mato Grosso	Diafanizado
MANSO 1037	<i>Mabuya frenata</i>	APM Manso, Mato Grosso	Diafanizado
MANSO 1477	<i>Mabuya frenata</i>	APM Manso, Mato Grosso	Diafanizado
MANSO 3182	<i>Mabuya guapuricola</i>	APM Manso, Mato Grosso	Diafanizado
MANSO 3183	<i>Mabuya guapuricola</i>	APM Manso, Mato Grosso	Diafanizado
MRT 0361	<i>Ameiva ameiva</i>	Sem procedência	Seco
MRT 2163	<i>Ameiva ameiva</i>	E.E. Uruçui-Una, Piauí	Seco
MRT 2729	<i>Ameiva ameiva</i>	E.E. Uruçui-Una, Piauí	Seco
MRT 0369	<i>Ameiva ameiva</i>	Sem procedência	Seco
MRT 0326	<i>Ameiva ameiva</i>	UHE Porto Primavera, São Paulo	Seco
MRT 0338	<i>Ameiva ameiva</i>	Sem procedência	Seco
MRT 0339	<i>Ameiva ameiva</i>	Sem procedência	Seco
MRT 0362	<i>Ameiva ameiva</i>	Sem procedência	Seco
MRT 2151	<i>Ameiva ameiva</i>	E.E. Uruçui-Una, Piauí	Seco
MRT 0323	<i>Tupinambis teguixin</i>	UHE Porto Primavera, São Paulo	Seco
MRT 0322	<i>Tupinambis teguixin</i>	UHE Porto Primavera, São Paulo	Seco
MRT 2925	<i>Tupinambis sp.</i>	E.E. Uruçui-Una, Piauí	Seco
MRT 0367	<i>Crocodilurus lacertinus</i>	Rio Trombetas, Pará	Seco
MRT 0368	<i>Crocodilurus lacertinus</i>	Rio Trombetas, Pará	Seco
MRT 3290	<i>Cnemidophorus ocellifer</i>	Santo Inácio, Bahia	Crânio Seco + corpo diafanizado
MRT 3106	<i>Cnemidophorus sp.</i>	Santo Inácio, Bahia	Crânio Seco + corpo diafanizado
MRT 3624	<i>Cnemidophorus ocellifer</i>	Ibiraba, Bahia	Crânio Seco + corpo diafanizado
MRT 2866	<i>Cnemidophorus ocellifer</i>	E.E. Uruçui-Una, Piauí	Diafanizado
MRT 2287	<i>Cnemidophorus ocellifer</i>	E.E. Uruçui-Una, Piauí	Diafanizado
MANSO 1894	<i>Ameiva ameiva</i>	APM Manso, Mato Grosso	Seco
MANSO 2295	<i>Ameiva ameiva</i>	APM Manso, Mato Grosso	Seco
MANSO 2873	<i>Kentropyx vanzoi</i>	APM Manso, Mato Grosso	Diafanizado

SCINCIDAE

TEIIDAE

(continuação TABELA 2)

MRT 3783	<i>Callyptomatus leiolepis</i>	Alagoado, Bahia	Diafanizado
MRT 1735	<i>Colobosaura modesta</i>	E.E. Uruçui-Una, Piauí	Diafanizado
MRT 1931	<i>Colobosaura modesta</i>	E.E. Uruçui-Una, Piauí	Diafanizado
MRT 1956	<i>Colobosaura modesta</i>	E.E. Uruçui-Una, Piauí	Diafanizado
MRT 4992	<i>Colobosaura sp.</i>	Serra das Confusões, Piauí	Diafanizado
MRT 2871	<i>Micrablepharus maximiliani</i>	E.E. Uruçui-Una, Piauí	Diafanizado
MRT 5016	<i>Micrablepharus sp.</i>	Serra das Confusões, Piauí	Diafanizado
MRT 4913	<i>Micrablepharus sp.</i>	Serra das Confusões, Piauí	Diafanizado
MRT 4995	<i>Procellosaurinus sp.</i>	Serra das Confusões, Piauí	Diafanizado
MANSO 0609	<i>Micrablepharus atticolus</i>	APM Manso, Mato Grosso	Diafanizado
MANSO 0760	<i>Micrablepharus atticolus</i>	APM Manso, Mato Grosso	Diafanizado
MANSO 2825	<i>Micrablepharus atticolus</i>	APM Manso, Mato Grosso	Diafanizado
MANSO 0130	<i>Micrablepharus maximiliani</i>	APM Manso, Mato Grosso	Diafanizado
MANSO 1122	<i>Micrablepharus maximiliani</i>	APM Manso, Mato Grosso	Diafanizado
MANSO 1529	<i>Micrablepharus maximiliani</i>	APM Manso, Mato Grosso	Diafanizado
MANSO 1582	<i>Micrablepharus maximiliani</i>	APM Manso, Mato Grosso	Diafanizado
MANSO 1651	<i>Micrablepharus maximiliani</i>	APM Manso, Mato Grosso	Diafanizado
MANSO 2209	<i>Micrablepharus maximiliani</i>	APM Manso, Mato Grosso	Diafanizado
MANSO 2805	<i>Pantodactylus albostrigatus</i>	APM Manso, Mato Grosso	Diafanizado
MANSO 2925	<i>Pantodactylus albostrigatus</i>	APM Manso, Mato Grosso	Diafanizado
MANSO 2930	<i>Pantodactylus albostrigatus</i>	APM Manso, Mato Grosso	Diafanizado
MANSO 3119	<i>Pantodactylus albostrigatus</i>	APM Manso, Mato Grosso	Diafanizado
MANSO 3179	<i>Pantodactylus albostrigatus</i>	APM Manso, Mato Grosso	Diafanizado
MANSO 2847	<i>Cercosaura ocellata</i>	APM Manso, Mato Grosso	Diafanizado
MANSO 3208	<i>Cercosaura ocellata</i>	APM Manso, Mato Grosso	Diafanizado
MANSO 2867	<i>Cercosaura ocellata</i>	APM Manso, Mato Grosso	Diafanizado
MRT 0370	<i>Ophiodes striatus</i>	Vargem Grande Paulista, São Paulo	Seco
MZUSP 52336	<i>Diploglossus lessonae</i>	Ceará	Crânio Seco + corpo diafanizado
ANGUIDAE			

GYMNOPHTALMIDAE

TABELA 3 - Lista de exemplares fósseis utilizados na comparação.

	Nº DE COLEÇÃO	IDENTIFICAÇÃO	LOCALIDADE	OBSERVAÇÕES
IGUANIDAE	AMNH 11400	<i>Aciprion formosum</i>	Converse Co., Wyoming, EUA	Crânio + mandíbula esquerda; Oligoceno
	AMNH 29048	IGUANIDAE	Casimba, S. d. I. Cuba	Dentário direito; Holoceno
	AMNH 7711	<i>Anolis cuvieri</i>	Morovis, Puerto Rico	Maxila; Pleistoceno Superior - Holoceno
	AMNH 7712	<i>Anolis cuvieri</i>	Morovis, Puerto Rico	Dentário; Pleistoceno Superior - Holoceno
	AMNH 2311	<i>Leiocephalus jamaicensis</i>	Dairy Cave, Dry Harbour, Jamaica	Dentário esquerdo; Pleistoceno Superior; Holótipo
GEKKONIDAE*	AMNH 7503	<i>Aristelliger titan</i>	Dairy Cave, Jamaica	Dentário esquerdo; Pleistoceno Superior; Tipo
	AMNH 16969	GEKKONIDAE*	Dairy Cave, Jamaica	Maxila esquerda; Pleistoceno
XANTUSIIDAE	AMNH 14302	<i>Paleoxantusia fera</i>	Swain Quarry, Wyoming; EUA	Dentário direito; Jurássico Superior
	AMNH 22213	<i>Meniscognathus altimani</i>	Lance Formation, Wyoming, EUA	Dentário direito; Cretáceo Superior
TEIIDAE	AMNH 15757	<i>Ameiva exsul</i>	Cathedra Cave, Morovis, Puerto Rico	Maxila direita; Pleistoceno Superior - Holoceno
	AMNH 15758	<i>Ameiva exsul</i>	Cathedra Cave, Morovis, Puerto Rico	Dentário direito e esquerdo; Pleistoceno Superior - Holoceno
	AMNH 7756	TEIIDAE	El Gallo, Basa California, México	Prémaxila; Cretáceo Superior
	AMNH 3812	TEIIDAE	Hyopsodus Hill, Wyoming, EUA	Dentário esquerdo
	AMNH 25299	TEIIDAE	Niobrara County, Wyoming, EUA	Maxila direita; Cretáceo Superior
	AMNH 28444	TEIIDAE	Hyopsodus Hill, Wyoming, EUA	Dentário direito; Cretáceo Superior
	AMNH 8492	<i>Leptochamops denticulatus</i>	Chouteau County, Montana, EUA	Dentário direito; Cretáceo Superior
	AMNH 22222	<i>Haptosphenus placodon</i>	Lance Creek, Wyoming, EUA	Dentário esquerdo; Cretáceo Superior

(Continuação TABELA 3)

	AMNH 14303	<i>cf. Machaerosaurus torrejensis</i>	Swain Quarry, Wyoming, EUA	Dentário esquerdo; Paleoceno - Oligoceno
	AMNH 12099	<i>Machaerosaurus torrejensis</i>	Swain Quarry, Wyoming, EUA	Dentário direito; Paleoceno -- Oligoceno
	AMNH 5176	GLYPTOSAURINAE	Big Horn Basin, Wyoming, EUA	Mandíbula direita; Eoceno
	AMNH 12085	<i>Odaxosaurus piger</i>	Swain Quarry, Wyoming, EUA	Dentário esquerdo; Cretáceo Superior - Paleoceno
ANGUIDAE	AMNH 5940	GLYPTOSAURINAE	Wind River, Wyoming, EUA	Mandíbula esquerda; Eoceno
	AMNH 42948	? <i>Glyptosaurus</i> sp.	Tripp County, South Dakota, EUA	Dentário esquerdo; Mioceno Inferior
	AMNH 3835	GLYPTOSAURINAE	Hypsodus Hill, Wyoming, EUA	Dentário direito; Eoceno
	AMNH 6800	<i>Helodermoides tuberculatus</i>	Bad Lands, South Dakota, EUA	Mandíbulas; Oligoceno Inferior e Médio
	AMNH 1611	<i>Helodermoides tuberculatus</i>	White River Formation, Montana, EUA	Dentário direito; Oligoceno Médio
	AMNH 28672	<i>Celestus</i> sp.	Wallingford Cave, Balaclava, Jamaica	Maxila; Pleistoceno Superior ou Holoceno
	AMNH 2299	GLYPTOSAURINAE	Wind River, Wyoming, EUA	Dentário esquerdo; Eoceno (Wasatchian)
	AMNH 29944	<i>Parasaniwa wyomingensis</i>	Lance Creek, Wyoming, EUA	Dentários; Cretáceo Superior
VARANIDAE	AMNH 29072	<i>Estesia mongoliensis</i>	Khulsan, South Gobi, Aimak, Mongólia	Crânio e mandíbula esquerda; Cretáceo Superior; Tipo
HELODERMATIDAE	AMNH 990 A	<i>Heloderma matthewi</i>	Logan Co., Colorado, EUA	Maxila esquerda; Oligoceno Médio; Tipo

### 3.1. ABREVIATURAS UTILIZADAS NO TEXTO

UFRJ – Universidade Federal do Rio de Janeiro

MN ... -V – Museu Nacional/UFRJ, Rio de Janeiro, Coleção de Paleovetebrados

DNPM/RJ – Departamento Nacional da Produção Mineral, Rio de Janeiro

DGM ... -R / MCT ... -R – Museu de Ciências da Terra – DNPM/RJ, Rio de Janeiro,  
Colção de Répteis fósseis

MZUSP – Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo

USP – Universidade de São Paulo

IBUSP – Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo

IGUSP – Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo

AMNH – American Museum of Natural History, Nova York.

UHE – Usina Hidro-elétrica

E.E. Uruçuí-Una – Estação Ecológica de Uruçuí-Una, Piauí

MANSO – APM Manso (Aproveitamento múltiplo da fauna resgatada na área do reservatório da Usina Hidrelétrica de Manso – Mato Grosso)

## 4. DESCRIÇÃO DO MATERIAL

A primeira citação do registro fóssil de Squamata na Bacia de São José de Itaboraí foi feita por Couto (1949), onde este autor faz referência à presença de um “Iguanidae” indeterminado. Em 1958, o mesmo autor cita novamente a presença de “iguanídeos”, acrescentando a presença de fósseis relacionados ao grupo Serpentes, que mais tarde foram estudados e descritos por Rage (1981; 1991; 1998). Estes (1970) e Estes & Price (1973)

fazem uma identificação provisória, reconhecendo ao nível de família os materiais de “lagartos” do Paleoceno do Brasil (presumivelmente da Bacia de São José de Itaboraí), citando a presença das famílias “Iguanidae”, Gekkonidae, Teiidae e possivelmente Scincidae, sem fornecer descrições formais dos táxons. Carvalho & Zaher (1998), numa análise preliminar do material, confirmam a presença das famílias propostas anteriormente por Estes (1970) e Estes & Price (1973): Gekkonidae, “Iguanidae” (*sensu* Estes *et al.*, 1988), Scincidae e Teiidae, e propõem a ocorrência de um novo representante do clado Anguimorpha, possivelmente pertencente à família Anguidae.

Neste capítulo são descritos e posicionados taxonômicamente os materiais de lagartos da Bacia de São José de Itaboraí. Nos capítulos seguintes são discutidas suas relações filogenéticas e feitas algumas considerações sobre a paleobiogeografia deste grupo.

Reptilia Linnaeus, 1758

Diapsida Osborn, 1903

Lepidosauromorpha Benton, 1983

Lepidosauria Haeckel, 1866

Squamata Opell, 1811

Iguania Cope, 1864

*Táxon 1*, gen. e esp. nov.

(Figs. 6, 7, 8, 9 e 10)

**Material examinado:** fragmento de maxila (MCT 1537-R); mandíbula inferior esquerda incompleta (DGM 666-R) (Figs. 6, 7, 8, 9 e 10).

**Descrição:** O único exemplar que representa a maxila deste táxon corresponde a um fragmento contendo sete dentes bem preservados. Os dentes são pleurodontes, cônicos, tricúspides e sem ornamentações em suas faces. Estes estão dispostos paralelamente, havendo pouco espaço entre um dente e outro. As cúspides acessórias são bem menores que a cúspide central, e apresentam tamanhos semelhantes e altura equivalente no dente. A cúspide central apresenta estruturas semelhantes a pequenas cúspides ou ondulações (Fig. 6), que são melhor observadas no exemplar que representa a maxila. Os dentes apresentam uma leve rotação em seu eixo de forma que a face posterior do dente sobrepõem-se sutilmente sobre a face anterior do dente adjacente.

A mandíbula inferior está representada por um único exemplar (DGM 666-R – Figs. 6, 7, 8, 9 e 10) bem preservado, estando ausentes os ossos coronóide, angular e o esplenial. Este táxon apresenta um total de 25 posições dentárias. Em vista dorsal mostra-se retilíneo e os dentes apresentam as mesmas características dos encontrados na maxila e têm cerca de 2/3 de seu comprimento fixados à parede interna da borda labial. Os dentes mais anteriores são pontiagudos e os subseqüentes tipicamente tricúspides. A sínfise mandibular mostra-se bem desenvolvida e larga, entretanto, a julgar pela sua forma pouco comum, sua borda arredondada e seu interior um pouco deteriorado, é possível supor que a mesma seja resultado de uma patologia sofrida pelo animal ainda em vida, visto pela presença de cicatrização óssea na borda da região sinfisial (Fig. 7). O Canal de Meckel é aberto e se estende anteriormente até a sínfise mandibular. O sulco dental é raso com pouca presença de *cementum* na base dos dentes. A borda subdental é larga anteriormente, afinando gradativamente na direção posterior do dentário. A face lateral não apresenta



ornamentações. Lateralmente o dentário apresenta oito forâmes alveolares inferiores. Embora o coronóide não esteja preservado, é possível supor que este osso apresentava uma lâmina labial relativamente curta, quando consideramos a presença de uma depressão existente na face labial do dentário (Fig. 8).

Os elementos pós-dentários estão fusionados em uma única peça de aspecto robusto (Figs. 9 e 10). O côndilo articular está voltado medio-ventralmente e posteriormente a ele, estende-se o processo retroarticular, o qual não se preservou por completo. Abaixo do processo articular estende-se o processo angular, o qual é bem desenvolvido e direcionado medio-ventralmente.

*Scleroglossa* Estes *et al.*, 1988

Gekkota Cuvier, 1817

Gekkonidae\* Gray, 1825

*Táxon 2*, gen. e esp. indet.

(Figs. 11, 12 e 13)

**Material examinado:** fragmento de maxila direita (DGM 614-R); dentário direito incompleto (DGM 619-R) (Figs. 11, 12 e 13).

**Descrição:** A maxila está representada apenas por um fragmento da porção anterior, que apresenta 11 posições dentárias, estando apenas as bases dos dentes preservadas. Estas assemelham-se às bases encontradas no dentário. A face lateral é lisa e apresenta três forâmes alveolares superiores preservados. O processo premaxilar é curto, embora esteja

quebrado, e na sua base observa-se uma parte do forâme do processo premaxilar preservado.

O dentário (Figs. 11 e 12), em vista oclusal, apresenta-se ligeiramente curvo medialmente. O canal de Meckel é totalmente fechado, dando um aspecto tubular ao dentário. O esplenial é curto e não se estende além da metade da fileira dos dentes. Os dentes são pequenos, cônicos, sem estriações ou ornamentações e cerca de 3/4 de seu comprimento está fixado à parede interna da borda labial. Os dentes são levemente curvados na direção medial. O ápice da coroa apresenta um sulco que se estende antero-posteriormente formando uma dupla carena (Fig. 13). A face lateral é lisa com cinco forâmes alveolares inferiores.

Autarchoglossa Wagler, 1830

Scincomorpha Camp, 1923

*Táxon 3*, gen. e esp. nov.

(Figs. 14, 15, 16, 17 e 18)

**Material examinado:** maxila direita (MN 6074-V) (Figs. 14 e 15); fragmento de maxila esquerda (MN 6075-V); fragmento de dentário esquerdo (DGM 608-R); dentário direito (DGM 612-R); dentário esquerdo (DGM 615-R); dentário direito (DGM 623-R); dentário direito (MCT 1538-R) (Figs. 16 e 17); fragmento de dentário esquerdo (MCT 1539-R); fragmento de dentário direito (MCT 1540-R); fragmento de dentário direito (MCT 1541-R); fragmento de dentário esquerdo (MCT 1543-R); fragmento de dentário direito (MN

6056-V); fragmento de dentário esquerdo (MN 6059-V); fragmento de dentário esquerdo (MN 6065-V); fragmento de dentário direito (MN 6082-V).

**Descrição:** Apenas dois exemplares de maxilas foram associados a este táxon. Destes, o mais bem preservado é o exemplar MN 6074-V (Figs. 14 e 15). Possui no total seis dentes preservados, semelhantes aos encontrados nos dentários. Em vista lateral apresenta uma leve curvatura na sua borda ventral. A borda supra dental é bem desenvolvida delimitando um profundo sulco dental. Esta borda na sua parte posterior expande-se medialmente. Três forâmens alveolares superiores são observados na face lateral, a qual não apresenta nenhuma ornamentação ou tuberosidade. O processo premaxilar, embora esteja pouco preservado, é curto, e parece dividir-se em dois na porção final de sua extremidade anterior. O processo jugal é curto e provavelmente não se estende além da metade da órbita.

O dentário deste táxon (Figs. 16 e 17) é curto e, em vista oclusal, o mesmo mostra-se robusto e pouco curvado medialmente. O processo coronóide do dentário é proeminente e eleva-se postero-dorsalmente cobrindo anteriormente o processo dentário do coronóide. A sínfise mandibular é bem desenvolvida. O esplenial é curto, não alcançando a metade da fileira de dentes. Os dentes são pleurodontes, curtos, com leve compressão antero-posterior, com cerca de 3/4 de sua altura fixada à borda labial. Os dentes posteriores apresentam um aumento gradativo no seu volume, adquirindo um aspecto molariforme. O ápice dos dentes posteriores apresenta-se como uma estrutura “mamiforme”, onde logo abaixo desta ocorrem estriações (Fig. 18). Estas estriações partem da metade do dente e convergem em direção ao ápice do “mamilo”. Os dentes anteriores são menores e mais comprimidos antero-posteriormente do que os dentes posteriores, apresentando estriações na face lingual da coroa. A borda labial é lisa, apresentando quatro a seis forâmes

alveolares inferiores. Postero-lateralmente e abaixo de onde se posiciona o processo coronóide, observa-se uma depressão bem definida e profunda na qual se insere o músculo adutor da mandíbula. O sulco dental é profundo, delimitado medialmente pela borda subdental. A borda subdental juntamente com a porção ventral do dentário, fecha quase que completamente o canal de Meckel em sua porção anterior, ocorrendo em alguns exemplares a fusão entre elas. O canal de Meckel é estreito anteriormente (quando não fusionado), partindo da sínfise, tornando-se mais largo logo abaixo do coronóide, sendo a partir daí coberto pelo esplênico. A porção final da borda subdental direciona-se postero-dorsalmente terminando na altura do último dente. Logo após a borda subdental, medialmente, existe uma face de inserção do processo dentário do coronóide. O total de dentes neste táxon varia entre 9 e 13.

*Táxon 4*, gen. e esp. nov.

(Figs. 19, 20, 21, 22 e 23)

**Material examinado:** fragmento de maxila esquerda (DGM 707-R); fragmento de maxila direita (DGM 620-R); fragmento de maxila esquerda (DGM 625-R); fragmento de maxila direita (DGM 680-R); fragmento de maxila direita (MCT 1563-R); maxila esquerda (MN 6057-V) (Figs. 19 e 20); fragmento de maxila direita (MN 6062-V); fragmento de maxila direita (MN 6063-V); fragmento de maxila esquerda (MN 6069-V); fragmento de maxila direita (MN 6071-V); fragmento de maxila esquerda (MN 6073-V); fragmento de maxila (MN 6076-V); fragmento de maxila direita (MN 6079-V); fragmento de maxila (MN 6080-V); fragmento de maxila direita (MN 6084-V); fragmento de dentário esquerdo (DGM 605-R); fragmento de dentário direito (DGM 704-R); fragmento de dentário esquerdo

(DGM 714-R); fragmento de dentário esquerdo (DGM 621-R); fragmento de dentário direito (DGM 624-R); fragmento de dentário esquerdo (DGM 626-R); fragmento de dentário direito (MCT 1562-R); fragmento de dentário direito (MCT 1569-R); dentário esquerdo incompleto (MN 6053-V) (Fig. 21, 22 e 23); fragmento de dentário direito (MN 6058-V); fragmento de dentário direito (MN 6060-V); fragmento de dentário esquerdo (MN 6078-V); fragmento de dentário direito (MN 6081-V).

**Descrição:** A maxila que melhor representa este táxon é o exemplar MN 6057-V (Figs. 19 e 20). Este apresenta 17 posições dentárias no total, cujos dentes apresentam as mesmas características dos encontrados nos dentários. O processo prémaxilar não é muito desenvolvido e possui um sulco que o divide em dois na sua porção distal. Atrás deste eleva-se o processo nasal da maxila. A borda lateral é bem caracterizada, apresentando ornamentação acima dos forâmes alveolares superiores. Destes últimos partem quatro sulcos pouco profundos, porém bem definidos, que divergem em sentidos opostos (Fig. 18). O processo jugal da maxila é curto, apresentando uma depressão dorsal que se dirige para o interior da maxila, distribuindo vasos e nervos. A associação das maxilas aos dentários foi feita com base na semelhança dos dentes entre ambos.

O dentário deste táxon (Fig. 21) possui pelo menos 21 posições dentárias. Os dentes são longos, comprimidos antero-posteriormente em todo seu comprimento, dando-lhes um aspecto tabular. A coroa apresenta leve compressão lateral e apresenta estriações bem definidas na face lingual (Fig. 22), sendo lisa na face labial. Em vista oclusal, a coroa apresenta-se levemente inclinada na direção medial e no seu ápice ocorrem dois sulcos direcionados antero-posteriormente que se unem medialmente formando um "V" (Fig. 23). A sínfise mandibular é pouco desenvolvida. O canal de Meckel está totalmente fechado anteriormente, abrindo-se apenas no final do dentário, abaixo das últimas posições

dentárias. A borda labial é lisa com cerca de sete forâmes alveolares inferiores preservados. Cerca de 3/4 do comprimento total dos dentes estão fixos à parede interna da borda labial. O esplénial é curto embora este não esteja preservado em nenhum dos exemplares. O processo coronóide do dentário projeta-se postero-dorsalmente, cobrindo a porção antero-lateral do processo dentário do coronóide. Imediatamente após o último dente, existe medialmente uma face de inserção para o processo dentário do coronóide.

Teiioidea Estes *et al.*, 1988

Teiidae Gray, 1827

*Táxon 5*, gen. e esp. nov.

(Figs. 24 e 25)

**Material examinado:** dentário esquerdo incompleto (DGM 606-R) (Fig. 24 e 25); dentário esquerdo incompleto (DGM 607-R).

**Descrição:** Este táxon possui um dentário delgado, com pelo menos 28 posições dentárias (Fig. 24). A borda lateral é lisa, apresentando de quatro a seis forâmes alveolares inferiores. O canal de Meckel é aberto estendendo-se até a sínfise mandibular. Os dentes são pleurodotes, com aproximadamente metade de seu comprimento fixado à parede interna da borda labial. Os primeiros dentes são pontiagudos e unicuspidados, apresentando uma carena não serrilhada que se estende do ápice até quase a metade do dente suavizando gradativamente e desaparecendo em seguida. Nos dentes subsequentes surgem pequenas cúspides na face posterior da coroa. Nos dentes seguintes, uma outra

cúspide se forma, agora na face anterior, gerando um padrão tricuspídeo, que se mantém bem característico nos dentes posteriores. Nestes últimos, a cúspide central é bem pronunciada e alta e apresentam a coroa comprimida lateralmente (Fig. 25). As cúspides acessórias são pequenas, pontiagudas e bem delimitadas do corpo do dente por um sulco. Os dentes anteriores são menores, aumentando de tamanho na porção média e diminuindo novamente na porção posterior. A sínfise dentária é pouco desenvolvida. A borda subdental é delgada, sendo mais larga na porção anterior, tornando-se gradativamente mais fina na porção posterior do dentário. O sulco dental é pouco profundo. Com base no padrão do canal de Meckel, podemos deduzir que o esplênico é mais largo em sua porção posterior, sendo longo e delgado anteriormente, sem no entanto alcançar a sínfise mandibular.

*Anguimorpha* Fürbringer, 1900

*Táxon 6*, gen. e esp. nov.

(Figs. 26, 27, 28, 29, 30, 31 e 32)

**Material examinado:** pré-maxila (MN 6061-V) (Figs. 26 e 27); fragmento de maxila direita (DGM 677-R); fragmento de maxila direita (DGM 676-R); fragmento de maxila direita (DGM 673-R); fragmento de maxila esquerda (DGM 665-R); fragmento de maxila esquerda (DGM 659-R); fragmento de maxila direita (DGM 658-R); fragmento de maxila esquerda (DGM 655-R); fragmento de maxila esquerda (MCT 1550-R); maxila esquerda incompleta (MCT 1556-R) (Figs. 28 e 29); fragmento de maxila esquerda (MCT 1557-R); fragmento de maxila esquerda (MCT 1558-R); fragmento de maxila direita (MCT 1560-

R); fragmento de maxila esquerda (MCT 1561-R); fragmento de maxila direita (MCT 1564-R); fragmento de maxila direita (MCT 1568-R); fragmento de maxila direita (MCT 1569-R); fragmento de maxila direita (MN 6064-V); fragmento de maxila direita incompleta (MN 6068-V); dentário direito incompleto (DGM 678-R); dentário esquerdo (DGM 715-R); fragmento de dentário esquerdo (DGM 670-R); fragmento de dentário esquerdo (DGM 664-R); fragmento de dentário esquerdo (DGM 656-R); fragmento de dentário esquerdo (MCT 1544-R); fragmento de dentário direito (MCT 1545-R); fragmento de dentário direito (MCT 1546-R); fragmento de dentário esquerdo (MCT 1547-R); fragmento de dentário esquerdo (MCT 1548-R); fragmento de dentário esquerdo (MCT 1549-R); dentário direito incompleto (MCT 1551-R) (Figs. 30, 31 e 32); fragmento de dentário direito (MCT 1552-R); fragmento de dentário direito (MCT 1553-R); fragmento de dentário esquerdo (MCT 1554-R); fragmento de dentário esquerdo (MCT 1555-R).

**Descrição:** A pré-maxila deste táxon é formada de uma peça única fusionada, com um total de oito posições dentárias, sendo representada por um único exemplar - MN 6061-V (Figs. 26 e 27). Os três dentes preservados apresentam as mesmas características dos observados nos dentários e maxilas. Da região dorsal estende-se o processo nasal da pré-maxila o qual é longo e delgado. Ainda neste processo observa-se dorsalmente duas faces para articulação dos ossos nasais. Em cada lado da base do processo nasal, observa-se ventralmente dois forâmens prémaxilares que se abrem na face anterior dorsal da prémaxila.

A maxila (Figs. 28 e 29) possui uma dentição pleurodonte a qual apresenta as mesmas características dos dentes encontrados nos dentários. Os dentes mais posteriores apresentam redução na altura e leve compressão lateral. A borda labial é lisa, e em vista dorsal a maxila apresenta medialmente uma leve curvatura. O processo prémaxilar é



desenvolvido e longo, dividindo-se em dois na sua porção mais anterior. A parede interna da borda labial de alguns exemplares, demonstra a formação de uma parede interdental. O processo nasal da maxila eleva-se atrás da fenestra nasal em um ângulo de aproximadamente 45 graus, estendendo-se até o início da articulação com os nasais. A partir desse ponto a angulação torna-se mais suave e a borda dorsal sofre uma leve curvatura na direção medial. O número total de posições dentárias provavelmente varie entre 27 e 30 dentes.

O dentário é longo e estreito (Figs. 30 e 31). Borda labial é lisa, sem ornamentações, com cinco a sete forâmes alveolares inferiores, os quais são bem desenvolvidos principalmente na porção posterior do dentário, onde tornam-se largos e alongados longitudinalmente. A sínfise mandibular é pouco desenvolvida. O Canal de Meckel abre-se ventralmente na parte anterior, e medio-ventralmente no segmento posterior. Os dentes são pleurodotes, pontiagudos e cônicos anteriormente, com seu ápice voltado postero-medialmente (Fig. 32), e os mais posteriores com leve compressão lateral e redução na altura. O ápice apresenta uma carena não serrilhada, que se estende até quase a metade do dente, suavizando gradativamente e desaparecendo por completo na metade inferior do mesmo. Cerca de 50% do tamanho total dos dentes está fixado à parede interna da borda labial. A parede interna da borda labial de alguns exemplares, demonstra a formação de uma parede interdental. A borda subdental é larga na porção anterior, estreitando-se gradualmente em direção à porção posterior do dentário. O sulco dental é delimitado medialmente pela borda subdental. O esplénial é longo e delgado, como observado no exemplar MCT 1552-R, que apresenta parte do mesmo preservado. Entretanto, o esplénial não se estende até a sínfise, deixando a porção anterior do canal de Meckel aberta. O número total de dentes neste táxon pode variar de 29 a 32. Este valor pode ser estimado com base no exemplar MCT 1544-R. O mesmo apresenta a porção

média e posterior do dentário preservados, com aproximadamente 18 dentes, faltando no máximo um ou dois dentes na porção final. Observações feitas em dentários que possuem o septo intramandibular preservado, pode-se verificar que o mesmo localiza-se abaixo da posição dentária de número 23 (exceto no exemplar MCT 1554-R, no qual o septo encontra-se sob a posição de número 20). Assim, considerando a variação do septo entre as posições 20 e 23, pode-se acrescentar pelo menos nove dentes posteriormente ao septo intramandibular dos demais dentários que não possuem a parte posterior dando um total de dentes que varia entre 29 e 32.

No exemplar DGM 665-R observou-se um dente de reposição desenvolvendo-se diretamente da base do dente, dentro de um largo forame de reposição, caracterizando uma reposição dentária do tipo "iguanídeo" (Edmund, 1969).

*Táxon 7*, gen. e esp. nov.

(Figs. 33 e 34)

**Material examinado:** fragmento de maxila esquerda (DGM 618-R) (Figs. 33 e 34).

**Descrição:** Táxon caracterizado por uma única maxila (DGM 618-R). Esta apresenta a parede lateral lisa, sem ornamentações, com três forâmes alveolares superiores preservados. Os dentes são bem desenvolvidos, com cerca de 2/3 do seu comprimento fixados à parede interna da borda labial. Os dentes são altos, robustos e cilíndricos, curvados posteriormente, com formação de uma borda cortante na face posterior do dente. Os dentes posteriores são semelhantes aos anteriores na forma, porém menores em altura. O processo prémaxilar está incompleto porém mostra-se bem desenvolvido. Entre a face

labial do dente e a borda inferior da face lateral, existe um pequeno espaço onde observa-se a presença de depósito de *cementum*. Observa-se na parede interna da borda labial a formação de uma parede interdental.

## 5. CONSIDERAÇÕES TAXONÔMICAS E PALEOBIOGEOGRÁFICAS

A escassez do registro fóssil referente à ictiofauna e herpetofauna do Novo Mundo levou a maioria dos paleontólogos a afirmar que o surgimento da diversidade genérica da fauna atual, a exemplo dos mamíferos, deu-se no Plioceno ou durante o Pleistoceno (Estes, 1970). No caso dos répteis e anfíbios, entretanto, estudos demonstram que o surgimento da maioria dos gêneros recentes deve ter ocorrido, no mínimo, no Oligoceno, com muitas famílias atuais tendo representantes já no Cretáceo (Estes, 1970).

As relações filogenéticas entre as famílias de “lagartos” encontram-se ainda pouco resolvidas, sendo foco de debate nos últimos anos (ver Kluge, 1989; Rieppel, 1994; Rieppel & Zaher, 2000a,b). Estes *et al.* (1988) publicaram a primeira filogenia dos Squamata que empregasse uma abordagem cladista (TABELA 4). Apesar das críticas metodológicas e conceituais feitas por Kluge (1989), este trabalho influenciou profundamente a sistemática e a classificação dos Squamata, introduzindo uma série de grupos novos que mantiveram-se até a presente data. Os diversos trabalhos recentes que tentaram elucidar as relações filogenéticas dentro dos Squamata apontaram para resultados muitas vezes discrepantes, apesar de todos eles empregarem um grande número dos caracteres sugeridos por Estes *et al.* (1988) (Wu *et al.*, 1996; Lee, 1997, 1998; Evans & Barbadillo, 1998; Hallermann, 1998; Reynoso, 1998; Caldwell, 1999; Lee & Caldwell, 2000; Rieppel & Zaher, 2000a,b).

## 5.1. AS RELAÇÕES FILOGENÉTICAS E DIAGNOSES DOS GRANDES GRUPOS DE SQUAMATA

Segundo Estes *et al.* (1988), os Squamata dividem-se em dois grandes grupos: os Iguania e os Scleroglossa, que provavelmente incluem também as serpentes e as anfibênias. Esta proposta sugere claramente que o táxon Lacertilia, agrupando todos os “lagartos” típicos, reconhecido por autores como Rage (1982), representaria um grupo parafilético com a exclusão das serpentes e as anfíbênias.

Os Iguania constituem o grupo mais basal do “crown-group” Squamata, representado por uma diversidade de formas com morfologia generalizada, incluídas em nove famílias (Frost & Etheridge, 1989). Estas famílias estão distribuídas atualmente no Novo Mundo (iguanídeos *sensu lato*) e no Velho Mundo (Agamidae e Chamaeleonidae). O clado Iguania encontra-se sustentado por poucas sinapomorfias, entre elas, a presença de frontais fusionados com uma constrição acentuada na região das órbitas e a presença de uma projeção alargada dos frontais sob os nasais. Segundo Frost & Etheridge (1989), este grupo comporta nove famílias que serão caracterizadas sucintamente a seguir.

A família Chamaeleonidae, equivalente ao grupo “Acrodonta” de Estes *et al.* (1988), é bem sustentada por diversas sinapomorfias propostas por Frost & Etheridge (1989); entre elas podemos citar a presença de dentes acrodontes nos dentários e maxilas, dentário expandido sobre a face labial do coronóide e ausência de lâmina labial do coronóide. A família Corytophanidae corresponde aos “basilicíneos” de Etheridge & de Queiroz (1988) e Lang (1989), com distribuição restrita à América Central e ao extremo noroeste da América do Sul. O teto do parietal em forma de “Y” com desenvolvimento da crista mediana e forame lacrimal não alargado representam duas sinapomorfias importantes

regiões áridas da América do Norte, compreende os “crotafitíneos” propostos por Etheridge & de Queiroz (1988). Algumas das sinapomorfias que sustentam este grupo são: o teto do parietal em forma trapezoidal, o esplênial relativamente longo anteriormente e a lâmina labial do coronóide pouco desenvolvida ou ausente. A família Hoplocercidae corresponde aos “hoplocercíneos” de Smith *et al.* (1973), aos “morunasauríneos” de Estes & Price (1973) e aos “morunasauos” de Etheridge & de Queiroz, (1988). Estes apresentam uma distribuição fragmentada na América do Sul e seu monofiletismo é sustentado pela lâmina labial do coronóide larga, autotomia caudal presente, esplênial muito largo projetando-se anteriormente na face lingual do dentário até a sua extremidade anterior, canal de Meckel não fusionado. A família Iguanidae (*sensu stricto*), corresponde ao “iguaníneos” de Etheridge (1964) e Etheridge & de Queiroz, (1988) e aos Iguaninae de de Queiroz (1987). Esta família apresenta uma distribuição ampla na América Central, América do Sul, Ilhas do Caribe (grandes e pequenas Antilhas) e nas ilhas pacíficas das Galápagos, Tonga e Fidji. Algumas das sinapomorfias propostas para este grupo são: canal de Meckel fusionado, esplênial relativamente curto anteriormente, dentes palatinos ausentes e lâmina labial do coronóide larga. O clado dos Opluridae, restrito à Madagascar e às ilhas de Comoro, apresenta os seguintes caracteres sinapomórficos: teto do crânio altamente rugoso, teto do parietal com forma trapezoidal, presença de dentes no pterigóide. Esta família corresponde aos “opluríneos” de Smith *et al.* (1973) e Etheridge & de Queiroz (1988). Os Phrynosomatidae, família com distribuição centro e norte-americana, correspondem aos “sceloporíneos” de Savage (1958), Etheridge (1964), Presch (1969) e Etheridge & de Queiroz (1988). Os sceloporídeos estão sustentados pelos seguintes caracteres derivados: forâme lacrimal não alargado, ausência de dentes no pterigóide e no palatino. Os Polychridae correspondem aos “anolóideos” de Etheridge & Williams (1985) e Etheridge & de Queiroz (1988). Apresentam os seguintes caracteres que os definem:

canal de meckel fusionado, dentário não se expande sobre a face labial do coronóide. Por fim, a família Tropicoduridae é caracterizada principalmente pelo esplénio muito curto anteriormente, autotomia caudal presente com o processo transversal anterior ao plano de fratura, lâmina labial do coronóide pouco desenvolvida ou ausente (Tropicodurinae) ou bem desenvolvida (Liolaeminae, Leiocephalinae). Corresponde aos “tropicoduríneos” de Etheridge (1966) e Etheridge & de Queiroz (1988).

Os Euposauridae\* do Jurássico Superior da França foram relacionados aos “Agamidae” por Cocude-Michel (1963), que baseou-se na dentição acrodonte e na ausência de autotomia caudal. Entretanto, caracteres cranianos sugerem também afinidades com Sphenodontida (Hoffstetter, 1964). A família monotípica Arretosauridae\* também foi associada aos agamídeos por Gilmore (1943). Porém, *Arretosaurus ornatus* não compartilha nenhum caráter derivado com os agamídeos que sustentasse tal posicionamento filogenético. Outros caracteres do esqueleto demonstram uma configuração primitiva, o que também não descarta uma relação com algum grupo de Iguania (Estes, 1983a). Seu crânio é largo assemelhando-se a um agamídeo, no entanto seus dentes parecem ser pleurodontes como de um “iguanídeo”.

Os Scleroglossa caracterizam-se pelas seguintes sinapomorfias: presença de um esquelético em gancho, na forma de um taco de hóquei (“hockey-stick”), no qual o processo dorsal é perdido (exceto em alguns teídeos; Robinson, 1967); presença de uma borda ventral do frontal bem pronunciada; borda posterior do processo retroarticular torcida obliquamente (Rieppel, 1994).

O clado dos Gekkota inclui as famílias Gekkonidae\* e Pygopodidae, representados por uma significativa diversidade de espécies atuais e por algumas formas fósseis alocadas nas famílias Ardeosauridae\* e Bavarisauridae\*.

A família Pygopodidae foi alocada nos Anguimorpha por Camp (1923). Mais tarde, os trabalhos de McDowell & Bogert (1954), Underwood (1957) e Kluge (1974, 1976a,b, 1987) sustentaram a transferência desta família para os Gekkota, corroborando a hipótese apresentada anos antes por Boulenger (1885). Entretanto, Kluge (1987) avança a hipótese segundo a qual os Pygopodidae estariam enraizados dentro da família Gekkonidae\*, como grupo irmão de Diplodactylinae, hipótese corroborada posteriormente por Estes *et al.* (1988). Entretanto, as duas famílias foram mantidas separadas por estes autores, que ressaltaram a necessidade de uma análise mais detalhada e abrangente das relações de parentesco dentro do clado dos Gekkota.

Os Ardeosauridae\*, revisados em detalhe por Hoffstetter (1964) e Estes (1983a), correspondem a uma série de “lagartos” jurássicos da Manchúria e Alemanha. Em contraponto à opinião destes dois autores, Robinson (1967) sugere que os Ardeosauridae\*, assim como os Bavarisauridae\*, sejam mais relacionados aos Scincomorpha do que aos Gekkota, baseando-se na ausência do processo dorsal do esquamosal nos seus representantes. Afinidades scincomorfas dos ardeosaurídeos foram também sugeridas por Mateer (1982) que, ao descrever *Ardeosaurus brevipes*, ressaltou a presença de impressões de osteodermas bem desenvolvidos no teto craniano do exemplar, uma característica ausente nos Gekkota que são caracterizados pela presença de pequenas escamas cefálicas (ver Rieppel, 1994).

Os Bavarisauridae\*, por sua vez, parecem estar claramente relacionados aos Gekkota, por apresentarem uma região nasal larga e achatada, e um grande número de dentes cônicos (Rieppel, 1994). Ainda assim, Estes (1983a) sugere que as afinidades desta família estejam com os Scincomorpha, baseando sua conclusão na análise de um espécime de *Bavarisaurus* encontrado no conteúdo estomacal de um *Compsognatus*.

O clado dos Scincomorpha é definido pela presença de prefrontais separados dos naçais pelo prolongamento do processo lateral do frontal, pela expansão ventral do parietal até altura do epipterigóide, pela exposição lateral do coronóide e pela presença de um processo antero-ventral muito alongado do púbis, embora estes caracteres não estejam presentes em todos os Scincomorpha ou apenas nestes (Rieppel, 1994).

O clado Lacertoidea compreende as famílias Xantusiidae, Lacertidae, Teiidae e Gymnophthalmidae, das quais os Teiidae possuem um registro fóssil mesozóico extenso, representado principalmente pelos Polyglyphanodontinae da América do Norte e Ásia (Rieppel, 1994). A família Xantusiidae foi classificada por Camp (1923) e Romer (1956) dentro dos Scincomorpha. Mais tarde, McDowell & Bogert (1954), Hoffstetter (1962), Savage (1963), Kluge (1976b) e Northcutt (1978) sugerem afinidades com os Gekkota. Entretanto, Moffat (1973) afirma que não existe um caráter derivado sequer sustentando esta hipótese. A presença de ossos pós-cloacais poderia representar tal caráter, porém, Kluge (1982) não considera as estruturas em questão homólogas nos dois grupos (Estes *et al.* 1988). Por fim, Estes (1983a) propõe uma série de caracteres que corroboram a posição desta família dentro dos Scincomorpha. A família Lacertidae distribui-se exclusivamente no Velho Mundo, sendo caracterizada por poucas sinapomorfias das quais a mais significativa seja a perda do septo lateral da bodenaponeurose se dividindo e dois lobos caudalmente. Segundo Estes *et al.* (1988), a família representa o grupo-irmão dos Teiioidea constituídos pelas duas famílias irmãs Teiidae e Gymnophthalmidae. A família Teiidae corresponde ao "Grupo I" de Boulenger (1885) ou "macroteídeos" (Ruibal, 1952; Presch, 1974), distribuídos principalmente na América do Sul e Central e no Caribe. Entre as sinapomorfias que definem esta família, destaca-se a presença de grande quantidade de cementum na base dos dentes onde os dentes de reposição desenvolvem-se em profundas cavidades subcirculares na base dos dentes funcionais. Por outro lado, os



Gymnophthalmidae correspondem aos "Grupos II, III e IV" de Boulenger (1885) ou "microteídeos" (Presch, 1980). São formas secretivas, de tamanho reduzido, distribuídas exclusivamente na América do Sul e América Central. Até a presente data, a família Gymnophthalmidae não conta com registro fóssil.

Os Scincoidea caracterizam-se pela presença de ossos palpebrais, de osteodermas bem desenvolvidos e pela sobreposição do processo do coronóide pelo processo do dentário (Rieppel, 1994). Este clado é composto pelas famílias Scincidae e Cordylidae, com representantes atuais e fósseis, e pela família totalmente extinta dos Paramacellodidae. Dentro dos Scincoidea, tanto os Cordylidae quanto os Scincidae apresentam uma tendência no fechamento da fossa temporal superior pelo pós-orbital nos primeiros e pelo pós-frontal nos segundos (Rieppel, 1994). Esta tendência também pode ser observada em alguns anguídeos, xantusídeos e gimnoftalmídeos (Rieppel, 1994). Entretanto, o monofiletismo da família Scincidae ainda permanece pouco sustentado (ver Rieppel, 1988), sendo corroborado somente pela presença de um palato secundário, embora características do crânio e uma mandíbula inferior profunda sugere uma condição de teídeo. A família extinta Paramacellodidae está relacionada aos Cordylidae com base em caracteres da mandíbula e de escutelação (Rieppel, 1994).

Os Anguimorpha incluem os clados Carusioidea, Anguioidea e Platynota ou Varanoidea (que compreende os Mosasauroida e os Monstersauria). Recentemente, Gao & Norell (1998) revisaram as relações filogenéticas dentro dos anguimorpha. Estes autores propuseram o clado novo Carusioidea para acomodar o fóssil basal *Carusia intermedia* e o "crown-clade" Xenosauridae. Os Carusioidea representam o grupo mais basal de anguimorfos, sustentado por diversas sinapomorfias (Gao & Norell, 1998) e irmão de um clado formado pelos Anguioidea e Platynota. Este clado ainda não foi nomeado formalmente, mas encontra-se bem sustentado por pelo menos cinco caracteres derivados

exclusivos entre os quais podemos ressaltar: um surangular estendendo-se bem à frente do coronoide, uma borda subdental fortemente reduzida (secundariamente modificado nos mosassaurs; Zaher & Rieppel, 1999) e os dentes prémaxilares claramente menores que os dentes maxilares. A família Anguidae representa um grupo bem definido, possuindo um excelente registro fóssil, principalmente na América do Norte. A família é caracterizada pela presença de uma extensão anterior do surangular e pela redução do processo angular do dentário que forma uma borda postero-ventral livre do septo intramandibular (Rieppel, 1994). McDowell & Bogert (1954) reconheceram uma afinidade especial entre os Glyptosauridae e os anguídeos. Já, Meszoely (1970) foi mais longe ao sugerir que os gliptosaurídeos representam uma subfamília da família Anguidae. Os Xenosauridae incluem dois gêneros atuais, *Xenosaurus* da América Central, e *Shinisaurus* da China, além de diversos registros fósseis na América do Norte (Estes, 1983a). Diferenças entre estes dois gêneros foram observadas por Gauthier (1982). Entretanto o monofiletismo dos Xenosauridae foi corroborado por Rieppel (1980) e Estes *et al.* (1988), que mantêm a hipótese inicial proposta por McDowell & Bogert (1954) de que os Xenosauridae derivaram de um provável ancestral gerrhonotíneo (contra Gauthier, 1982).

Os Platynota, ou Varanoidea, constituem um grupo monofilético, sustentado por 37 sinapomorfias propostas por Estes *et al.* (1988), entre as quais podemos ressaltar: o desenvolvimento de plicidentina, a perda do forame de reabsorção nos dentes e a presença de um longo e delgado processo nasal na prémaxila. Este clado inclui as famílias Necrosauridae\*, Helodermatidae, Varanidae e os mosassauros. Os Necrosauridae\* representam uma família extinta caracterizada por estados de caracteres tanto de Anguioidea quanto de Platynota (Estes, 1983a). Borsuk-Bialynicka (1984) introduziu o grado "necrosauriano" para definir todos os Platynota de morfologia generalizada do Cretáceo Superior da Mongólia e *Colpodontosaurus* do Cretáceo de Wyoming. Para Estes

(1983a), esta família representaria o tipo mais primitivo de varanóideo, sendo em alguns casos, um intermediário entre varanóideos e anguióideos. Os Varanidae, incluindo o gênero *Lanthanotus* (*sensu* Pregill *et al.*, 1986), apresentam um extenso registro fóssil que vai desde o Cretáceo Superior até o Terciário (Rieppel, 1994). Dentes comprimidos lateralmente, com bases expandidas e com presença de plicidentina e constrição precondilar bem demarcada indicam afinidades à esta família. Os Helodermatidae possuem representantes desde o Cretáceo Inferior (Evans, 1994) até o Holoceno (Estes, 1983a). Algumas das sinapomorfias para este grupo são: crânio largo e achatado, presença de canais de veneno nos dentes, prémaxila com um processo incisivo largo, arco temporal ausente, esquamosal vestigial, surangular fusionado ao prearticular-articular. Segundo Pregill *et al.* (1986), é seguro dizer que no Cretáceo Superior a família Helodermatidae está representada por *Paraderma*, os Lanthonotinae por *Cherminotus* (Borsuk-Bialynicka, 1984) e os Varaninae por *Saniwides* e *Telmasaurus* (Rieppel, 1994).

Os Mosasauroida incluem espécimes aquáticos, compreendendo os mosassauros (Mosasauridae), os enigmáticos aigialossauros (Aigialosauridae\*) e os dolichossauros (Dolichosauridae). Recentemente, as relações filogenéticas dos mosassauros voltaram à frente do cenário sistemático devido à controvérsia acerca da origem das serpentes (Caldwell & Lee, 1997; Lee, 1997, 1998; Zaher, 1998; Caldwell, 1999; Zaher & Rieppel, 1999a,b; Lee & Caldwell, 2000; Rieppel & Zaher, 2000a,b, 2001; Tchernov *et al.*, 2000).

Os Dorsetisauridae têm sido identificados como um táxon de Anguimorpha do Jurássico Superior da Europa e Estados Unidos (Rieppel, 1994; Estes, 1983a). O gênero *Dorsetisaurus* não apresenta septo intramandibular, assemelhando-se a diversos gêneros de anguióideos, porém características scincomórfas do crânio também são observadas (Rieppel, 1994). O seu posicionamento filogenético dentro de Autarchoglossa ainda é incerto.

Segundo Estes *et al.* (1988), os Dibamidae, Amphisbaenia e Serpentes são táxons de posição filogenética incerta dentro de Scleroglossa. As inter-relações destes três clados dentro dos Squamata ainda não foi esclarecida de forma satisfatória (Rieppel, 1994; Rieppel & Zaher, 2000a).

**TABELA 4** - Classificação dos Squamata, segundo Estes *et al.* (1988), modificado para incluir as mudanças taxonômicas propostas por Frost & Etheridge (1989), Norell & Gao (1997), Gao & Norell (1998) e os grupos fósseis (†) discutidos por Estes (1983a). Os asteriscos (\*) apontam os metafáxons (segundo Gauthier *et al.*, 1988).

---

SQUAMATA

**Iguania**

Chamaeleonidae  
 Corytophanidae  
 Crotophytidae  
 Hoplocercidae  
 Iguanidae  
 Opluridae  
 Phrynosomatidae  
 Polychridae  
 Tropiduridae  
 Euposauridae\* †  
 Arretosauridae\* †

**Scleroglossa**

Dibamidae *sedis mutabilis*  
 Amphisbaenia *sedis mutabilis*  
 Serpentes *sedis mutabilis*

**Gekkota**

Gekkonidae\*  
 Pygopodidae  
 Ardeosauridae\* †  
 Bavarisauridae\* †

**Autarchoglossa**

**Scincomorpha**

**Lacertoidea**

Xantusiidae

**Lacertiformes**

Lacertidae

**Teiioidea**

Teiidae

Gymnophthalmidae

**Scincoidea**

Scincidae

Cordylidae

Paramacellodidae †

**Anguimorpha**

Dorsetisauridae † *sedis mutabilis*

**Carusioidea**

Carusiidae †

Xenosauridae

**Clado não nomeado**

**Anguioidea**

Anguidae

**Platynota**

Necrosauridae\* † *sedis mutabilis*

**Mosasauroidea** † *sedis mutabilis*

Dolichosauridae †

Aigialosauridae\* †

Mosasauridae †

Varanidae

**Monstersauria**

Helodermatidae

---

## 5.2. PALEOBIOGEOGRAFIA DOS SQUAMATA, COM ÊNFASE NA IRRADIAÇÃO SUL-AMERICANA

Os Iguania têm provavelmente uma origem gondwânica (Rage, 1978). Segundo Estes (1983b), um grupo de “lagartos” iguanóideos semelhantes aos morunassaurídeos teria ocupado a porção sul do Gondwana, correspondente à área ocupada pela América do Sul e África. Este grupo resultou da vicariância seguinte à separação da Pangea em Laurásia e Gondwana, que levou o grupo laurásiano a desenvolver-se em formas mais derivadas (Scincomorpha). Com a separação da América do Sul e da África, no Jurássico Superior, o grupo gondwânico sofreu nova vicariância, dando origem às formas africanas e sul-americanas (Estes, 1983b).

Os Iguania alcançaram a América do Norte provavelmente no Paleoceno Médio ou Eoceno Inferior. *Parasauromalus* (Estes, 1970), do Eoceno de Wyoming, representa o registro mais antigo de Iguania na América do Norte. Entretanto, se *Swainiguanoides* for confirmado como um membro deste grupo, o registro mínimo da presença do grupo no continente norte americano passa a ser no Paleoceno Médio (Estes & Price, 1973; Estes & Báez, 1985). Esta parece ser, por enquanto, a única evidência possível de intercâmbio faunístico de “iguanídeos” entre a América do Sul e a América do Norte (Estes & Báez, 1985). Na América do Sul, *Pristiguana* está presente no Cretáceo Superior e diversos representantes deste grupo estão presentes no Paleoceno de Itaboraí. Provavelmente, *Pristiguana* foi um representante do grupo dos morunasaurídeos (Estes, 1983b).

Iguanídeos norte-americanos parecem representar o resultado de uma dispersão limitada, a partir da América do Sul (Savage, 1966), que provavelmente iniciou-se no Cretáceo Superior e estendeu-se até o início do Cenozóico. Estes movimentos de fauna são

O gênero *Aciprion* (Oligoceno de Nebraska) apresenta afinidades com os gêneros centro e sul-americanos – *Enyalioides* e *Morunasaurus*. No Mioceno da América do Norte, ocorrem três gêneros atuais: *Phrynosoma*, *Leiocephalus* e *Anolis*. Contudo, a semelhança encontrada entre estes fósseis do Oligoceno e do Mioceno da América do Norte com a fauna atual da América Central e da América do Sul e com os Iguania não acrodontes do Paleoceno de Itaboraí sugere que a origem do grupo tenha se dado no continente sul-americano. Estes (1970) acredita que os Iguania invadiram a América do Norte no início do Terciário.

Os Gekkota (famílias Gekkonidae\* e Pygopodidae) têm um registro fóssil significativo com sua primeira ocorrência registrada no Jurássico da Bavária (=Alemanha) (Hoffstetter, 1964). No Novo Mundo, os Gekkonidae\* ocorrem no Mioceno da Flórida e no Paleoceno de Itaboraí. Kluge (1967) sugere que *Coleonyx* chegou à América do Norte pelo estreito de Behring, no início do Terciário e que os demais gêneros alcançaram o Novo Mundo por meio de “rafting”, idéia reforçada pela baixa diversidade alcançada pela família no Novo Mundo (Estes, 1983b).

Os geckonídeos mais abundantes no Novo Mundo são os Sphaerodactylinae. Os quais parecem representar o grupo irmão do gênero *Pristurus*, um Ptyodactylinae do norte da África e sudoeste da Ásia (Bauer, 1993; Kluge, 1987). A divisão entre estes dois grupos tem sido associada à fragmentação gondwânica no Cretáceo (Smith *et al.*, 1977) e à passagem de faunas por rafting (Kluge, 1967).

Entre os geckoníneos, vários gêneros ocorrem tanto na África quanto na América do Sul. Segundo Kluge (1987), a divisão do Pangea no Jurássico Médio representa o evento responsável pela cladogênese que deu origem às linhagens dos eublepharíneos laurasiáticos e dos geckoníneos/diplodactilíneos gondwânicos. Se, por um lado, a causa maior de cladogênese nos geckos pode ser associada aos movimentos das placas

continentais (Bauer, 1993; Kluge, 1987; Bauer, 1990a,b), por outro lado, persiste a hipótese de que os eventos de dispersão transatlântica estiveram provavelmente na origem da distribuição atual dos spherodactílineos. Embora Kluge (1987) não tenha estipulado uma data na qual estes eventos ocorreram, este autor (Kluge, 1967) já havia sugerido o Terciário Inferior como período provável no qual ocorreram os movimentos transcontinentais dos spherodactílineos (Bauer, 1993).

Os geckoníneos sul-americanos certamente não compartilham uma origem em comum (Bauer, 1993). Bauer (1993) considera os geckoníneos sul-americanos, excluindo *Hemidactylus* e *Lygodactylus*, como descendentes de um ancestral presente no período em que se deu a fragmentação da parte oeste do Gondwana. O único registro fóssil de Gekkota na América do Sul provém dos depósitos de Itaboraí. Entretanto, estes não apresentam dados suficientes para definir seu status filogenético.

Os Scincomorpha diversificaram-se na Laurásia, como apontado pela presença de fósseis de Cordyloidea e prováveis Scincoidea no Jurássico Superior da Europa. Representantes dos Lacertidae aparecem no registro fóssil europeu somente no Paleoceno (Estes, 1983b). A dicotomia entre teídeos e lacertídeos provavelmente surgiu dos grandes processos vicariantes que ocorreram na região laurasiática durante o Jurássico Superior (Bauer, 1993). Desta vicariância surgiram os lacertídeos que se diversificaram no continente eurasiático, enquanto que os teídeos evoluíram *in situ* na América do Norte, onde seu registro fóssil é extenso no Cretáceo Superior (inclui diversos teíneos, tupinambíneos e polyglyphanodontíneos). Esta hipótese sugere que os teídeos alcançaram a América do Sul vindo da América do Norte, provavelmente na base do Cretáceo Superior (Estes, 1983b). Esta rota de dispersão é corroborada pelo aparecimento repentino dos dinossauros Hadrosauridae nos sedimentos cretácicos sul-americanos no mesmo período que os teídeos (Estes & Báez, 1985).



A presença de teídeos derivados no Paleoceno de Itaboraí sugere que a família Teiidae já encontrava-se diversificada no continente sul americano no início do Cenozóico, apontando assim para uma invasão deste continente por representantes da família já no Cretáceo Superior, em uma data bem anterior ao soerguimento do istmo do Panamá na metade do Cenozóico (Gao & Fox, 1996; Novacek, 1999). Entretanto, ainda não há, até o momento, registro fóssil categórico da família no Cretáceo sul americano. *Tijubina pontei*, um “lagarto” do Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe (Aptiano/Albiano), foi descrito por Bonfim Jr. & Marques (1997) como sendo um provável Teiidae, baseando-se exclusivamente no padrão de escutelação ventral preservado como impressões no calcário. Este representaria o primeiro registro de um teídeo no Cretáceo da América do Sul. Entretanto, a identificação feita por estes autores é questionável e não será seguida aqui. De fato, padrões de escutelação ventral variam enormemente dentro das famílias de “lagartos” atuais. Ademais, a preservação de impressões de escamas em *T. pontei* representa um evento isolado e raro do processo de fossilização, o que inviabiliza qualquer comparação possível com a grande maioria dos táxons fósseis para os quais não se conhece o padrão de escutelação.

Atualmente, apenas um gênero recente de teídeo ocorre na América do Norte – *Cnemidophorus* – com vários fósseis conhecidos do Mioceno e Plioceno norte-americano. Porém, o período de tempo que vai do Paleoceno até o início do Mioceno não apresenta registro desta família, enquanto que no Cretáceo Superior ocorrem formas similares às existentes na América do Sul, sugerindo que *Cnemidophorus* seja um invasor recente da Biota norte americana (Vanzolini & Heyer, 1985). No Cretáceo Superior, encontramos formas como os gênero *Chamops* e *Peneteius* que estão aparentados a duas linhagens distintas de teídeos atuais: *Callopistes*, *Tupinambis*, *Dracaena* e *Crocodylurus*, por um lado, e *Teius*, *Ameiva*, *Cnemidophorus* e *Kentropyx* e *Dicrodon* por outro (Presch, 1974).

Estas formas documentam a presença de teídeos primitivos no Cretáceo da América do Norte.

Os Scincoidea (Scincidae) possuem atualmente uma grande diversidade e distribuição, o que dificulta sua história biogeográfica (Estes, 1983b). Em virtude de sua baixa diversidade nas regiões Neo-Tropicais, este grupo provavelmente não apareceu na África antes do Cretáceo Superior (Estes, 1983b). No Cretáceo Superior, grande parte da região noroeste da África estava parcialmente coberta por mares epicontinentais, formando várias ilhas continentais e criando uma barreira que possivelmente impediu os scincídeos (e talvez os geckonídeos e cordilídeos) de alcançarem a América do Sul (Estes, 1983b).

As famílias Anguidae e Xenosauridae são encontradas em sedimentos cretácicos da América do Norte. *Xenosaurus* e anguídeos Gerrhonotinae recentes parecem ter derivado de formas ancestrais da América Central ou da América do Norte. O gênero *Ophisaurus* de anguídeos ápodes teve sua origem provável em um ancestral Eurasiático que invadiu a América do Norte no começo do Cenozóico. Seu registro fóssil na Europa provém do Oligoceno. Holman (1970) encontrou um fóssil deste gênero no Mioceno do Canadá. Talvez este possa ter derivado de um ancestral morfologicamente semelhante a *Pancelosaurus* do Cretáceo-Oligoceno norte-americano.

Na família Helodermatidae, o gênero *Heloderma* possui representação no Oligoceno do Colorado. Uma outra forma semelhante a este gênero foi descoberta no Oligoceno da França (*Eurheloderma gallicum*). Para Estes (1970), a presença do anguimorpha *Paraderma* no Cretáceo de Wyoming sugere uma origem norte-americana para o grupo.

Famílias do Cretáceo Superior norte-americano como Anguidae, Xenosauridae e Helodermatidae não apresentam evidências de intercâmbio entre as Américas. Os Scincidae e Varanidae também do Cretáceo Superior norte-americano são ou foram

Famílias do Cretáceo Superior norte-americano como Anguidae, Xenosauridae e Helodermatidae não apresentam evidências de intercâmbio entre as Américas. Os Scincidae e Varanidae também do Cretáceo Superior norte-americano são ou foram cosmopolitas, mas tiveram pouca ou nenhuma distribuição na América do Sul (Rage, 1978).

Por outro lado, vários grupos dispersaram-se nos dois sentidos, entre a América do Norte e a América do Sul, através de uma ponte terrestre centro-americana. Houveram provavelmente vários eventos de intercâmbio faunístico entre os dois continentes sul e norte americanos (Novacek, 1999). De fato, é pouco provável que a transição de faunas entre as Américas tenha sido feita via rafting (jangadas e balsas de vegetação) aproveitando as correntes, visto que seria difícil um hadrosaurídeo se utilizar desse meio de dispersão por distâncias relativamente grandes. Considerando este fato, é possível acreditar em uma ligação entre as duas Américas no Cretáceo Superior. Esta idéia é reforçada pela presença de sedimentos de origem continental no Cretáceo Superior da América Central (Grupo Vale dos Anjos) que apresenta níveis fluviais e lacustres, além de um fêmur de dinossauro (Horne *et al.*, 1974). Provavelmente a região do istmo tenha emergido em intervalos de tempos durante o Cretáceo Superior (Hoffstetter, 1975).

### 5.3. EVENTOS DE DISPERSÃO DOS SQUAMATA NO NOVO MUNDO NA TRANSIÇÃO CRETÁCEO-TERCIÁRIO

Grande parte dos grupos modernos supragenéricos de “lagartos” tiveram sua diversificação no Cretáceo e no começo do Terciário (Estes, 1983b; Sullivan, 1987; Benton, 1993; Cifelli & Nydam, 1995; Gao & Fox, 1996). Está claro, portanto, que diversas famílias de “lagartos” sobreviveram ao evento de extinção ocorrido na transição

Anguidae, Xenosauridae, Necrosauridae\*, Helodermatidae e Varanidae) (Novacek, 1999). Aparentemente, a extinção atuou em categorias taxonômicas inferiores (infra-familiares), já que a maioria das famílias cretácicas se mantiveram, enquanto que a composição taxonômica destas sofreu mudanças drásticas durante o Cenozóico. Como exemplo, podemos citar os teídeos, uma família com um rico registro fóssil no Cretáceo Superior da América do Norte e Ásia que persiste atualmente com uma diversidade razoável na América do Sul (Estes & Báez, 1985). De fato, nenhum dos quatro gêneros de teídeos da formação Hell Creek (EUA) são encontrados acima do limite K-T (Archibald, 1996). Apesar disto, antes do final do Cretáceo, os teídeos invadiram a América do Sul, diversificando-se durante o Terciário (Gao & Fox, 1996). Já o escasso registro fóssil dos “iguanídeos” não fornece evidências de intercâmbio do norte para o sul, aparecendo na América do Norte apenas a partir do Eoceno, embora Sullivan (1982) proponha a presença no Paleoceno “médio” de *Swainiguanoides*, um “lagarto” do Wyoming (EUA) cuja relação dentro de Iguania ainda é questionada.

No clado das Serpentes, evidências de intercâmbio no Cretáceo são ainda mais escassas. O anilídeo *Coniophis* apresenta um padrão semelhante de dispersão, embora a direção de seu movimento ainda seja duvidosa (Estes & Báez, 1985). *Coniophis* é encontrado no Cretáceo Superior da América do Norte e do Sul e no Paleoceno de Itaboraí (De Muizon *et al.*, 1983; Rage, 1998). Segundo Rage (1981), os padrões biogeográficos apresentados por este gênero sugerem uma origem Gondwânica. Contudo, o registro fóssil escasso e fragmentário do grupo não descarta uma origem e invasão a partir da América do Norte (Estes & Báez, 1985).

Assim como os Anillidae, os Boiidae tiveram sua origem no Cretáceo Superior, atravessaram o limite K-T, e diversificaram-se no Paleogeno (Sullivan, 1987). No Paleoceno, nenhuma evidência de intercâmbio faunístico de Squamata é registrada, com

Assim como os Anillidae, os Boidae tiveram sua origem no Cretáceo Superior, atravessaram o limite K-T, e diversificaram-se no Paleogeno (Sullivan, 1987). No Paleoceno, nenhuma evidência de intercâmbio faunístico de Squamata é registrada, com exceção da duvidosa dispersão dos “iguanídeos” do sul para o norte (Sullivan, 1982; Estes & Báez, 1985).

## 6. DISCUSSÕES E CONCLUSÕES

### 6.1. AFINIDADES PROVÁVEIS E IMPLICAÇÕES PALEOBIOGEOGRÁFICAS DA FAUNA DE “LAGARTOS” DO PALEOCENO DE ITABORAÍ

Este trabalho baseia-se no estudo de 84 exemplares de “lagartos” para os quais foram reconhecidos os seguintes táxons:

	Posição Taxonômica	Número de materiais examinados
Táxon 1 (gen. e esp. nov.)	<i>Iguania incertae sedis</i>	02
Táxon 2 (gen. e esp. indet.)	Gekkonidae*	02
Táxon 3 (gen. e esp. nov.)	<i>Scincomorpha incertae sedis</i>	14
Táxon 4 (gen. e esp. nov.)	<i>Scincomorpha incertae sedis</i>	28
Táxon 5 (gen. e esp. nov.)	Teiidae	2
Táxon 6 (gen. e esp. nov.)	<i>Anguimorpha incertae sedis</i>	35
Táxon 7 (gen. e esp. nov.)	<i>Anguimorpha incertae sedis</i>	1

Todos os sete táxons estudados pertencem a grupos que mantêm representantes na fauna atual. Entretanto, nenhum deles pôde ser alocado de forma inequívoca em uma espécie ou até mesmo em um gênero recente. Estes resultados sustentam a idéia de que a fauna de “lagartos” paleocênicos da América do Sul era fundamentalmente distinta da fauna presente atualmente neste continente.

**TABELA 5** - Tabela indicando os táxons encontrados na Bacia de São José de Itaboraí e sua posição dentro dos clados de Squamata

**SQUAMATA**

**Iguania** *incertae sedis*

Gen. e esp. nov.

**Scleroglossa**

**Gekkota**

Gekkonidae\*

Gen. e esp. nov.

**Autarchoglossa**

**Scincomorpha** *incertae sedis*

Gen. e esp. nov.

**Teiioidea**

Teiidae

Gen. e esp. nov.

**Anguimorpha** *incertae sedis*

Gen. e esp. nov.

Gen. e esp. nov.

O táxon 1 corresponde ao material mais completo à disposição, sendo constituído por um dentário esquerdo quase completo e um elemento pós-dentário composto pelos ossos préarticular, surangular e articular. Não foi possível alocar este táxon em uma família específica. Entretanto, as características apresentadas pelo material apontam sem ambiguidade para uma condição de Iguania. O seu status de gênero e espécie novos também fica claro quando comparado com o material de Iguania já conhecido.

O táxon 1 foi alocado no clado Iguania por apresentar dentes claramente tricuspidados com padrão de reposição dentária de “iguanídeo” (McDowell & Bogert, 1954) e ausência de septo intramandibular. Dentro de Iguania, o táxon 1 distingue-se dos Chamaeleonidae por não apresentar dentição acrodonte e difere dos Hoplocercidae e Crotaphytidae por apresentar um processo labial do coronóide pouco desenvolvido e um processo lateral do dentário bem desenvolvido, respectivamente. Difere dos Iguanidae pela conformação das cúspides dentárias e pela ausência de um processo labial do coronóide.

Distingue-se dos Polychridae, Tropicuridae, Opluridae e parte dos Iguanidae e Corytophanidae por apresentar um canal de Meckel aberto. Por outro lado, o táxon 1 assemelha-se com os Corytophanidae com os quais compartilha um processo angular do articular bem desenvolvido e direcionado transversalmente em relação ao osso (somente alguns representantes da família) bem como dentes posteriores tricuspídeos, com as cúspides acessórias menos desenvolvidas e formando uma borda dorsal horizontal. Esta última característica também está presente nos Hoplocercidae e na maioria dos Polychridae, Tropicuridae e Opluridae.

Como pode ser visto através da discussão acima, não foi possível definir com clareza as afinidades do táxon 1, além da sua alocação dentro de Iguania. É possível que este táxon seja relacionado aos Corytophanidae ou Opluridae malgaches, o que terá implicações paleobiogeográficas importantes, além do fato de representar o registro mais antigo para quaisquer das duas famílias. Entretanto, para confirmar tal hipótese será preciso refinar as comparações com mais material dos dois grupos citados.

Outrossim, a presença deste táxon no Paleoceno de Itaboraí representa o segundo registro mais antigo do grupo na América do Sul e reforça a hipótese de Estes (1983b) de que a origem dos Iguania se deu na América do Sul com posterior dispersão para a América do Norte, uma hipótese recentemente questionada por Gao & Fox (1996) com base em um material fragmentário e de posição duvidosa.

O táxon 2, representado por fragmentos de dentário e de maxila, pertence a uma espécie de geconídeo que não pôde ser determinada por causa do estado precário do material e da ausência de características distintivas que pudessem esclarecer sua identidade em níveis infrafamiliares. Quando comparado ao gênero *Phyllopezus*, este material mostra-se muito semelhante principalmente quanto à forma dos dentes. Entretanto, o gênero *Briba* também possui um padrão de dentes bastante semelhante, de formato cônico e sulcos no

ápice da coroa. Por outro lado, o táxon 2 apresenta duas características derivadas que, em conjunto, apontam para uma condição de Gekkonidae\* (Rieppel, 1994); estas são: a presença de dentes diminutos, simples e em número elevado, isto é, com uma superfície lisa, unicuspidados e pouco projetados acima da borda dorsal do osso dentígero; o canal de Meckel encontra-se totalmente fechado, dando ao dentário um aspecto tubular. O último caráter tem uma distribuição complexa dentro de Squamata, estando presente também em representantes das famílias Dibamidae, Xantusiidae, Gymnophthalmidae, Scincidae, Corytophanidae, Iguanidae, Polychridae, Tropiduridae e nas anfisbênias. A ausência de partes importantes no dentário e na maxila, que poderiam revelar caracteres diagnósticos genéricos ou até mesmo específicos no fóssil, não permitiu posicioná-lo além do nível de família.

A presença no material referente ao táxon 3 de um processo coronóide do dentário cobrindo a face lateral do processo dentário do coronóide sugere uma relação com Scincoidea, caráter este proposto por Estes *et al.* (1988). O táxon 3 ainda apresenta um número pequeno de dentes mandibulares, um canal de Meckel parcialmente fechado, um esplênico curto que não se estende além da metade da fileira de dentes, um processo postero-ventral do dentário proeminente se estendendo posteriormente bem além do processo coronóide e uma faceta localizada na face lingual do processo coronóide do dentário, logo atrás da fileira de dentes. O esplênico curto ocorre independentemente em várias famílias de “lagartos”, incluindo alguns scincomorfos, o que leva a uma interpretação filogenética questionável para este caráter. Semelhantemente, um processo postero-ventral do dentário proeminente está presente em vários Squamata como os Gekkonidae\*, Pygopodidae, Paramacellodidae e Amphisbaenia enquanto que dentro dos Scincomorpha ocorre nos Xantusiidae e Cordylidae mas está ausente nos Scincidae que apresentam processos coronóide e postero-ventral do dentário com tamanhos semelhantes



(Gao & Fox, 1996). Uma semelhança marcante entre o táxon 3 e os Xantusiidae está na presença de uma faceta localizada na face lingual do processo coronóide do dentário, caráter considerado por Gao & Fox (1996) como sendo uma sinapomorfia não ambígua da família Xantusiidae. De fato, Gao & Fox (1996) incluíram *Paracontogenys* e *Contogenys*, dois fósseis do Cretáceo e Paleoceno da América do Norte previamente associados aos Scincidae (Estes, 1969, 1983a), dentro da família Xantusiidae, apoiando sua proposta na presença deste caráter derivado nos fósseis. Entretanto, a presença em *Contogenys* de um canal de Meckel aberto e de um esplenial parcialmente fusionado descarta a possibilidade de sua inclusão no “crown-clade” Xantusiidae. De forma similar, o táxon 3 apresenta facetas articulares definindo claramente a localização de um esplenial, o que descarta a sua inclusão no “crown-clade” Xantusiidae. Quanto a *Paracontogenys*, este é representado por alguns fragmentos de dentário, maxila e frontal pouco diagnósticos que, *a priori*, inviabilizam qualquer alocação inequívoca (mas, ver discussão do táxon 4 abaixo).

Contrariamente ao exposto por Gao & Fox (1996), a faceta articular localizada imediatamente atrás da fileira de dentes na face lingual do processo coronóide do dentário não representa um caráter derivado exclusivo dos Xantusiidae, mas pode representar uma sinapomorfia em um nível mais inclusivo dentro dos Scincomorpha já que está ausente nos Teioidea e presente mas sempre à frente da borda postero-medial da fileira de dentes nos Scincoidea. Ademais, Hecht (1956), ao descreve *Palaeoxantusia fera*, do Eoceno Médio de Wyoming como sendo um xantusídeo típico, ressaltou que os xantusídeos têm como característica única a presença de um “esplênio-dentário”, decorrente da fusão do esplenial com o dentário, e chamou a atenção para a presença de dois forâmes milohyoidiano e alveolar antero-inferior na parede interna do esplênio-dentário que marcam a posição onde estaria a sutura entre esplenial e dentário se estes não estivessem fusionados. De fato, tanto *Paleoxantusia* quanto o “crown-group” Xantusiidae, formado pelos gêneros *Xantusia*,

*Lepidophyma* e *Cricosaura*, compartilham o caráter derivado único de um esplenio-dentário perfurado por dois forâmes na sua face postero-lingual. Esta condição está ausente tanto em *Contogenys* quanto no exemplar UALVP 29840 descrito por Gao & Fox (1996) como um possível Xantusiidae e no táxon 3 do presente trabalho. Estes possivelmente representam o “stem-group” parafilético e basal ao “crown-group” Xantusiidae por compartilharem com estes últimos o caráter derivado exclusivo de uma faceta articular localizada imediatamente atrás da fileira de dentes na face lingual do processo coronóide do dentário. O “crown-group” Xantusiidae (incluindo *Paleoxantusia*) estaria caracterizado pelo caráter derivado único de um esplenio-dentário perfurado por dois forâmes na sua face postero-lingual.

O padrão dentário do táxon 3 é bastante peculiar, sugerindo que o mesmo possuísse uma alimentação do tipo durófaga e sua sínfise mandibular bem desenvolvida sustenta um hábito fossorial ou sub-fossorial. As maxilas referidas a este táxon foram associadas aos dentários com base no número de dentes e na semelhança morfológica dos mesmos.

O táxon 4 assemelha-se ao táxon 3 por apresentar um canal de Meckel parcialmente fechado, uma faceta articular localizada imediatamente atrás da fileira de dentes na face lingual do processo coronóide do dentário e um processo coronóide do dentário bem desenvolvido. Por este motivo, o táxon 4 é aqui incluído no clado formado pelo táxon 3, por *Contogenys* e pelo “crown-group” Xantusiidae como mais um “stem-group” do último. Este clado mais inclusivo encontra-se ainda pouco sustentado por sinapomorfias (somente uma descrita acima), mas uma análise mais detalhada de um número significativo de representantes dos Xantusiidae, Scincidae e Lacertoidea poderá corroborar de forma mais consistente o presente clado.

Em sua morfologia dentária, o táxon 4 é muito semelhante a *Paracontogenys estesi* (Fig. 35). Estes dois táxons apresentam dentes longos, comprimidos antero-posteriormente, A coroa apresenta leve compressão lateral com estriações bem definidas na face lingual, e lisa na face labial. Em vista oclusal, a coroa apresenta-se no seu ápice dois sulcos direcionados antero-posteriormente que se unem medialmente formando um “V”. *Paracontogenys* foi originalmente proposto por Schatzinger (1975) com base em alguns fragmentos de dentário, maxila e frontal do Eoceno Superior da Formação Mission Valley, San Diego, Califórnia. Entretanto, Schatzinger nunca publicou sua tese, sendo portanto *P. estesi* um nome inválido. Mais tarde, Estes (1983a) descreve e figura o holótipo, além de apresentar uma diagnose para o mesmo, validando o nome, cuja a citação correta, segundo as normas do International Code of Zoological Nomenclature (1985) passa a ser “*Paracontogenys estesi* Schatzinger ex Estes, 1983a” (ver Gao & Fox, 1996).

Schatzinger (1975) posicionou *Paracontogenys* dentro da família Scincidae e sua proposta foi seguida por Estes (1983a). Este último autor definiu as estriações nas coroas dos dentes como taxonomicamente significantes, considerando que estas representariam estruturas tipicamente encontradas nos scincídeos, e não nos xantusídeos. Porém, Schatzinger (1980) e Gao & Fox (1996) demonstram que estes caracteres dentários estão presentes em várias famílias dentro de Scincomorpha e em alguns xantusídeos. A semelhança deste material com o táxon 4 descrito aqui reforça a opinião emitida por Gao & Fox (1996) de uma afinidade de *Paracontogenys* com os xantusídeos (*sensu lato*).

A família Teiidae possui registro fóssil bem documentado tanto para a América do Norte quanto para a América do Sul. Estes *et al.* (1988) lista 14 sinapomorfias para a família Teiidae. As que são descritas a seguir são de grande valia no estudo de fósseis de teídeos: dente de reposição desenvolvido em uma cavidade subcircular profunda na base dos dentes (Romer, 1956); grande quantidade de *cementum* depositada na base dos dentes

(Presch, 1974); esplenial hipertrofiado estendendo-se anteriormente à sínfise com um único e pequeno forame sinfisial (MacLean, 1974); vômeres alongados alcançando os pterigóides (Romer, 1956).

Dos caracteres citados acima, os três primeiros podem ser observados no táxon 5, o que permite o posicionamento deste táxon dentro da família Teiidae. Quando comparado aos gêneros atuais de teídeos, o táxon 5 mostra-se bastante semelhante ao gênero *Crocodylurus*, diferindo deste por apresentar um espaçamento menor entre os dentes. Entretanto, em *Crocodylurus* a cúspide acessória surge inicialmente na face anterior do dente enquanto que no fóssil esta surge primeiro na face posterior. Em vista lateral, o dentário de *Crocodylurus* apresenta uma curvatura mais acentuada do que a encontrada no fóssil, cujo dentário é mais retilíneo. As cúspides centrais nos dentes do táxon 5 são mais desenvolvidas do que as encontradas nos teídeos atuais.

O táxon 6 foi alocado no clado Anguimorpha por apresentar dois caracteres considerados sinapomorphias para este grupo: presença de um septo intramandibular bem desenvolvido (caráter 2 de Estes *et al.*, 1988) e um canal de Meckel aberto ventralmente anteriormente ao forame alveolar anterior inferior (caráter 3 de Estes *et al.*, 1988). Dentro dos Anguimorpha, este táxon difere de Carusioidea por apresentar uma borda subdental que delimita o sulco dental, o qual não está presente em *Carusia* (Gao & Norell, 1998). A ausência de estriações na base dos dentes (plicidentina) bem como a presença de uma borda subdental descartou a sua relação com Anguioidea. Juntamente à ausência de plicidentina, outros caracteres observados no táxon 6 como a reposição dentária do tipo “iguanídeo” com presença de forame de reabsorção, número de dentes maxilares superior a 13 e a ausência de dentes marginais amplamente espaçados entre si e com base expandida descartam sua relação com Platynota. Conseqüentemente, fica descartada uma possível afinidade com o grupo parafilético Necrosauridae\*. Em contrapartida, a prémaxila

relacionada a este táxon apresenta um processo nasal bem desenvolvido, sugerindo uma fenestra nasal ampla, o que pode ser confirmado pelo processo prémaxilar da maxila longo e delgado. Assim, a presença deste estado de caráter da prémaxila permite associar o táxon aos Platynota, ao mesmo tempo que os diferenciam também dos anguíóideos e carusióideos. Com base nestas observações, é possível acreditar que o táxon em questão represente uma nova família, um “stem-group” de Anguioidea ou Platynota. Contudo, a confirmação desta hipótese necessita de estudo mais refinado.

O táxon 7, representado por um único fragmento de maxila, foi relacionado aos Anguimorpha pela presença de dentes pontiagudos, curvados posteriormente e com formação de borda cortante na face posterior dos mesmos. A presença de paredes interdentais na face interna da borda labial é observada também no táxon 6 e em Necrosauridae\* (*Colpodontosaurus*). A ausência de plicidentina na base dos dentes, bem como o tipo de reposição dentária “iguanídeo” com presença de forame de reabsorção e ausência de dentes marginais amplamente espaçados entre si descartam afinidades aos clados Anguioidea e Platynota. Consequentemente, fica descartada uma possível afinidade com o grupo parafilético Necrosauridae\*. O processo prémaxilar da maxila é bem desenvolvido, como observado no táxon anterior, porém sua porção anterior não se preservou. É possível que o táxon 7 esteja relacionado à nova família proposta anteriormente para o táxon 6, entretanto, devido ao estado fragmentário do material, não foi possível levantar outros caracteres que sustentem seu posicionamento filogenético.

## 6.2. CONCLUSÕES

A partir da interpretação dos dados acima, correlacionados aos padrões paleobiogeográficos dos grupos discutidos, podemos concluir:

1. O clado Iguania encontrado em Itaboraí representa, na nossa opinião, o segundo registro mais antigo deste grupo na América do Sul, reforçando a hipótese de uma origem no sul, e posterior dispersão para o norte. De Muizon *et al.* (1983) reportam a presença de "Iguanidae" (*senso* Estes *et al.* 1988) no cretáceo Superior de Tiupampa (Bolívia). Entretanto, como nenhuma diagnose que sustente esta ocorrência foi apresentada por estes autores, esta ocorrência não foi por nós considerada consistente. O registro mais antigo de Iguania foi proposto recentemente por Gao & Fox (1996). Estes autores descrevem *Cnephasaurus locustivorus*, um novo gênero do Campaniano da formação Milk River (Alberta, Canadá). A partir disso, os autores em questão sugerem a hipótese de que os iguanídeos tiveram sua origem na América do Norte, contrariando a hipótese de uma origem sul-americana (ver Estes & Price, 1973; Estes, 1983b; Estes & Báez, 1985). Rejeitamos, entretanto, a hipótese proposta por Gao & Fox (1996) considerando que uma dentição altamente heterodonte, único caráter diagnóstico utilizado para posicionar este gênero no clado Iguania, é inconsistente e ambíguo. Adicionalmente, o material figurado no trabalho em questão demonstra ser muito fragmentário e pouco diagnóstico.
2. A presença de Gekkonidae\* na Bacia de São José de Itaboraí representa o primeiro e o mais antigo registro destas formas na América do Sul. Estes provavelmente vieram da

África e entraram na América do Sul durante o pós-drift no Cretáceo. A julgar por sua baixa diversidade no Novo Mundo, é mais provável aceitar que estes tenham chegado na América do Sul através de balsas de vegetação, aproveitando as correntes marinhas do Oceano Atlântico (Estes, 1983b). A possibilidade da entrada pelo norte está descartada, pois não existe registro deste grupo, até o momento, nos depósitos Cretácicos da América do Norte.

3. A presença de representantes da família Scincidae no Paleoceno de Itaboraí não pôde ser confirmada, como haviam suposto Estes (1970; 1983a,b), Estes & Price (1973) e Carvalho e Zaher (1998). Contudo, a análise dos materiais revela a presença de um grupo basal parafilético dentro de Scincomorpha, que é possivelmente grupo irmão de Xantusiidae, tendo dispersado para a América Central e América do Norte durante o Cenozóico.
4. A presença de representantes derivados da família Teiidae no Paleoceno de Itaboraí reforça a hipótese da entrada destes na América do Sul vindos do norte no Cretáceo Superior. Entretanto, até o momento, nenhum registro preciso desta família fora documentado para este período na América do Sul. No entanto, este evento migratório dos teídeos para o sul permitiu que esta família mantivesse representantes na fauna atual, uma vez que todos os representantes norte-americanos extingiram-se na passagem Cretáceo-Terciário. Esta extinção é corroborada pela ausência de formas relacionadas à família Teiidae desde o Paleoceno até o início do Mioceno quando, a partir deste período, registros fósseis do gênero *Cnemidophorus* são encontrados na América do Norte, o que para Vanzolini & Heyer (1985) sugere que este gênero seja um invasor recente deste continente.

5. A presença de *Anguimorpha* na Bacia de Itaboraí representa o primeiro registro deste clado na América do Sul. Apesar do grande número de exemplares relacionados a este táxon, estes não apresentaram caracteres diagnósticos suficientes para alocá-los ao nível família. Além disso, alguns dos caracteres observados são inconsistentes ou ambíguos. Possivelmente, estes táxons façam parte de uma nova família dentro dos Anguioidea ou Platynota, porém, somente um estudo refinado com novas comparações poderão auxiliar no posicionamento mais preciso dos mesmos.



## 7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALBINO, A.M. 1996. The South American fossil Squamata (Reptilia: Lepidosauria). *Münchner Geowiss. Abh.*, **30(A)**: 185-202.
- AMBROSETTI, J.B. 1890. Observaciones sobre los reptilos fósiles oligocenos de los terrenos terciarios antiguos del Paraná. *Boletín de la Academia de Ciencias de Córdoba*, **X**: 409-426 (1887-90).
- AMEGHINO, F. 1898. Sinopsis geológico-paleontológica. *En Segundo censo de la República Argentina*. I Territorio. 3ª Parte, 240 pp.
- AMEGHINO, F. 1899. Sinopsis geológico-paleontológica. Suplemento. La Plata, un folio de 13 pp.
- ARCHIBALD, J.D. 1996. Dinosaur extinction and the end of an Era. *What the fossil say*. Columbia University Press, New York.
- BÁEZ, A.M. & GASPARINI, Z.B. 1977. Orígenes y evolución de los anfibios y reptiles del cenozoico de América del Sur. *Acta Geologica Lilloana*, **14**: 149-232.
- BÁEZ, A.M. & GASPARINI, Z.B. 1979. The South American herpetofauna: An evaluation of the fossil record. Pp. 29-54. In: DUELLMAN, W.E. (ed.). *The South American herpetofauna: Its Origin, Evolution, and Dispersal*. University of the Kansas Museum of Natural History. Monogr. 7.
- BAUER, A.M. 1990a. Phylogenetic systematics and biogeography of the Carphodactylini (Reptilia: Gekkonidae). *Bonn. Zool. Monogr.*, **30**: 1-220.
- BAUER, A.M. 1990b. Phylogeny and biogeography of gekkos of southern Africa and the islands of the western Indian Ocean: a preliminary analysis. Pp. 275-284. In: PETERS, G. AND HUTTERER, R. (eds.). *Vertebrates in the tropics*. Bonn: Museum Alexander Koenig.
- BAUER, A.M. 1993. Africa-South American relationships: a perspective from the Reptilia. Pp. 244-288. In: GOLDBLATT, P. (ed.). *Biological relationships between Africa and South America*. Yale University Press, New Haven and London.
- BELLAIRS, D'A.A. & UNDERWOOD, G. 1951. The origin of snakes. *Biological Review*, **26**: 193-237.
- BENTON, M.J. 1993. Reptilia. Pp. 681-715. In: BENTON, M.J. (ed.). *The fossil record 2*. Chapman & Hall, London.
- BERGQVIST, L.P. 1996. *Reassociação do pós-crânio às espécies de ungulados da Bacia de S. J. de Itaboraí (Paleoceno), estado do Rio de Janeiro, e Filogenia dos "Condylarthra" e Ungulados Sul-Americanos com base no pós-crânio*. Tese de Doutorado não publicada. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, 2 volumes.

BERGQVIST, L.P. & RIBEIRO, A.M. 1998. A paleomastofauna das bacias eoterciárias brasileiras e sua importância na datação das bacias de Itaboraí e Taubaté. *APA, volume especial*, 5: 19-34.

BEURLEN, K. 1956. Geologia da Bacia de Itaboraí, R.J. *Mineração e Metalurgia*, 24(143): 293.

BEURLEN, K. & SOMMER, F.W. 1954. Restos vegetais fósseis e tectônica da Bacia calcária de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro. *Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia*, 149: 27pp.

BOND, M., CARLINI, A.A., GOIN, F.J., LEGARRETA, L., ORTIZ-JAUREGUIZAR, E., PASCUAL, R. & ULIANA, M.A. 1995. Episodes in South American Land Mammal evolution and sedimentation: testing their apparent concurrence in a Paleocene succession from Central Patagônia. In: CONGRESSO ARGENTINO DE PALEONTOLOGIA Y BIOESTRATIGRAFIA, 6, Trelew, *Actas*, 1: 47-58.

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

BORSUK-BIALYNICKA, M. 1984. Anguimorphans and related lizards from the Late Cretaceous of the Gobi Desert, Mongolia. *Palaeontologia Polonica*, 46:105.

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

BRITO, I.A.M. 1989. Geologia e paleontologia da Bacia Calcária de São José de Itaboraí, estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Anuário do Instituto de Geociências/UFRJ*, 55-64.

BRITO, I.A.M.; FRANKE, H.E.C.M. & CAMPOS, D.A. 1972. Geologia e Petrografia da Bacia de São Jose de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro. *Anais da Academia Brasileira de Geociências*, 44(2): 225-234.

CALDWELL, M.W. 1999. Squamate phylogeny and the relationships of snakes and mosasauroids. *Zoological journal of the Linnean Society*, 125: 115-147.

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

CAMP, C. 1923. Classification of the lizards. *Bulletin of the American Museum of natural History*, 48: 289-481.

CAPILLA, R. 1994. Um ofidio da formação Tremembé, Bacia de Taubaté – SP. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 66(2): 253.

CARROLL, R. L. 1988. *Vertebrate Paleontology and Evolution*. W. H. Freeman, Nova York.

CARVALHO, A.B. & ZAHER, H., 1998. Os "lagartos" fósseis de Itaboraí: descrição do material osteológico craniano. In: SIMPÓSIO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 1, RS, **Boletim de Resumos**, 31.

CASAMIQUELA, R.M. 1975. La presencia de un sauria (Lacertilia) en el Liasico de la Patagonia Austral. In: CONGRESO ARGENTINO DE PALEONTOLOGIA Y BIOESTRATIGRAFIA, 1, **Actas II**: 57-70.

CHANI, J. 1977. Relaciones de un nuevo Teiidae (Lacertilia) fósil del Plioceno superior, *Calopistes bicuspidatus* n.sp. Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, Argentina, *Publicación Especial*, 133-153.

CIFELLI, R.L. & NYDAM, R.L. 1995. Primitive, helodermatid-like platynotan from the Early Cretaceous of Utah. *Herpetologica*, **51**(3): 286-291.

COCUDE-MICHEL, M. 1963. Les rhynchocéphales et les sauriens des calcaries lithographiques (Jurassique supérieur) d'Europe occidentale. *Nouv. Arch. Hist. Nat. Lyon*, **7**: 1-187.

COPE, E.D. 1864. On the characters of the higher groups of Reptilia Squamata, and especially of the Diploglossa. *Proceedings of the Academy of Natural Science of Philadelphia*, 224-231.

COPE, E.D. 1900. The crocodylians, lizards, and snakes of North America. *Ann. Report Smithsonian Inst. for 1898*, U. S. Nat. Museum, part II, 153-1270.

COUTO, C. de P. 1948. Sobre a idade do depósito calcário fossilífero de Itaboraí, estado do Rio de Janeiro. *Mineração e Metalurgia*, **12**(72): 293-295.

COUTO, C. de P. 1949. Novas observações sobre a Paleontologia e Geologia do depósito calcário de São José de Itaboraí, Divisão de Geologia e Mineralogia, DNPM, *Notas Preliminares e Estudos*, **49**: 1-13.

COUTO, C. de P. 1952a. Fossil mammals from the beginning of the Cenozoic in Brazil. Condylarthra, Litopterna, Xenungulata, and Astrapotheria. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **99**: 355-394.

COUTO, C. de P. 1952b. Fossil mammals from the beginning of the Cenozoic in Brazil. Marsupialia: Didelphidae. *American Museum Novitates*, **1567**: 1-26.

COUTO, C. de P. 1953. A Bacia calcária de Itaboraí e a Tectônica da Costa Sudeste do Brasil. Divisão de Geologia e Mineralogia, DNPM, *Notas Preliminares e Estudos*, **75**: 1-12.

COUTO, C. de P. 1958. Idade geológica das bacias Cenozóicas do Vale do Paraíba e de Itaboraí. *Boletim do Museu Nacional, n.s., Geologia*, **25**: 1-17.

COUTO, C. de P. 1979. Novas considerações sobre a estratigrafia da Formação Itaboraí. *Pesquisas, Porto Alegre*, **12**: 69-78.

CUNHA, F.L.S. 1985. Fósseis da bacia de Itaboraí, Brasil, e as derivas continentais. *Boletim do Instituto Brasileiro de Estudos Antárticos*, **6**: 8-11.

CUNHA, F.L.S., FERREIRA, C.S. & UESUGUI, N. 1980. Novos dados sobre a geocronologia da Bacia calcária de São José de Itaboraí, R.J.. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **52**(3): 646-647.

DE MUIZON, C.; GAYET, M.; LAVENU, A.; MARSHALL, L.; SIGE, B. & VILLARROEL, C. 1983. Late Cretaceous vertebrates, including mammals from Tiupampa, south central Bolivia. *Geobios*, **16**: 747-753.

DE QUEIROZ, K. 1987. Phylogenetic systematic of iguanine lizards: a comparative osteological study. *University of California Publications, Zool.*, **118**: 1-203.

DEVENDER, T. Van 1977. Observation on the iguanid lizard *Leiosaurus belli*, Dumèril and Dibrion (Reptilia, Lacertidae, Iguanidae). *Journal of Herpetology*, **2**: 238-241.

DONADÍO, O.E. 1983. Estado sistemático de los representantes fósiles del género *Tupinambis* en Argentina (Squamata, Sauia, Teiidae) y consideraciones paleoambientales. *Boletín de la Asociación Paleontológica Argentina*, **1**(3):8.

DONADÍO, O.E. 1984a. Los lacertilios fósiles de la Provincia de Córdoba (Sauria, Teiidae) y sus implicancias paleoambientales. In Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, 3, Corrientes, Argentina, *Actas*: 217-223..

DONADÍO, O.E. 1984b. Teidos del Mioceno Temprano (Squamata, Sauria) de la Provincia de Santa Cruz, Argentina. *Circular Informativa de la Asociación Paleontológica Argentina*, **13**:2.

DONADIO, O.E. 1985. Un nuevo lacertilio (Squamata, Sauria, Teiidae) de la Formación Lumbraera (Eoceno Temprano), Provincia de Salta, Argentina. *Ameghiniana*, **22**(3-4): 221-228.

DUMÉRIL, A.M.C. & BIBRON, G. 1837. Erpétologie générale ou Histoire naturelle complète des reptiles. *Librairie Encyclopédique de Roret*, Paris, **4**: 1-572.

EDMUND, A.G. 1960. Tooth replacement phenomena in the lower vertebrates. *Royal Ontario Museum, Life Science Division, Contribution*, **52**: 1-190.

EDMUND, A.G. 1969. Dentition. Pp. 117-200. In: GANS, C., BELLAIRS, A. d'A. and PARSONS, T.S. (eds.). *Biology of the Reptilia*, Volume 1. Academy Press, London, United Kingdom and New York, New York.

ETHERIDGE, R. 1964. The skeletal morphology and systematic relationships of sceloporine lizards. *Copeia*, **1964**: 610-631.

ETHERIDGE, R. 1966. The systematic relationships of West Indians and South American lizards referred to the iguanid genus *Leiocephalus*. *Copeia*, **1966**: 79-91.

ETHERIDGE, R. & DE QUEIROZ, K. 1988. A phylogeny of Iguanidae. Pp. 283-368. In: ESTES, R, PREGILL, G. (eds.). *Phylogenetic relationships of the lizard families: Essays commemorating Charles L. Camp*. Stanford University, Stanford, California.

ETHERIDGE, R. & WILLIAMS, E.E. 1985. Notes on *Pristidactylus* (Squamata: Iguanidae). *Museum of Comparative Zoology, Breviora*, **483**: 1-18.

ESTES, R.D. 1961. Miocene lizards from Colombia, South America. *Museum of Comparative Zoology, Breviora*, **143**: 1-11

ESTES, R.D. 1969. A scincoid lizard from the Cretaceous and Paleocene of Montana. *Museum of Comparative Zoology, Breviora*, **331**: 1-9.

ESTES, R.D. 1970. Origin of the recent North American lower vertebrate fauna: an inquiry into the fossil record. *Forma et Functio*, **4**: 139-163.

ESTES, R.D. 1983a. Sauria terrestria, Amphisbaenia. *Handbuch der Paläoherpetologie*, Part 10 A. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart - New York, NY, USA. xxii + 249 pp.

ESTES, R.D. 1983b. The fossil record and early distribution of lizards. Pp. 365-398. In: RHODIN, A.G.J. and MIYATA, K. (eds.). *Advances in herpetology and evolutionary biology*. Essays in honor of Ernest E. Williams. *Museum of comparative Zoology*, Harvard University, Cambridge, MA, USA.

ESTES, R.D. & PRICE, L.I. 1973. Iguanid lizard from Upper Cretaceous of Brazil. *Science*, **180**: 748-751.

ESTES, R.D. & BÁEZ, A.M. 1985. Herpetofaunas of North and South America during the Late Cretaceous and Cenozoic: Evidence for interchange? Pp. 139-197. In: STEHLI, F. G., WEBB, S. D. (eds.). *The great American biotic interchange*. Plenum Press, New York. *Topics in Geobiology*, volume 4.

ESTES, R.D., GAUTHIER, J.A., & QUEIROZ, K. 1988. Phylogenetic relationships within Squamata. Pp. 119-281. In: ESTES, R, PREGILL, G. (eds.). *Phylogenetic relationships of the lizard families: Essays commemorating Charles L. Camp*. Stanford University, Stanford, California.

EVANS, S.E. 1994. A new anguimorph lizard from the Jurassic and Lower Cretaceous of England. *Palaeontologica*, **37**: 33-49.

EVANS, S.E. & BARBADILLO, L.J. 1998. An unusual lizard (Reptilia: Squamata) from the Early Cretaceous of Las Hoyas, Spain. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **124**: 235-265.

EVANS, S.E. & YABUMOTO, Y. 1998. A lizard from the Early Cretaceous Crato Formation, Araripe Basin, Brazil. *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, **198**(6): 349-364.

- FRANCISCO, B.H.R. & CUNHA, F.L.S. 1978. Geologia e estratigrafia da Bacia de São José de Itaboraí, R.J. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **50**(3): 381-416.
- FRANCISCO, B.H.R., GONZÁLEZ, B.B. PEROBA, C.E.N. & GUEDES, S.C. 1985. Estudo dos testemunhos de sondagem na Bacia de São José, Itaboraí, R. J. I. Furo SJ-2T. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 8, Brasília, **Coletâneas de Trabalhos Paleontológicos**, 1983, DNPM, Série Geologia, 27, Secção de Paleontologia e Estratigrafia 2.
- FROST, D.L. & ETHERIDGE, R. 1989. A phylogenetic analysis and taxonomy of iguanian lizards (Reptilia: Squamata). The University of Kansas Museum of Natural History, *Miscellaneous Publication*, **81**: 1-65.
- GANS, C. 1957. "Anguimorph" tooth replacement in *Amphisbaena alba* Linnaeus, 1758, and *A. fuliginosa* Linnaeus 1758 (Reptilia, Amphisbaenidae). *Museum of Comparative Zoology, Breviora*, **70**: 1-12.
- GANS, C. 1978. The characteristics and affinities of the Amphisbaenia. *Transactions of the Zoological Society of London*, **34**: 347-416.
- GAO, K. & FOX, R.C. 1996. Taxonomy and evolution of Late Cretaceous lizards (Reptilia: Squamata) from western Canada. *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History*, **33**: 1-107.
- GAO, K. & HOU, L. 1995. Late Cretaceous fossil record and paleobiogeography of iguanian squamates. In: Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota, **6**: 47-50.
- GAO, K. & NORELL, M.A. 1998. Taxonomic revision of *Carusia* (Reptilia: Squamata) from the Late Cretaceous of the Gobi Desert and phylogenetic relationships of anguimorph lizards. *American Museum Novitates*, **3230**: 1-51.
- GASPARINI, Z.; FUENTE, M. DE LA & DONADÍO, O.E 1986. Los reptiles Cenozoicos de la Argentina: implicancias paleoambientales y evolución biogeográfica. In: CONGRESO ARGENTINO DE PALEONTOLOGÍA Y BIOESTRATIGRAFÍA, 4, Mendoza, Argentina, *Actas* 2: 119-130..
- GAUTHIER, J.A. 1982. Fossil Xenosauridae and Anguidae from the lower Eocene Wasatch Formation, southcentral Wyoming, and a revision of the Anguioidea. The University of Wyoming, *Contributions of Geology*, **21**: 7-54.
- GAUTHIER, J.A., ESTES, R. & DE KEIROZ, K. 1988. A phylogenetic analysis of Lepidosauromorpha. Pp. 15-98. In: ESTES, R., PREGILL, G. (eds.). *Phylogenetic relationships of the lizard families: Essays commemorating Charles L. Camp*. Stanford University, Stanford, California.
- GILMORE, C.W. 1943. Fossil lizards of Mongolia. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **81**: 361-384.

GOLZ & LILLEGRAVEN, 1977. Summary of known occurrences of terrestrial vertebrates from Eocene strata of southern California. The University of Wyoming, *Contributions of Geology*, **15**: 43-65.

GREER, A. 1970. A subfamilial classification of scincid lizards. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, **139**(3): 151-183.

GREER, A. 1985. The relationships of the lizard genera *Anelytropsis* and *Dibamus*. *Journal of Herpetology*, **19**(1): 116-156.

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

HECHT, M.K. 1956. A new xantusiid lizard from the Eocene of Wyoming. *American Museum Novitates*, **1774**: 1-8.

HOFFSTETTER, R. 1955. Squamates de type moderne. In: PIVETEAU, *Traité de Paléontologie*. Tomo 5, pp. 606-662.

HOFFSTETTER, R. 1962. Revue des récentes acquisitions concernant l'histoire et la systématique des Squamates. *Coll. Int. Prob. Pal. CNRS*, **104**: 243-279.

HOFFSTETTER, R. 1963. La faune pléistocène de Tarija (Bolivie). Note Préliminere. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, Paris, ser. 2, **35**(2): 195-203.

HOFFSTETTER, R. 1964. Les Sauria du Jurassique supérieur et spécialement les Gekkota de Bavière et de Mandchourie. *Senckenbergiana Biologica*, **45**: 281-324.

HOFFSTETTER, R. 1968. Ñuapua, un gisement de vertébrés pleistocenes dans le chaco Bolivien. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, Paris, sér. 2, **40**(4): 823-836.

HOFFSTETTER, R. 1970. Vertebrados cenozoicos de Ecuador. In: CONGRESO LATINOAMERICANO DE ZOOLOGIA, 4, Caracas, 1968, *Actas*, 2: 955-970.

HOFFSTETTER, R. 1975. Le peuplement mammalien de l'Amérique du Sud. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **43**, suplemento, 1° SIMPÓSIO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, Rio de Janeiro, 1970, pp. 125-144.

HOLMAN, J. 1970. Herpetofauna of the Wood Mountain formation (Upper Miocene) of Saskatchewan. *Canadian Journal of Earth Science*, **7**: 1317-1325.

HORNE, G.S., ATWOOD, M.G. & KING, A.P. 1974. Stratigraphy, sedimentology and paleoenvironment of Esquias Formations of Honduras. *Amer. Assoc. Petrol. Geol. Bull.*, **58**(2): 176-188.

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

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

ICZN, 1985. *International Code of Zoological Nomenclature*, Third edition. Adopted by the XX General Assembly of the International Union of Biological Sciences. International Trust for Zoological Nomenclature and University of California Press, London, United Kingdom, and Berkley, California, 388 pp.

KELLNER, A.W.A. 1998. Panorama e perspectiva do estudo de répteis fósseis no Brasil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **70**(3): 647-676.

KLEIN, V.C. & FRANCISCO, B.H.R. 1981. Aspectos sedimentares e estruturais na Bacia Calcária de São José de Itaboraí, Rio de Janeiro, e suas implicações para a Paleontologia. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **53**(1): 135-142.

KLEIN, V.C., FRANCISCO, B.H.R. & CUNHA, F.L.S. 1985. Resultados das pesquisas sistemáticas realizadas na Bacia de São José de Itaboraí, Rio de Janeiro (1972-1982). In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 8, Brasília, **Coletâneas de Trabalhos Paleontológicos**, 1983, DNPM, Série Geologia, 27, Secção de Paleontologia e Estratigrafia 2, pp. 651-652.

KLUGE, A.G. 1967. Higher taxonomic categories of gekkonid lizards and their evolution. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **135**: 1-59.

KLUGE, A.G. 1974. A taxonomic revision of the lizard family Pygopodidae. *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology*, University of Michigan, **147**: 1-221.

KLUGE, A.G. 1976a. Phylogenetic relationships in the lizard family Pygopodidae: an evaluation of theory, methods and data. *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology*, University of Michigan, **152**: 1-72.

KLUGE, A.G. 1976b. A reinvestigation of the abdominal musculature of gekkonoid lizards and its bearing on their phylogenetic relationships. *Herpetologica*, **32**: 295-298.

KLUGE, A.G. 1982. Cloacal bones and sacs as evidence of gekkonoid lizard relationships. *Herpetologica*, **38**: 348-354.

KLUGE, A.G. 1987. Cladistic relationships in the Gekkonoidea (Squamata: Sauria). *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology*, University of Michigan, **173**: 1-54.

KLUGE, A.G. 1989. Progress in Squamate classification. *Herpetologica*, **45**(3): 368-379.

KRAGLIEVICH, L.J. 1947. Presencia de lagartos del género *Tupinambis* en la fauna Pliocena Chapadmalalense. *Anales de la Sociedad Científica Argentina*, **143**: 253-257.

LANG, M.A. 1989. Phylogenetic and biogeographic patterns of basiliscine iguanians (Reptilia: Squamata: "Iguanidae"). *Bonn. Zool. Monogr.*, **28**: 1-172.



- LEE, M.S.Y. 1997. The phylogeny of varanoid lizards and the affinities of snakes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, **B352**: 53-91.
- LEE, M.S.Y. 1998. Convergent evolution and character correlation in burrowing reptiles: towards a resolution of Squamate relationships. *Biological Journal of the Linnean Society*, **65**: 369-453.
- LEE, M.S.Y. & CALDWELL, M.W. 2000. *Adriosaurus* and the affinities of mosasaurs, dolichosaurs, and snakes. *Journal of Paleontology*, **74**(5): 915-937.
- LÉCURU, S. 1968. Remarques sur le scapulo-coracoïde des lacertiliens. *Ann. Sci. Nat. (Zool.)*, **10**:475-510.
- LEINZ, V. 1938. Os calcáreos de São José de Niterói, estado do Rio. *Mineração e Metalurgia*, **15**(3): 153-155.
- MacLEAN, W.P. 1974. Feeding and locomotion mechanisms of teiid lizards; Functional morphology and evolution. *Papéis Avulsos Zoologia*, São Paulo, **27**: 179-213.
- MARSHALL, L.G. 1985. Geochronology and land-mammal biochronology of the Transamerican faunal interchange. In: STEHLI, F.G. and WEBB, S.D. (eds.) *The great American biotic interchange*. New York, Plenum, p. 46-85.
- MARTILL, D.M. & FREY, E. 1998. A new pterosaur lagerstätte in NE Brazil (Crato Formation: Aptian, Lower Cretaceous): preliminary Observations. *Oryctos*, **1**: 79-85.
- MATEER, N.J. 1982. Osteology of the Jurassic lizard *Ardeosaurus brevipes* (Meyer). *Palaeontology*, **25**: 461-469.
- MAURY, C.J. 1929. Novas colleccões paleontológicas do Serviço Geológico do Brasil. *Boletim do Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil*, **33**: 1-23.
- MAURY, C.J. 1935. New genera and new species of fossil terrestrial mollusca from Brazil. *American Museum Novitates*, **764**: 1- 15.
- McDOWELL, S.B. & BOGERT, C.M. 1954. The systematic position of *Lanthanotus* and the affinities of the anguimorphan lizards. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **105**: 1-142.
- MEDEIROS, R.A. & BERGQVIST, L.P. 1999. Paleocene of the São José de Itaboraí Basin, Rio de Janeiro, Brazil: Lithostratigraphy and biostratigraphy. *Acta Geológica Leopoldensia*, **XXII**(48): 3-22.
- MESZOELY, C. 1970. North American fossil anguid lizards. Bulletin of the Museum of Comparative Zoology, *Breviora*, **139**: 87-149.
- MEZZALIRA, S. 1946. *Australorbis itaboraiensis*, n.sp. *Revista do Instituto Geográfico Geológico de São Paulo*, **4**(2): 158-160.

MOFFAT, L. 1973. The concept of primitiveness and its bearing on the phylogenetic classification of the Gekkota. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales*, **97**: 275-301.

NORTHCUTT, G. 1978. Forebrain and midbrain organization in lizards and its phylogenetic significance. Pp. 11-64. In: GREENBERG, N. and MacLEAN, P. (eds.). *Behavior and neurology of lizards*. National Institute of Mental Health, Department of Health, Educ. And Welfare, Publication no. (ADM)77-491.

NOVACEK, M.J. 1999. 100 million years of land vertebrate evolution: the Cretaceous-Early Tertiary transition. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **86**: 230-258.

PALMA, J.M. & BRITO, I.M. 1974. Paleontologia e estratigrafia da Bacia de São José de Itaboraí, estado do Rio de Janeiro. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **46**(3/4): 383-406.

PASCUAL, R. & ORTIZ-JAUREGUIZAR, E. 1991. El ciclo faunístico Cochabambiano (Paleoceno Temprano): su incidencia en la historia biogeográfica de los mamíferos sudamericanos. In: SUAREZ-SORUCO, R. (ed.). *Fosiles y facies de Bolivia* (v. I – Vertebrados). *Revista Técnica del Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos*, **12**(3-4): 559-574.

PARODIZ, J.J. 1969. The tertiary non-marine Mollusca of South America. *Annals of the Carnegie Museum*, **40**: 1-242.

POUGH, F.H., ANDREWS, R.M., CADLE, J.E., CRUMP, M.L., SAVITZKY, A.H. & WELLS, K.D. 1998. *Herpetology*. Prentice Hall, New Jersey.

PREGILL, G.K., GAUTHIER, J. & GREENE, 1986. The evolution of helodermatid squamates, with a description of a new taxon and an overview of Varanoidea. *Transactions of the San Diego Society of Natural History*, **21**: 167-202.

PRESCH, W. 1969. Evolutionary osteology and relationships of the horned lizard genus *Phrynosoma* (family Iguanidae). *Copeia*, **1969**: 250-275.

PRESCH, W. 1974. Evolutionary relationships and biogeography of the macroteiid lizards (family Teiidae, subfamily Teiinae). *Bulletin of the Southern California Academy of Science*, **73**: 23-32.

PRESCH, W. 1980. Evolutionary history of the South American microteiid lizards (Teiidae: Gymnophthalminae). *Copeia*, **1980**(1): 36-56.

PRESCH, W. 1983. The lizard family Teiidae: Is it a monophyletic group ?. *Zoological Journal of Linnean Society*, **77**: 189-197.

PRICE, L.I. 1953. Restos de mosassaurios de Pernambuco e considerações sobre a presença destes répteis na bacia amazônica do Brasil. *Notas Preliminares e Estudos, Divisão de Geologia e Mineralogia*, Rio de Janeiro, **58**: 1-15.

PRICE, L.I. 1957. A presença de *Globidens* no Cretáceo Superior do Brasil. *Boletim da Divisão de Geologia e Mineralogia*, Rio de Janeiro, **169**: 1-24.

PRICE, L.I. & CAMPOS, D.A. 1970. Fósseis pleistocênicos no município de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 24, *Anais*, 355-358.

PRICE, L.I. & COUTO, C. de P. 1946. Vertebrados fósseis do Eoceno Inferior de Itaboraí. Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil, *Notas Preliminares e Estudos*, **31**: 1-3.

PRICE L.I. & COUTO, C. de P. 1950. Vertebrados terrestres do eoceno na Bacia calcárea de Itaboraí. In: CONGRESSO PANAMERICANO DE ENGENHARIA DE MINAS E GEOLOGIA, 2, Petrópolis, 1946, *Anais*, 3: 149-173.

RAGE, J-C. 1978. Une connexion continentale entre Amérique du Nord et Amérique du Sud au Crétacé supérieur ? L'exemple des vertébrés continentaux. *C. R. somm. Soc. Géol. Fr.*, Paris, **6**: 281-285.

RAGE, J-C. 1981. Les continents peri-atlantiques au Crétacé supérieur: migrations des faunes continentales et problèmes paléogéographiques. *Cretaceous Research*, **2**(1): 65-84.

RAGE, J-C. 1982. La phylogénie des Lépidosauriens (Reptilia): Une approche cladistique. *Comptes Rendus, Académie des Sciences*, Paris, **294**: 563-566.

RAGE, J-C. 1984. Serpentes. Pp. 1-80. In: *Handbuch der Paläoherpetologie*. WELLNHOFER, P. (ed.), Teil 11. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New York.

RAGE, J-C. 1992. Squamate reptiles from the Early Paleocene of the Tiupampa area (Santa Lúcia Formation), Bolivia. In: SUÁREZ-SORUCO, R. (ed.). Fósiles y facies de Bolivia. (Vol. I – Vertebrados). *Revista Técnica del Yacimientos Petrolíferos Fiscales Bolivianos*, **12**(3-4): 503-508.

RAGE, J-C. 1998. Fossil snakes from the Palaeocene of São José de Itaboraí, Brazil. Part I. Madtsoiidae, Aniliidae. *Palaeovertebrata*, Montpellier, **27**(3-4): 109-144.

REIG, O. 1958. Notas para una actualización del conocimiento de la fauna de la Formación Chapadmalal. *Acta Geológica Lilloana*, **2**: 255-283.

REYNOSO, V-H. 1998. *Huehucuetzpalli mixtecus* gen. et sp. nov.: a basal squamate (Reptilia) from the Early Cretaceous of Tepexi de Rodríguez, Central México. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Biol. Sci.*, **B265**: 477-500.

RICCOMINI, C. & FRANCISCO, B.H.R. 1992. Idade potássio-argônio do derrame de ankaramito da Bacia de Itaboraí, Rio de Janeiro, Brasil: implicações tectônicas. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 37, São Paulo, **1**: 469-470.

RIEPEL, O. 1978. Tooth replacement in anguimorph lizards. *Zoomorphologie*, **91**: 77-90.

- RIEPPPEL, O. 1980. The phylogeny of Anguimorphan lizards. *Denkschr. Schweiz. Naturforsch. Ges.*, **94**: 1-86.
- RIEPPPEL, O. 1988. The classification of the Squamata. Pp. 261-293. In: BENTON, M.J. (ed.). *The phylogeny and classification of the Tetrapods*. Vol. 1: Amphibians, Reptiles, Birds. Oxford, Clarendon Press.
- RIEPPPEL, O. 1994. The Lepidosauromorpha: an overview with special emphasis on the Squamata. Pp. 23-37. In: FRASER, N.C. and SUES, H-D (eds.). *In the shadow of the dinosaurs*. Early Mesozoic tetrapods. Cambridge University Press, Cambridge.
- RIEPPPEL, O. & ZAHER, H. 2000a. The intramandibular joint in squamates, and the phylogenetic relationship of the fossil snake *Pachyrhachis problematicus* Haas. *Fieldiana (Geol.)*, n. s., **43**: 1-69.
- RIEPPPEL, O. & ZAHER, H. 2000b. The braincases of mosasaurs and *Varanus*, and the relationships of snakes. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **129**: 489-514.
- RIEPPPEL, O. & ZAHER, H. 2001. Re-building the bridge between mosasaurs and snakes. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, **221**(1): 111-132.
- ROBINSON, P.L. 1967. The evolution of the Lacertilia. *Colloques Internationaux du Centre National de la Recherche Scientifique*, **163**: 395-407.
- ROMER, A.S. 1956. *Osteology of the Reptiles*. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- ROVERETO, C. 1914. Los estratos araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires*, **25**: 1-247.
- RUELLAN, F. 1944. Evolução geomorfológica da Baía de Guanabara e das regiões vizinhas. *Revista Brasileira de Geografia*, **6**(4): 445-508.
- RUIBAL, R. 1952. Revisionary studies of some South America Teiidae. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, **106**: 477-529.
- RUSCONI, C. 1937. La presencia de lagartijas en el piso Ensenadense. *Boletín Paleontológico de Buenos Aires*, **9**: 6-7.
- SAVAGE, J.M. 1958. The iguanid lizard genera *Urosaurus* and *Uta*, with remarks on related groups. *Zoologica*, New York, **43**: 41-54.
- SAVAGE, J. 1963. Studies on the lizard family Xantusiidae. IV. The genera. *Contributions of Science of the Los Angeles County Museum*, **71**: 1-38.
- SAVAGE, J. 1966. The origins and history of the Central American herpetofauna. *Copeia*, **1966**: 719-766.

SCALABRINI 1880 (In: Ambrosetti, J. B. 1890. Observaciones de los reptiles fósiles oligocenos de los terrenos terciarios antiguos del Paraná. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba*, **10**(4): 409-426.)

SCHATZINGER, R. 1975. *Later Eocene (Uintan) lizards from the Greater San Diego area, California*. Unpublished M.Sc. Thesis, San Diego State University, San Diego, California.

SCHATZINGER, R. 1980. New species of *Palaeoxantusia* (Reptilia: Sauria) from the Uintan (Eocene) of San Diego County, California. *Journal of Paleontology*, **54**: 460-471.

SCHMIDT-EFFING, R. 1979. Alter und Genese des Nicoya-Komplexes, einer ozeanischen Paläokruste (Oberjura bis Eozän) im südlichen Zentralamerika. *Geol. Rundsch. Abt. 34*, **68**(2): 457-494.

SMITH, H.M., SINELNICK, G., FAWCET, J.D. & JONES, R.E. 1973. A survey of the chronology of ovulations in anoline genera. *Transactions of the Kansas Academy of Sciences*, **75**: 107-120.

SMITH, H.M., MARTIN, R.L. & SWAIN, T.A. 1977. A new genus and two new species of South America gekkos (Reptilia: Lacertilia). *Papéis Avulsos Zoologia*, São Paulo, **30**: 195-213.

SONG, J. & PARENTI, L.R. 1995. Clearing and staining whole fish specimens for simultaneous demonstration of bone, cartilage and nerves. *Copeia*, **1995**(1): 114-118.

SORIA, M. F. 1987. Estudios sobre los Astrapotheria (Mammalia) del Paleoceno y Eoceno. Parte I: Descripción de *Eoastrapostylops riolorensis* Soria y Powell, 1982. *Ameghiniana*, **24**: 21-34.

SULLIVAN, R.M. 1982. Fossil lizards from Swain Quarry, "Fort Union Formation", middle Paleocene (Torrejonian), Carbon County, Wyoming. *Journal of Paleontology*, **56**: 996-1010.

SULLIVAN, R.M. 1987. A reassessment of reptilian diversity across the Cretaceous-Tertiary Boundary. *Contr. Sci. Nat. Hist. Mus. Los Angeles County*, **391**: 1-25.

SULLIVAN, R.M. & ESTES, R. 1996. A reassessment of the fossil Tupinambinae. In: KAY, R.F., MADDEN, R.H., CIFELLI, R.L., FLYNN, J.J. (eds.). *Vertebrate Paleontology in the Neotropics*. The Miocene Fauna of La Venta, Colombia. Pp. 100-112. Smithsonian Institution Press. Washington and London.

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

TIBANA, P., CASTRO, J.C. & BARROCAS, S.L.S. 1984. Bacia de Itaboraí. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE GEOLOGIA, 33, Rio de Janeiro, *Anais*, **12**: 5309-5316.

UNDERWOOD, G. 1957. On lizards of the family Pygopodidae, a contribution to the morphology and phylogeny of the Squamata. *Journal of Morphology*, **100**: 207-268.

VANZOLINI, P.E. & HEYER, W.R. 1985. The American herpetofauna and the interchange. Pp. 475-487. In: STEHLI, F. G., WEBB, S. D. (eds.) *The great American biotic interchange*. Plenum Press, New York. Topics in Geobiology, volume 4.

WU, X-C, BRINKMAN, D.B. & RUSSEL, A.P. 1998. *Sineoamphisbaena hexatabularis*, an amphisbaenian (Diapsida: Squamata) from the Upper Cretaceous reedbeds at Bayan Mandahu (Inner Mongolia, People's Republic of China), and comments on the phylogenetic relationships of the Amphisbaenia. *Canadian Journal of Earth Sciences*, **33**: 541-577.

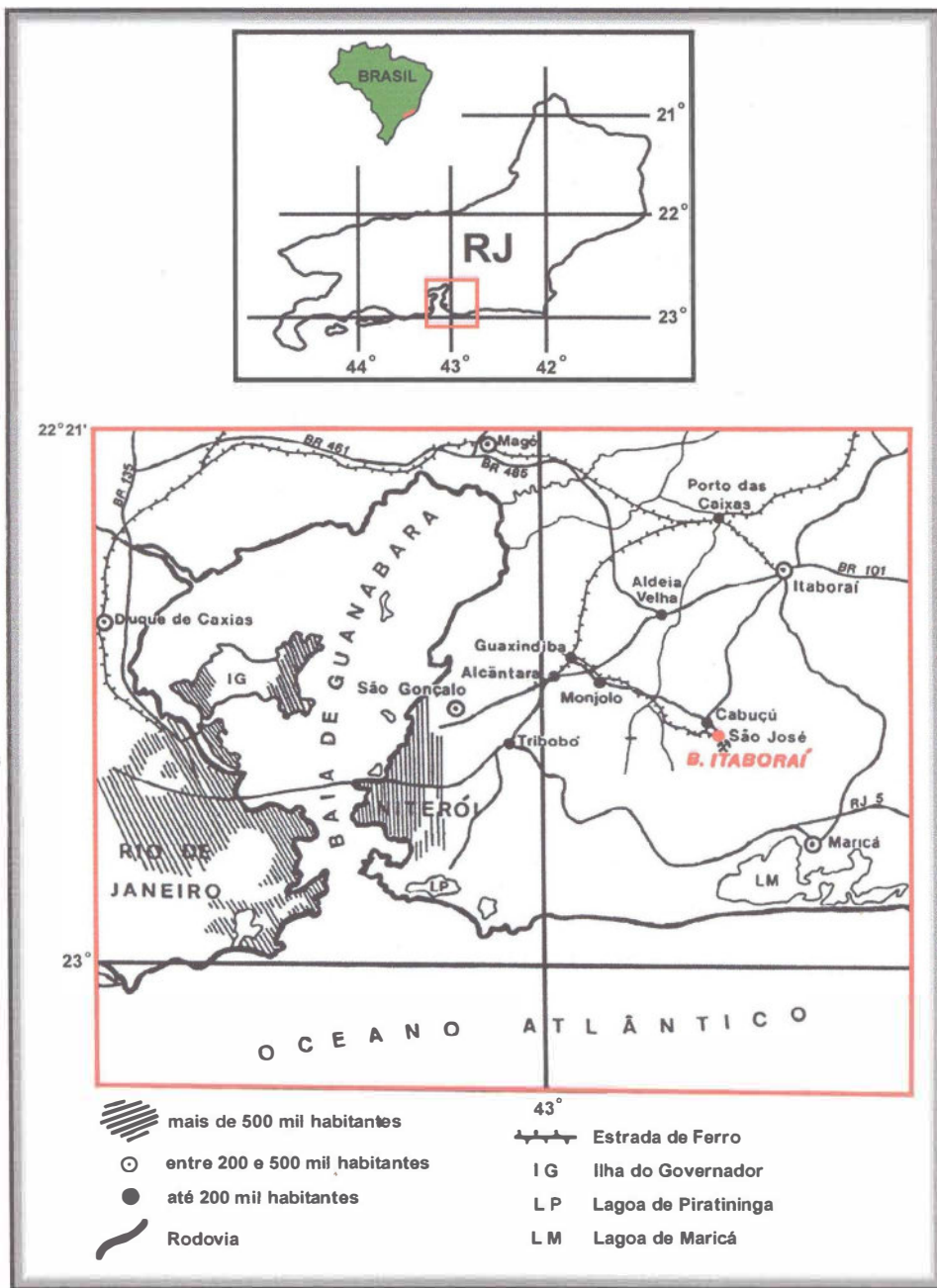
ZAHER H. 1998. The phylogenetic position of *Pachyrhachis* within snakes (Squamata, Lepidosauria). *Journal of Vertebrate Paleontology*, **18**: 1-3.

ZAHER, H. & RIEPPEL, O. 1999a. Tooth implantation and replacement in squamates, with special reference to mosasaur lizards and snakes. *American Museum Novitates*, **3271**: 1-19.

ZAHER, H. & RIEPPEL, O. 1999b. The phylogenetic relationships of *Pachyrhachis problematicus*, and the evolution of limbless in snakes (Lepidosauria: Squamata). *Comptes Rendus de L'Academie des Sciences, Sciences de la Terre et des Planètes*, **329**: 831-837.

## 8. FIGURAS

FIGURA 1



Mapa de localização da Bacia de São José de Itaboraí (de Francisco & Cunha 1978). Modificado de Bergqvist (1996).



FIGURA 2

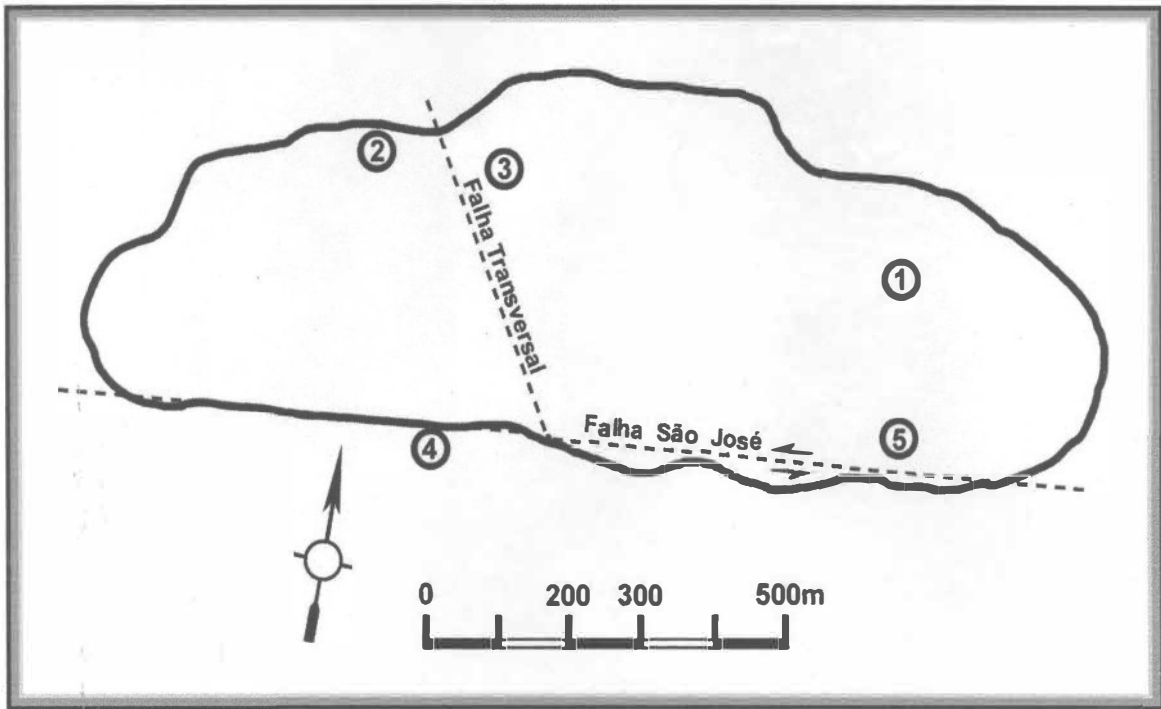


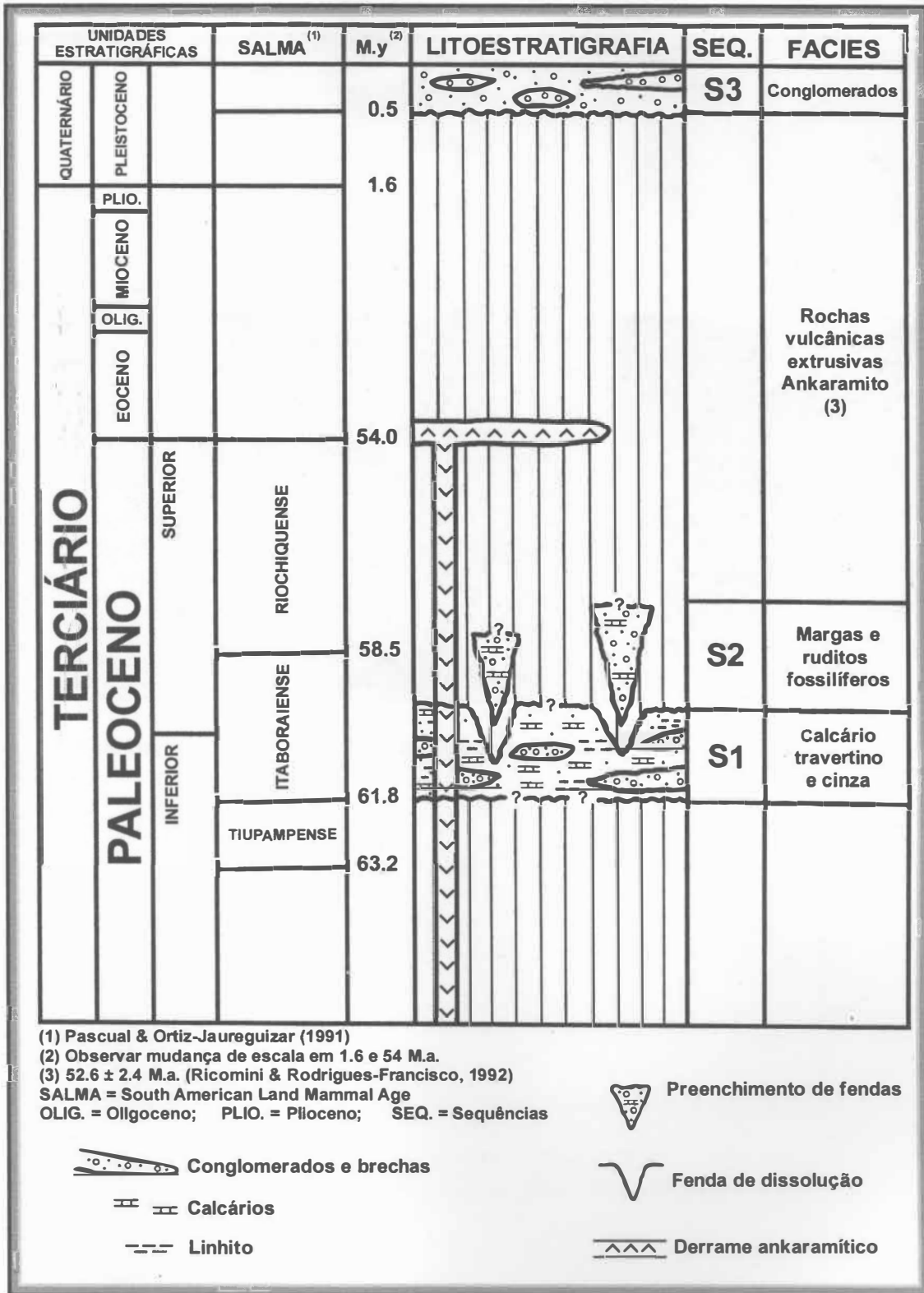
Diagrama de contorno da Bacia de São José de Itaboraí mostrando os pontos fossilíferos: ①- Canal de dissolução trabalhado em 1968 por Price e Campos (D. A. Campos, com. pess.); ②- Ponto com troncos carbonizados, moluscos e ? xenungulados (F. L. S. Cunha, dados não publicados); ③- Canal de dissolução trabalhado em 1948 por pesquisadores do Museu Nacional (Couto, 1949: figs. 2, 4, 5, 6); ④- Ponto com vertebrados pleistocênicos (F. L. S. Cunha, anotações pessoais); ⑤- Fenda trabalhada em 1949 por pesquisadores do DNPM (Couto, 1949: fig. 2; Couto, 1950: fig. 1; "Perfis Transversais" 1968). De Francisco & Cunha (1978) e modificado de Bergqvist (1996).

FIGURA 3



Canal de dissolução preenchido com sedimento margoso contendo vertebrados fósseis (A), bloco de calcário fitado avermelhado (B) e calcário cinza contendo fósseis de gastrópodes (Couto, 1949: fig. 4). Provável canal ③ da Fig. 2.

FIGURA 4



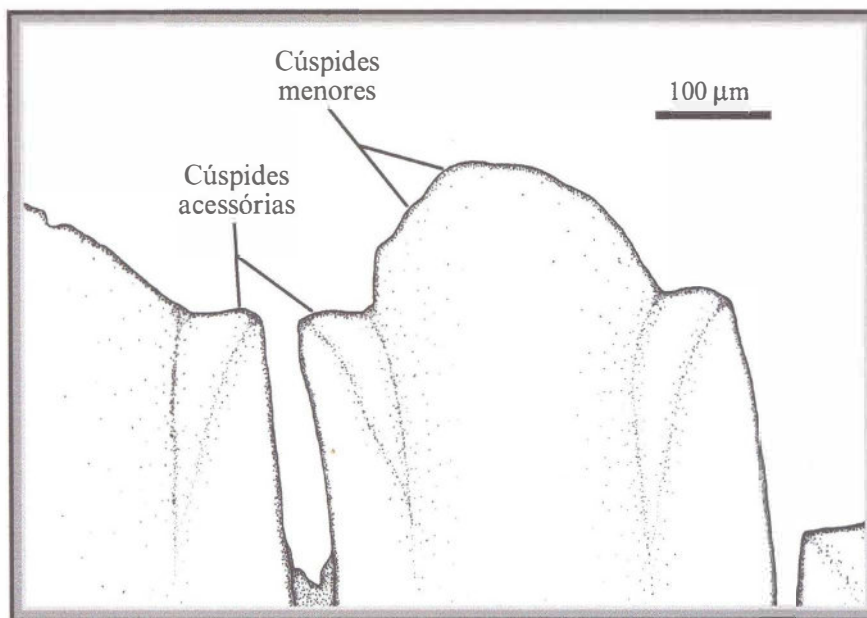
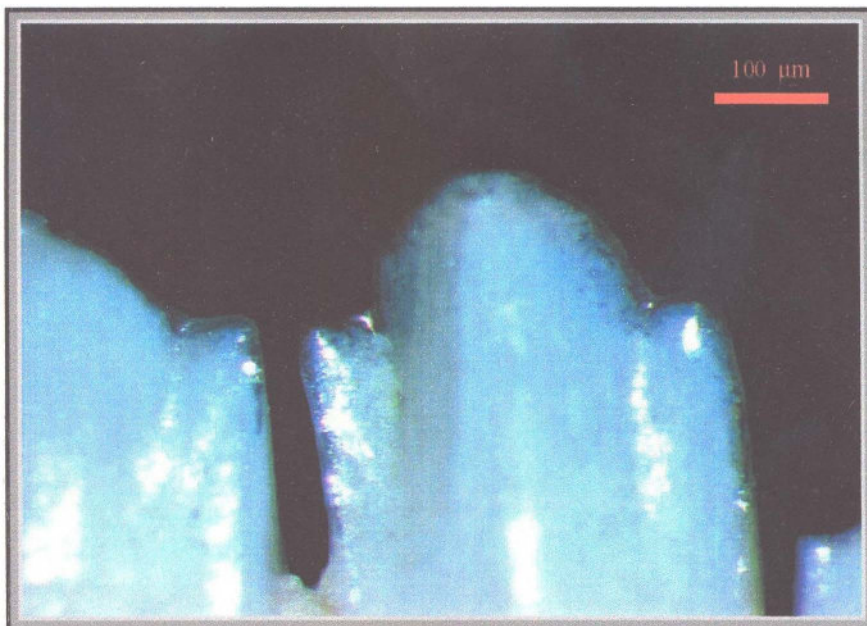
Coluna estratigráfica da Bacia de São José de Itaboraí (modificada de Medeiros & Bergqvist, 1999).

**FIGURA 5**



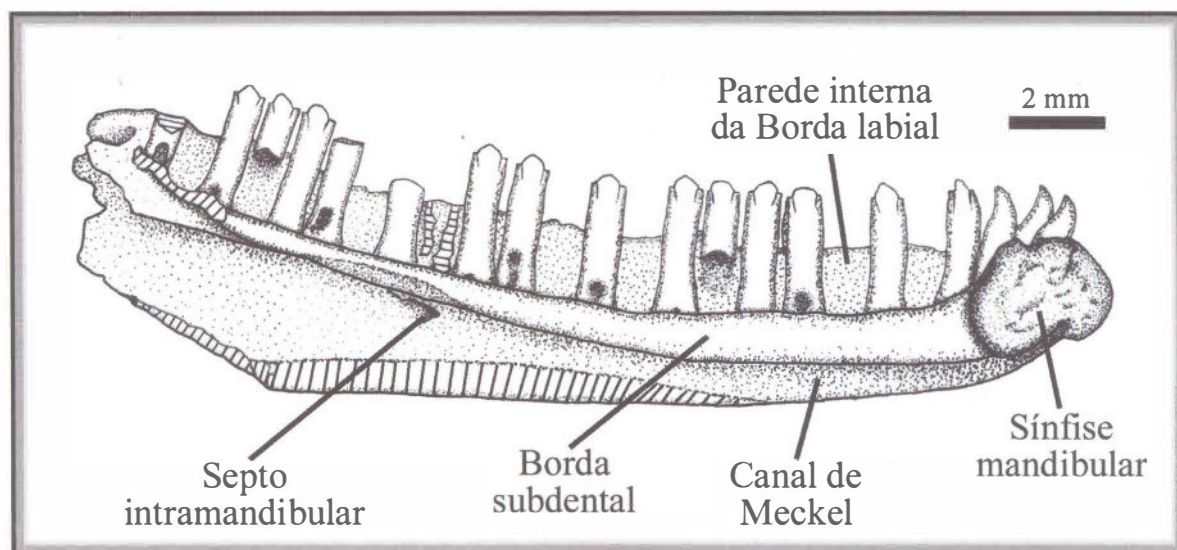
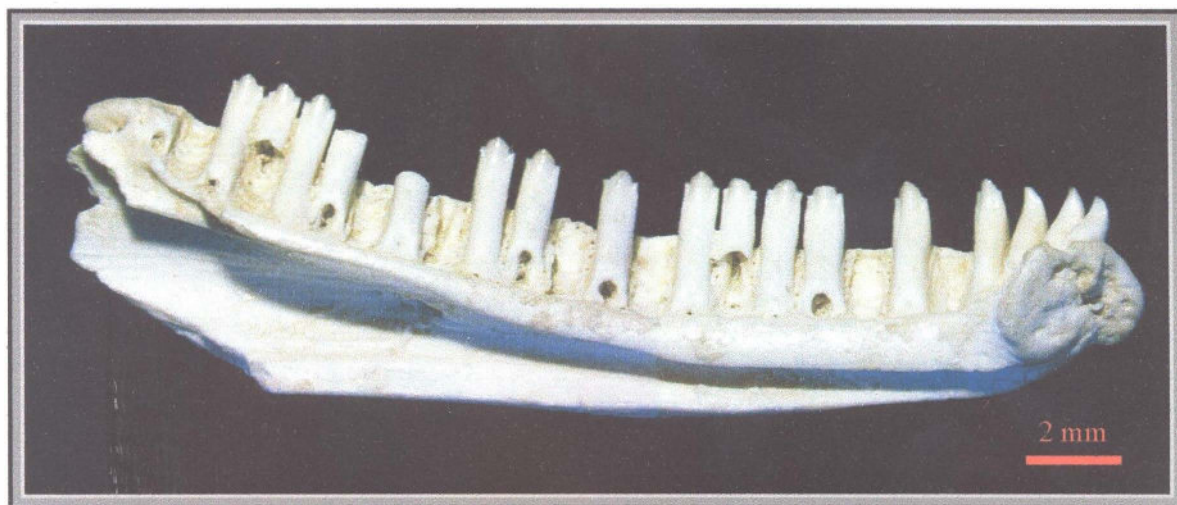
Vista atual da Bacia de São José de Itaboraí totalmente inundada. N= Norte; S= Sul; L= Leste; O= Oeste.

**FIGURA 6**



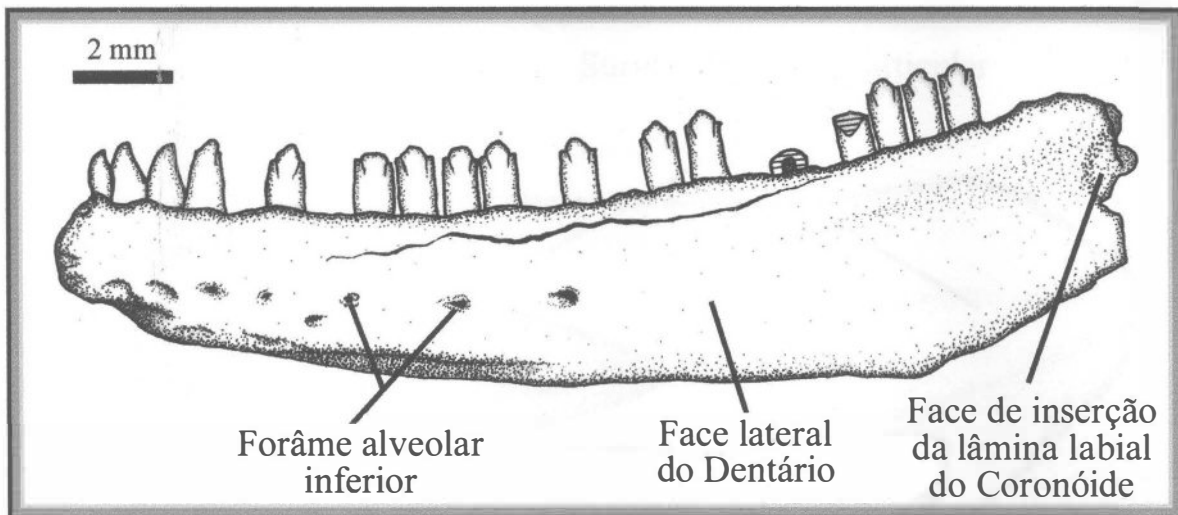
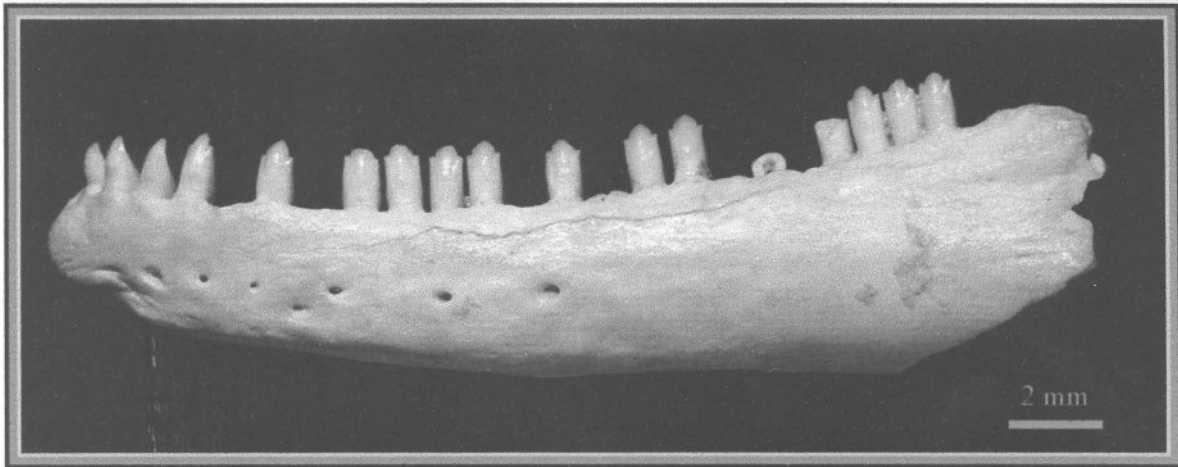
**Táxon 1 (*Iguania incertae sedis*)**  
DGM 666-R – Detalhe do dente do dentário

FIGURA 7



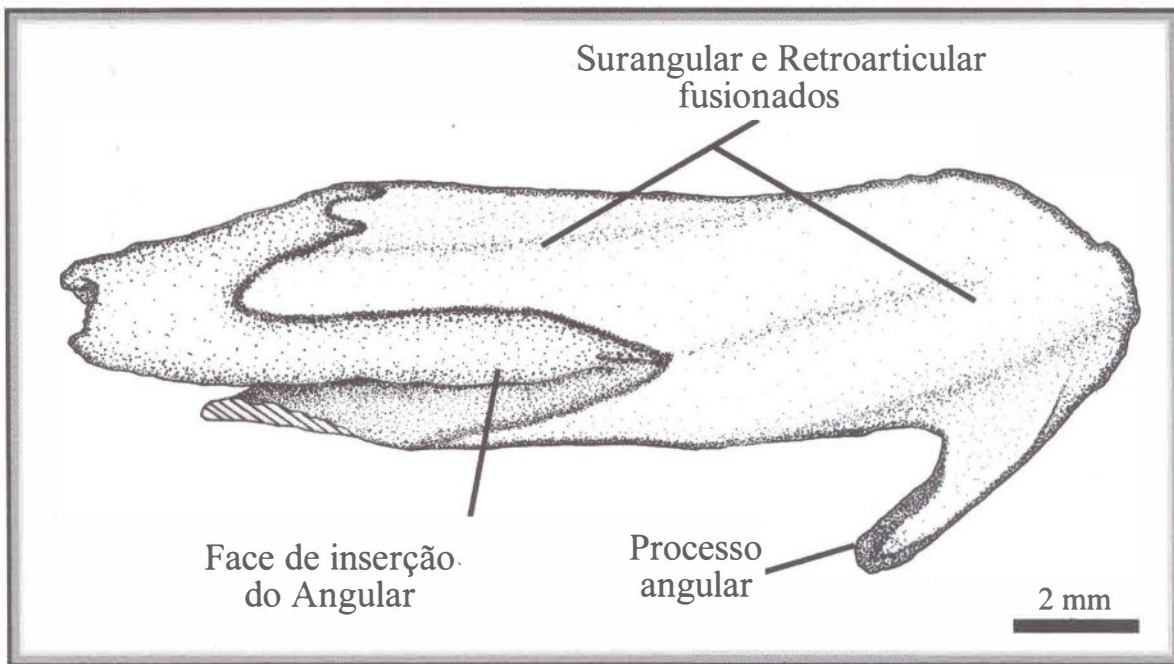
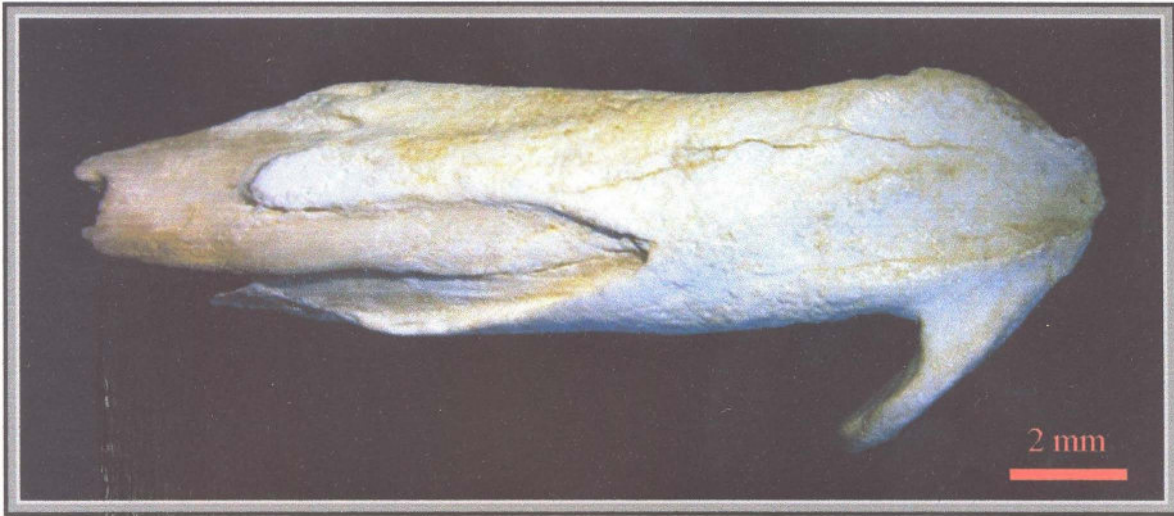
Táxon 1 (*Iguania incertae sedis*)  
DGM 666-R – Vista lingual do dentário

FIGURA 8



Táxon 1 (*Iguania incertae sedis*)  
DGM 666-R – Vista labial do dentário

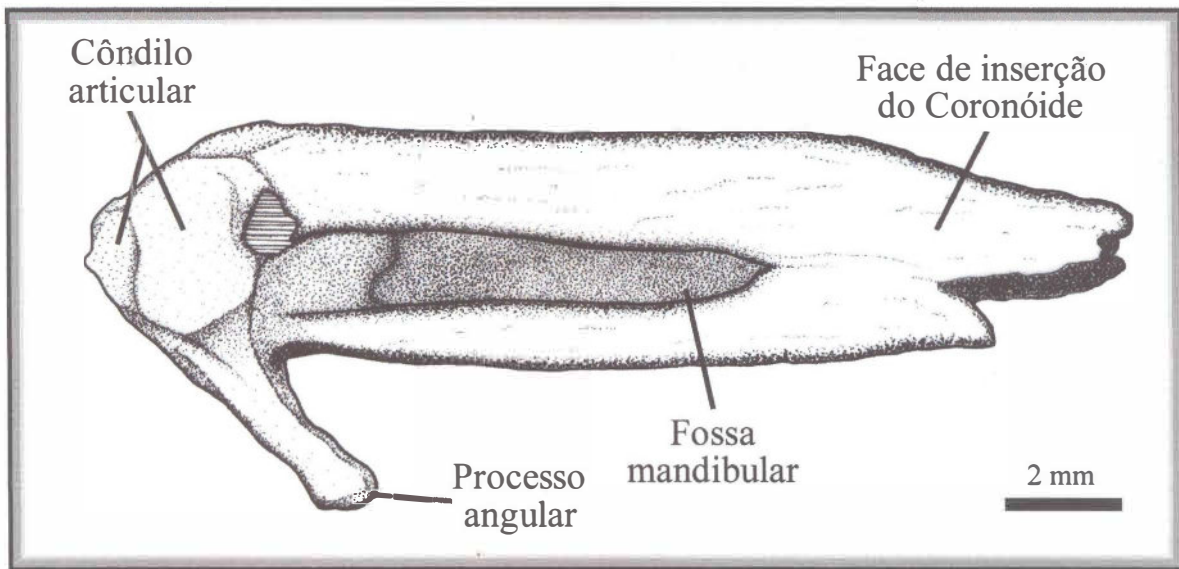
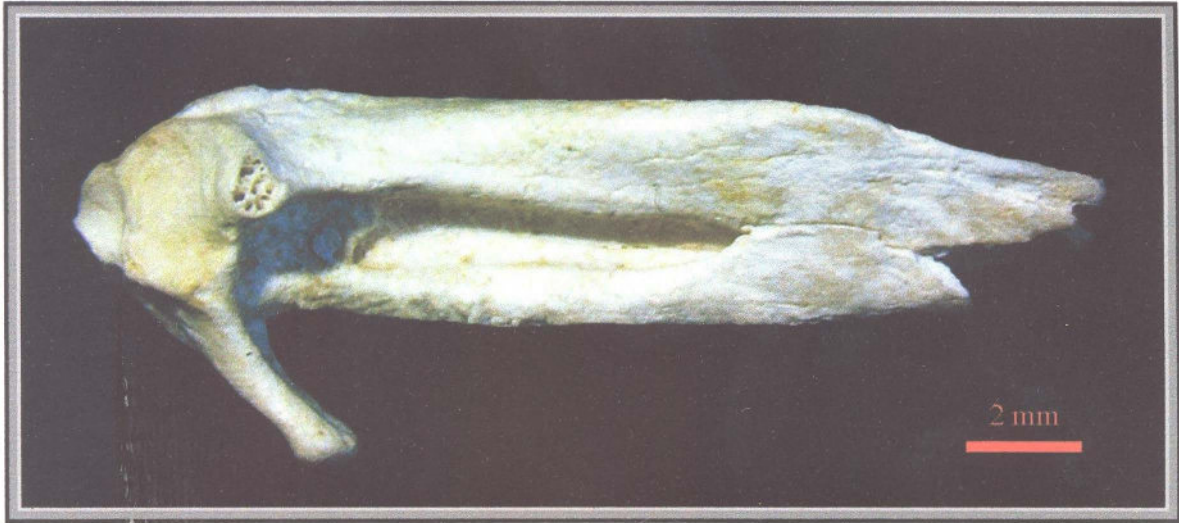
FIGURA 9



Táxon 1 (*Iguania incertae sedis*)  
DGM 666-R – Vista labial do pós-dentário

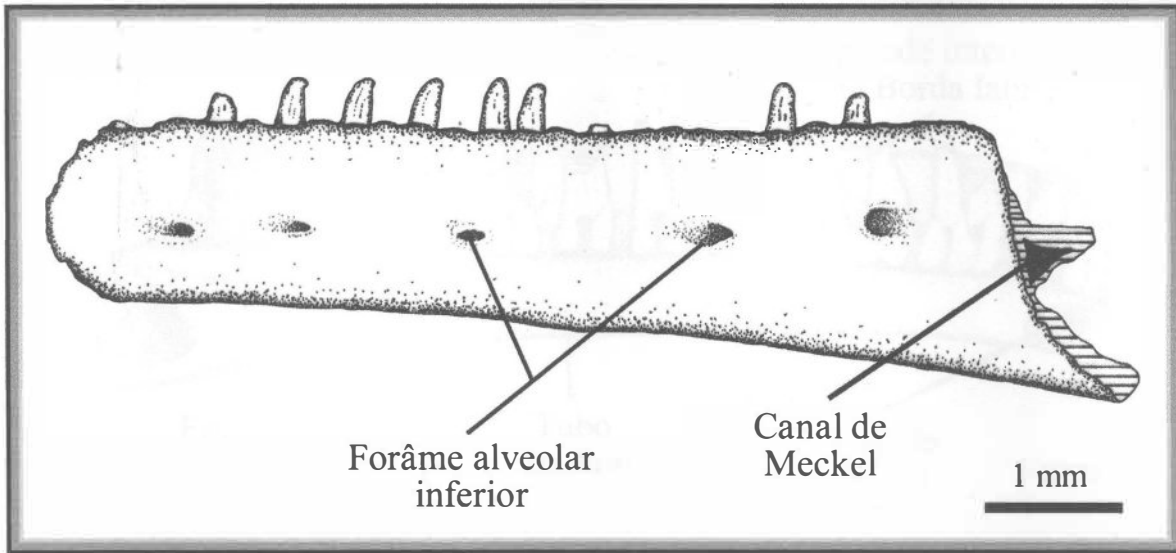
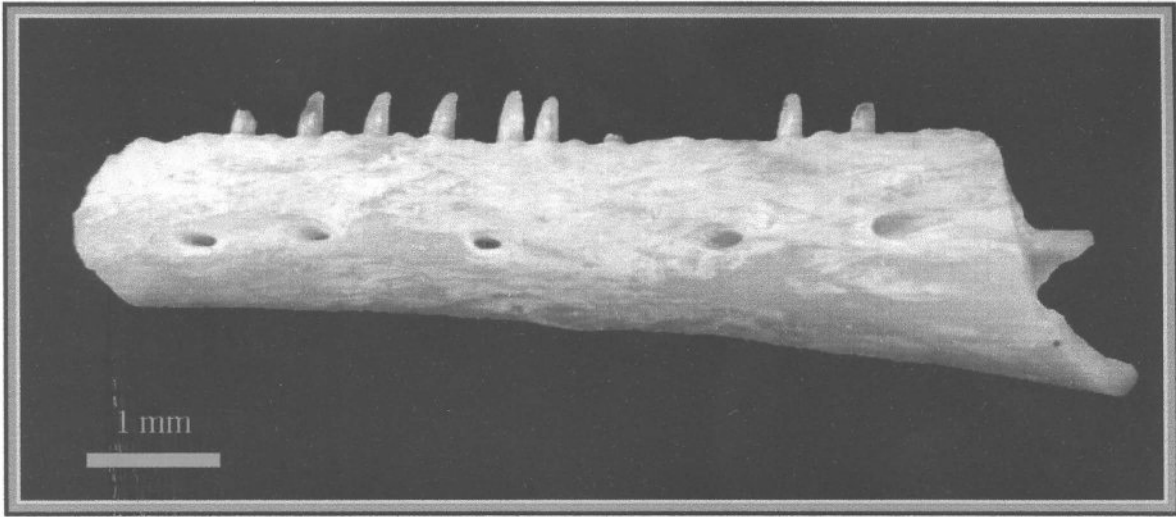


FIGURA 10



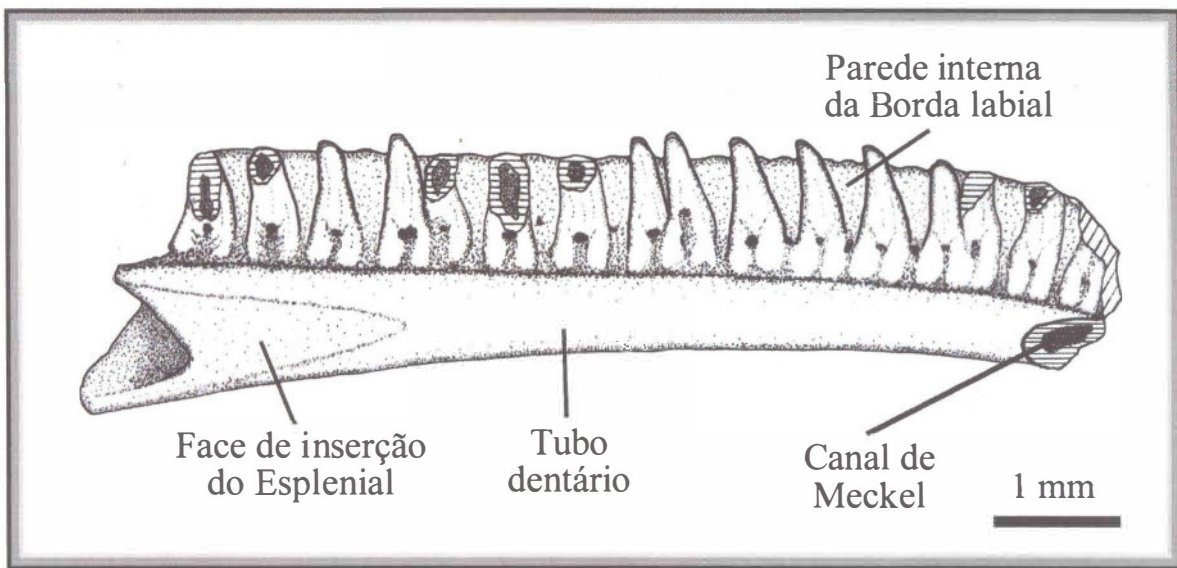
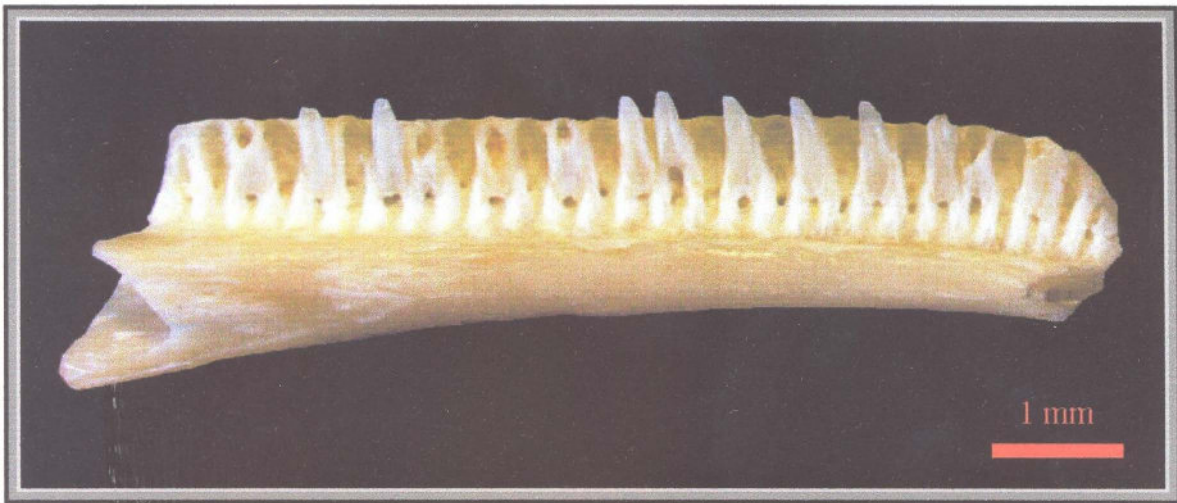
Táxon 1 (*Iguania incertae sedis*)  
DGM 666-R – Vista lingual do pós-dentário

FIGURA 11



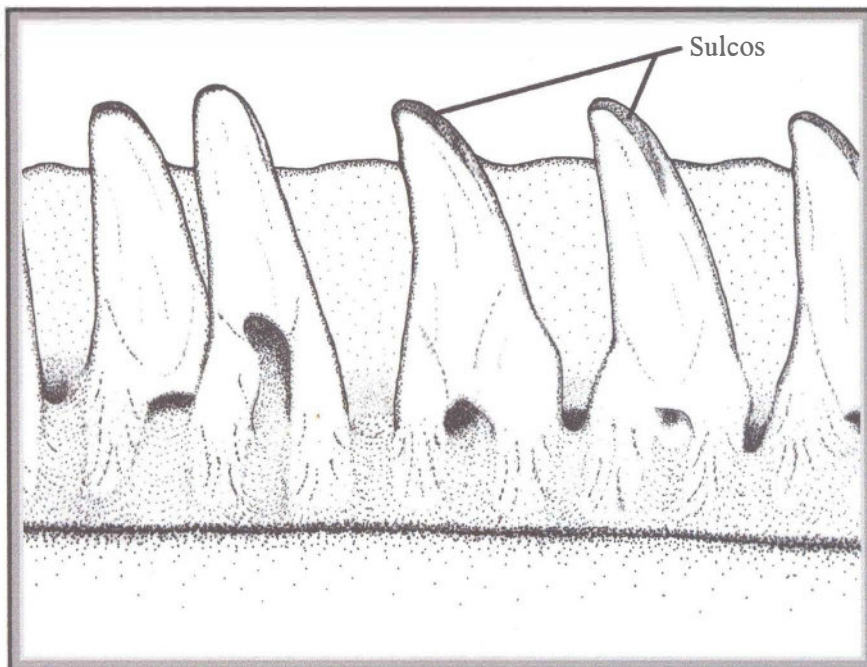
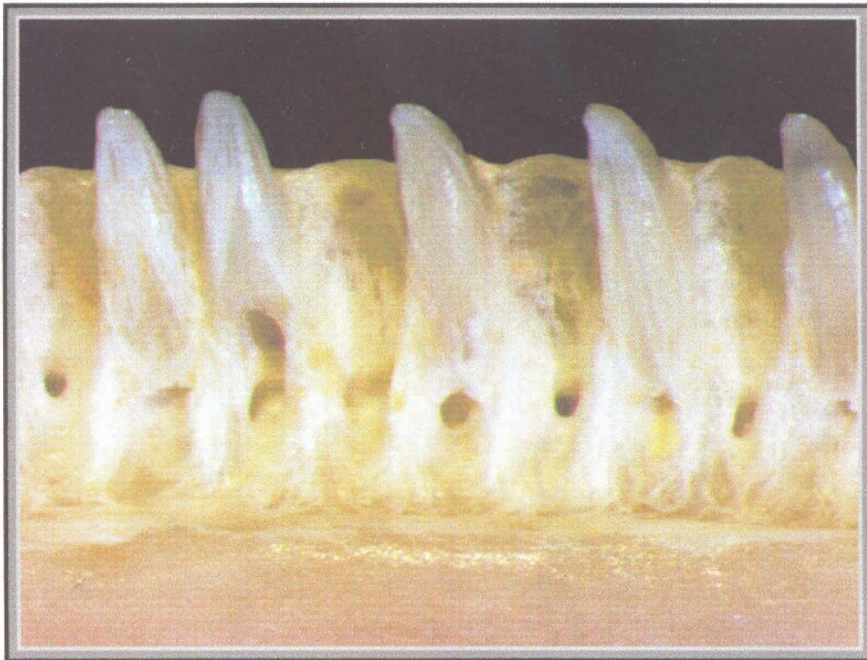
**Táxon 2 (Gekkonidae)**  
DGM 619-R – Vista labial do dentário

FIGURA 12



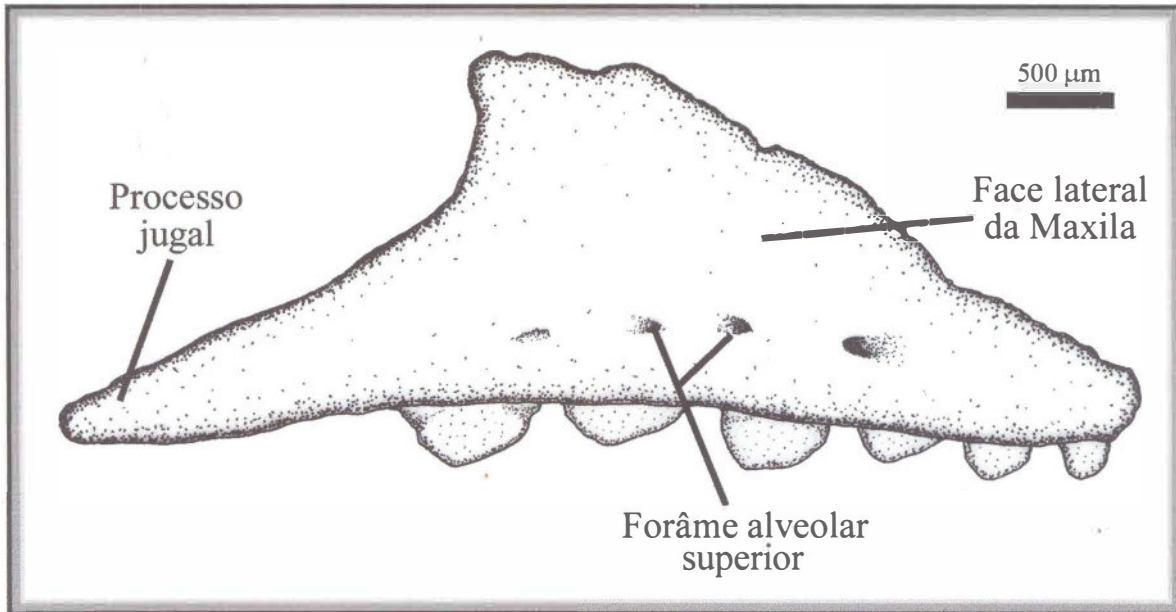
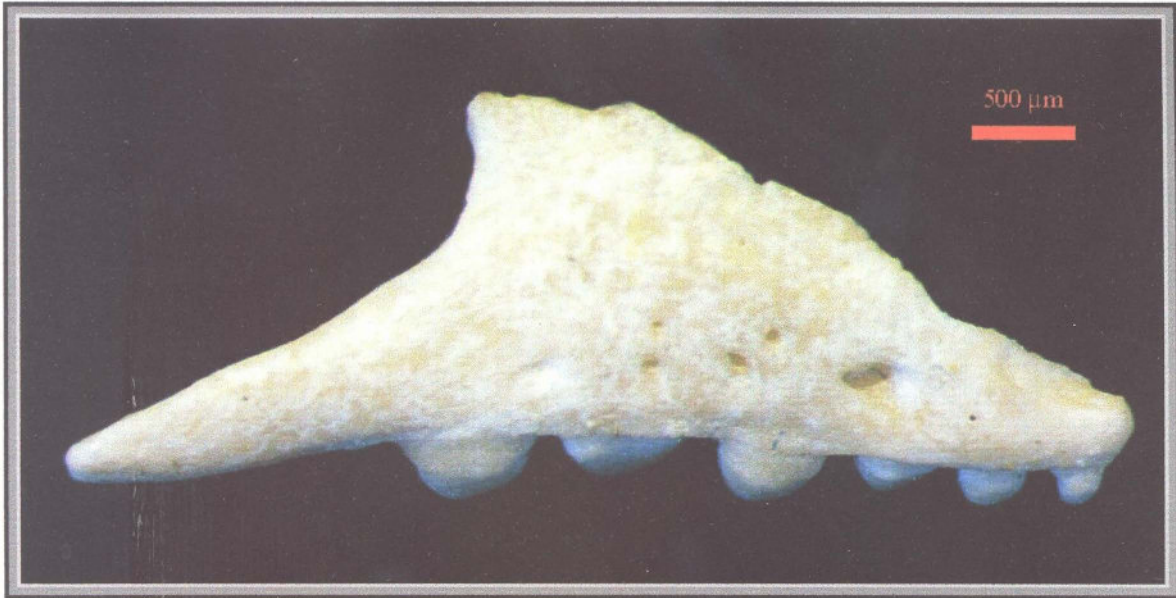
**Táxon 2 (Gekkonidae)**  
DGM 619-R – Vista lingual do dentário

**FIGURA 13**



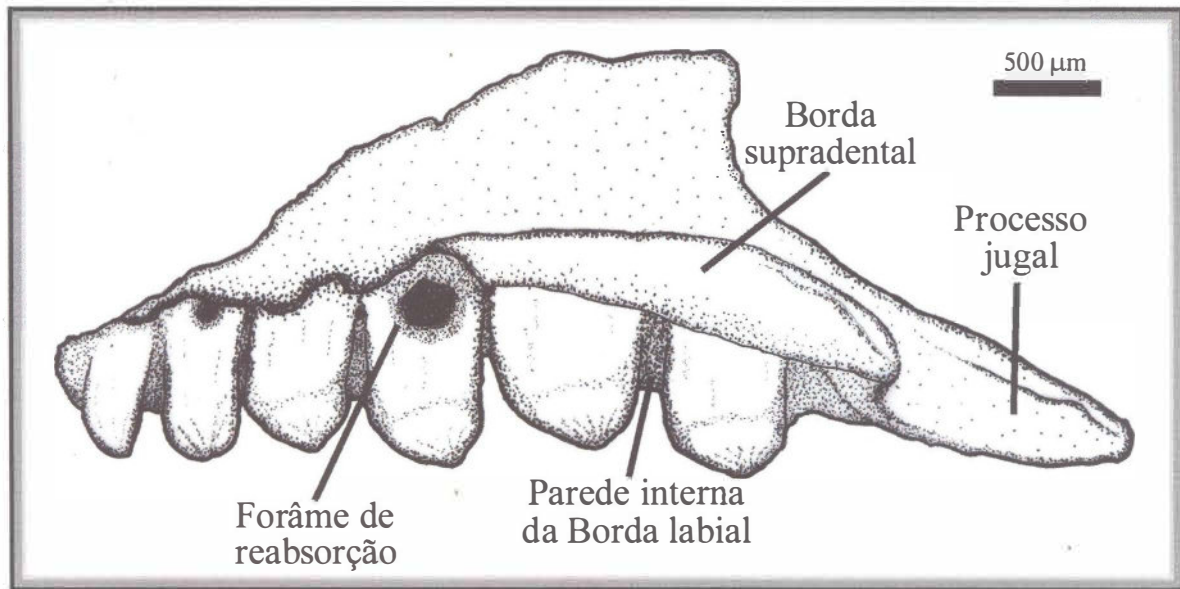
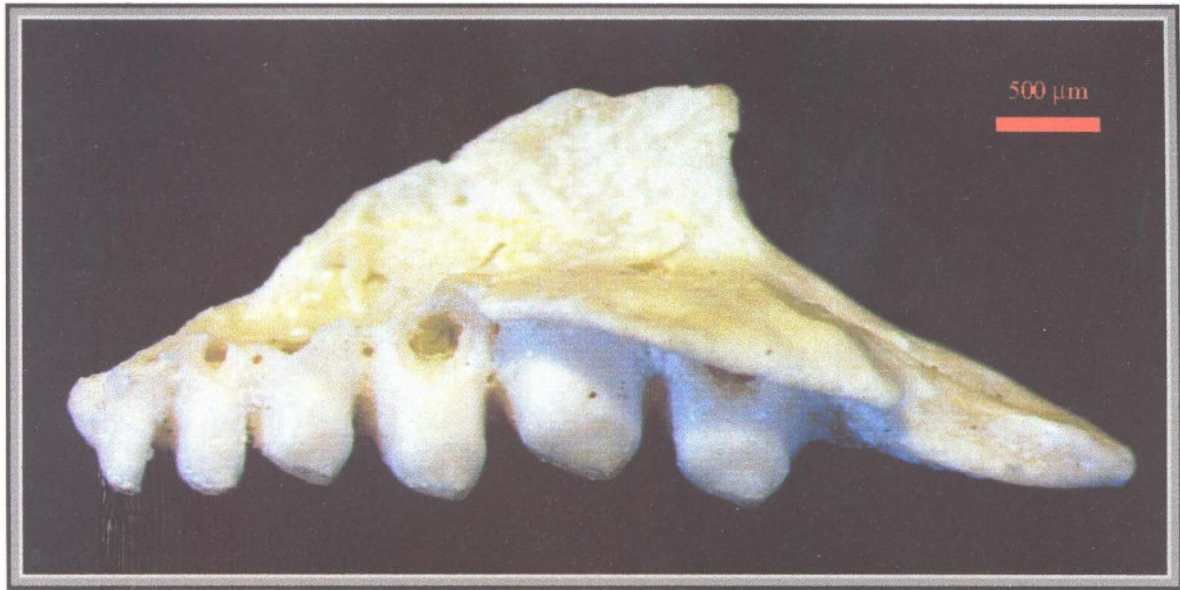
**Táxon 2 (Gekkonidae)**  
DGM 619-R – Detalhe do dente do dentário

FIGURA 14



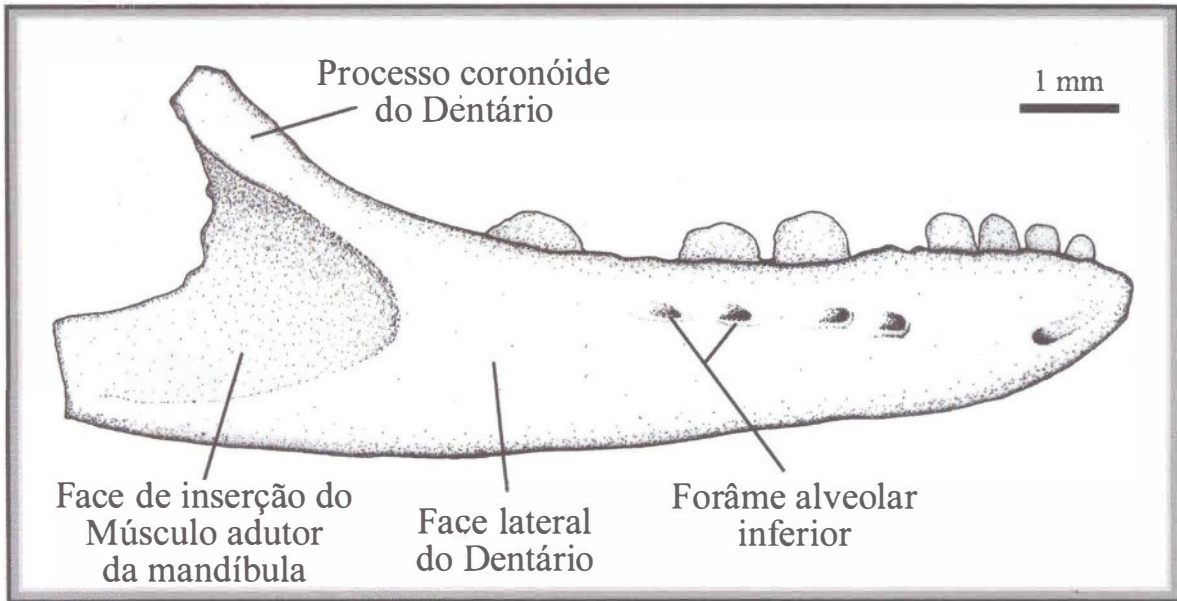
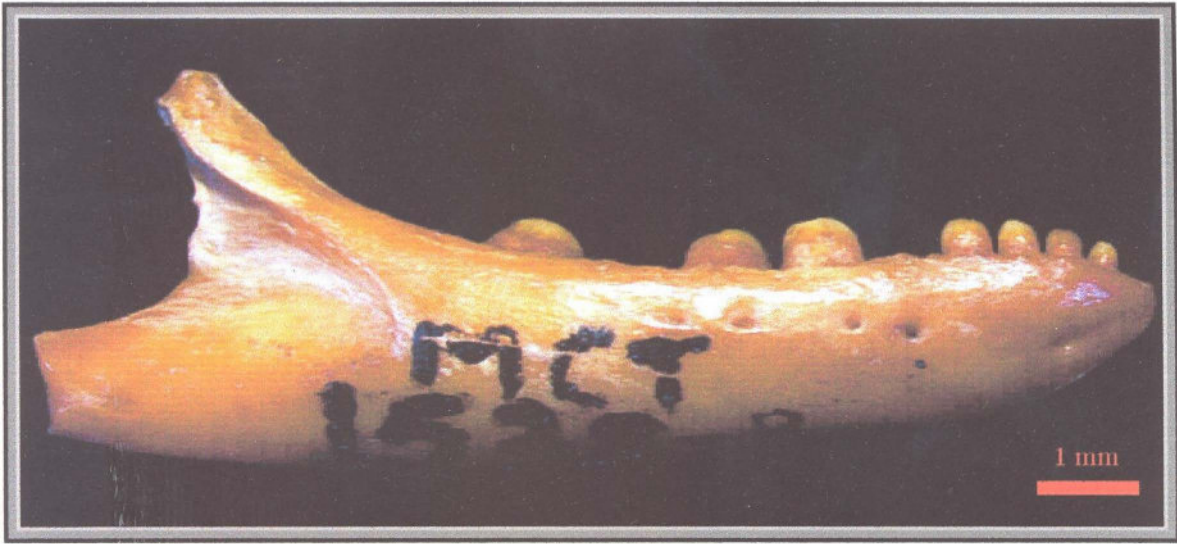
Táxon 3 (*Scincomorpha incertae sedis*)  
MN 6074-V – Vista labial da maxila

FIGURA 15



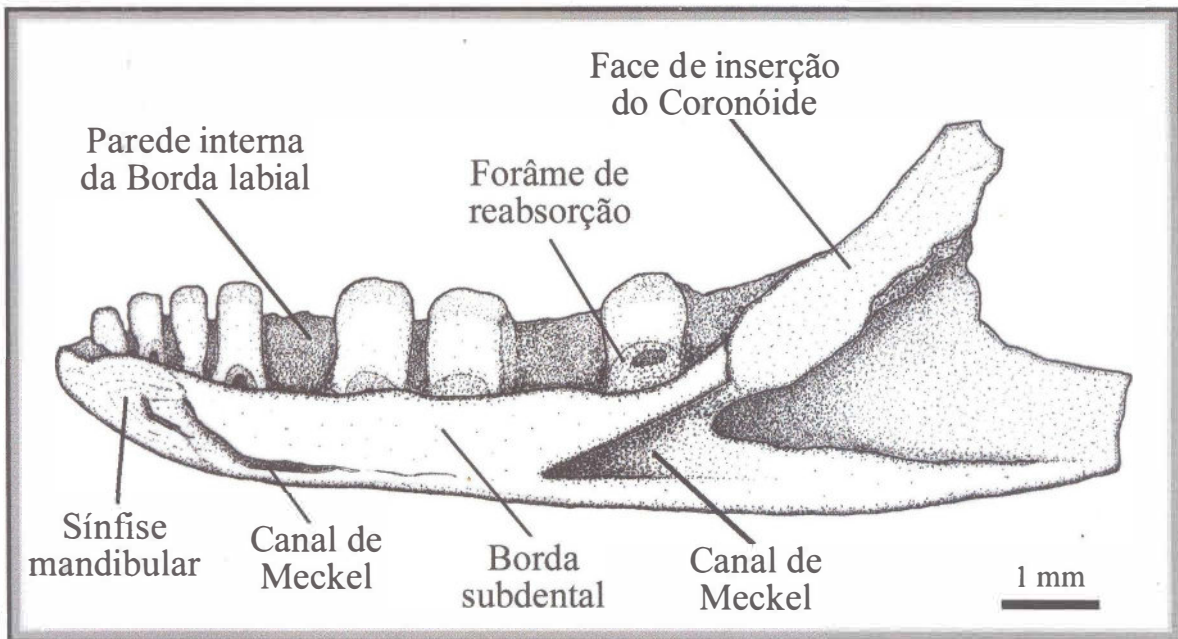
Táxon 3 (*Scincomorpha incertae sedis*)  
MN 6074-V – Vista lingual da maxila

FIGURA 16



Táxon 3 (*Scincomorpha incertae sedis*)  
MCT 1538-R – Vista labial do dentário

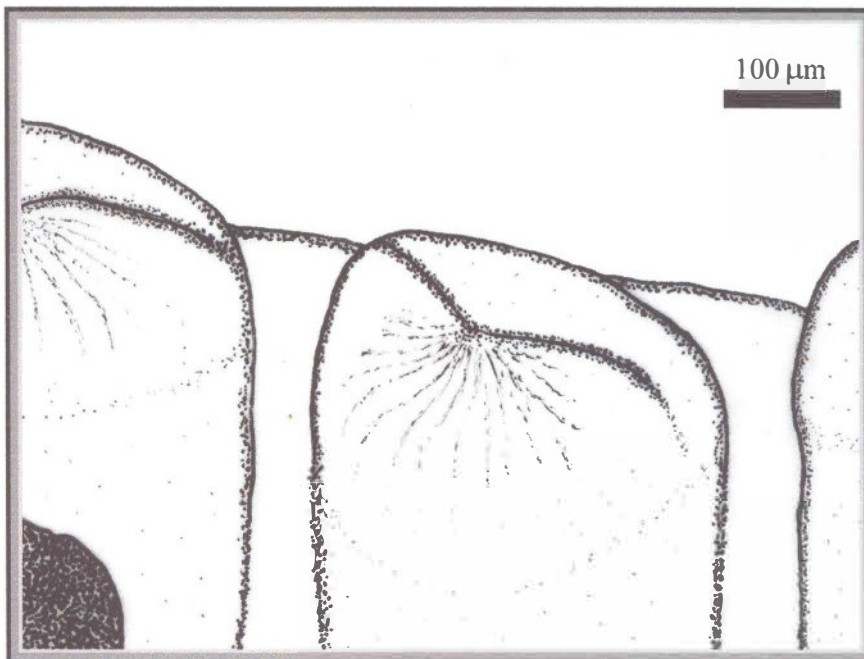
FIGURA 17



Táxon 3 (*Scincomorpha incertae sedis*)  
MCT 1538-R – Vista lingual do dentário

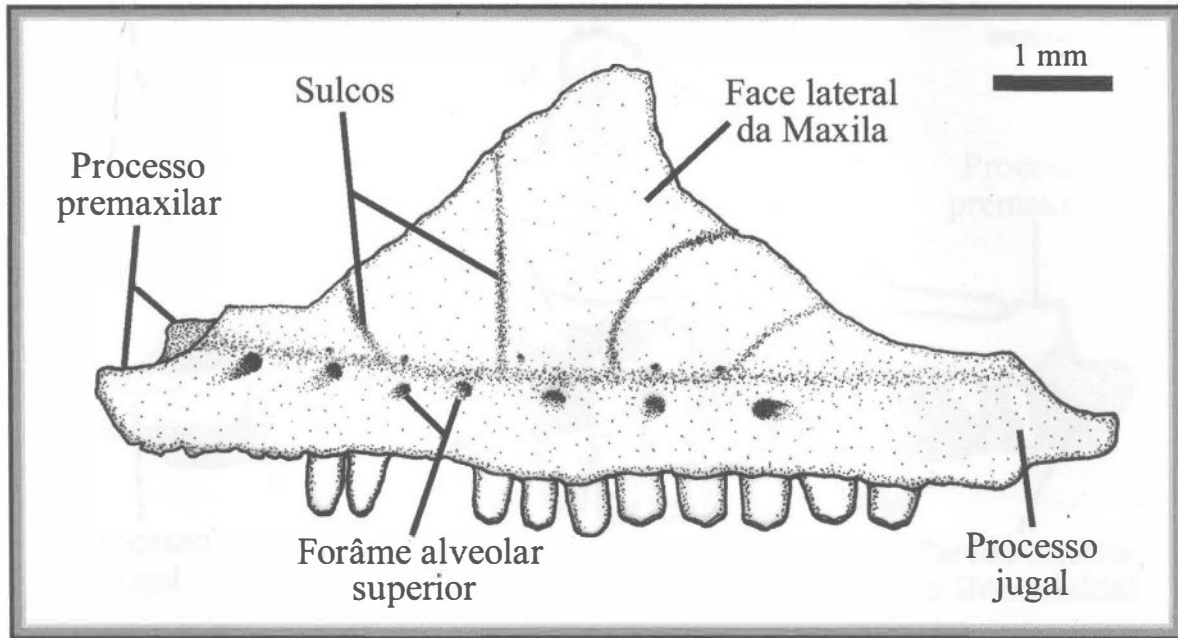
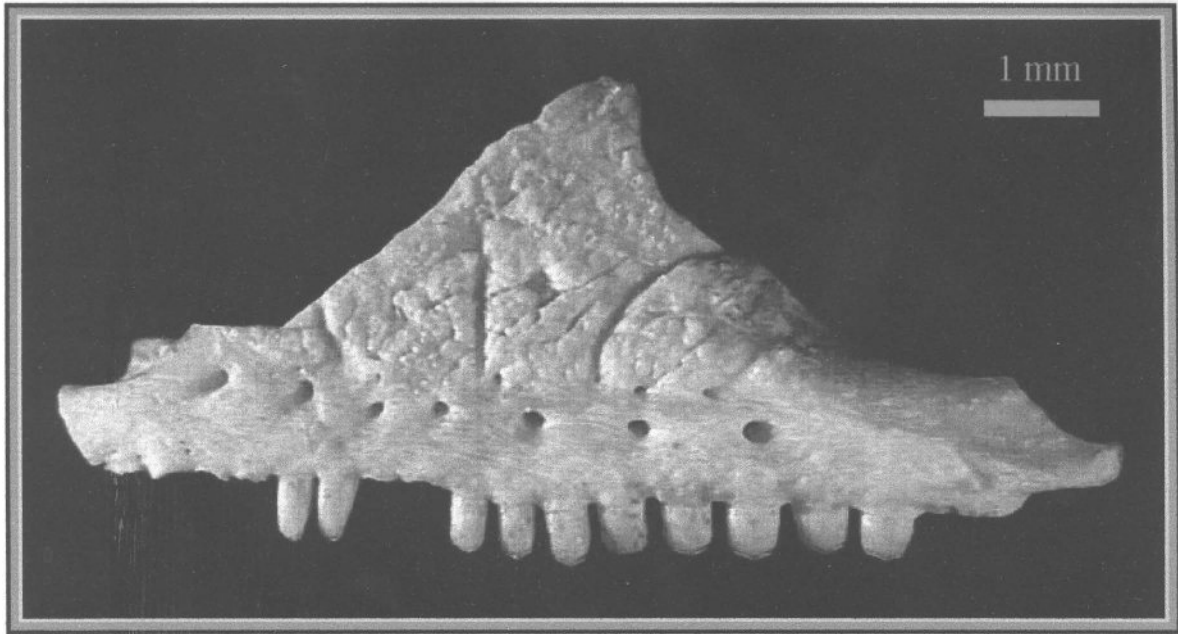


FIGURA 18



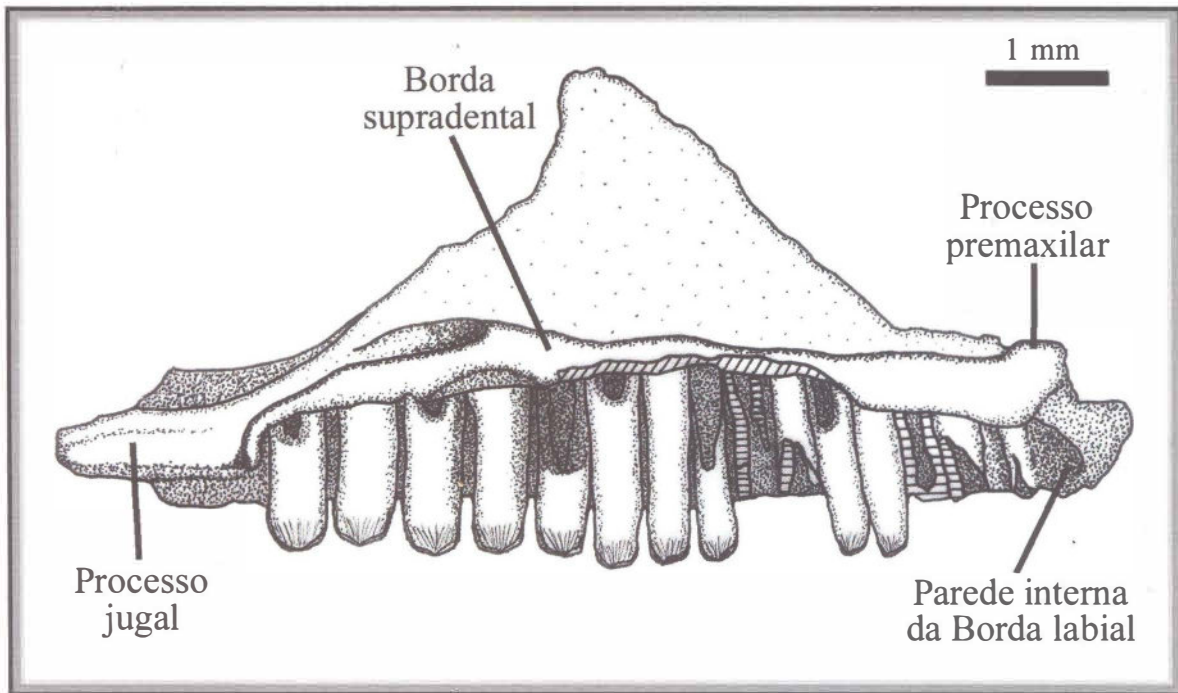
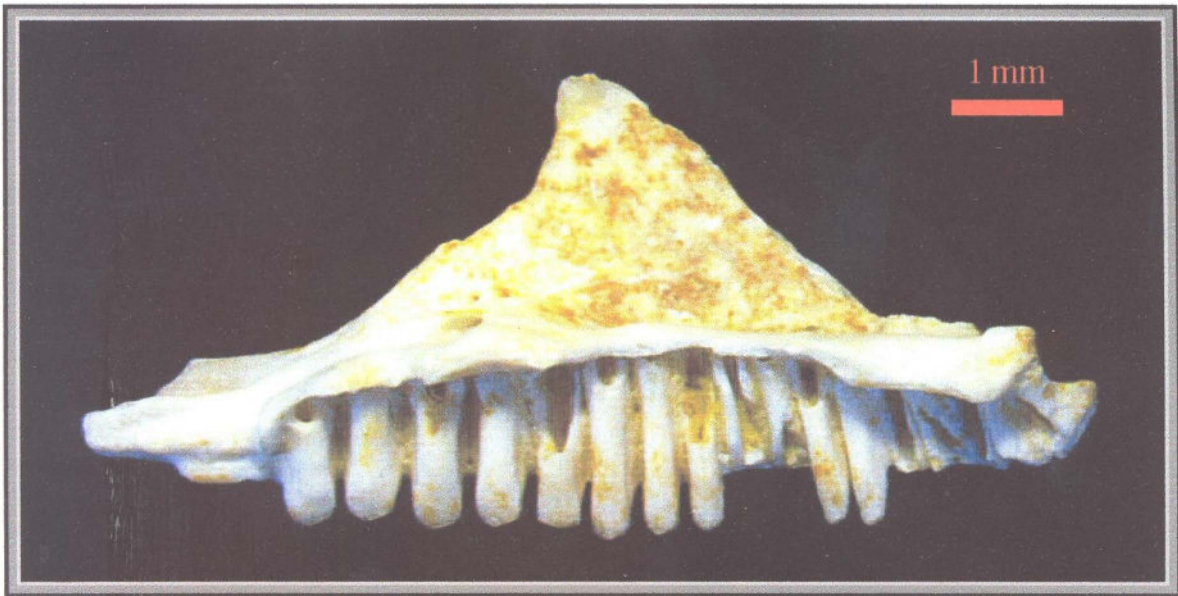
Táxon 3 (*Scincomorpha incertae sedis*)  
MN 6074-V – Detalhe do dente da maxila

FIGURA 19



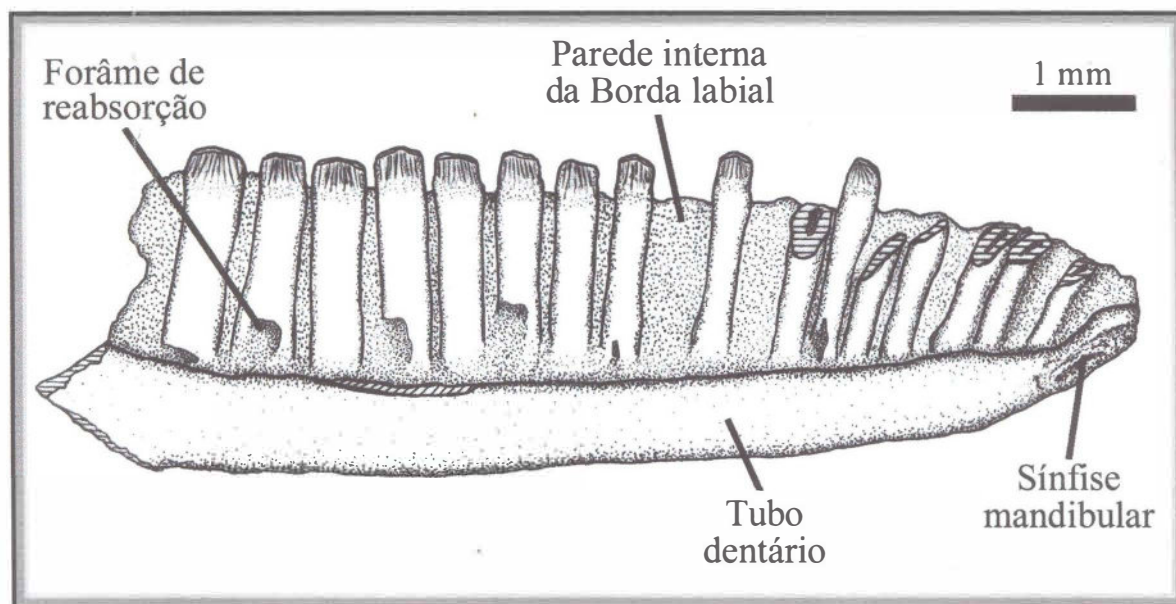
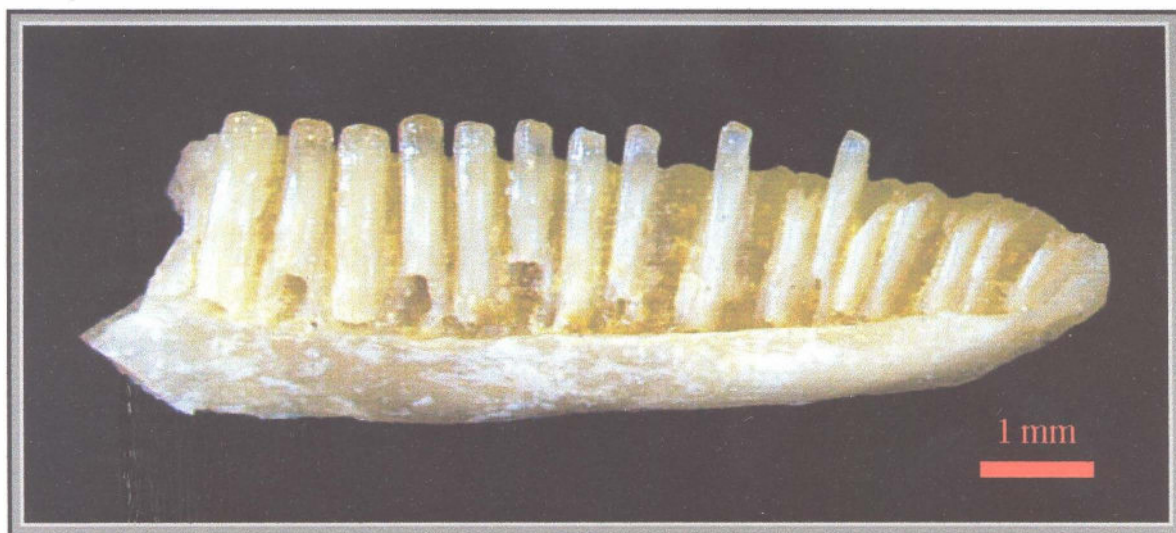
Táxon 4 (*Scincomorpha incertae sedis*)  
MN 6057-V – Vista labial da maxila

FIGURA 20



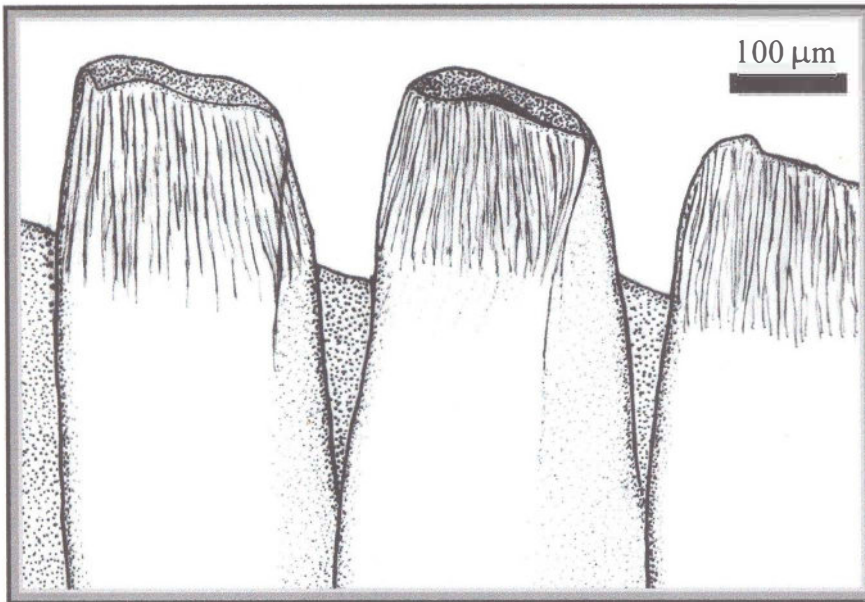
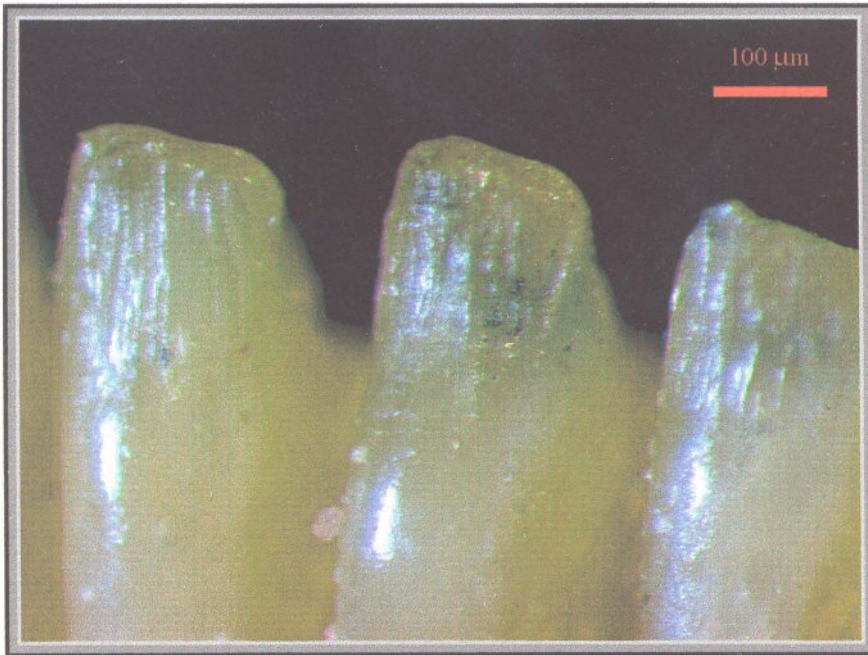
Táxon 4 (*Scinomorpha incertae sedis*)  
MN 6057-V – Vista lingual da maxila

FIGURA 21



Táxon 4 (*Scincomorpha incertae sedis*)  
MN 6053-V – Vista lingual do dentário

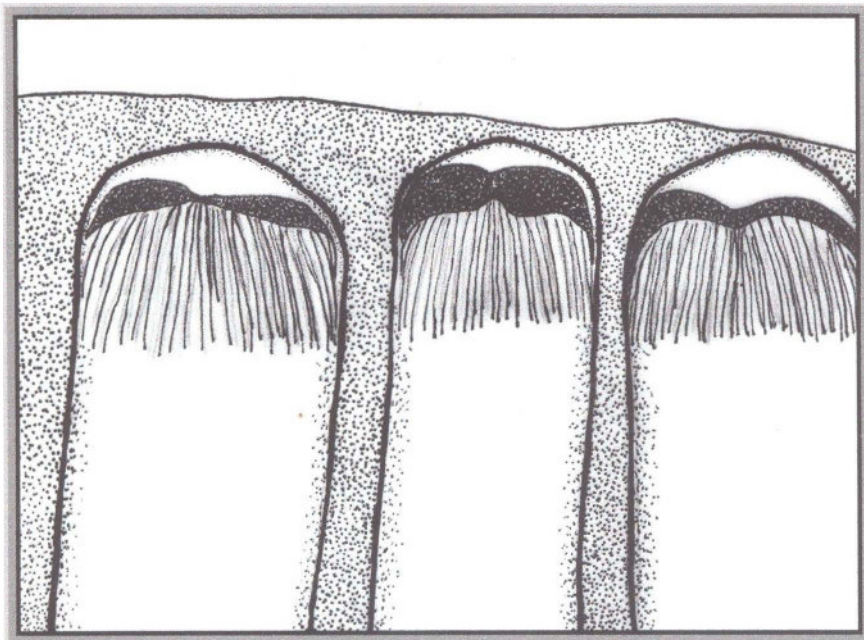
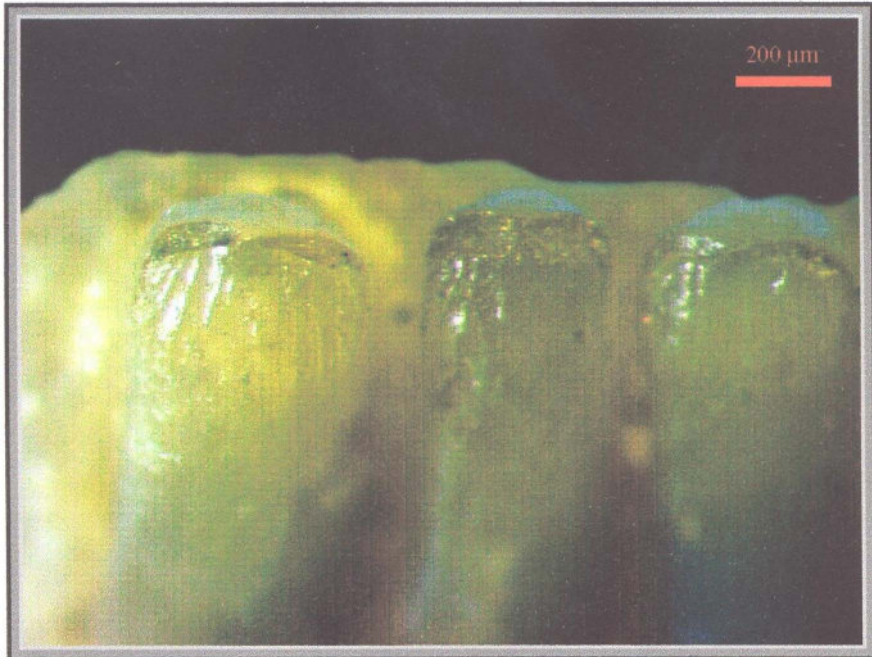
FIGURA 22



**Táxon 4 (*Scincomorpha incertae sedis*)**

MN 6053-V – Detalhe das estriações na face lingual da coroa dos dentes do dentário

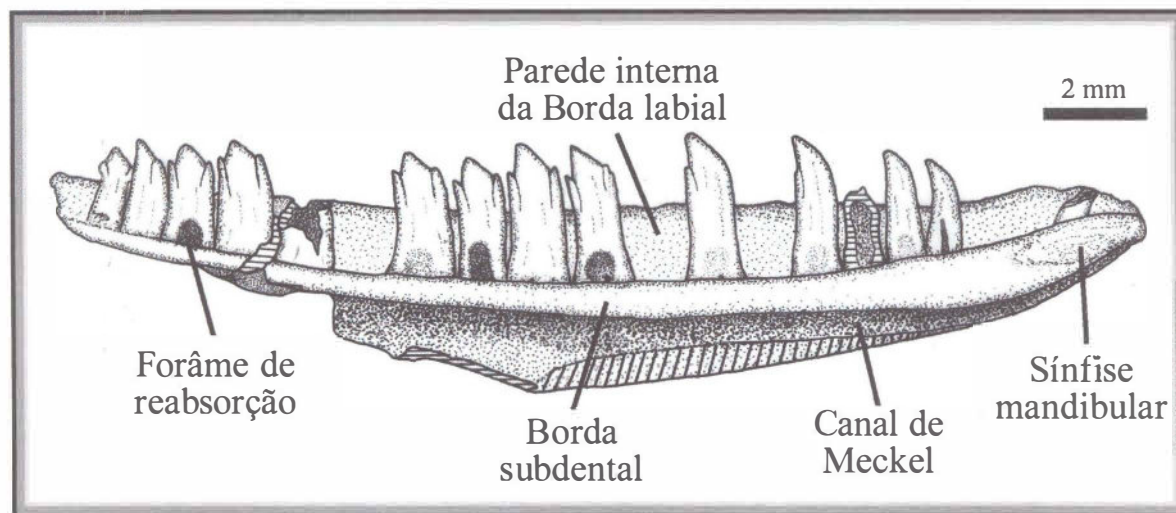
FIGURA 23



Táxon 4 (*Scincomorpha incertae sedis*)

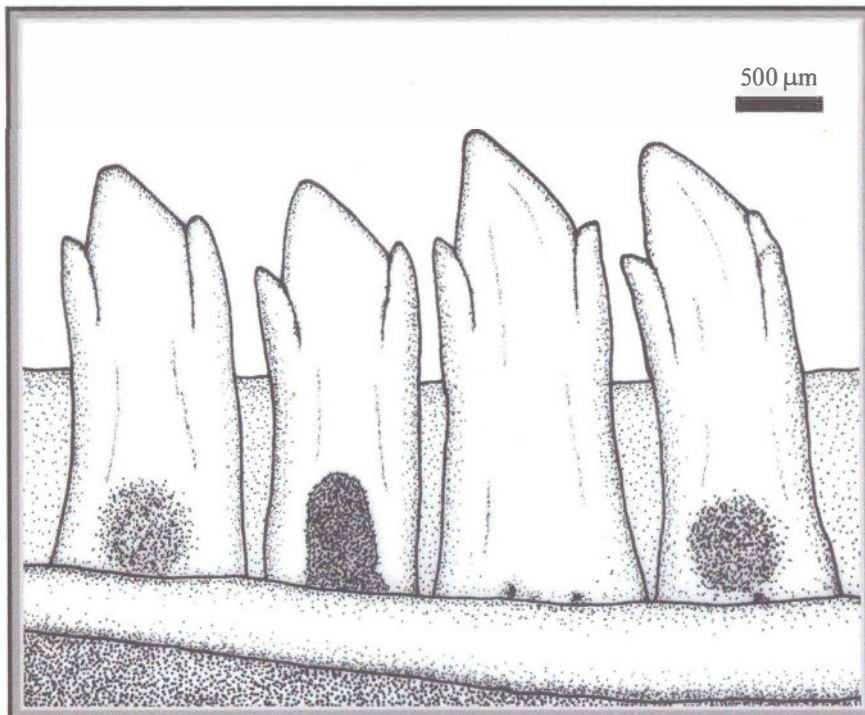
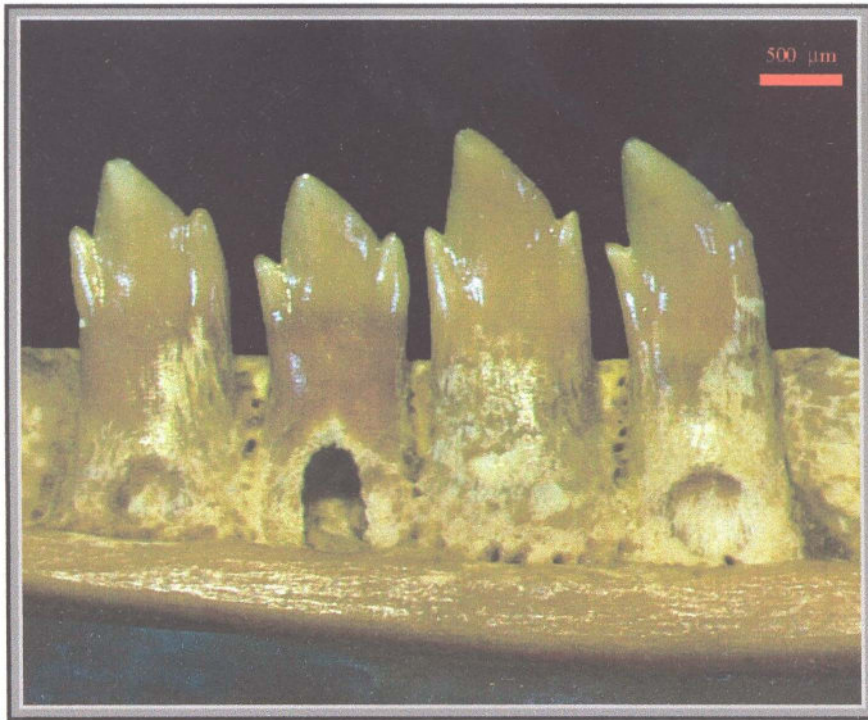
MN 6053-V – Detalhe dos sulcos no ápice da coroa dos dentes do dentário

FIGURA 24



**Táxon 5 (Teiidae)**  
DGM 606-R – Vista lingual do dentário

**FIGURA 25**

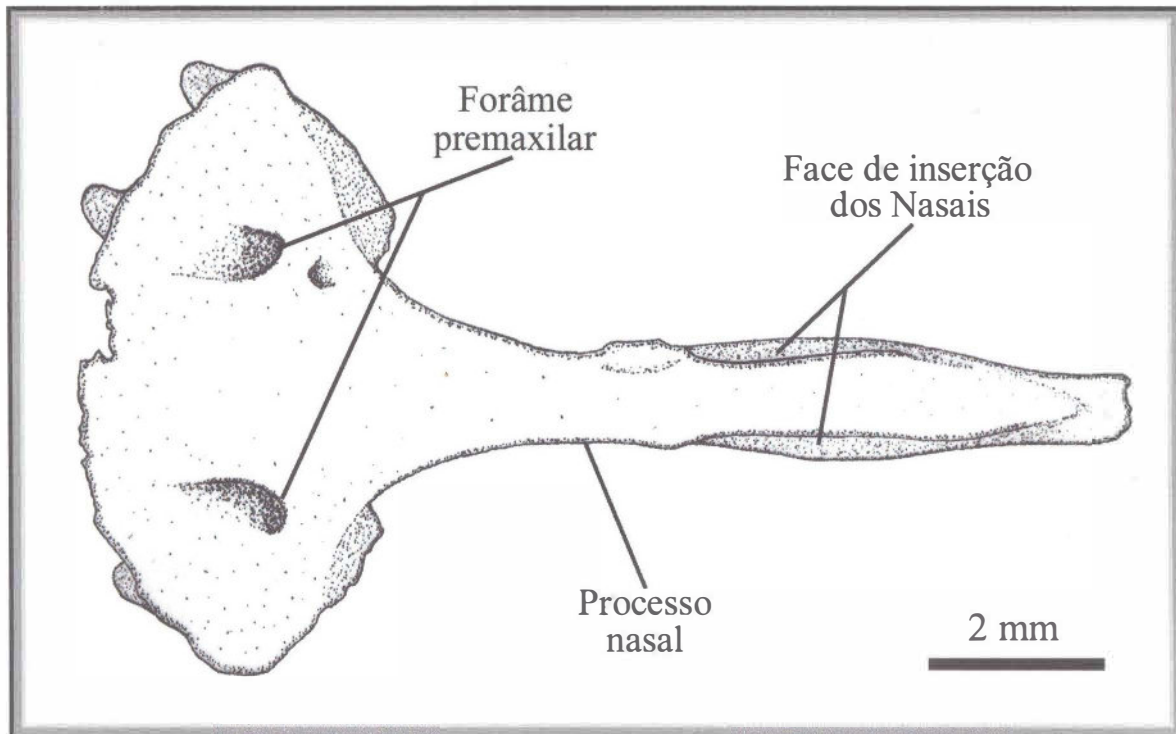
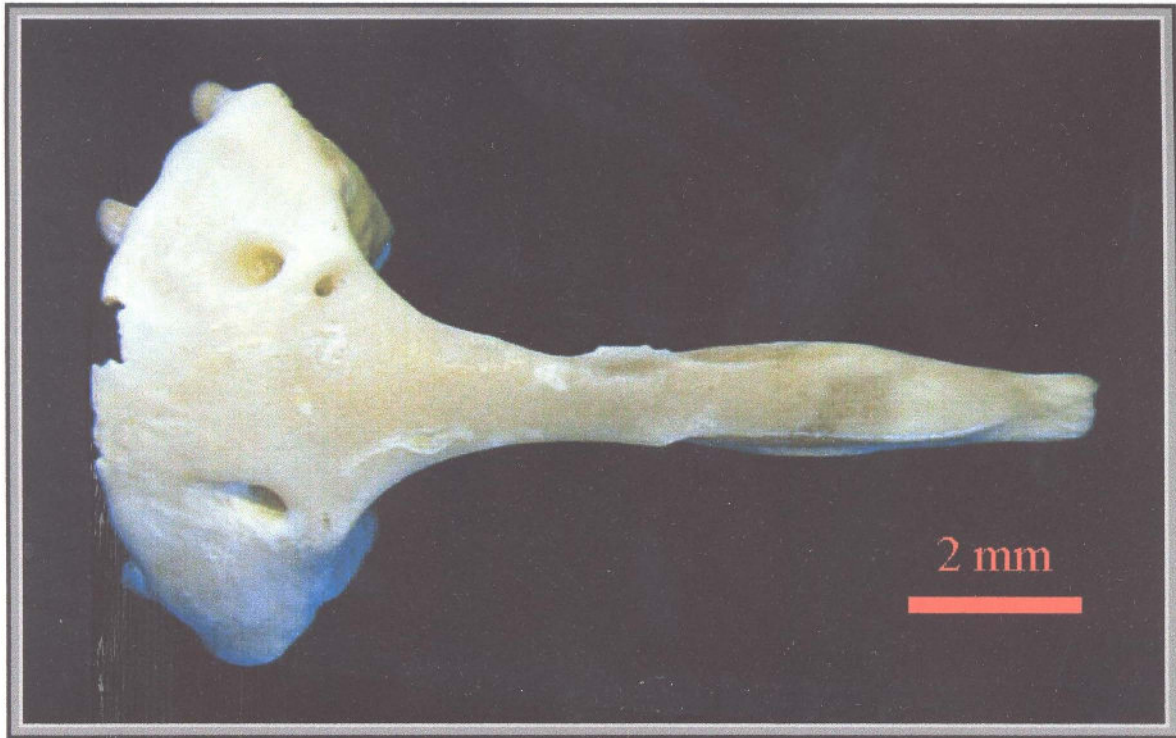


**Táxon 5 (Teiidae)**

DGM 606-R – Detalhe dos dentes da porção média do dentário

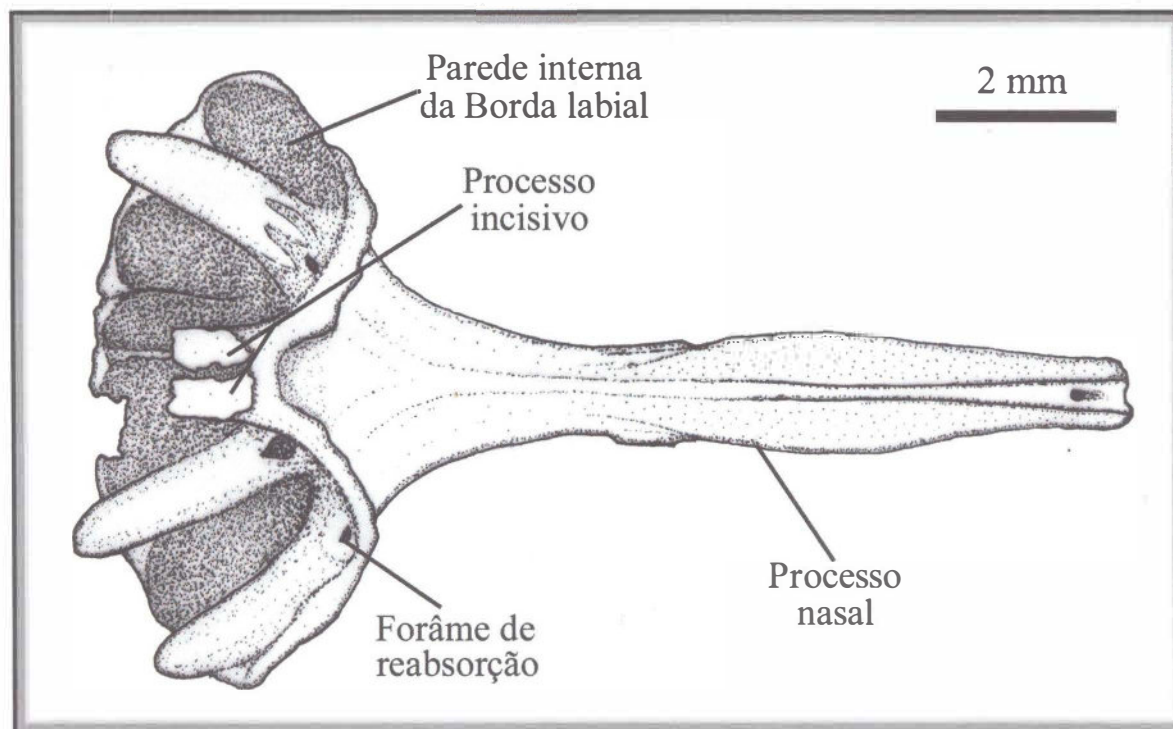


FIGURA 26



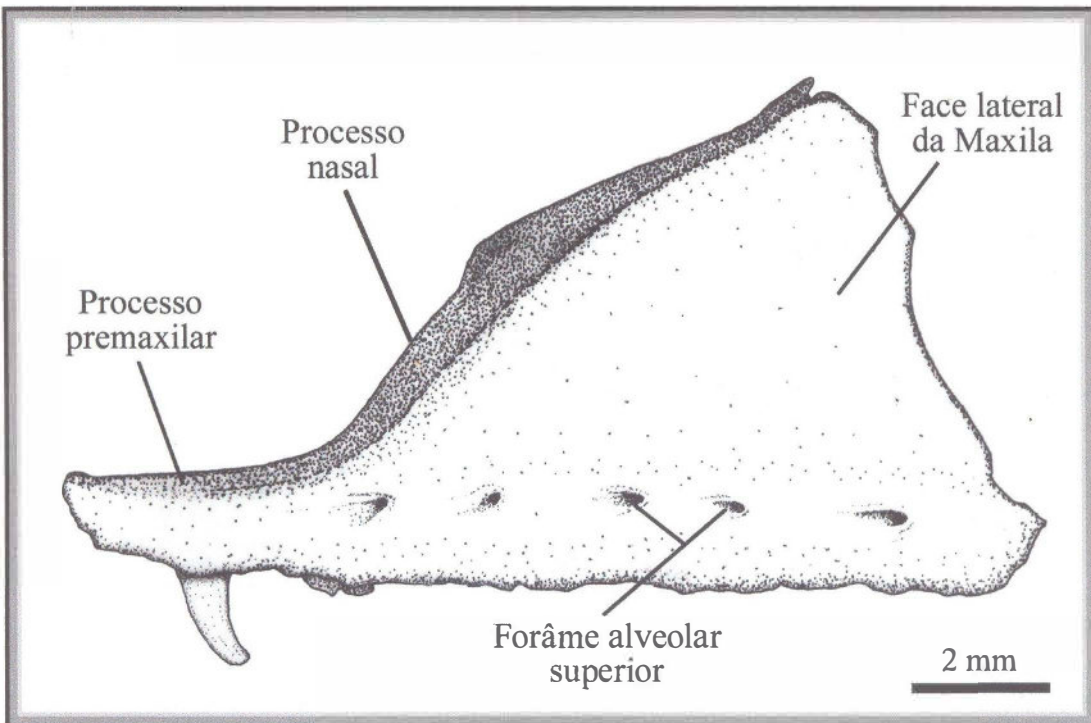
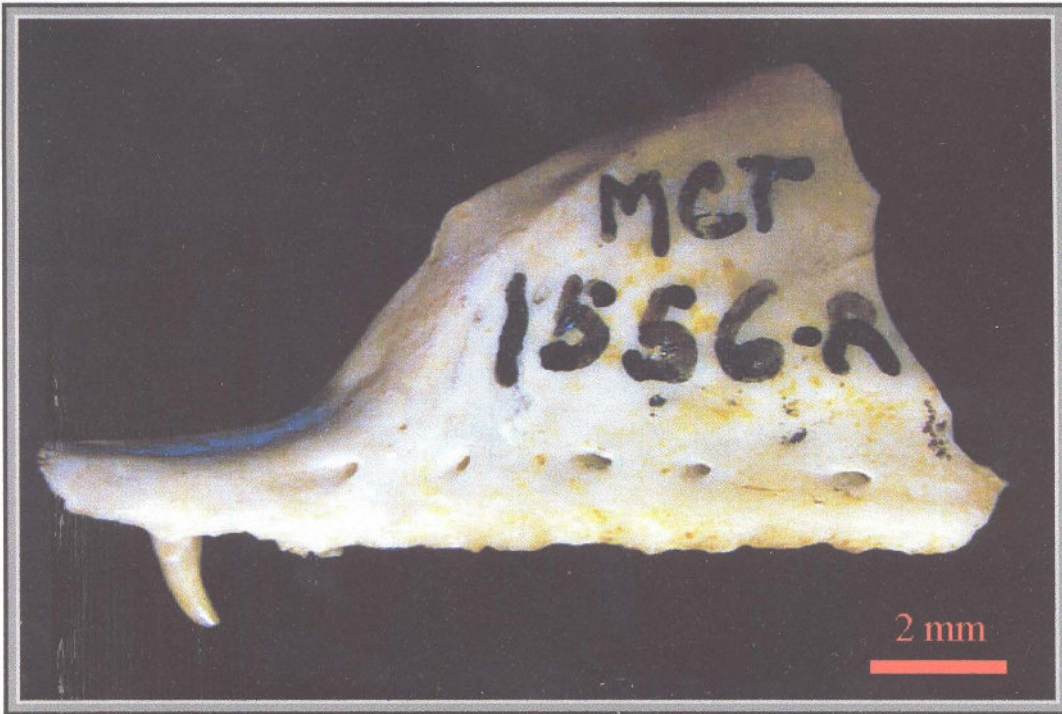
Táxon 6 (*Anguimorpha incertae sedis*)  
MN 6061-V – Vista dorsal da premaxila

FIGURA 27



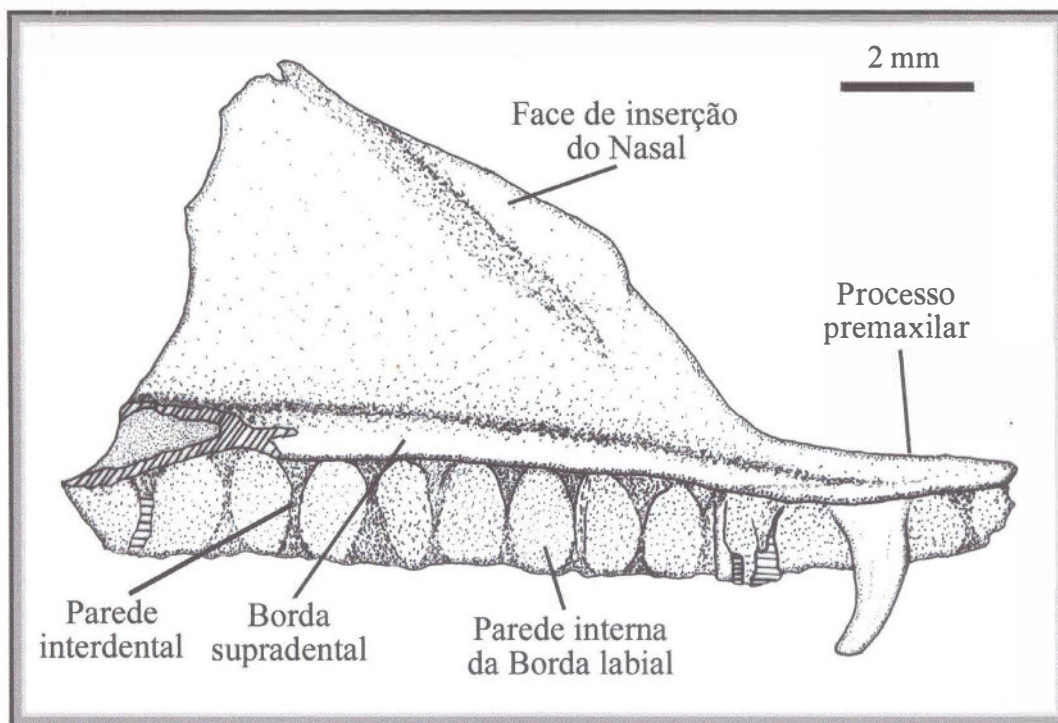
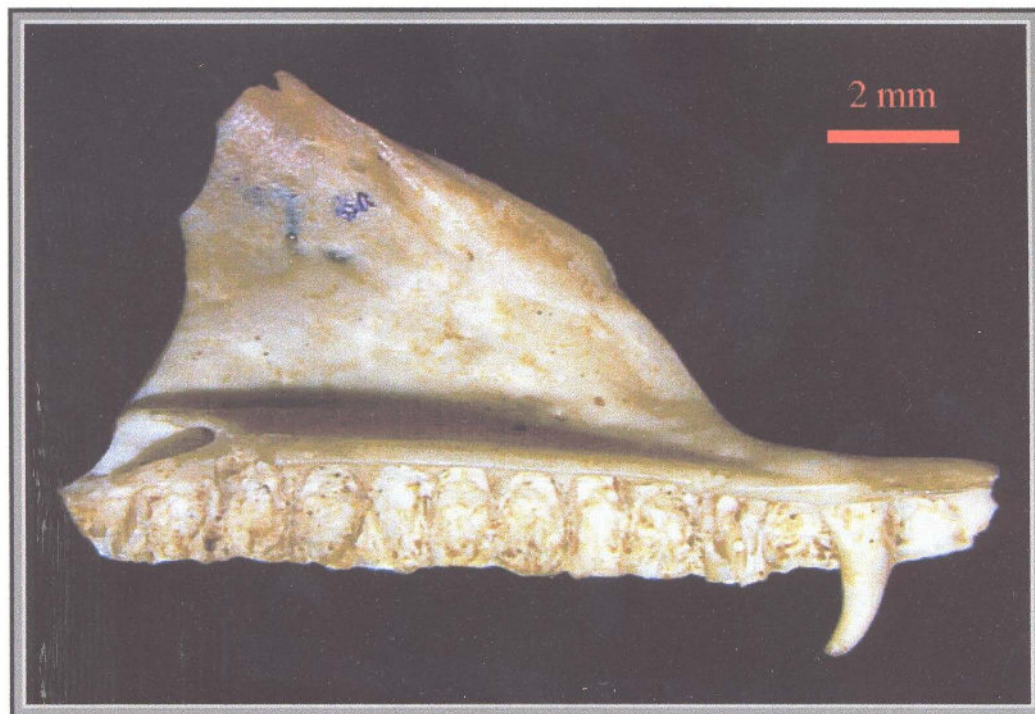
Táxon 6 (*Anguimorpha incertae sedis*)  
MN 6061-V – Vista ventral da premaxila

FIGURA 28



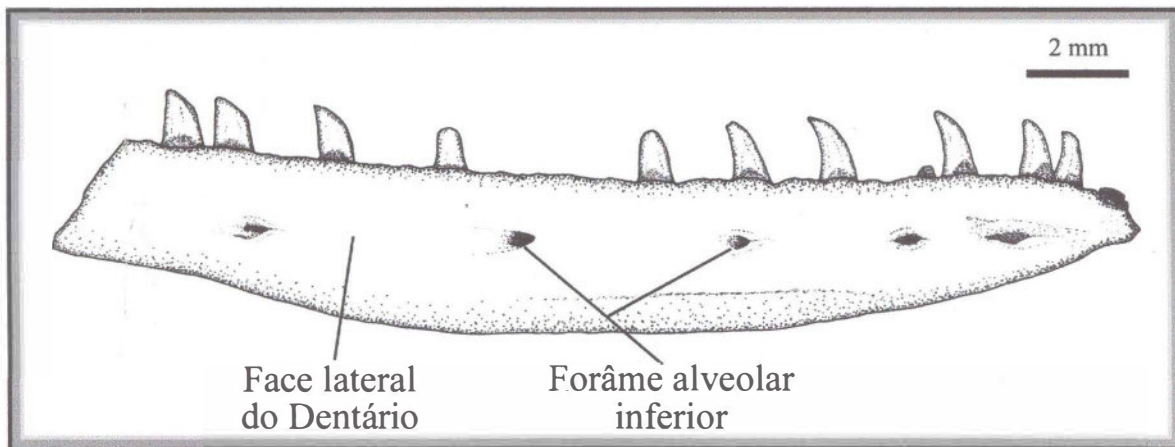
Táxon 6 (*Anguimorpha incertae sedis*)  
MCT 1556-R – Vista labial da maxila

FIGURA 29



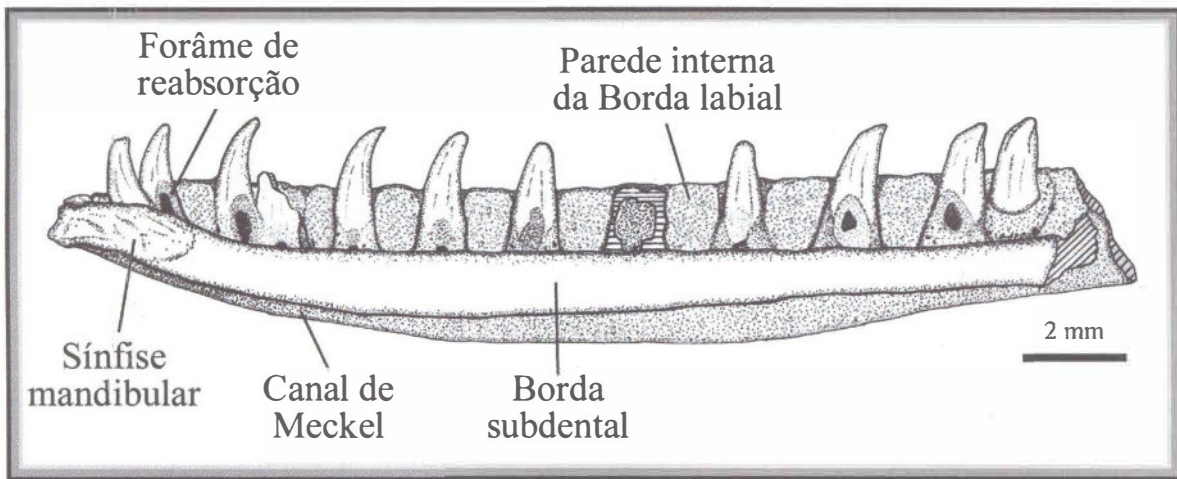
Táxon 6 (*Anguimorpha incertae sedis*)  
MCT 1556-R – Vista lingual da maxila

FIGURA 30



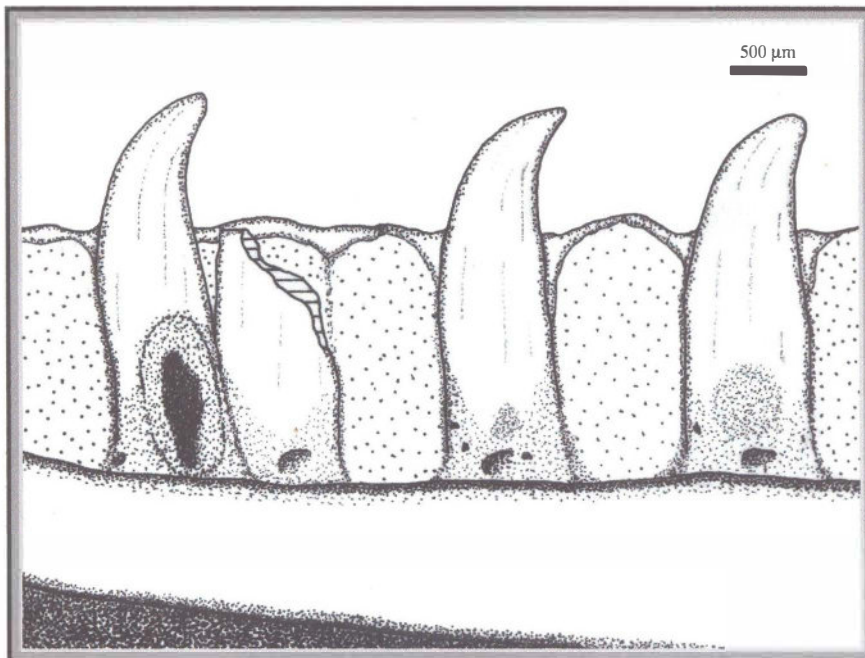
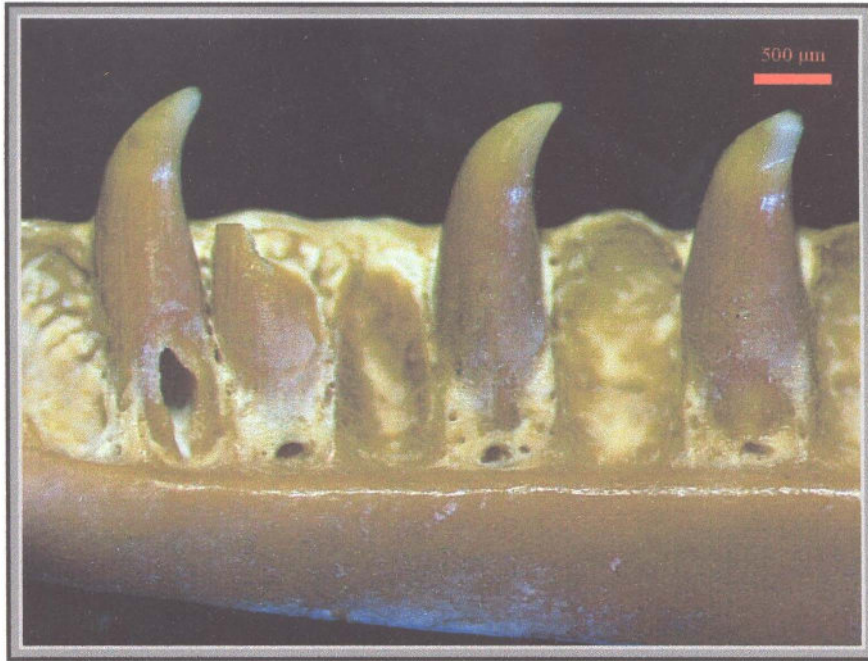
Táxon 6 (*Anguimorpha incertae sedis*)  
MCT 1551-R – Vista labial do dentário

FIGURA 31



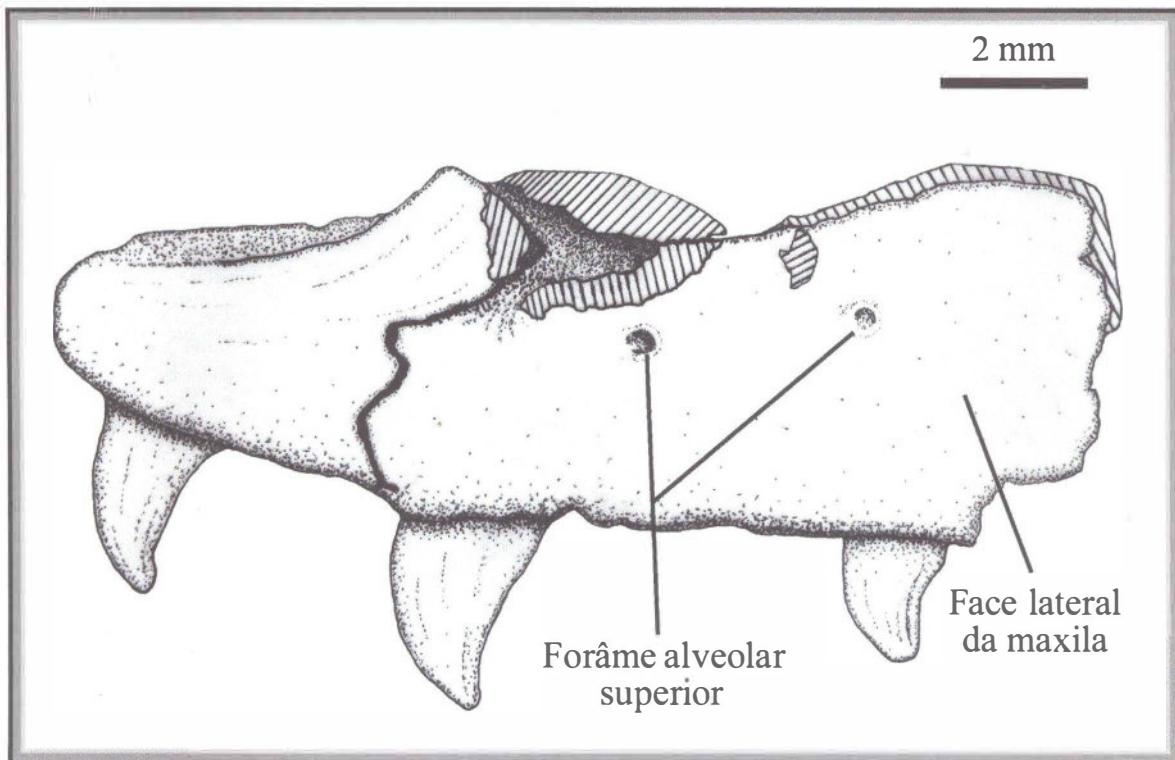
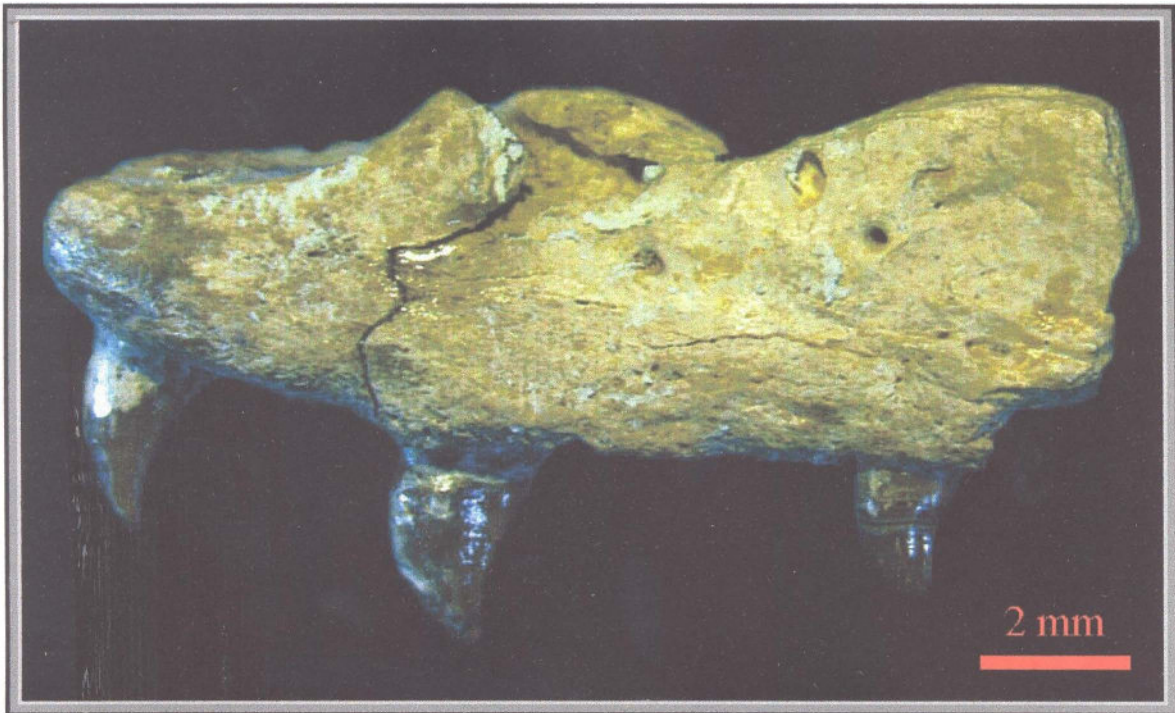
Táxon 6 (*Anguimorpha incertae sedis*)  
MCT 1551-R – Vista lingual do dentário

FIGURA 32



**Táxon 6 (*Anguimorpha incertae sedis*)**  
MCT 1551-R – Detalhe dos dentes anteriores do dentário

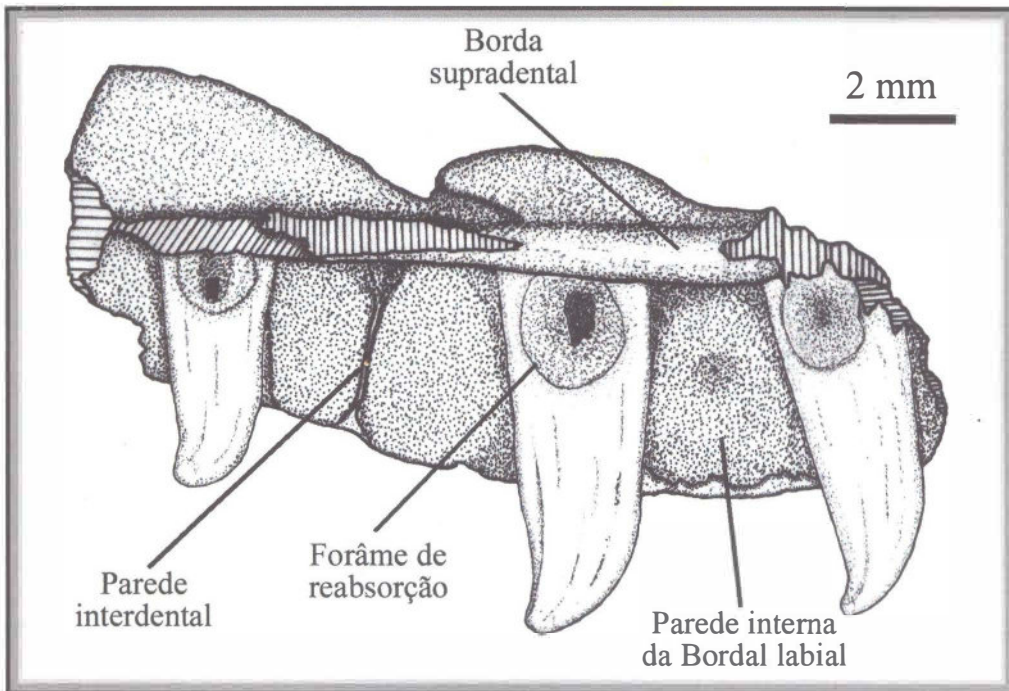
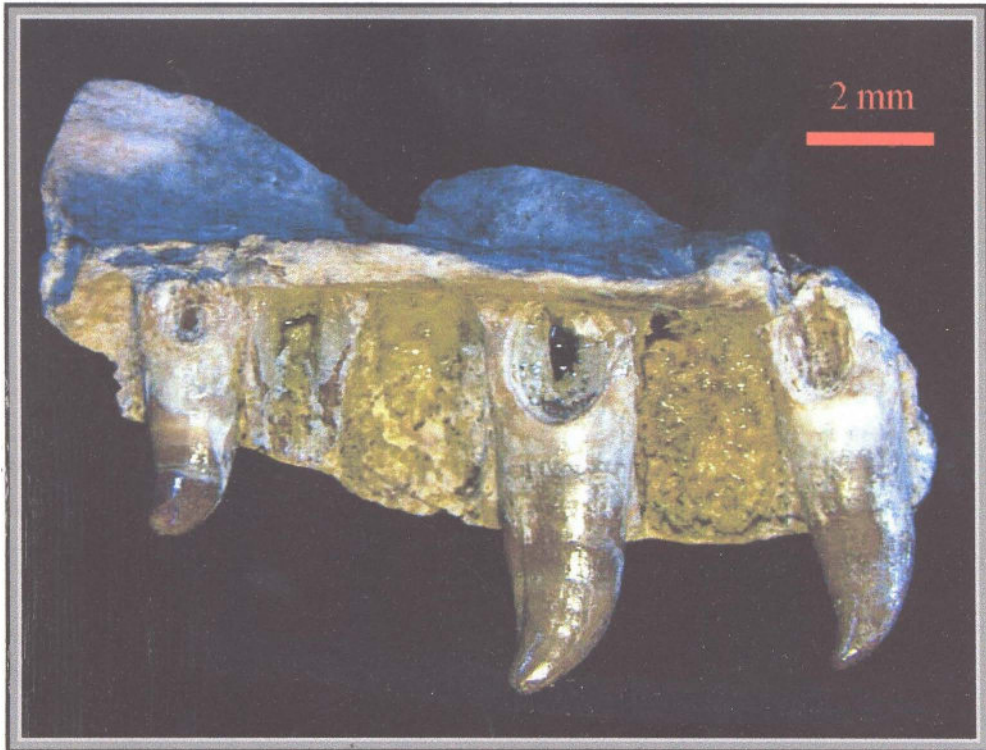
FIGURA 33



Táxon 7 (*Anguimorpha incertae sedis*)  
DGM 618-R – Vista labial da maxila

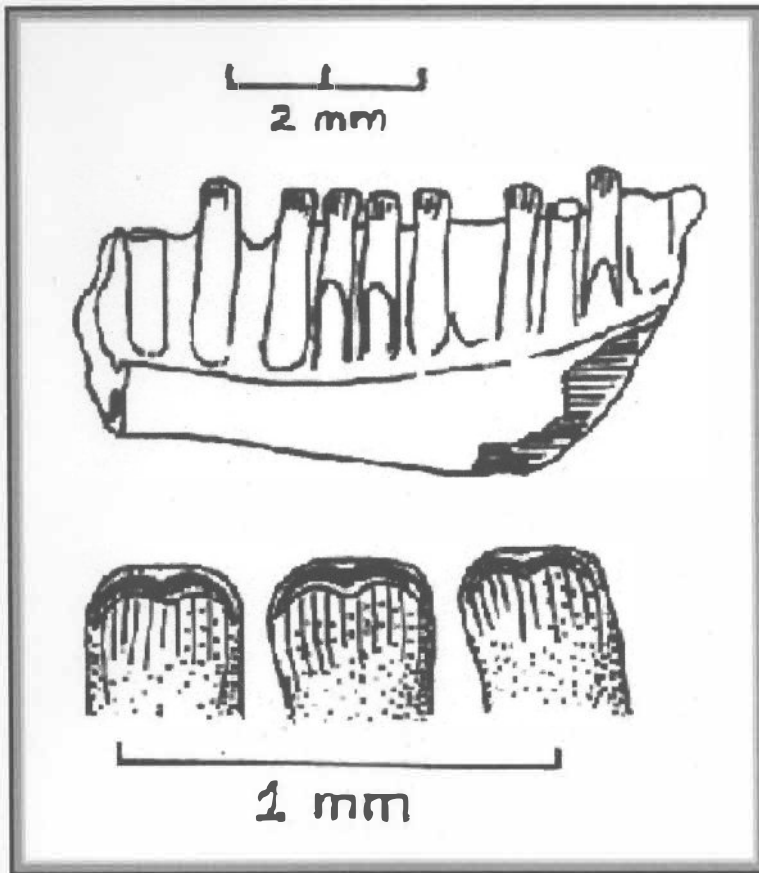


FIGURA 34



Táxon 7 (*Anguimorpha incertae sedis*)  
DGM 618-R – Vista lingual da maxila

FIGURA 35



UCMP 113228 – *Paracontogenys estesi* – Holótipo (dentário) e detalhe da coroa dos dentes (de Estes, 1983a, p. 110)