

Arquivos de Zoologia

Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo

Volume 41(1):1-96, 2010

www.mz.usp.br/publicacoes
www.revistasusp.sibi.usp.br

ISSN impresso: 0066-7870
ISSN on-line: 2176-7793

LEVANTAMENTO, IDENTIFICAÇÃO E DESCRIÇÃO DA FAUNA DE SQUAMATA DO QUATERNÁRIO BRASILEIRO (LEPIDOSAURIA)

TATIANA CAMOLEZ^{1,2}
HUSSAM ZAHER^{1,3}

ABSTRACT

The present work represents the first extensive survey of the squamate fauna from caves and archaeological sites in Brazil. More than 1530 cranial and post-cranial pieces of Squamata are analyzed from 14 cave localities in Brazil. Twenty-three taxa are identified at the generic and specific levels, namely: Eunectes murinus, Eunectes sp., Boa constrictor, Corallus cf. hortulanus, Epicrates cenchria, Mastigodryas cf. bifossatus, Chironius sp., Pseustes cf. sulphureus, Tantilla sp., Helicops gr. leopardinus, cf. Philodryas, Bothrops sp., Crotalus durissus, Micrurus corallinus, Micrurus sp., Ameiva ameiva, Cnemidophorus ocellifer, Tupinambis sp., cf. Enyalius, Polychrus sp., Tropidurus sp., Diploglossus cf. fasciatus, and Leposternon sp. We provide detailed morphological descriptions of both cranial and post-cranial elements, and establish a range of diagnostic osteological features from the anatomical pieces analyzed, which, despite the subtleties of many of these features, will aid in identifying genera and species of living Squamata. Furthermore, some elements belonging to the archaeological sites exhibit burn traces and cut marks that human predation on squamates during the Late Quaternary in Central Brazil.

KEYWORDS: Squamata; Quaternary; Anatomy; Systematics.

INTRODUÇÃO

O registro fóssil de Squamata, apesar de escasso e muitas vezes fragmentário e pouco informativo (Estes, 1983), tem uma extensa abrangência temporal, ocorrendo desde o Jurássico Médio até o presente (Evans, 1993; Benton, 1997). As formas do Jurássico já aparecem diversificadas, o que indica que os primeiros eventos cladogenéticos do grupo ocorreram ainda mais cedo, pelo menos no Triássico Superior ou Jurássico Inferior (Evans, 1993). As serpentes surgem

pela primeira vez no Cretáceo Inferior (Rage, 1987) enquanto que o clado Amphisbaenia aparece somente no Paleoceno e Eoceno (Benton, 1997). No caso específico do Brasil, apesar de suas dimensões continentais e do enorme número de bacias sedimentares e de terrenos cársticos, o registro de Squamata fóssil ainda é muito escasso. Em geral, esses registros são fragmentários e pouco diagnósticos e os materiais são muito delicados e de difícil preparação.

Estes (1983) fornece uma revisão extensa dos fósseis de lagartos conhecidos até então, onde cita para

1. Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo, Caixa Postal 42.494, 04218-970, São Paulo, SP, Brasil. E-mail:

2. E-mail: taticamolez@yahoo.com.br.

3. E-mail: hzaher@usp.br.

o Brasil apenas a presença de *Pristiguana brasiliensis*, um Iguania indeterminado proveniente do Cretáceo Superior da Bacia Bauru no Estado de Minas Gerais (Estes & Price, 1970), e de espécimes ainda não descritos de Iguanidae (*sensu* Estes, 1983), Gekkonidae e Teiidae do Paleoceno Superior da Bacia de São José de Itaboraí no Estado do Rio de Janeiro. Após esse trabalho, foram registradas duas espécies de lagartos do Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe, *Tijubina ponteii* (Bonfim & Marques, 1997) e *Olindalacerta brasiliensis* (Evans & Yabumoto, 1998), um esquamado indeterminado do Cretáceo Superior da Bacia Bauru (Candeiro *et al.*, 2009) e exemplares de Anguimorpha na Bacia de São José de Itaboraí (Estes, 1983; Carvalho, 2001; Carvalho *et al.*, 2000). No caso das serpentes, há registros em apenas três localidades: um Anilioidea do Cretáceo Superior da Bacia Bauru, Estado de São Paulo (Zaher *et al.*, 2003), uma rica fauna de serpentes compreendendo as famílias Madtsoiidae, Aniliidae e Boidae do Paleoceno Superior da Bacia de São José de Itaboraí, no Estado do Rio de Janeiro (Albino, 1990; Rage, 1998, 2001) e uma serpente não determinada da Bacia de Taubaté, Estado de São Paulo (Capilla, 1994).

Em especial, a fauna de Squamata do Quaternário do Brasil, ainda é muito pouco estudada (Hsiou, 2007). Essa fauna tem grande relevância para o estudo das modalidades cíclicas de flutuação das espécies, ao permitir comparações com a diversidade atual. Outro fato de grande relevância é que os pequenos vertebrados são, potencialmente, os melhores bioindicadores de mudanças paleoclimáticas devido às diversas e refinadas associações ecológicas que estabelecem com seus habitats, resultando em condições de endemismo (Salles *et al.*, 1999). Essas associações, portanto, poderão exercer um papel importante na detecção de domínios morfoclimáticos do Quaternário do Brasil.

Os principais depósitos fossilíferos do Quaternário brasileiro encontram-se em cavernas. As cavernas destacam-se por serem áreas de grande interesse paleontológico, já que geralmente representam verdadeiras armadilhas naturais, além de servirem de abrigo para muitas espécies de animais (Salles *et al.*, 1999). Vários desses depósitos são conhecidos desde o século XIX graças ao trabalho do pesquisador dinamarquês Peter W. Lund que veio ao Brasil no ano de 1833 e dedicou grande parte de sua vida ao estudo dos vertebrados fósseis das grutas da região de Lagoa Santa, Minas Gerais (Lund, 1840).

As principais áreas cársticas brasileiras encontram-se inseridas em rochas carbonáticas (como calcários e dolomitos), havendo algumas desenvolvidas

em rochas quartzíticas e areníticas (Auler *et al.*, 2001). Segundo Karmann (1994), os terrenos cársticos correspondem a cerca de 5 a 7% do território nacional (425.000-600.000 km²), sendo que as maiores regiões cársticas ocorrem no Brasil Central e pertencem aos Grupos Bambuí (Minas Gerais, Bahia e Goiás) e Una (Bahia). Outra região cárstica importante, tanto geológica quanto paleontologicamente, é o Grupo Açungui, situado na porção sul do Estado de São Paulo (Vale do Ribeira) e composto por rochas carbonáticas (Auler & Farrant, 1996).

Além das cavernas, o Brasil abriga outros depósitos quaternários importantes. Por exemplo, no Nordeste, são comuns os depósitos em depressões naturais preenchidas por sedimentos aluviais. Esses sedimentos são removidos pela população para converter a depressão em um sistema de represamento de água das chuvas, denominado cacimba ou caldeirão e, assim, os materiais fósseis são revelados (Vidal, 1946). No município de São José de Itaboraí (RJ), foram descobertos restos de megafauna pleistocênica em um cascalheiro próximo à falha que delimita a Bacia de Itaboraí (Price & Campos, 1970). Outra localidade importante é o depósito pleistocênico de Álvares Machado (SP), formado em uma depressão em arenito cretácico da Bacia Bauru (Couto, 1973). No Rio Grande do Sul, foram registrados materiais da megafauna pleistocênica em depósitos com características distintas: na abertura de poços (cacimbas e caldeirões), na margem de rios e fundo de arroios, durante a drenagem de banhados e lagoas, ou como resultado da ação dinâmica das ondas que transporta as ossadas, contidas em depósitos abaixo do nível do mar, para a zona da praia (Cunha, 1959, 1978).

Apesar do extenso número de depósitos quaternários brasileiros, o conhecimento acerca da diversidade de vertebrados terrestres do Quaternário se restringe principalmente à fauna de mamíferos (por exemplo, Cartelle, 1999; Cartelle & Abuhid, 1989; Cartelle & Bohórquez, 1982, 1985; Cartelle & de Iulii, 1995; Cartelle & Hartwig, 1996; Couto, 1942, 1973, 1978, 1979; Cunha, 1959; Czaplewski & Cartelle, 1998; de Iulii & Cartelle, 1993; Hartwig & Cartelle, 1996; Lessa *et al.*, 1998; Price & Campos, 1970; Salles *et al.*, 1999; Trajano & Ferrarezzi, 1994). Contrastando com a situação dos estudos de mamíferos, a pesquisa sobre a fauna de répteis quaternários do Brasil ainda é incipiente, com apenas três trabalhos tratando especificamente da fauna de Squamata brasileira (Gans & Montero, 1998; Camolez & Zaher, 2004; Camolez *et al.*, 2005). Os demais trabalhos correspondem apenas a simples citações de materiais encontrados em associação com mamíferos.

Esse fato deve-se, parcialmente, ao baixo número de coletas direcionadas para os micro-vertebrados. Entretanto, a pouca quantidade de estudos abordando a fauna quaternária de Squamata não se aplica a todos os países do Novo Mundo. Há diversas publicações sobre a herpetofauna pleistocênica da América do Norte e do Caribe, principalmente aquelas que ocorrem em depósitos de cavernas (Albino, 1996, 2005; Auffenberg, 1956, 1963; Etheridge, 1965a, 1965b; LaDuke, 1991; Pregill, 1981; Pregill *et al.*, 1994, entre outros).

Os exemplos acima demonstram claramente quão deficiente é o conhecimento da fauna quaternária de Squamata fósseis no território brasileiro. No presente estudo, registros adicionais, em especial, de lagartos e serpentes, são levantados para o Brasil e um estudo sistemático é realizado, demonstrando que esse campo de pesquisa é bastante promissor.

MATERIAL E MÉTODOS

Materiais Estudados e suas idades estimadas

Os materiais estudados nesse trabalho foram coletados em 14 localidades, distribuídas nas regiões Sudeste (sete), Nordeste (três) e Centro-Oeste (quatro) do Brasil (Fig. 1). A grande maioria dos exemplares encontrava-se desarticulada e apenas em algumas situações as peças puderam ser associadas a um mesmo indivíduo. Considera-se que todos os materiais pertençam ao Quaternário Superior, já que foram encontrados associados com a megafauna extinta de mamíferos.

No caso específico das localidades arqueológicas Grande Abrigo Santana do Riacho, Lapa do Boquete, Lapa dos Bichos, Lapa das Boleiras, Lapa do Santo e Gruta Cuvieri, amostras de carvão e frutos foram

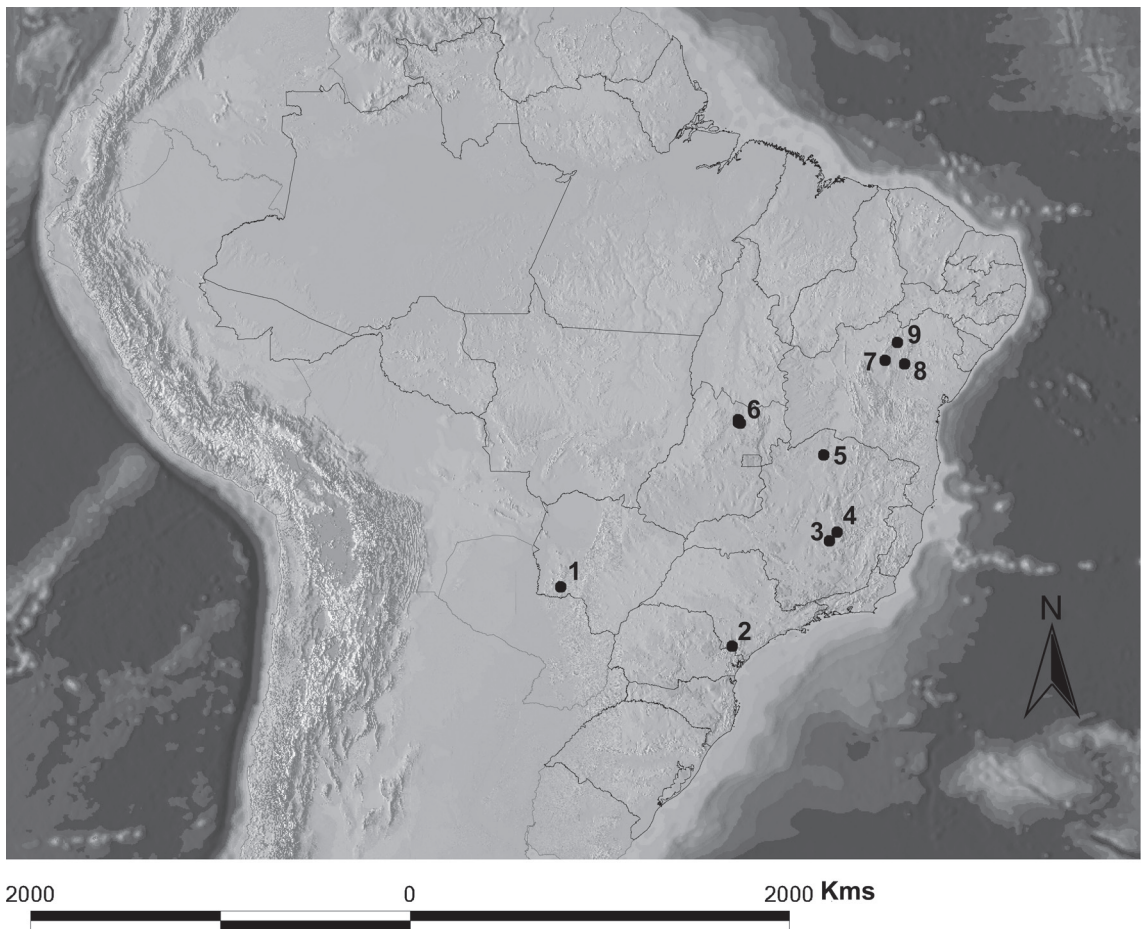


FIGURA 1: Localidades estudadas: 1) Buraco do Japonês, Bonito, MS; 2) Abismo Ponta de Flecha, Iporanga, SP; 3) Gruta Cuvieri, Lapa do Santo e Lapa das Boleiras, Matozinhos, MG; 4) Grande Abrigo Santana do Riacho, Santana do Riacho, MG; 5) Lapa dos Bichos e Lapa do Boquete, Januária, MG; 6) Cavernas Igrejinha, Nossa Senhora Aparecida e Carneiro, Serra da Mesa, GO; 7) Lapa dos Brejões, Morro do Chapéu, BA; 8) Toca das Onças, Jacobina, BA; 9) Toca da Boa Vista, Campo Formoso, BA.

TABELA 1: Lista de acrônimos e códigos numéricos empregados na designação do material de cada localidade estudada e a instituição na qual o este encontra-se depositado.

Acrônimo	Cavidade e Estado	Instituição de Depósito do Material
PF	Abismo Ponta de Flecha, São Paulo	Laboratório de Paleontologia do Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo
TBV	Toca da Boa Vista, Bahia	Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais, Belo Horizonte
RCL	Lapa dos Brejões, Bahia	“Répteis da Coleção Loyola”, Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais, Belo Horizonte
GB	Gruta ou Lapa dos Brejões, Bahia	Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais, Belo Horizonte
TO	Toca das Onças, Bahia	Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais, Belo Horizonte
Numeração sem acrônimo	Grande Abismo de Santana do Riacho, Minas Gerais	Museu de História Natural, Universidade Federal de Minas Gerais
Numeração sem acrônimo	Lapa do Boquete, Minas Gerais	Museu de História Natural, Universidade Federal de Minas Gerais
Numeração sem acrônimo	Lapa dos Bichos, Minas Gerais	Museu de História Natural, Universidade Federal de Minas Gerais
BL	Lapa das Boleiras, Minas Gerais	Laboratório de Estudos Evolutivos Humanos do Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo
CV	Gruta Cuvieri, Minas Gerais	Laboratório de Estudos Evolutivos Humanos do Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo
MZSP-PV	Caverna Carneiro, Goiás	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo
MZSP-PV	Caverna Igrejinha, Goiás	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo
MZSP-PV	Caverna Nossa Senhora Aparecida, Goiás	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo
MZSP-PV	Buraco do Japonês, Mato Grosso do Sul	Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo
ST	Lapa do Santo, Minas Gerais	Laboratório de Estudos Evolutivos Humanos do Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.

submetidas à datação por radiocarbono. No Grande Abrigo Santana do Riacho, as datações variam de 18.000 anos A.P. até o presente (os materiais estudados foram coletados nos estratos de 10.000 anos A.P. até o presente; Kipnis, 2002). Na Lapa do Boquete, as idades variam de > 12.000 anos A.P. até o período histórico (os materiais estudados foram coletados nos estratos de 12.000 a 500 anos A.P.; Kipnis, 2002). Na Lapa dos Bichos, as idades variam de > 11.000 anos A.P. até o presente (os materiais estudados foram coletados nos estratos de 10.000 a 150 anos A.P.; Kipnis, 2002). Na Lapa do Santo, as idades variam de 960 (± 70) a 8.880 (± 50) anos A.P., enquanto que na Lapa das Boleiras e na Gruta Cuvieri, estas variam de 160 (± 70) até 10.150 (± 130) anos A.P. e de 220 \pm 40 até 9.500 \pm 40 anos A.P., respectivamente (idades não calibradas; Neves, *com. pess.*) (veja Tabela 1).

Desta forma, os materiais estudados provenientes dos sedimentos de sítios arqueológicos com datações absolutas têm idade definida em cada sítio, variando de > 12.000 anos A.P. até 150 anos A.P. Por outro lado, para as demais localidades que não

possuem datações absolutas, pôde-se inferir que os materiais estudados têm idade distribuída em um intervalo de tempo incluso entre o Pleistoceno Superior e o recente pela sua associação com restos de megafauna (Kipnis, 2002). Cabe salientar que não foi encontrado material mineralizado em nenhuma das localidades estudadas, apesar da antiguidade de algumas (com mais de 12.000 anos), o que nos leva a descartar um eventual estágio de mineralização nos materiais de répteis depositados nas cavernas brasileiras estudadas.

No total, foram analisadas mais de 1.530 peças cranianas e pós-cranianas depositadas nas seguintes coleções científicas: Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo (MZUSP), Laboratório de Estudos Evolutivos Humanos do Instituto de Biociências da USP (LEEH-USP), Laboratório de Paleontologia Sistemática do Instituto de Geociências da USP (IGc-USP), Setor de Arqueologia do Museu de História Natural da Universidade Federal de Minas Gerais (MHN-UFMG) e Setor de Paleontologia do Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais (PUC-MG). Os ossos

preservados que se encontravam articulados foram considerados como pertencentes a um mesmo indivíduo e receberam um só número. Embora todo o material estudado encontra-se guardado nas coleções acima, apenas uma fração pequena conta com número de tombo definitivo. A Tabela 1 fornece os acrônimos empregados nessas coleções e no presente trabalho para a maioria do material referido aqui. Com exceção do Museu de Zoologia, todos os demais são acrônimos que derivam de anotações de campo.

Os materiais osteológicos referentes às espécies da fauna atual utilizados nas comparações pertencem às seguintes coleções científicas: Museu de Zoologia da USP (MZUSP), Instituto Butantan (IB) e Museu Paraense Emílio Goeldi (MPEG). No total, foram analisados 438 espécimes de Squamata, sendo 206 serpentes, 200 lagartos e 25 anfisbênas. A listagem dos exemplares preparados e utilizados nas comparações encontra-se no Apêndice 1.

Preparação e Ilustração do Material

Grande parte dos materiais quaternários estudados já estava parcialmente limpa, sendo necessário apenas a utilização de agulhas e escovas para a retirada do sedimento ainda presente, não incrustado. Entretanto, alguns materiais, como os exemplares do Abismo Ponta de Flecha (Iporanga, SP) e da Lapa do Santo (Matozinhos, MG), encontravam-se extremamente incrustados por calcita e exigiram técnicas especiais de limpeza. As peças desamente cobertas por calcita passaram por tratamentos químicos com ácido fórmico 0,5% ou ácido acético 5%, técnica que forneceu resultados bastante satisfatórios na remoção da calcita.

As fotografias dos materiais ilustrados foram feitas com o auxílio de uma câmera Canon, modelo EOS 10D, acoplada a uma mesa de reprodução ou a uma lupa Nikon modelo SMZ 800. As fotografias foram tratadas com o auxílio do *software* Adobe Photoshop 5.0. Sempre que necessário, a escala das figuras indica a porção anterior da peça.

Metodologia Descritiva e Terminologia Empregada

Em uma primeira instância, procurou-se evidenciar caracteres exclusivos nas peças em estudo, que serviriam para diagnosticá-las adequadamente no nível inclusivo menos abrangente possível, chegando-se até a espécie. Estes caracteres exclusivos compartilhados com um táxon atual (sinapomorfias putativas) são

destacados nas descrições e comparações referentes ao táxon em questão. Quando não foi possível encontrar uma sinapomorfia putativa, optamos por associar o material em estudo ao táxon atual com o qual compartilha o maior conjunto de características, ausentes nos demais táxons atuais estudados.

A maioria do material estudado mantém a numeração de campo por não ter sido ainda tombado em suas respectivas coleções científicas. Os acrônimos e codificações numéricas empregados no campo encontram-se listados na Tabela 1. Esclarecimentos acerca das coletas propriamente ditas, feitas em cada localidade, bem como do uso específico de numeração de campo para cada uma destas, são fornecidos a seguir no capítulo “Localidades Amostradas”.

A taxonomia empregada para os grupos de “lagartos” segue Estes (1983), Frost & Etheridge (1989), Frost *et al.* (2001a), LaDuke (1991) e Keqin & Fox (1996), enquanto que a de serpentes segue Rieppel (1988) e Zaher *et al.* (2009). A terminologia osteológica adotada nas descrições segue Alvarez *et al.* (1987), Auffenberg (1963), Barberena *et al.* (1970), Bell *et al.* (2003), Criley (1968), Frazzetta (1959), Hoffstetter & Gasc (1969), Jollie (1960), Kluge (1991), Krause (1978), LaDuke (1991), Monteiro (1996), Oelrich (1956), Reese (1923), Rieppel (1977) e Torres-Carvajal (2003). A designação de “vértebras do tronco” engloba vértebras medianas e posteriores do tronco, cuja diferenciação é mais sutil. No caso de Viperidae e Elapidae, em que todas as vértebras apresentam hipapófises, não foi possível distinguir as regiões da coluna vertebral, a não ser nos casos mais extremos, como, por exemplo, as vértebras mais anteriores (logo após o eixo), que exibem características muito conspícuas. Porém, sempre que possível, foram feitos comentários em relação às diferenciações regionais mais sutis observadas nas vértebras. A terminologia referente às abreviaturas empregadas nas figuras encontra-se listada no Apêndice 2.

Localidades Amostradas

Seguem abaixo as descrições de cada localidade amostrada e do tipo de vegetação em seu entorno. O registro nacional de cada cavidade é fornecido entre parêntesis após o seu nome.

Abismo Ponta de Flecha (SP-175)

O Abismo Ponta de Flecha localiza-se no Bairro da Serra, Município de Iporanga, na região sudeste do

Estado de São Paulo, entre a latitude 24°33'38"S e a longitude 48°41'08"W, no flanco direito do rio Betari, afluente do rio Ribeira de Iguape (Barros-Barreto *et al.*, 1982).

A região do alto vale do Ribeira de Iguape encontra-se na porção sudoeste da serra de Paranapiacaba, que constitui a zona de transição entre o Planalto Atlântico, a noroeste, e a Baixada Costeira, a leste-sudeste (Karmann, 1994). Essa faixa de transição constitui a sub-zona da Serrania do Ribeira que, por sua vez, está na Zona da Serrania Costeira, fazendo parte da Província Geomorfológica Costeira (Almeida, 1964).

A região encontra-se na faixa de transição entre o domínio tropical atlântico (ou domínio dos "mares de morro" florestados) e dos planaltos de araucárias (Huek & Seibert, 1972; Ab'Saber, 1977) e é caracterizada por um clima subtropical muito úmido. É afetada pela massa de ar Tropical Atlântica durante o ano todo, com ventos de sul e sudeste que trazem umidade do mar, a qual é descarregada no continente através de chuvas orográficas (Karmann, 1983). A pluviosidade média anual no Bairro da Serra, de 1972 até 2000, foi de 1.657 mm, com máxima anual de 2.106 mm e mínima de 1.069 mm (DAEE, 2004). A temperatura média na encosta é de 20°C e nos topos, 17 a 18°C (Karmann, 1983). A pluviosidade e umidade altas são bem distribuídas durante o ano, permitindo o desenvolvimento de uma floresta perenifólia higrófila densa (Mata Atlântica), localizada dentro do Domínio da Floresta Sub-Tropical Úmida (Karmann, 1994).

O Abismo Ponta de Flecha foi desenvolvido em carbonatos do Proterozóico Médio (-1,5 bilhões de anos) do Grupo Açungui, região cársica com um grande número de cavernas, muitas delas com desenvolvimento predominantemente vertical (Auler & Farrant, 1996). A maioria das cavernas mais profundas do Brasil encontra-se nessa região.

As explorações no abismo foram realizadas em três etapas, entre 1981 e 1982. As escavações foram feitas, seguindo protocolos arqueológicos e paleontológicos. O abismo apresenta um desnível vertical de, aproximadamente, 40 m e é composto por 11 depósitos, denominados jazidas ("J") devido ao seu conteúdo paleontológico (Barros-Barreto *et al.*, 1982). A deposição de sedimentos no abismo ocorreu de forma irregular, tanto espacial quanto temporalmente, não havendo uma estratigrafia de deposição reconhecível. As jazidas foram divididas em concentrações ("C") e níveis ("N"). As letras "J", "C" e "N" foram utilizadas para caracterizar os lotes de ossos quanto a sua localização no abismo. A numeração das jazidas (J1 a J11) foi feita no sentido descendente do abismo e sua divisão teve como finalidade sistematizar a escavação

e permitir a perfeita localização dos achados (Barros-Barreto *et al.*, 1981).

O material coletado no abismo é extremamente diverso, composto tanto por exemplares extintos da megafauna quanto da fauna atual da região. Algumas peças exibem excelente estado de conservação, porém, a maioria, encontra-se com desgaste devido ao alto grau de retrabalhamento no interior do abismo e da grande umidade em algumas das jazidas (Barros-Barreto *et al.*, 1982).

A numeração das peças ainda é preliminar. Isso porque o número de tombo corresponde a um lote de ossos diversos. Por exemplo, o número PF 237 (J4C2N1), além de corresponder às vértebras do gênero *Tantilla* sp., também engloba outras peças, como mamíferos e anfíbios. A numeração definitiva está sendo produzida e será fornecida posteriormente pelo Laboratório de Paleontologia do Instituto de Geociências da Universidade de São Paulo. A sigla PF designa o nome do abismo (Ponta de Flecha) no presente trabalho.

Toca da Boa Vista (BA-082)

Atualmente, corresponde a maior caverna do Brasil e a 12ª maior do mundo, com mais de 100 km já mapeados (Rubbioli, 2005). Localiza-se no município de Campo Formoso (10°09'45"S, 40°51'35"W), norte do Estado da Bahia, a 500 km de Salvador (Rubbioli & Auler, 2001). O município fica na catina nordestina, cujo clima é extremamente árido, com precipitações inferiores a 500 mm por ano. A temperatura em seu interior gira em torno de 30°C (Rubbioli, 2000; Rubbioli & Auler, 2001).

A Toca da Boa Vista apresenta duas entradas principais: uma, denominada "clássica", é horizontal, de fácil acesso e localiza-se no extremo leste da caverna; a outra, vertical, compreende dois abismos próximos, o Abismo do Bode e o Abismo do Sapo, com cerca de 15 m de desnível cada (Auler *et al.*, 2001). Em 1987, um grupo de espeleólogos do Grupo Bambuí de Pesquisas Espeleológicas (GBPE) explorou a entrada horizontal de Toca da Boa Vista e percebeu seu grande potencial exploratório. Desde essa data, o GBPE vem realizando incursões no interior da caverna no intuito de mapear e explorar novos condutos (Auler & Smart, 1999). Até a presente data, pouco menos de 50% de sua extensão encontra-se explorada (Auler *et al.*, 2001).

A estrutura geológica da caverna é formada principalmente por dolomitos proterozóicos da Formação Salitre, Grupo Una (Auler *et al.*, 2001; Auler & Smart,

1999). A Toca da Boa Vista é uma caverna hipogênica, um tipo pouco comum de cavernas formadas por ácidos gerados em profundidade. Palmer (1991), trabalhando com uma amostragem de centenas de cavernas pelo mundo (com mais de 3 km de extensão), afirmou que menos de 10% dessas cavernas amostradas são hipogênicas, o restante correspondendo a cavernas formadas, principalmente, pelo ácido carbônico do solo e da atmosfera (cavernas epigênicas). Evidências morfológicas, hidroquímicas e isotópicas sugerem que a Toca da Boa Vista foi formada principalmente pela ação do ácido sulfúrico produzido dentro do dolomito pela oxidação da pirita, um tipo de sulfeto (Auler & Smart, 1999; Rubbioli, 2000). Cavernas hipogênicas formadas por oxidação de sulfetos são pouco comuns, já que, além da oxidação da pirita ser um processo lento, sua concentração em carbonatos também é baixa e sua ocorrência dispersa. Porém, nos carbonatos do Grupo Una, há depósitos significativos de sulfetos que, aliado à extensa escala temporal (desde o Paleozóico), poderiam ter sido agentes importantes de dissolução (Auler & Smart, 1999).

Praticamente, todas as galerias contêm depósitos sedimentares, variando desde espeleotemas, passando por depósitos clásticos (como abatimentos, silte e argila) até os depósitos de guano e ossadas fósseis (Auler & Smart, 1999). Especificamente para a Paleontologia, a exploração da caverna mostrou o seu enorme potencial fossilífero, com importantíssimos achados de representantes da megafauna pleistocênica (Cartelle, 1999; Cartelle & Hartwig, 1996; Hartwig & Cartelle, 1996; Lessa *et al.*, 1998).

Os materiais de Toca da Boa Vista ainda estão com numeração provisória. A numeração definitiva está sendo produzida e será fornecida posteriormente pelo Museu de Ciências Naturais da Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais (PUC-MG). Essa numeração provisória é composta pela sigla referente à caverna (TBV – Toca da Boa Vista) mais o número da peça (TBV 23, TBV 34 e assim por diante). Entre os Squamata, somente exemplares de “*Lacertilia*” (dentários e maxilares) foram descobertos na Toca da Boa Vista.

Lapa dos Brejões (BA-001)

A caverna localiza-se no município Morro do Chapéu (11°00'42,7”S e 41°25'59,6”W), na porção norte da Chapada Diamantina, Estado da Bahia, a 500 km de Salvador. Desenvolve-se no Vale do Rio Jacaré, afluente da margem direita do Rio São Francisco. Encontra-se em carbonatos da Formação Salitre, Grupo Una. A região localiza-se em um clima semi-árido

quente com vegetação de caatinga, com exceção das margens do rio Jacaré que são recoberta por mata ciliar perene (Berbert-Born & Karmann, 2000).

Apresenta 7.750 m de extensão, com um pórtico de entrada de 106 m de altura (considerada a mais bela entrada de caverna do país) e uma depressão de abatimento que divide a caverna em duas partes, Brejões I e Brejões II. A caverna formou-se em calcissilitos laminados cinzentos com finas intercalações de laminitos algais, tendo sido entalhada pela ação do rio Jacaré (Berbert-Born & Karmann, 2000).

Brejões I representa o antigo sumidouro do Rio Jacaré, o qual, atualmente, desaparece antes de atingir a entrada, reaparecendo no interior da caverna a 750 m da entrada (Auler *et al.*, 2001; Berbert-Born & Karmann, 2000). Sua extensão é de 6.570 m. A saída da caverna dá acesso a um cânion de onde se avista Brejões II.

A primeira notícia de achados paleontológicos na caverna foi feita pelo padre Camilo Torrendt em um trabalho publicado em 1938. Infelizmente, a maior parte das peças foi perdida, restando apenas uma pequena amostra no Colégio Antonio Vieira em Salvador (Cartelle, 1983). Os principais achados paleontológicos na caverna foram de material osteológico pertencente à megafauna pleistocênica (Cartelle, 1983).

Os materiais dessa localidade, como os provenientes de Toca da Boa Vista, ainda estão com numeração provisória e pertencem à mesma coleção do Museu de Ciências Naturais da PUC-MG. A numeração é composta pela sigla referente à caverna (GB – Grota ou Lapa dos Brejões) mais o número da peça (GB 1, GB 2 e assim por diante). Há também um outro tipo de numeração (RCL) mantido pelo Museu de Ciências Naturais da PUC-MG, e que significa “Répteis da Coleção Loyola” (Cartelle, *com. pess.*).

Toca das Onças (sem cadastro)

A Toca das Onças localiza-se no Município de Jacobina, Distrito de Caatinga do Moura, Estado da Bahia. É uma pequena cavidade, com uma entrada vertical de difícil acesso, porém, que permitia a descida de animais de grande porte, como *Eremotherium laurillardii* (Cartelle & Bohórquez, 1982), *Pampatherium paulacoutoi* (Cartelle & Bohórquez, 1985) e *Smilodon populator* (Cartelle & Abuhid, 1989).

A existência de uma assembléia tão rica em restos de animais nessa pequena cavidade foi explicada por Cartelle & Bohórquez (1982) como sendo o resultado de uma combinação da presença pretérita de água em seu interior e da sua peculiar conformação, ornando-a

uma armadilha natural sem volta para os animais que nela entravam para beber. O sedimento, sobre o qual foram encontrados os esqueletos, originou-se em um pequeno curso de água, já desaparecido. A gruta não teve outras entradas (Cartelle & Bohórquez, 1982).

Da mesma forma que nas duas últimas localidades descritas acima, os materiais da Toca das Onças ainda estão com numeração provisória e pertencem à coleção do Museu de Ciências Naturais da PUC-MG. A numeração segue a mesma estrutura, sendo composta pela sigla referente à caverna (TO – Toca das Onças) mais o número da peça (TO 1, TO 2 e TO 3, etc.). Nessa localidade, também há peças com a sigla RCL, pertencentes ao material de “Répteis da Coleção Loyola” (Cartelle, *com. pess.*).

Grande Abrigo de Santana do Riacho (MG-BF-55)

O Grande Abrigo de Santana do Riacho é um importante sítio arqueológico que faz parte da chamada “Grande Região Arqueológica de Lagoa Santa”. Localiza-se na escarpa oeste da crista ocidental da Serra do Cipó, dentro da propriedade da Companhia Industrial Belo Horizonte, 5 km à leste da cidade de Santana do Riacho, no Estado de Minas Gerais (Malta & Köhler, 1991). A Serra do Cipó corresponde à porção mais a leste do Platô de Lagoa Santa. Santana do Riacho é um abrigo de rochas esculpido na base da escarpa formada pelas rochas quartzíticas do Supergrupo Espinhaço. Essa localidade é, assim, uma exceção na área, onde dominam as cavernas cársticas e os abrigos de rocha associados aos calcários silurianos do Grupo Bambuí (Malta & Köhler, 1991). O paredão desse sítio arqueológico apresenta os limites litológicos entre duas maiores unidades geológicas: a Formação Córrego dos Borges, pertencente ao Supergrupo Espinhaço composto por quartzitos intercalados com finas camadas de metapelitos e lentes conglomeráticas; e a Formação Média do Grupo Macaúbas, formada por tilitos e sedimentos associados (Karfunkel *et al.*, 1991; Köhler *et al.*, 1991). O abrigo exibe 80 m de extensão e seu piso é formado por blocos caídos circundados por fragmentos quartzíticos e sedimento arenoso (Köhler *et al.*, 1991).

A história de escavação do sítio começou no final da década de 60, quando a arqueóloga francesa Annette Laming-Emperaire, coordenadora da Missão Arqueológica Franco-Brasileira, iniciou seus trabalhos na região de Lagoa Santa. Em 1974, a arqueóloga estendeu suas pesquisas para a região da Serra do Cipó, ao norte de Lagoa Santa, no intuito de encontrar sítios arqueológicos ainda não remexidos por escavações

anteriores (Kipnis, 2002). O Grande Abrigo de Santana do Riacho foi o primeiro visitado por Annette e por André Prous em 1976 e esse sítio correspondeu às expectativas da arqueóloga. Nesse mesmo ano, foram iniciadas as primeiras escavações, que viriam a fornecer um rico material arqueológico. Foram realizadas três escavações testes, S1, S2 e S3, sendo que somente S1 e S3 forneceram depósitos espessos ricos em material arqueológico. Dessa forma, as escavações foram restritas a essas duas áreas (referidas como SR1 e SR3) e seguiram níveis estratigráficos guiados por estratos naturais (Kipnis, 2002).

Os materiais estudados no presente trabalho são provenientes da área SR1. Nessa área, sete níveis estratigráficos ou estratos foram definidos. Segundo Prous *et al.* (1991 *apud* Kipnis, 2002), cada estrato corresponde a uma fase ou processo sedimentológico. Cada um desses estratos naturais foi subdividido em níveis arqueológicos, recebendo um número correspondendo ao estrato e sua localização dentro do estrato (se superior, médio ou inferior). Essas subdivisões não representam ocupações humanas distintas, mas provavelmente várias ocupações distribuídas por vários anos, décadas ou séculos (Kipnis, 2002). Datações radiocarbônicas foram feitas de cada um desses estratos a partir de fragmentos de carvão não identificado: *estrato 0* – ca. 2.800 anos A.P. até o presente; *estrato 1* – ca. 2.800 a ca. 4.500 anos A.P.; *estrato 2* – ca. 4.500 a ca. 8.000 anos A.P.; *estratos 3 e 4* – ca. 8.000 a ca. 10.000 anos A.P.; *estratos 5 e 6* – ca. 10.000 a ca. 12.000 anos A.P.; *estrato 7* – ca. 12.000 a ca. 18.000 anos A.P. (Kipnis, 2002).

A vegetação predominante nessa área é o cerrado, com a formação cerradão amplamente dispersa pela área e matas galerias ao longo dos cursos de águas (Kipnis, 2002). A temperatura média anual gira em torno de 18-20°C e a precipitação anual média é cerca de 1.400 mm (Malta & Köhler, 1991).

A numeração das peças ósseas coletadas segue a seguinte estrutura: número da assembléia de ossos coletada em uma dada quadra e em um dado nível (.) número referente à peça. Então, o número 142.5 significa que um conjunto de ossos de um mesmo nível e uma mesma quadra recebeu número 142 e a peça, o número cinco (para distingui-la das demais peças do conjunto).

Lapa dos Bichos (MG-JF-39) e Lapa do Boquete (MG-JF-12 ou 18?)

Lapa dos Bichos e Lapa do Boquete são também localidades arqueológicas, localizadas no vale do

Rio Peruaçu, município de Januária, norte do Estado de Minas Gerais. No passado, o médio curso do Rio Peruaçu era quase inteiramente subterrâneo, cortando os calcários da região (Kipnis, 2002). Porém, o colapso do teto expôs o leito do rio, formando um cânion com escarpas de 50 a 100 m de altura caracterizado por formas cársticas (como lapiaís e dolinas) e seções subterrâneas de 1 a 3 km de comprimento (Piló, 1989 *apud* Kipnis, 2002). O Rio Peruaçu tem 80 km de extensão, desde sua cabeceira nas veredas fora do carste até seu estuário no Rio São Francisco (Kipnis, 2002). Lapa dos Bichos localiza-se a, aproximadamente, quatro quilômetros rio abaixo da Lapa do Boquete.

A extensa área cárstica do Vale do Rio Peruaçu foi descoberta por um grupo de espeleólogos de Ouro Preto, Minas Gerais, que realizaram uma série de expedições sistemáticas para a região, resultando na descoberta e mapeamento de várias cavernas. Em 1979, André Prous conduziu o primeiro estudo arqueológico sistemático na área. De 1981 a 1985, Prous e sua equipe conseguiram localizar mais de 60 sítios arqueológicos que continham pinturas rupestres e materiais em superfície (Kipnis, 2002). O primeiro teste de escavação foi feito em Lapa do Boquete em 1981, o qual revelou uma estratigrafia bem preservada e um rico registro da ocupação humana. Em 1983, um teste de escavação foi realizado em Lapa dos Bichos, localizado a 50 m do nível atual do rio. Da mesma forma que Lapa do Boquete, Lapa dos Bichos era um sítio muito bem preservado e com ricos depósitos arqueológicos (Kipnis, 2002). Em 1995, Kipnis também conduziu uma escavação de quatro meses nesse sítio onde um mapa topográfico detalhado foi feito e sete buracos teste de 1 m x 1 m foram escavados.

As escavações realizadas tanto na Lapa do Boquete quanto na Lapa dos Bichos seguiram a estratigrafia tanto natural quanto cultural. Características sedimentológicas como cor, textura e composição foram utilizadas para definir os estratos geológicos (ou naturais) e cada estrato foi dividido em níveis dependendo dos estratos culturais (ou níveis arqueológicos) (Kipnis, 2002).

Na Lapa do Boquete, foram definidos nove estratos e cada estrato foi dividido em níveis de acordo com a estratigrafia cultural. Os estratos naturais diferentes são numerados e os níveis arqueológicos por subdivisão dos estratos são chamados superior, médio, inferior, base e contato (entre dois estratos distintos). Amostras de carvão não identificado e de frutos da palmeira guariroba (*Syagurus oleracea*) foram datadas por radiocarbono e os seguintes resultados foram obtidos: *estrato 0* – período histórico; *estrato 1* – ca. 500

a 2.000 anos A.P.; *estratos 2 e 3* – ca. 2.000 a ca. 6.000 anos A.P.; *estratos 4 e 5* – ca. 6.000 a ca. 9.000 anos A.P.; *estrato 6* – ca. 9.000 a ca. 10.000 anos A.P.; *estratos 7 e 8* – ca. 10.000 a 12.000 anos A.P.; *estrato 9* – > 12.000 anos A.P. (Kipnis, 2002).

Na Lapa dos Bichos, foram definidos nove estratos, cada um recebendo um número, iniciando no 0 (zero), que corresponde ao nível superficial. Estratos mais espessos do que 5 cm foram escavados por subdivisões arbitrárias de 5 cm (Kipnis, 2002). Amostras de carvão não identificado foram datadas por radiocarbono e os seguintes resultados foram obtidos: *estrato 1* – ca. 150 anos A.P. até o presente; *estrato 2* – ca. 150 a ca. 750 anos A.P.; *estrato 3* – ca. 750 a ca. 2.000 anos A.P.; *estrato 4* – ca. 2.000 a ca. 4.250 anos A.P.; *estrato 5* – ca. 4.250 a ca. 6.500 anos A.P.; *estrato 6* – ca. 6.500 a ca. 8.000 anos A.P.; *estrato 7* – ca. 8.000 a ca. 10.000 anos A.P.; *estrato 8* – ca. 10.000 a ca. 11.000 anos A.P.; *estrato 9* – > ca. 11.000 anos A.P.

O clima no vale do Rio Peruaçu é semi-árido, o que auxiliou na boa preservação dos materiais arqueológicos. A região é caracterizada por ser uma zona de transição entre cerrado e caatinga, com áreas onde um ou outro tipo vegetacional predomina e outras onde ambos os tipos ocorrem concomitantemente (carrascal). Ao longo de cursos de água, ocorre formação de floresta (Moura, 1997 *apud* Kipnis, 2002).

A numeração das peças ósseas coletadas nessas duas localidades exhibe a mesma estrutura descrita para o Grande Abrigo de Santana do Riacho. Assim, o número 2367.13 significa que um conjunto de ossos de um mesmo nível e uma mesma quadra recebeu número 2367 e a peça, o número treze (para distingui-la das demais peças do conjunto).

Gruta Cuvieri, Lapa do Santo e Lapa das Boleiras (sem cadastro)

Gruta Cuvieri, Lapa do Santo e Lapa das Boleiras estão localizadas dentro da Área de Proteção Ambiental (APA) Carste de Lagoa Santa (IBAMA/ Decreto nº 98.881 de 25/01/1990), no município de Matozinhos, Minas Gerais. Além desse município, a APA abrange também Pedro Leopoldo, Lagoa Santa e Funilândia. A região caracteriza-se por clima tropical típico com duas estações bem definidas: uma estação seca que se estende de abril ou maio até outubro; e uma estação chuvosa, principalmente nos meses de dezembro, janeiro e fevereiro (Neves, *com. pess.*). A precipitação média anual é de 1.325 mm, com uma temperatura média de 23°C. Na região, predomina um mosaico de cerrado e de Floresta estacional

semidecidual, sendo essa última geralmente coincidente com os afloramentos calcários.

A APA está inserida na porção sul do cráton São Francisco, que corresponde à província espeleológica brasileira com maior estabilidade tectônica após o Paleoproterozóico. O relevo da região é desenvolvido sobre rochas carbonáticas do Neoproterozóico (Grupo Bambuí), localmente coberto por rochas filíticas (Neves, *com. pess.*).

As três localidades foram escavadas e estudadas pela equipe do Laboratório de Estudos Evolutivos Humanos do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo (Neves, *com. pess.*).

A) Gruta Cuvieri

A Gruta Cuvieri localiza-se 700 m a nordeste da sede da Fazenda Cauaia. A gruta apresentava, originalmente, duas entradas, porém hoje a maior delas está obstruída, restando apenas um pequeno buraco de 1,5 m de altura por 1 m de largura. Seguindo por essa entrada, a caverna continua em um duto quase horizontal que termina invariavelmente em três fossos, *Loci* 1, 2 e 3, com 16 metros, 4 metros e 8 metros de profundidade original, respectivamente (Neves, *com. pess.*).

Em 1974, a caverna foi visitada por membros do Setor de Paleontologia da Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG). Nesse momento, foi descoberto o esqueleto quase completo de uma preguiça terrícola extinta, *Catonyx cuvieri*, no *Locus* 1. Essa preguiça foi datada pelo método de datação radiocarbônica AMS em 9.960 ± 40 anos A.P. (antes do presente) (Neves, *com. pess.*). Posteriormente, dois novos depósitos com material fóssilífero foram descobertos nos outros dois abismos, os *Locus* 2 e 3 (Neves, *com. pess.*).

A caverna exibe uma estratigrafia muito bem preservada e sua morfologia favoreceu a entrada e o aprisionamento de sedimentos. Até 2004, no *Locus* 2 haviam sido escavados 40 cm de sedimento, com registro de 2.724 peças da fauna sub-recente (entre fragmentos e ossos inteiros) distribuídas em sete exposições, enquanto no *Locus* 3 a escavação foi paralisada a 70 cm de profundidade com 1.241 peças coletadas e numeradas (incluindo materiais da fauna extinta, como um outro esqueleto da preguiça terrícola *Catonyx cuvieri*) distribuídas em 19 exposições (Neves, *com. pess.*). Para o *Locus* 2, há seis datações que variam de 220 ± 40 a 9.500 ± 40 anos A.P. (Renato Kipnis, comunicação pessoal). Para o *Locus* 3, há uma *Catonyx cuvieri* datada em $> 27.000 \pm 3.400$ anos A.P. (datação por $^{230}\text{Th}/^{234}\text{U}$ de uma capa estalagmítica adjacente à preguiça) (Neves, *com. pess.*).

B) Lapa do Santo

Lapa do Santo é uma caverna com uma extensa área abrigada de, aproximadamente, 1.300 m². As primeiras escavações no sítio foram iniciadas em 2001 e continuam até o presente. Essas escavações foram distribuídas em várias áreas do abrigo no intuito de se obter uma visão mais ampla das diferenças espaciais quanto à ocupação humana, à estratigrafia, à preservação dos vestígios arqueológicos, etc. (Neves, *com. pess.*). As escavações demonstraram uma intensa ocupação humana no sítio datada, até o momento, do Holoceno, sendo que algumas áreas escavadas chegaram a 4 m de profundidade com material arqueológico em todos os níveis.

Durante as primeiras escavações no sítio, em 2001, a sondagem teste alcançou 2,30 m de profundidade. Dessa sondagem, foram datadas duas amostras de carvão, uma próxima à superfície de 7.940 ± 50 anos A.P. e outra a, aproximadamente, 2 m de profundidade de 8.880 ± 50 anos A.P. (Neves, *com. pess.*). Além dessas duas, outras seis amostragens foram datadas, resultando em idades que variaram de 960 ± 70 a 8.880 ± 50 anos A.P. (Neves, *com. pess.*).

A numeração das peças ósseas coletadas nessa localidade exibe estrutura semelhante a descrita para o Grande Abrigo de Santana do Riacho, com exceção de haver a sigla referente à localidade (ST – Lapa do Santo). Assim, o número ST 3117.2 significa que um conjunto de ossos de um mesmo nível e uma mesma quadra de Lapa do Santo recebeu número 3117 e a peça, o número dois (para distingui-la das demais peças do conjunto).

C) Lapa das Boleiras

Lapa das Boleiras é um abrigo rochoso localizado próximo a Matozinhos, no Estado de Minas Gerais. Corresponde a um grande abrigo rochoso com dimensões aproximadas de 60 m de extensão por 12 m de largura máxima e uma área coberta de 420 m².

O sítio foi escavado pela primeira vez nos anos de 1930 por uma equipe de engenheiros de Minas de Ouro Preto e, mais tarde, em 1956, por uma equipe coordenada pelos arqueólogos W. Hurt e O. Blasi (Neves, *com. pess.*). Em Boleiras, foram descobertos sepultamentos humanos bastante antigos (Holoceno Inferior, com mais de 8.000 anos de idade). A equipe coordenada por W. Neves retomou as escavações na localidade entre 2001 e 2003. O sítio apresentou uma estratigrafia rasa, com uma camada de sedimento arqueológico escuro de 1,5 m de espessura, em média, assentado sobre um sedimento alaranjado estéril (Neves, *com. pess.*). No total, foram abertas 24 quadras sujeitas ao mesmo procedimento de escavação, uma

estratégia mista entre níveis artificiais de 10 cm e decapagens. Os restos faunísticos encontrados compreendem animais de médio e pequeno porte e carapaças de caramujos terrestres. Os restos humanos exibiam mal estado de preservação, com partes faltantes ou quebrados (Neves, *com. pess.*).

No total, foram datadas 19 amostras do sítio pelo método de radiocarbono, com idades que iam de 160 ± 70 anos A.P. até 10.150 ± 130 anos A.P. (idades não calibradas) (Neves, *com. pess.*). Uma amostra de carvão foi datada em 12.240 ± 50 anos A.P., porém essa idade tão recuada para um fragmento de carvão é geralmente considerada como relacionada a um evento natural (Neves, *com. pess.*). Estudos ainda estão sendo feitos para comprovar ou refutar essa hipótese.

A numeração das peças ósseas coletadas nessa localidade exhibe estrutura semelhante a descrita para Lapa do Santo, apenas com mudança na sigla referente à localidade (BL – Lapa das Boleiras).

Caverna Carneiro, Caverna Nossa Senhora Aparecida, Caverna Igrejinha (sem cadastro)

Até o momento, poucas informações foram obtidas sobre essas localidades. As três cavernas localizam-se na região da Usina Hidrelétrica de Serra da Mesa, Estado de Goiás. As cavernas Igrejinha ($13^{\circ}59'47''S$ e $48^{\circ}18'58''W$) e Nossa Senhora Aparecida ($13^{\circ}56'23''S$ e $48^{\circ}24'26''W$) situam-se em terrenos do Grupo Bambuí (Formação Paraopeba, Pré-Cambriano Superior), enquanto a caverna Carneiro ($13^{\circ}48'46''S$ e $48^{\circ}24'16''W$) situa-se em rochas do Grupo Araxá (Pré-Cambriano Médio). Entretanto, a área que compreende as cavernas Igrejinha e Nossa Senhora Aparecida encontra-se em região próxima a um falhamento inverso e, portanto, pode haver intercalações entre os dois grupos (Salles *et al.*, 1999).

Buraco do Japonês (sem cadastro)

Até o momento, não foram obtidas maiores informações sobre essa localidade. A caverna situa-se no Karst da Bodoquena, na região de Bonito ($21^{\circ}35'632''S$ e $56^{\circ}39'594''W$), Município de Bela Vista, Mato Grosso do Sul. O material proveniente desta caverna foi encontrado submerso e coletado pela equipe de L. Salles, do Museu Nacional do Rio de Janeiro. A caverna é composta por um duto principal submerso (ressurgência), com restrição de 8 m na entrada. A profundidade máxima foi registrada em 67 m em uma distancia máxima de 330 m

(Salles, *com. pess.*). O sítio fossilífero mais profundo foi registrado em uma profundidade de 43 m (Salles, *com. pess.*). Diversos acúmulos de fósseis foram registrados deste ponto mais profundo até próximo a uma porção arenosa que se localizava logo após a restrição. O material de répteis coletado pela equipe coordenada por L. Salles foi cedido à Coleção de Paleontologia do Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo.

PALEONTOLOGIA SISTEMÁTICA

SQUAMATA OPPEL, 1811

SERPENTES LINNAEUS, 1758

ALETHINOPHIDIA NOPCSA, 1923

MACROSTOMATA MÜLLER, 1832

BOIDAE GRAY, 1825

BOINAE GRAY, 1825

***Eunectes* WAGLER, 1830**

***Eunectes murinus* (Linnaeus, 1758)**

Material de referência: maxilar direito, maxilar esquerdo, parietal, pós-orbital direito, pós-orbital esquerdo, ectopterigóide esquerdo, pré-frontal direito, pré-frontal esquerdo, proótico direito, proótico esquerdo, palatino direito, palatino esquerdo, pterigóide esquerdo, frontal direito, 22 vértebras anteriores, 144 vértebras do tronco, 4 vértebras cloacais e 42 vértebras caudais, vários fragmentos de vértebras não identificadas e de costelas (material sem registro oficial de campo, identificado apenas como “Material 1”), provenientes de Lapa dos Brejões, Morro do Chapéu, BA.

Distribuição atual: O gênero *Eunectes* é composto por espécies que ocorrem exclusivamente nos trópicos sul-americanos, desde a Venezuela e Colômbia até a Argentina (Peters & Orejas-Miranda, 1970; Stafford, 1986). O gênero inclui quatro espécies: *E. notaeus*, *E. deschauenseei*, *E. murinus* e *E. beniensis*. Das quatro espécies, *E. murinus* exhibe a mais ampla distribuição, tanto latitudinal ($10^{\circ}N$ a $30^{\circ}S$) quanto ecológica, ocorrendo em um amplo espectro de ambientes florestados (Henderson *et al.*, 1995). *Eunectes deschauenseei* é restrita à savana inundada (Campo de Várzea) no nordeste do Brasil (incluindo a Ilha de Marajó) e a região costeira da Guiana Francesa, enquanto que *E. notaeus* ocorre no Pantanal matogrossense, seguindo pelo leste da Bolívia, Paraguai até o norte da Argentina (Henderson *et al.*, 1995). *Eunectes beniensis* foi descrita recentemente para a região de Beni, na Bolívia, sendo pouco estudada e rara nas coleções (Dirksen, 2002; Dirksen & Böhme, 2005).

Descrição

Maxilar (Fig. 2): Osso relativamente alongado e robusto. Em vista lateral (Fig. 2A), o osso é espessado em sua porção médio-anterior, tornando-se mais delgado seguindo posteriormente. Apresenta 18 áreas de inserção de dentes no maxilar direito e, pelo menos, 17 áreas no maxilar esquerdo, cuja extremidade posterior está quebrada. Em vista ventral, a extremidade anterior é curvada medialmente e ligeiramente inclinada dorsalmente. Os dentes são cônicos e recurvados posteriormente. O processo palatino (Fig. 2B) está orientado posteriormente e possui dois forames na região dorsal: um na margem anterior do processo e aberto medialmente, e outro posterior ao primeiro e aberto posteriormente. O processo ectopterigóide (Fig. 2B) é extremamente reduzido em todos os exemplares de Boidae analisados, diferentemente da maioria dos representantes de Coluboridea, nos quais esse processo é extremamente desenvolvido. Labialmente, o maxilar exibe três forames labiais que se abrem anteriormente.

Frontal (Fig. 3): Osso achatado dorsalmente e côncavo lateralmente. A superfície dorsal tem formato ligeiramente trapezoidal (Fig. 3A). A sutura dorsomedial entre os frontais é reta. A sutura posterior é ligeiramente regular e reta. Em vista medial, observa-se o canal para a passagem do trato olfatório direito (Fig. 3B) da caixa craniana até a região do focinho (Frazzetta, 1959). Na base dessa abertura, estende-se uma projeção anterior da lâmina lateral do frontal (Rieppel, 1978). Lateral a essa abertura, há um processo anterior conspicuo e um entalhe sob o qual se encaixa o pré-frontal. Em vista posterior, observa-se, ventralmente, um entalhe conspicuo na lâmina lateral do frontal, que forma a borda anterior do forame óptico. A borda ventral desse entalhe participa da articulação com o parietal, sendo essa borda coberta pelo próprio parietal (característica extremamente importante, que será discutida mais adiante).

Pós-orbital (Fig. 4): Apenas o pós-orbital direito está completo. Seu processo dorsal é largo e achatado. Seguindo ventralmente, o osso sofre uma torção medial e torna-se mais afilado. Seu formato é ligeiramente semelhante a um "S" e forma o arco pós-orbital que, nos boíneos, é completo (como observado nos exemplares atuais). A lâmina anterior do pós-orbital é lisa, sem qualquer processo. Em vista posterior, nota-se que o processo ventral é ligeiramente dirigido medialmente.

Palatino (Fig. 5): Osso curto e reto, com sua superfície dentígera sustentando cinco áreas de inserção

de dentes. Os dentes são cônicos e recurvados posteriormente. Na região de contato com o pterigóide, há dois processos: o processo lateral ou processo maxilar do palatino (Kluge, 1991) que é mais longo do que o processo lingual ou processo pterigóide do palatino (Kluge, 1991). A extremidade dorsal do processo coanal está quebrada. Esse processo localiza-se na porção posterior do osso e, pela cicatriz de quebra, nota-se que sua extremidade era afilada. Ventrolateral ao processo coanal, há uma ligeira concavidade.

Pterigóide (Fig. 6): Apenas a porção anterior do ramo dentígero do pterigóide esquerdo foi preservado e, portanto, poucas características podem ser descritas. Em vista dorsal, nota-se uma crista mediana na extremidade anterior do osso, a qual encaixa-se entre os processos maxilar e pterigóide do palatino. Na superfície medial dessa crista (Fig. 20B), há uma pequena projeção óssea, que fica posterior ao processo pterigóide do palatino quando esse se encontra suturado ao pterigóide.

Ectopterigóide (Fig. 7): Osso alongado e, em vista dorsal, seus dois terços anteriores são mais largos do que o terço posterior. Nesse último, há uma concavidade lateral (oposta à região de sutura com o pterigóide), enquanto os outros dois terços são retos e achatados dorsoventralmente. A extremidade anterior consiste de dois pequenos processos distintos, um processo medial reduzido e um processo lateral mais amplo.

Pré-frontal (Fig. 8): Em vista dorsal, o osso exibe um formato ligeiramente triangular. A margem ântero-medial, que contata o nasal, é reta, sem qualquer processo anterior. Em vista posterior, observa-se a parede posterior do pré-frontal, uma superfície côncava que forma a parede anterior da órbita. Ventralmente, emergem dois processos: o processo maxilar lateral do pré-frontal que é arredondado e mais curto do que o processo maxilar medial do pré-frontal, longo e delgado. Esses processos estão relativamente distantes um do outro.

Proótico (Fig. 9): Osso globular, com dois grandes forames trigêmeos: o forame proótico anterior, delimitado anteriormente pelo parietal (quando eles estão articulados) e o forame proótico posterior, completamente incluído no proótico. Esses forames são separados pelo laterosfenóide (Rieppel, 1976), um osso de origem dérmica que se funde ao proótico. No forame proótico anterior, passa o ramo maxilar (V_2) do nervo trigêmeo e no forame proótico posterior, passa o ramo mandibular (V_3) (Auen & Langebartel, 1977).

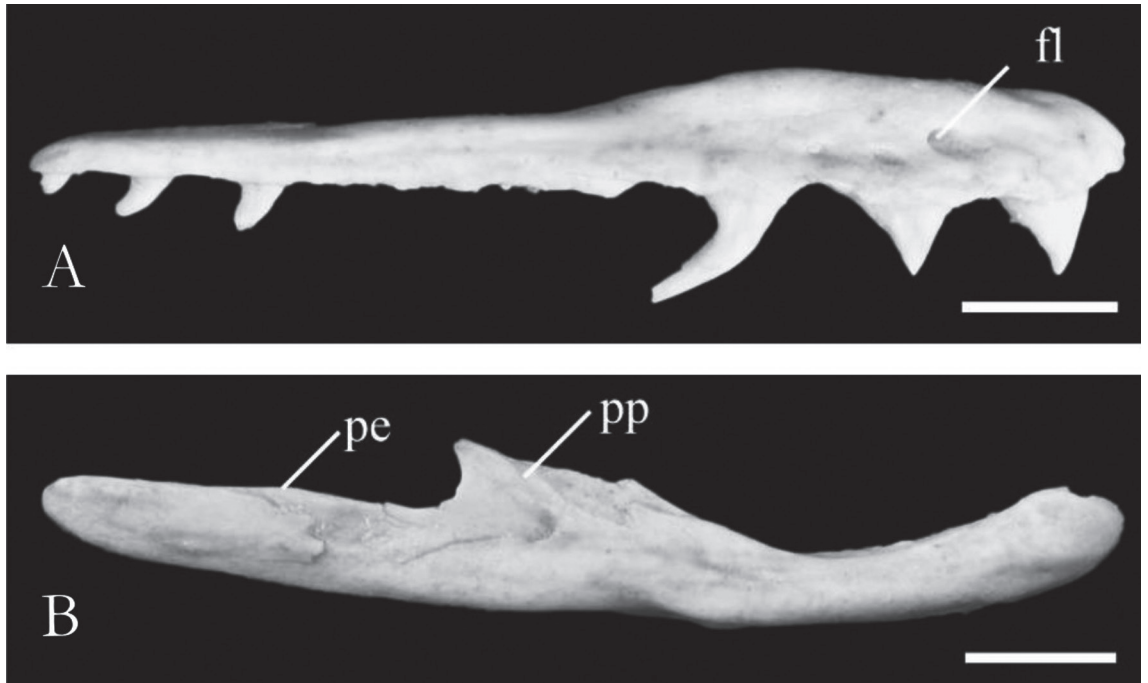


FIGURA 2: Maxilar direito de *Eunectes murinus*, Lapa dos Brejões, Morro do Chapéu, BA. **A**, vista lateral. **B**, vista dorsal. Barras de escala: 5 mm.

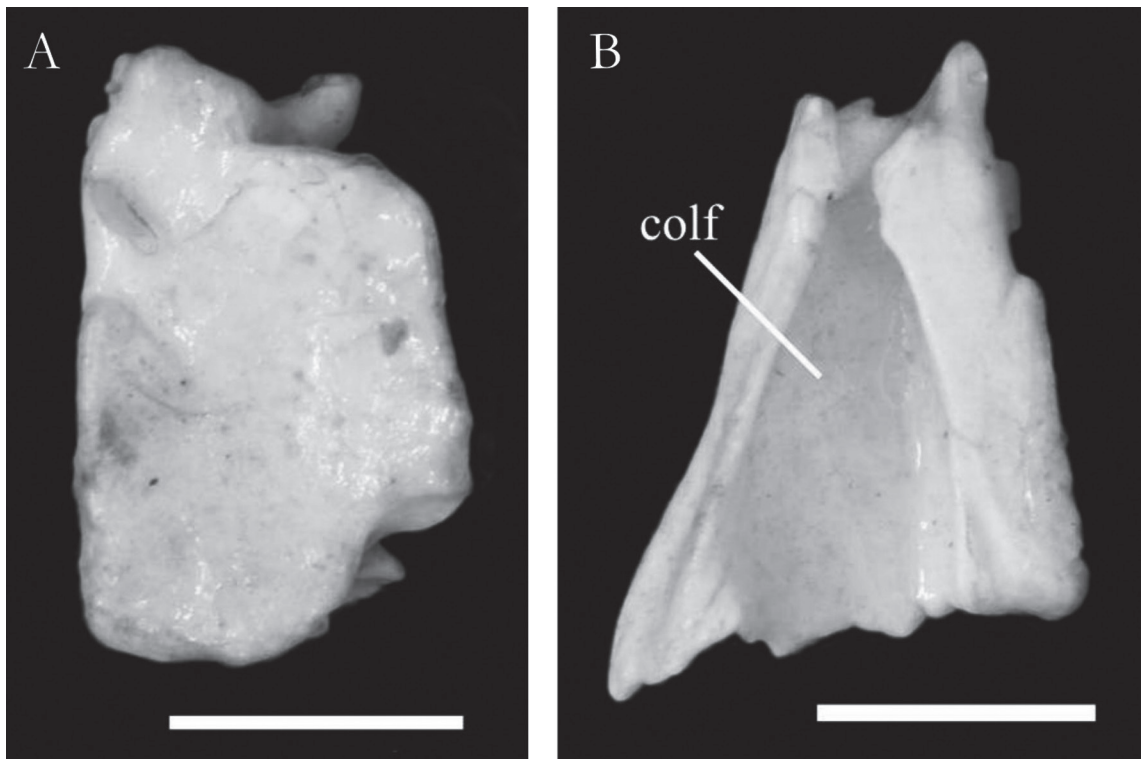


FIGURA 3: Frontal direito de *Eunectes murinus*, Lapa dos Brejões, Morro do Chapéu, BA. **A**, vista dorsal. **B**, vista medial. Barras de escala: 5 mm.

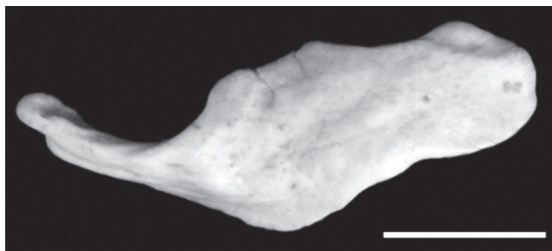


FIGURA 4: Pós-orbital direito de *Eunectes murinus*, Lapa dos Brejões, Morro do Chapéu, BA. Vista lateral. Barra de escala: 5 mm.

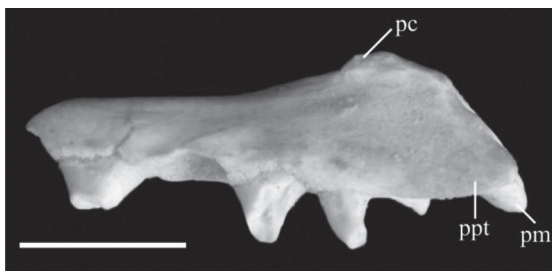


FIGURA 5: Palatino direito de *Eunectes murinus*, Lapa dos Brejões, Morro do Chapéu, BA. Vista medial. Barra de escala: 5 mm.

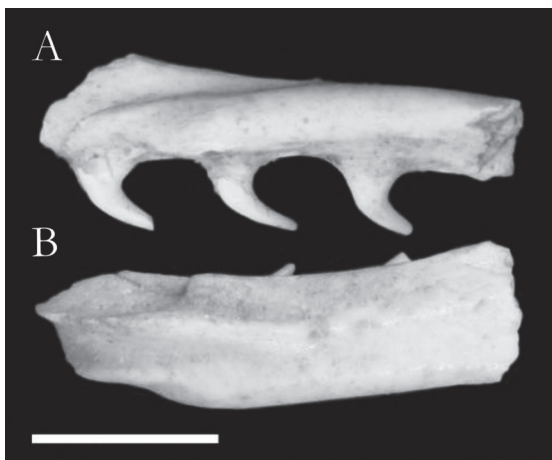


FIGURA 6: Pterigóide esquerdo de *Eunectes murinus*, Lapa dos Brejões, Morro do Chapéu, BA. **A**, vista lateral. **B**, vista dorsal. Barra de escala: 5 mm.

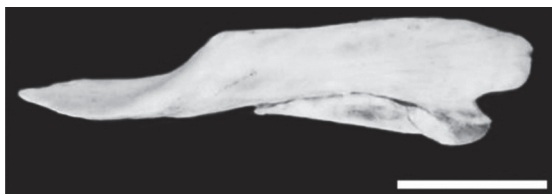


FIGURA 7: Ectopterigóide esquerdo de *Eunectes murinus*, Lapa dos Brejões, Morro do Chapéu, BA. Vista dorsal. Barra de escala: 5 mm.

Ventral ao forame posterior, há um pequeno forame, que corresponde à abertura para a passagem do ramo hiomandibular do nervo facial (VII), completamente cingido no proótico. O laterosfenóide emite uma pequena projeção posterior, o que torna o forame proótico posterior menos visível em vista lateral.

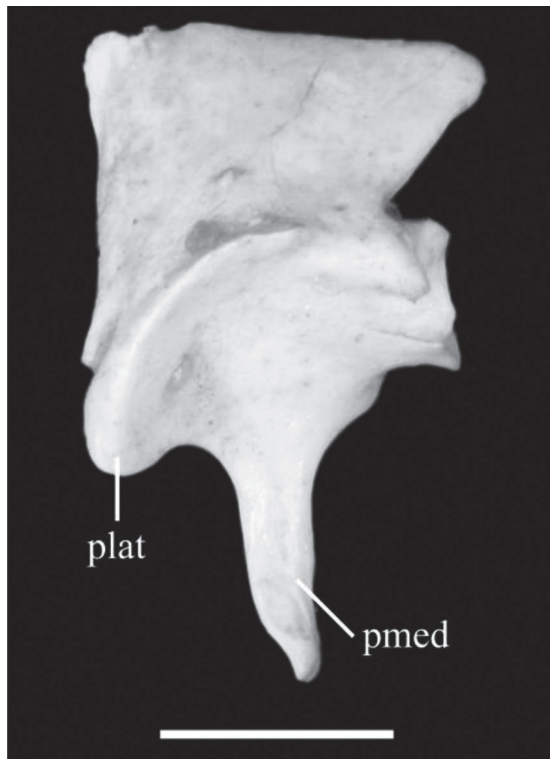


FIGURA 8: Pré-frontal esquerdo de *Eunectes murinus*, Lapa dos Brejões, Morro do Chapéu, BA. Vista pósterodorsal. Barra de escala: 5 mm.

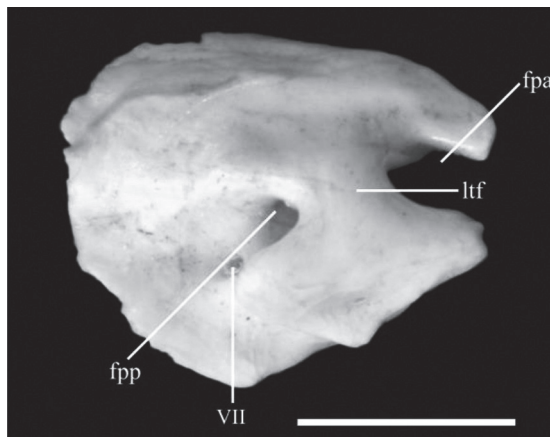


FIGURA 9: Proótico direito de *Eunectes murinus*, Lapa dos Brejões, Morro do Chapéu, BA. Vista lateral. Barra de escala: 5 mm.

Parietal (Fig. 10): Osso robusto e não pareado. O processo supraorbital direito, que define a margem pósterodorsal da órbita (Rieppel *et al.*, 2003), está completo e dirige-se lateralmente, com sua extremidade distal arredondada. A sutura dorsal do parietal com os frontais é, aproximadamente, reta. As lâminas lateralmente descendentes formam, anteriormente, uma área globular, que se torna mais afilada posteriormente. Dorsalmente, o parietal sustenta uma crista sagital longitudinal bastante proeminente, a qual se inicia logo posterior à área globular. Em vista lateral direita (na qual o osso está completo), observa-se um pequeno processo anterior e ventral, que participa da sutura com o frontal. Esse processo sobrepõe-se à borda ventral do entalhe, já descrito para o frontal. Essa região do parietal forma a borda posterior do forame óptico.

Vértebra (Fig. 11): A região pós-craniana do espécime está bastante completa, tendo sido preservadas vértebras de todas as regiões da coluna vertebral. Como todas as peças foram encontradas associadas, elas foram atribuídas a um mesmo indivíduo. Em vista anterior, observa-se um zigósfeno robusto, a região entre as facetas articulares zigósfenais sendo alta. A pré-zigapófise é inclinada dorsalmente, o processo pré-zigapofisal (ou processo acessório) é extremamente curto, com sua extremidade distal pontiaguda. Nas paredes internas do pedicelo do canal neural, correm cristas longitudinais que são mais proeminentes nas vértebras de maior porte. Essas vértebras de maior porte, como observado nos espécimes atuais, correspondem

às vértebras da região mediana do tronco. A largura do assoalho do canal neural é menor do que o diâmetro do cótilo. Nas vértebras do tronco, o cótilo é ligeiramente achatado dorsoventralmente enquanto nas vértebras caudais é arredondado. A sinapófise (ou paradiapófise) é extremamente robusta, com uma diapófise dorsal arredondada e mais desenvolvida do que a parapófise ventral, achatada. Não há processo parapofisal em nenhuma região da coluna. Nas vértebras anteriores, observam-se hipapófises longas e, relativamente, pouco robustas (Fig. 11A). Nas vértebras cloacais (Fig. 11C), ocorrem linfapófises bem desenvolvidas e há uma gradação muito interessante das vértebras cloacais para as caudais, observada também em exemplares atuais. Em três das quatro vértebras cloacais, os dois ramos da linfapófise são completamente separados entre si desde a sua base, correspondendo às vértebras cloacais mais anteriores (Fig. 11C). Na quarta vértebra, os dois ramos estão fusionados em quase toda sua extensão, apenas com as suas extremidades distais separadas, o que indica sua posição mais posterior. A fusão dos ramos da linfapófise forma as pleurapófises das vértebras caudais (Hoffstetter & Gasc, 1969), que são estruturas robustas, achatadas e dirigidas ventrolateralmente (Fig. 11D). Os forames paracotilares são ausentes nas vértebras pré-cloacais. Porém, nas vértebras cloacais e caudais, esses forames estão presentes. Em vista posterior (Fig. 11B), a região do arco neural dorsal às facetas articulares pós-zigapofisais curva-se ventralmente de forma brusca, principalmente nas vértebras anteriores. O zigantro é robusto. Anterior à cada faceta articular zigantrol, há um pequeno forame zigantrol. O côndilo é arredondado nas vértebras anteriores, cloacais e caudais e ligeiramente achatado dorsoventralmente nas demais vértebras do tronco. Ventrais ao côndilo, observam-se hipapófises longas nas vértebras anteriores (Fig. 11A) e os dois longos e delgados ramos da hemapófise (vistos somente em poucas vértebras, já que, na maioria, essas estruturas estavam quebradas) nas vértebras caudais (Fig. 11D). Nas vértebras de maior porte, correspondentes à região mediana do tronco, a região posterior da quilha hemal é, ligeiramente, expandida. Há algumas vértebras de porte semelhante às vértebras anteriores, que exibem uma expansão mais conspícua e irregular na região posterior da quilha hemal. Essas vértebras correspondem à região posterior do tronco e essa expansão foi denominada de “hipapófise pré-cloacal” por Hoffstetter & Gasc (1969). Porém, delimitar o limite entre as regiões mediana e posterior do tronco seria uma aproximação bastante imprecisa, já que a gradação observada na expansão posterior da quilha hemal é muito suave. Assim, optou-se em generalizar

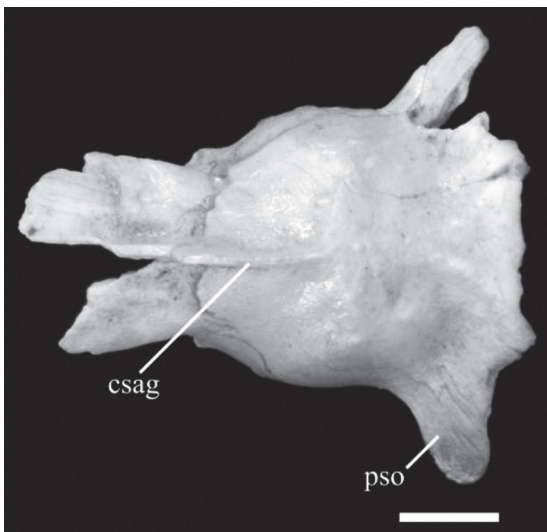


FIGURA 10: Parietal de *Euneptes murinus*, Lapa dos Brejões, Morro do Chapéu, BA. Vista dorsal. Barra de escala: 5 mm.

essas vértebras como “vértebras do tronco”, o que não implica em problemas na descrição do material. O assoalho do canal neural é, ligeiramente, menor do que o diâmetro do côndilo (Fig. 11B). Além das cristas longitudinais na parede interna do pedicelo do canal neural, já descritas, há uma outra pequena crista no assoalho, o processo subneural de Auffenberg (1963).

Juntas, essas cristas fornecem ao canal um aspecto trilobado. Em vista lateral, a espinha neural exhibe tamanho médio, sendo ligeiramente mais alta nas vértebras anteriores. A margem subcentral é desenvolvida. Nas vértebras anteriores, a hipapófise é bem desenvolvida e dirigida posteriormente, com sua extremidade distal ultrapassando o côndilo. Nas demais vértebras

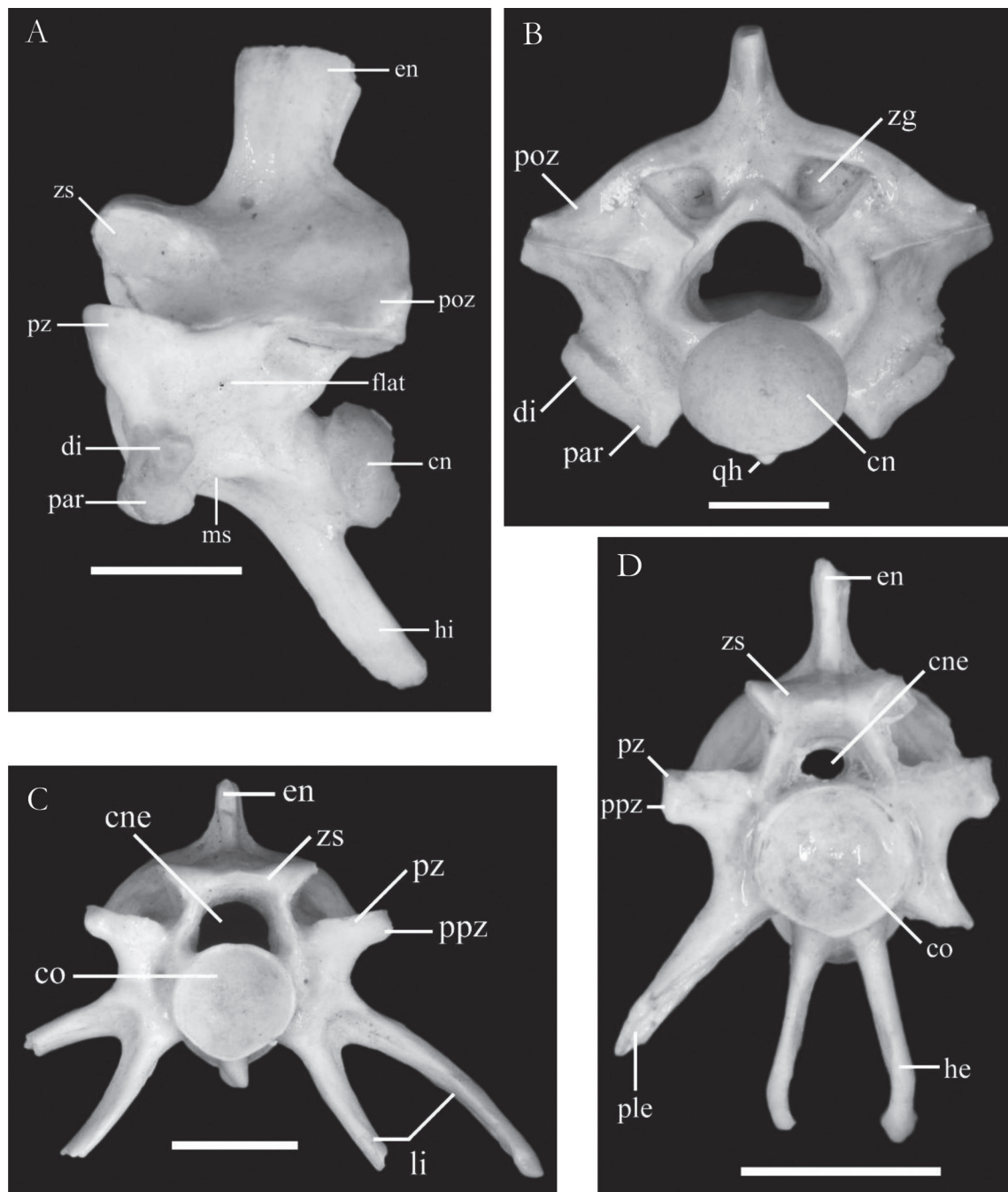


FIGURA 11: Vértebras de *Eunectes murinus*, Lapa dos Brejões, Morro do Chapéu, BA. **A**, vértebra anterior, vista lateral esquerda. **B**, vértebra do tronco, vista posterior. **C**, vértebra cloacal, vista anterior. **D**, vértebra caudal, vista anterior. Barras de escala: 5 mm.

do tronco, a extremidade posterior da quilha hemal é mais proeminente, como descrito anteriormente. As pleurapófises das vértebras caudais são robustas, largas em sua base, tornando-se mais afiladas distalmente. As hemapófises são bastante longas e, em uma das vértebras caudais, nota-se uma característica importante e diagnóstica para a espécie. As extremidades distais dos ramos da hemapófise (Fig. 11D) tornam-se bruscamente afiladas e recurvadas póstero-medialmente. Em vista dorsal, o centro é curto craniocaudalmente. Porém, nas vértebras caudais, o centro é, relativamente, mais alongado. As facetas articulares pré-zigapofisais são amplas, com eixo longo dirigido ântero-lateralmente. Ventral a essas facetas, partem processos pré-zigapofisais curtos e pontiagudos. A borda dorsal do zigósforo apresenta uma projeção em sua região mediana. A pós-zigapófise é conspícua e dirigida lateralmente. O entalhe do arco neural é profundo e a espinha neural projeta-se caudalmente além desse entalhe. Em vista ventral, as facetas articulares pós-zigapofisais são amplas, com formato irregular e eixo longo dirigido ântero-lateralmente. O sulco subcentral é raso. A quilha hemal é moderadamente pronunciada. Nas vértebras posteriores, o sulco subcentral é mais profundo na região anterior, logo ventral ao cótilo, correspondendo à fossa linfática paramediana subcentral de LaDuke (1991), característica típica das vértebras posteriores do tronco. Há forames subcentrais adjacentes à quilha hemal.

Considerações e comparações

Como o exemplar encontrava-se muito bem preservado, foi possível a análise de um grande número de estruturas e de suas relações topológicas. Algumas características diagnósticas foram identificadas (sobreposição do parietal sobre o frontal na região ventral do crânio; presença, na superfície dorsal do parietal, de uma área com formato geométrico; formato dos ramos da hemapófise). Apesar do número pequeno, a estabilidade morfológica dessas características nos materiais comparativos indica uma grande confiabilidade das mesmas como estruturas diagnósticas dessa espécie. Além disso, há um conjunto de similaridades fenotípicas que, somadas às características diagnósticas, permitiram a identificação do material como *Eunectes murinus*. Abaixo, seguem as comparações feitas com outros representantes de Boidae.

Maxilar: Entre os gêneros analisados, apenas *Corallus* exibe diferenças marcantes com relação aos demais gêneros. Em vista dorsal, nota-se que a porção posterior

do maxilar é recurvada póstero-lateralmente (Kluge, 1991), conferindo ao osso um formato ligeiramente em "S". Em todos os demais gêneros da família Boidae, essa região é reta, dirigida posteriormente.

Frontal: Os frontais de *Boa constrictor*, *Corallus hortulanus*, *C. caninus* e *Epicrates cenchrria* são expandidos lateralmente, com o formato, em alguns exemplares, próximo a um quadrado. Além disso, em *B. constrictor* não se observou, em vista anterior, o processo conspícua lateral à abertura do trato olfatório nem o entalhe para a sutura com o pré-frontal. Ademais, o frontal é deprimido dorsoventralmente de forma bastante acentuada nessa espécie. Em *Corallus*, ocorre o processo (de forma menos conspícua do que em *Eunectes*), porém não há um entalhe para a sutura com o pré-frontal.

A característica mais importante observada, e que diagnóstica o material de Brejões como sendo de *Eunectes murinus*, é a sobreposição do parietal sobre o frontal na região ventral do crânio. Nas demais espécies de Boidae, o contato entre os dois ossos é perpendicular, não havendo essa sobreposição.

Pós-orbital: A análise dos materiais comparativos não forneceu diferenças muito significativas entre as espécies. Observou-se apenas que, nas espécies *Boa constrictor*, *Corallus hortulanus*, *Eunectes deschauenseei*, *E. notaeus*, e, em menor grau, *Epicrates cenchrria*, há uma pequena expansão óssea na lâmina anterior do pós-orbital, ausente em *Eunectes murinus*.

Palatino: Entre os gêneros analisados de Boidae, apenas o gênero *Corallus* possui quatro dentes no palatino. Nos demais gêneros, há sempre cinco dentes. *Boa constrictor* exibe uma característica diagnóstica para a espécie. Dorsal aos processos maxilar e pterigóide do palatino, há um terceiro processo, lateral com relação à sutura com o pterigóide e dirigido posteriormente.

Pterigóide: A porção anterior do pterigóide é muito semelhante em *Eunectes* e *Epicrates*. No gênero *Corallus*, não há qualquer saliência óssea na superfície medial da crista que se encaixa no palatino. *Corallus caninus* pode ou não exibir um pequeno canal na superfície medial da crista ântero-dorsal, enquanto em *C. hortulanus* há uma tendência à formação de um canal. Esse canal é formado pelo desenvolvimento de uma borda óssea próxima à porção anterior da fileira de dentes.

Boa constrictor apresenta uma característica descrita por Kluge (1991) que não foi observada em nenhuma outra espécie de bóideo analisada: a presença de um processo palatino ântero-medial no pterigóide.

Esse processo é uma projeção óssea desenvolvida que, realmente, encobre o processo pterigóide do palatino, criando uma área adicional de articulação entre os dois ossos (Kluge, 1991).

Ectopterigóide: O formato alongado desse osso ocorre nos gêneros *Eunectes*, *Boa* e *Epicrates* (Kluge, 1991). Por outro lado, o gênero *Corallus* tem um ectopterigóide extremamente curto e truncado (Kluge, 1991).

A extremidade anterior do ectopterigóide exibe dois pequenos processos, em maior ou menor grau, nos gêneros *Eunectes*, *Boa* e *Epicrates*. A presença dos dois pequenos processos na extremidade anterior do osso ocorre com diferentes níveis de entalhamento em *Eunectes* e em *Boa*: alguns exemplares (*E. murinus*, IB 13906; *B. constrictor*, MZUSP 2737, MZUSP 2739) exibem dois processos bastante distintos; outros (*E. murinus*, MPEG 16443; *E. deschauenseei*, IB 14619; *B. constrictor*, MZUSP 2553) exibem apenas uma tendência à formação dos dois processos; e outros ainda (*E. murinus*, IB 20507) não apresentam qualquer sinal de entalhamento. Assim, em *Eunectes* e em *Boa*, essa característica é variável, apesar de Kluge (1991, caráter 32) ter considerado que “the end of the ectopterigoyd is not indented” em *Eunectes*. Em *Epicrates*, há também dois processos, o medial sendo bastante reduzido, de forma semelhante a algumas *Eunectes*.

Em *B. constrictor*, o terço posterior do ectopterigóide não apresenta a concavidade lateral e todo o osso curva-se medialmente, exibindo um formato de “meia-lua”.

Pré-frontal: Em *B. constrictor*, a margem ântero-medial do pré-frontal, que contata o nasal, é mais côncava e alongada, e forma um ápice dirigido anteriormente, que não ultrapassa a extensão da lâmina dorsal do nasal (como visto nos exemplares atuais). Em *Corallus*, a condição é semelhante a de *B. constrictor*.

O processo maxilar lateral e o processo maxilar medial em *B. constrictor* e *Epicrates cenchria* são, praticamente, do mesmo tamanho. Ademais, em *E. cenchria*, a distância entre os dois processos é reduzida quando comparado à *Eunectes*. *Corallus* exibe a condição mais distinta, em que os dois processos são paralelos e dirigidos posteriormente, e são mais próximos entre si do que em qualquer outro gênero boídeo analisado.

Proótico: Em *B. constrictor*, o forame proótico anterior é, praticamente, todo cingido pelo próprio proótico, tendo o parietal pouca participação, e a projeção posterior do laterosfenóide é mais longa do que em *Eunectes*. Em *Epicrates cenchria*, *Corallus hortulanus* e *C. caninus*, essa projeção do laterosfenóide é ausente.

Parietal: Além da sutura ventral do frontal com o parietal, que caracteriza *Eunectes murinus* (ver as comparações dos frontais), observou-se também a presença, na superfície dorsal do parietal, de uma área com formato geométrico (em muitos exemplares, similar a uma ampulheta) logo anterior à crista sagital nas espécies de *Eunectes*. Nos demais gêneros analisados, essa área é reduzida e não apresenta formato geométrico similar ao de *Eunectes*. Em alguns exemplares de *Boa constrictor* (MZUSP 2737, MZUSP 2738, IB 15219), *Epicrates cenchria* (IB 14624) e *Corallus caninus* (IB 2201, IB 2202), essa área praticamente inexistente e a crista sagital inicia-se logo posterior à sutura frontoparietal dorsal.

O processo supraorbital de *Corallus caninus* apresenta uma depressão onde o pós-orbital se insere. Fica evidente por essa característica que o pós-orbital não contata o frontal, os dois ossos sendo separados pelo parietal (Kluge, 1991). Em todas as demais espécies analisadas, o pós-orbital contata o frontal.

Vértebra: As vértebras da região do tronco de *Eunectes* não apresentam forames paracotilares, assim como nos gêneros *Corallus* e *Epicrates*. Já *Boa constrictor* exibe forames paracotilares relativamente calibrosos, e a espinha neural das vértebras do tronco dessa espécie é visivelmente mais alta do que nos demais gêneros (ver Figs. 25 e 30).

O zigósfeno de espécimes de *B. constrictor* de tamanho similar ao material de Brejões é visivelmente mais alto do que esse, porém mais estreito. Em *Corallus* e *Epicrates*, o zigósfeno é mais delgado do que em *Eunectes*. O processo pré-zigapofisal em *Corallus* é extremamente curto, não sendo possível visualizá-lo em vista dorsal. Outra diferença é com relação às pleurapófises: nos espécimes de *Epicrates* e *Corallus hortulanus* analisados, essas estruturas são encurtadas quando comparadas à *Eunectes*. Além disso, em *C. hortulanus*, as pleurapófises são dirigidas anteriormente, além de ventrolateralmente.

Apesar das espécies de *Eunectes* não apresentarem diferenças nas vértebras pré-cloacais, foram observadas algumas diferenças nas vértebras caudais. Em *E. deschauenseei* e *E. notaeus*, os ramos da hemapófise tornam-se gradualmente afilados distalmente. Além disso, em *E. notaeus*, a base dos ramos é mais larga do que em *E. murinus* (no espécime IB 7540, os ramos têm formato de lâminas). Em *Boa constrictor*, os ramos da hemapófise são curtos quando comparados à *E. murinus*. Em *Epicrates cenchria*, a hemapófise é reduzida. *C. hortulanus* apresenta hemapófises achatadas lateralmente, com formato lâminas.

Eunectes sp.

Material de referência: dentário esquerdo, maxilar esquerdo, cinco vértebras anteriores, 221 vértebras do tronco, fragmentos de costelas (MZSP-PV 135), provenientes da caverna Buraco do Japonês, Bonito, MS.

Distribuição atual do gênero: Veja texto de Distribuição para *Eunectes murinus* acima.

Descrição

Todas as peças foram encontradas associadas e, portanto, foram atribuídas ao mesmo indivíduo.

Dentário (Fig. 12A): Exemplar muito robusto com a região posterior ausente. Os dentes são longos, cônicos e recurvados posteriormente. A extremidade anterior é fortemente curvada medialmente. O canal de Meckel segue aberto anteriormente até o primeiro

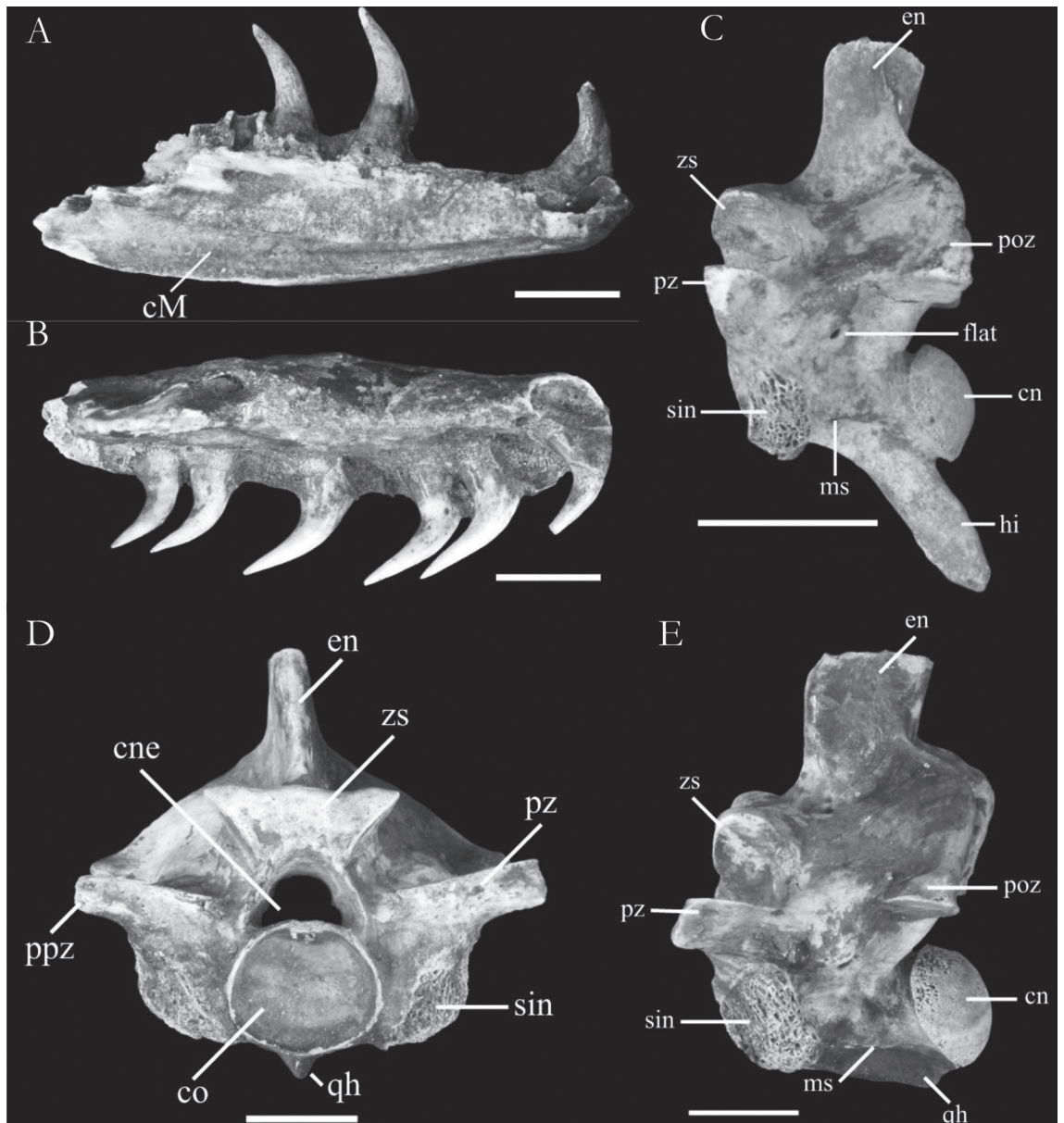


FIGURA 12: *Eunectes* sp. (MZSP-PV 135), Buraco do Japonês, Bonito, MS. **A**, dentário esquerdo, vista lingual. **B**, maxilar esquerdo, vista lingual. **C**, vértebra anterior, vista lateral esquerda. **D**, vértebra do tronco, vista anterior. **E**, vértebra do tronco, vista lateral esquerda. Barras de escala: 10 mm.

dente, finalizando em um forame profundo. Lateralmente, há um forame mentoniano muito calibroso.

Maxilar (Fig. 12B): O exemplar é composto apenas por sua metade anterior. Os dentes são cônicos e recurvados posteriormente. Em vista lateral, o maxilar é espessado em sua porção anterior, mas tende a se afilar seguindo posteriormente. Há um forame labial calibroso entre dois outros forames de pequeno calibre. Em vista ventral, a extremidade anterior do osso é fortemente dirigida medialmente. O processo palatino é dirigido póstero-medialmente. Sobre esse processo, há dois forames: um na margem anterior do processo e aberto medialmente, e outro posterior ao primeiro, de menor calibre e aberto posteriormente.

Vértebra (Figs. 12C, D, E): As características vertebrais observadas no material são extremamente semelhantes às já descritas anteriormente para *Eunectes murinus* proveniente de Lapa dos Brejões. Entretanto, o porte desse exemplar é, aproximadamente, cinco vezes maior do que o exemplar de Lapa dos Brejões e, portanto, suas características são visivelmente mais acentuadas. Assim, por exemplo, o zigósfeno do material MZSP-PV 135 é muito mais alto (Fig. 12D) e a hipapófise, extremamente robusta (Fig. 12C).

Considerações e comparações

O indivíduo certamente pertence ao gênero *Eunectes* devido às similaridades fenotípicas com o gênero e ao grande porte do indivíduo. Há apenas dois elementos cranianos preservados, os quais não possuem diferenças marcantes entre os gêneros de boíneos analisados. Não foram preservadas vértebras cloacais, que, como descrito anteriormente para *Eunectes murinus*, podem ser úteis na definição das espécies do gênero. Desta forma, não foi possível definir o nível específico deste material. Abaixo, seguem as comparações com os demais gêneros de boíneos analisados.

Dentário: Foram observadas apenas diferenças sutis entre os gêneros analisados. Em *Boa constrictor*, o forame na extremidade anterior do canal de Meckel localiza-se sob o terceiro dente anterior, e não sob o primeiro, como em *Eunectes*.

Entre os gêneros *Epicrates*, *Eunectes* e *Corallus* não foram observadas diferenças com relação ao dentário. Entretanto, o dentário foi encontrado associado às vértebras, certamente de *Eunectes*, como será visto abaixo. Além disso, o porte extremamente grande do exemplar não foi observado em nenhum

dos exemplares de *Epicrates* e *Corallus* da Coleção de Serpentes do MZUSP.

Maxilar: Com relação ao maxilar, não foram observadas diferenças significativas entre MZSP-PV 135 e as espécies analisadas, pelo material estar muito fragmentado. Entretanto, o fato de ter sido encontrado associado com as vértebras e o seu tamanho compatível com o restante das peças indicam que o maxilar pertence ao mesmo indivíduo e, portanto, ao gênero *Eunectes*.

Vértebra: Além dos esqueletos dos boídeos listados no Apêndice 1, exemplares conservados em álcool da Coleção de Serpentes do MZUSP também foram analisados.

O porte do exemplar MZSP-PV 135 é extremamente avantajado. Tal porte não foi visto em qualquer dos exemplares de *Corallus* e *Epicrates* da Coleção de Serpentes do MZUSP. *Boa constrictor* pode apresentar um grande porte, entretanto, outras características distinguem essa espécie do gênero *Eunectes*. Além da presença de forames paracotilares nas vértebras do tronco, o zigósfeno de *B. constrictor*, apesar de alto, é visivelmente mais estreito e as espinhas neurais dessa espécie são quase duas vezes maior do que em *Eunectes*.

Boa Linnaeus, 1758

Boa constrictor Linnaeus, 1758

Material de referência: vértebras anteriores (MZSP-PV 97, MZSP-PV 98, MZSP-PV 99, MZSP-PV 100, MZSP-PV 101, MZSP-PV 102, MZSP-PV 103, MZSP-PV 104, MZSP-PV 105), vértebras do tronco (MZSP-PV 106, MZSP-PV 107, MZSP-PV 108, MZSP-PV 109, MZSP-PV 110), vértebras caudais (MZSP-PV 111, MZSP-PV 112, MZSP-PV 113), vértebras de região não identificada (MZSP-PV 114 – duas vértebras fusionadas, MZSP-PV 115, MZSP-PV 116, MZSP-PV 117), provenientes da Caverna Carneiro, Serra da Mesa, GO; duas vértebras anteriores e seis vértebras do tronco (Material 3), provenientes de Lapa dos Brejões, Morro do Chapéu, BA; parietal (ST 3102.37), vértebras anteriores (ST 3104.1, ST 3104.2), vértebras do tronco (ST 2575, ST 3102.1, ST 3102.38, ST 3102.39, ST 3102.40, ST 3102.41, ST 3115.1, ST 3119.10, ST 3119.11, ST 3119.12, ST 3119.13, ST 3119.14, ST 3119.15, ST 3119.16, ST 3119.17, ST 3119.18, ST 3119.19, ST 3119.20, ST 3119.21, ST 3119.22, ST 3119.23, ST 3119.24, ST 3119.25, ST 3119.26, ST 3119.27, ST 3119.28, ST 3119.29,

ST 3119.30, ST 3119.62, ST 3119.64, ST 3119.75, ST 3119.76, ST 3119.79, ST 3119.80, ST 3119.83, ST 3130.1, ST 3132.2, ST 3137.3, ST 3137.4, ST 3137.7, ST 3140.1, ST 3140.2, ST 3141.5, ST 3144.1, ST 4657.2, ST 4671.1, ST 4671.2 – seis vértebras articuladas), vértebras de região não identificada (ST 3102.43, ST 3102.50, ST 3119.44, ST 3119.72, ST 3119.78, ST 3135.1), provenientes de Lapa do Santo, Matozinhos, MG; vértebra do tronco (BL 3127.1), proveniente de Lapa das Boleiras, Matozinhos, MG; dentário direito (2796.2), dentário esquerdo (4355.33), pterigóide direito (4685.8), pterigóides esquerdos (2806.22, 2859.4), vértebra anterior (3153.1), vértebras do tronco (1373.1, 1927.1, 2246.1), provenientes de Lapa do Boquete, Januária, MG.

Distribuição atual: Espécie amplamente distribuída pelas Américas Central e do Sul, ocorrendo tanto à leste quanto à oeste dos Andes, inclusive nas Antilhas, em Dominica e Santa Lucia (Henderson *et al.*, 1995). Entre todas as espécies de boíneos do Novo Mundo, *B. constrictor* exibe a mais ampla distribuição latitudinal (aproximadamente 66°), sendo a única a se estender ao norte do Trópico de Câncer, no México. Essa distribuição é, aproximadamente, duas vezes maior do que a de qualquer outro boíneo do Novo Mundo (Henderson *et al.*, 1995). No Brasil, *B. constrictor* distribuiu-se em praticamente todas as formações vegetacionais, sendo encontrada na Amazônia (Peters & Orejas-Miranda, 1970), Caatinga (Vanzolini *et al.*, 1980; Rodrigues, 1996, 2000), Mata Atlântica (Marques *et al.*, 2001), Cerrado (Vanzolini *et al.*, 1980) e Pantanal, novamente ocorrendo em mais categorias de vegetação do que qualquer outro boíneo do Novo Mundo (Henderson *et al.*, 1995).

Descrição

Dentário (Fig. 13): Os materiais encontram-se incompletos e nenhum dente foi preservado. A extremidade anterior é curvada lingualmente e ligeiramente inclinada ventralmente (característica melhor evidenciada em vista labial). O canal de Meckel é aberto até o terceiro dente anterior, finalizando em um forame profundo. Labialmente, no exemplar 4355.33, há um forame mentoniano calibroso.

Pterigóide (Fig. 14): Osso alongado, composto por dois ramos: o ramo palatino anteriormente e o ramo quadrado posteriormente (Rieppel, 1977). Os dentes são cilíndricos, recurvados posteriormente e

encontram-se alinhados longitudinalmente no ramo palatino. A extremidade anterior do pterigóide pertencente ao exemplar 2806.22 possui um processo palatino ântero-medial bem definido. Na porção póstero-lateral do ramo palatino, há a região de articulação do ectopterigóide, relativamente estreita ântero-posteriormente. No exemplar 2859.4, há um pequeno processo na borda ventral dessa região. Na porção póstero-medial do ramo palatino, o osso expande-se, formando uma “asa”, que se articula ao processo basipterigóide do basisfenóide (Frazzetta, 1959; Rieppel, 1977) e segue até a extremidade posterior do ramo quadrado, como visto nos exemplares atuais. Essa crista delimita, juntamente com uma crista ventral menor, uma canaleta, como visto nos exemplares atuais. Nessa região, ocorre a inserção da musculatura protratora do arco palato-maxilar (Monteiro, 1996).

Parietal (Fig. 15): Corresponde a um osso robusto, não pareado. Os processos supraorbitais, que definem a margem póstero-dorsal da órbita (Rieppel *et al.*, 2003), são longos e dirigidos lateralmente, com a extremidade distal afilada. A sutura do parietal com os frontais exibe formato de “W”, com um pequeno processo pontiagudo central e outros dois pequenos processos arredondados nas laterais. Na porção ântero-dorsal desses processos, há uma faceta que corresponde à região de sutura do pós-orbital curvado. Comparando com exemplares atuais, nota-se que a região posterior do parietal está quebrada. Dorsalmente, o osso sustenta uma crista sagital alta. Apesar de sua superfície dorsal estar quebrada, pode-se notar que

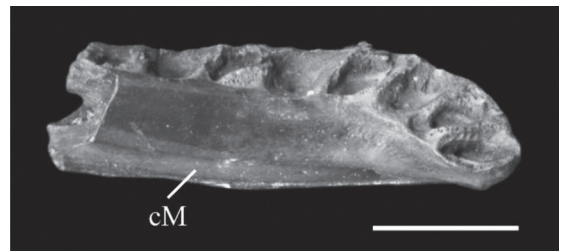


FIGURA 13: Dentário esquerdo (4355.33) de *Boa constrictor*, Lapa do Boquete, Januária, MG. Vista lingual. Barra de escala: 5 mm.

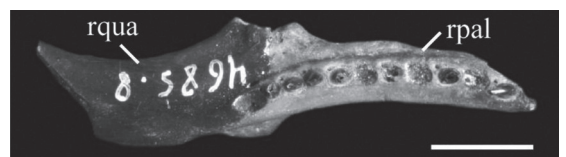


FIGURA 14: Pterigóide direito (4685.8) de *Boa constrictor*, Lapa do Boquete, Januária, MG. Vista ventral. Barra de escala: 5 mm.

essa crista torna-se progressivamente mais alta posteriormente. A crista não alcança a região de sutura com os frontais, havendo uma porção dorsalmente achatada, em formato de triângulo, que se estreita posteriormente, continuando então na crista sagital. Posterior aos processos supraorbitais, o parietal é largo e exibe duas regiões globulares pareadas separadas pela região achatada em formato de triângulo e o início da crista sagital. Seguindo posteriormente a essas áreas globulares, o parietal torna-se estreito. As lâminas laterais descendentes formam as laterais e a base das áreas globulares. Na extremidade anterior dessas lâminas, partiriam dois pequenos processos que participam da sutura ventral com os frontais, porém estão quebrados.

Vértebra (Fig. 16): Em vista anterior (Fig. 16B), observa-se um zigósfeno robusto, a região entre as facetas articulares zigósfenais sendo extremamente alta (quando comparado, por exemplo, a um colubrídeo ou mesmo a um boídeo de tamanho similar). Essa característica varia com a idade dos espécimes examinados (veja também Auffenberg, 1963: 159, fig. 5). A pré-zigapófise é inclinada dorsalmente. O processo pré-zigapofisal é muito reduzido, havendo apenas uma

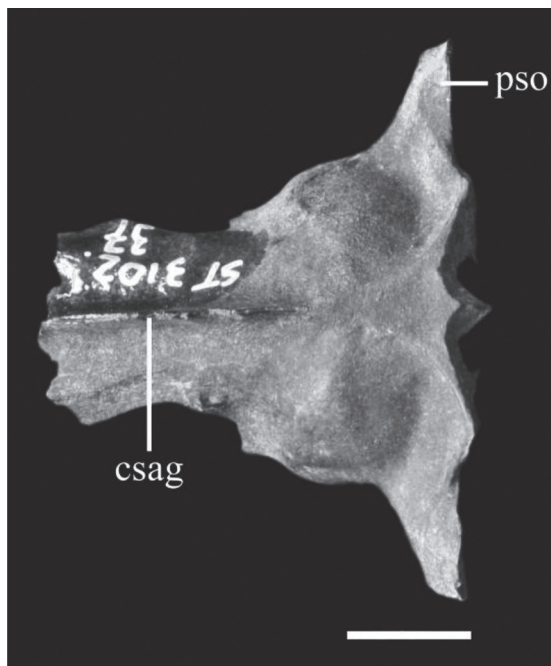


FIGURA 15: Parietal (ST 3102.37) de *Boa constrictor*, Lapa do Santo, Matozinhos, MG. Vista dorsal. Barra de escala: 5 mm.

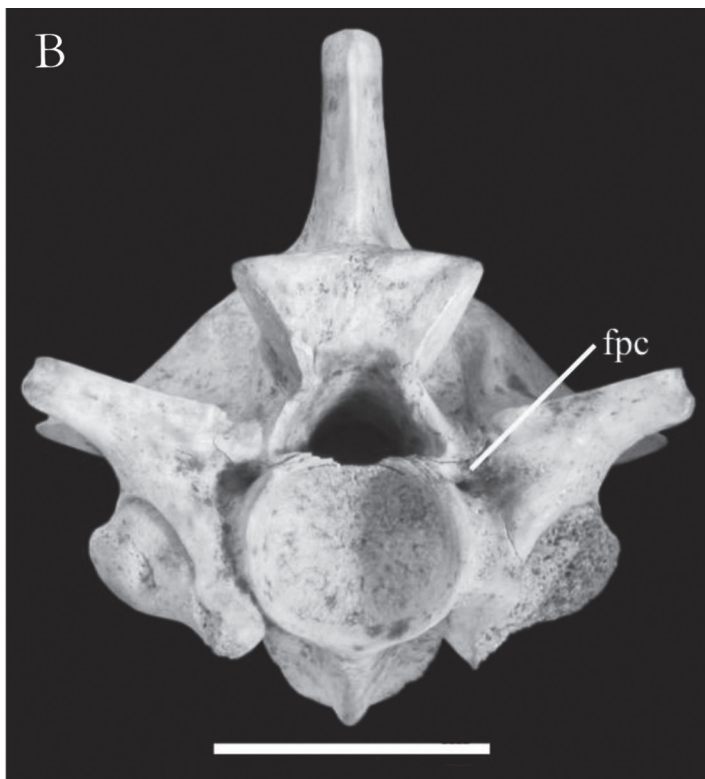
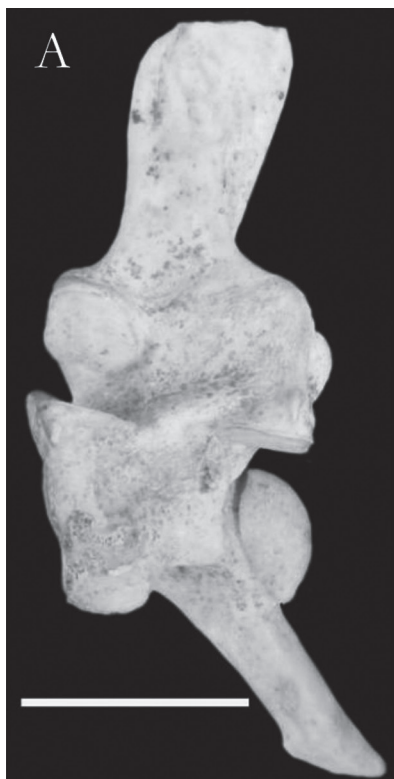


FIGURA 16: Vértebras de *Boa constrictor*, Caverna Carneiro, Serra da Mesa, GO. **A**, vértebra anterior (MZSP-PV 97), vista lateral esquerda. **B**, vértebra do tronco (MZSP-PV 106), vista anterior. Barras de escala: 10 mm.

pequena projeção ventral na extremidade distal da pré-zigapófise. O canal neural exhibe formato subtriangular e tem, aproximadamente, metade do tamanho do cótilo. Há duas cristas longitudinais pouco proeminentes que correm ântero-posteriormente ao longo da parede interna do pedicelo do arco neural. O cótilo é arredondado. A diapófise e a parapófise são menos distintas entre si do que nos colubrídeos, mas nota-se uma área dorsal robusta e arredondada, a diapófise, ligeiramente posterior à outra área, que é reduzida e ligeiramente côncava, a parapófise. Não há processo parapofisal em nenhuma região da coluna vertebral. Em três vértebras anteriores [MZSP-PV 97 (Fig. 16A), MZSP-PV 98, MZSP-PV 99], observa-se uma hipapófise longa e robusta, que varia em tamanho de uma vértebra para outra. Nas demais vértebras anteriores, entretanto, a hipapófise é reduzida, provavelmente, por essas vértebras serem de uma porção mais posterior da região anterior. Nas vértebras caudais, observa-se um par de pleurapófises de tamanho médio, robustas e dirigidas ventrolateralmente. A porção distal das pleurapófises dirige-se ventralmente de forma mais brusca, tornando-se vertical. Geralmente, observa-se a presença de um par de forames paracotilares, porém há vértebras com apenas um forame. Em vista posterior, a região do arco neural dorsal às facetas articulares pós-zigapofisais curva-se ventralmente de forma brusca. O ziganthro é robusto e alto. Anterior às facetas articulares zigantrais, há um forame zigantral. O côndilo é arredondado e, ventral a ele, observa-se a hipapófise nas vértebras anteriores. Já nas demais vértebras do tronco, observa-se apenas a porção posterior da quilha hemal fortemente construída. O assoalho do canal neural é menor do que o diâmetro do côndilo (podendo ser, aproximadamente, 50% menor em tamanho nos exemplares de maior porte) e apresenta o mesmo formato subtriangular. É possível ver em seu assoalho uma crista larga (= processo subneural de Auffenberg, 1963). Na parede interna do pedicelo do arco neural, observam-se as duas cristas longitudinais. Dessa forma, o processo subneural e as duas cristas dão ao canal neural um aspecto ligeiramente trilobado. Nas vértebras caudais, ventral ao côndilo, há um par de hemapófises pequenas com as bases separadas entre si. Em vista lateral, as espinhas neurais são extremamente altas nas vértebras anteriores (Fig. 16A), tornando-se mais curtas seguindo posteriormente na coluna vertebral. Nas vértebras caudais, a espinha neural é afilada craniocaudalmente. Nas vértebras anteriores, o formato das hipapófises varia de uma vértebra para outra, provavelmente por serem essas vértebras correspondentes à porções diferentes da região anterior da coluna (essa variação foi observada em exemplares atuais de *Boa constrictor*):

em alguns exemplares [MZSP-PV 97 (Fig. 30A), MZSP-PV 98, MZSP-PV 99], as hipapófises são bem desenvolvidas enquanto em outros (como em MZSP-PV 100, MZSP-PV 101, MZSP-PV 102, MZSP-PV 103, MZSP-PV 104), são bastante reduzidas, indicando que essas vértebras são intermediárias entre a região anterior e o restante da coluna vertebral. Essas vértebras poderiam ser atribuídas à região posterior da coluna, já que nessa podem ocorrer estruturas denominadas “hipapófises pré-cloacais” (Hoffstetter & Gasc, 1969). Entretanto, foi observado nos exemplares atuais que essas vértebras também exibem sulco subcentral profundo (fossa linfática paramediana subcentral de LaDuke, 1991), característica não presente no material. A sinapófise é extremamente robusta. A margem subcentral é pouco proeminente. Em vista dorsal, o centro é curto craniocaudalmente. As facetas articulares pré-zigapofisais são amplas, com formato irregular e dirigidas lateralmente. Nas vértebras anteriores, essas facetas são visivelmente mais curtas do que nas demais vértebras do tronco. O processo pré-zigapofisal é reduzido, estando representado apenas por uma pequena projeção lateral e ventral às facetas pré-zigapofisais. A borda dorsal do zigósforo é, praticamente, reta. Nas vértebras caudais, a borda dorsal do zigósforo assemelha-se ao formato “*concave with median tubercle*” de Auffenberg (1963: 153). A pós-zigapófise é conspicua e fortemente dirigida lateralmente. Além disso, pode-se perceber que as vértebras anteriores apresentam a menor pós-zigapófise enquanto as demais vértebras do tronco possuem pós-zigapófises fortemente expandidas lateralmente. Em vista ventral, a faceta articular pós-zigapofisal é, praticamente, tão larga quanto longa nas vértebras anteriores; seguindo posteriormente, ela torna-se cada vez mais larga, chegando a apresentar formato subtriangular, com seu eixo longo dirigido lateralmente. Nas vértebras caudais, as facetas articulares pós-zigapofisais são novamente encurtadas, à semelhança das vértebras anteriores. O sulco subcentral é pouco profundo. A quilha hemal é bastante desenvolvida e robusta. Há um par de forames subcentrais adjacentes à quilha hemal.

Considerações e comparações

Todos os materiais analisados exibem um conjunto de características que permitem a sua identificação como *Boa constrictor*. Algumas características são diagnósticas para o gênero, com relação aos boíneos sul-americanos (como presença do processo palatino ântero-medial do pterigóide, presença de forames paracotilares); outras são importantes para

a identificação da espécie apenas se consideradas em conjunto (como inclinação ventral da região anterior do dentário, forame anterior no canal de Meckel localizado sob o terceiro dente, presença de um processo na borda ventral da região de sutura com o ectopterigóide, formato afilado do processo supraorbital do parietal). Essas características são muito conservadas entre os 12 exemplares analisados dessa espécie e, portanto, reforçam a identificação feita aqui.

Dentário: O dentário de *Boa constrictor* exibe apenas diferenças sutis com relação aos demais gêneros de Boinae. Em *Eunectes*, o forame na porção anterior do canal de Meckel localiza-se mais anteriormente, sob o primeiro dente, enquanto nos materiais de Lapa do Boquete esse forame encontra-se sob o terceiro dente.

A extremidade anterior do dentário nos exemplares atuais de *Epicrates* e *Corallus* é inclinada dorsalmente, e não ventralmente como em *B. constrictor*.

Pterigóide: O exemplar 2806.22 possui o processo ântero-medial do palatino, uma característica levantada por Kluge (1991) como presente apenas em *B. constrictor* entre os bóieos sul-americanos.

No ramo quadrado do exemplar 4685.8, a crista ventral (que forma a canaleta descrita acima) é fortemente expandida medialmente, sendo mais larga do que a crista dorsal, enquanto em *Corallus*, a crista ventral segue, praticamente, paralela à dorsal. Os demais gêneros de Boinae analisados são semelhantes ao material com relação a essa característica. Além disso, a crista dorsal nesse exemplar e em 2859.4 segue posteriormente de forma contínua, sem nenhuma expansão medial, enquanto em *Eunectes* e *Epicrates* a crista dorsal expande-se proeminentemente em direção ao processo basiapterigóide do basisfenóide.

A região de sutura com o ectopterigóide em *Eunectes* é, visivelmente, mais extensa e o processo na porção ântero-ventral é reduzido ou ausente. *Corallus* não exibe qualquer processo nessa região.

Parietal: O processo supraorbital é curto e com extremidade distal arredondada em *Eunectes deschauenseei* e *E. notaeus*. Em *Epicrates cenchria* e *Eunectes murinus*, foram observadas variações no formato desse processo. Em *Corallus caninus*, esse processo é bastante reduzido e, tanto nessa espécie quanto em *C. hortulanus*, o processo é fortemente inclinado ventralmente (característica notável em vista dorsal).

Em vista dorsal, a área dorsal achatada exibe um formato geométrico diferente em *Eunectes* (em muitos casos, assemelhando-se a uma ampulheta) e é visivelmente mais longa.

Em *E. cenchria*, a área globular é muito definida quando comparado ao material ST 3102.37, havendo, na região posterior dessa área, um forte estreitamento em vista dorsal.

Uma característica interessante observada em *C. caninus* foi a presença de uma depressão no processo supraorbital para a sutura com o pós-orbital. Fica evidente por essa característica que o pós-orbital não contata o frontal, os dois ossos sendo separados pelo parietal (Kluge, 1991, caráter 27). Em todas as demais espécies analisadas, o pós-orbital contata o frontal.

Vértebra: Os exemplares analisados dos gêneros *Eunectes*, *Epicrates* e *Corallus* não apresentam forames paracotilares nas vértebras do tronco. Kluge (1991) notou a ausência desses forames nas vértebras de *Eunectes* e *Epicrates*, porém, segundo o autor, há variação do caráter no gênero *Corallus*: *C. annulatus* possui um par de forames paracotilares em suas vértebras, porém, em *C. caninus* e *C. enydris* (*sensu* Kluge, 1991), esses forames estão ausentes. Além disso, as espinhas neurais em *Boa constrictor* são extremamente altas quando comparadas aos demais gêneros de bóieos analisados.

Os zigósfenos dos gêneros *Eunectes*, *Corallus* e *Epicrates* são distintamente mais largos e mais baixos do que em *Boa constrictor* (especialmente nos exemplares de maior porte), sendo que *Eunectes* apresenta o zigósfeno mais robusto dos três primeiros gêneros. A região do zigantro de *Eunectes* e de *Corallus* é deprimida e expandida lateralmente, enquanto em *B. constrictor* essa região é alta.

A espécie *Corallus hortulanus* difere ainda de *Boa constrictor* por apresentar quilha hemal pouco desenvolvida e com formato oblongo (Auffenberg, 1963: 153), espinha neural mais alongada ântero-posteriormente, pleurapófises retas e voltadas para a região anterior e ventrolateral (em *B. constrictor*, as pleurapófises não são retas e não são voltadas para a região anterior, como descrito anteriormente).

A espécie *E. cenchria* difere dos materiais e de alguns exemplares de *B. constrictor* (como MZUSP 13843) por apresentar as espinhas neurais das vértebras caudais mais alongadas ântero-posteriormente.

Corallus Daudin, 1803

Corallus cf. hortulanus (Linnaeus, 1758)

Material de referência: pterigóide direito (MZSP-PV 53), vértebra anterior (MZSP-PV 52), provenientes da Caverna Carneiro, Serra da Mesa, GO; dentário direito (2313.1), dentário esquerdo (2313.2), maxilar direito (2313.3), maxilar esquerdo

(2313.4), provenientes de Lapa do Boquete, Januária, MG.

Distribuição atual: A espécie ocorre nas Guianas e em toda a extensão da Floresta Amazônica, em ampla simpatria com *Corallus caninus* (Henderson, 1997). No Brasil, também ocorre no Cerrado e em enclaves mésicos na Caatinga, nas dunas arenosas quaternárias do Médio São Francisco (Rodrigues, 1996), e na Floresta Atlântica (Marques *et al.*, 2001) e Ilha Grande (Henderson, 1997). A distribuição altitudinal varia desde o nível do mar até, aproximadamente, 915 m (Henderson, 1997).

Descrição

Dentário (Fig. 17A): Os materiais estão completos. Os dentes são cilíndricos e recurvados

posteriormente. Nota-se uma heterodontia muito acentuada, com os dentes sendo extremamente longos e robustos na porção anterior do dentário, tornando-se mais curtos posteriormente. O canal de Meckel é amplamente aberto, finalizando anteriormente em um forame profundo localizado sob o segundo dente. A borda subdental é larga. Na região posterior, sob os dentes posteriores, o septo intramandibular forma uma projeção póstero-medial conspícua (Rieppel & Zaher, 2000). Labialmente, observa-se que o entalhe entre os processos posteriores dorsal (ou dentígero) e ventral estende-se até o sétimo ou oitavo dente posterior, o que torna a região posterior do dentário profundamente bifurcada. O processo dorsal é, ligeiramente, menor do que o processo ventral. Há um forame mentoniano calibroso e outros forames bastante reduzidos anteriores ao primeiro.



FIGURA 17: *Corallus cf. hortulanus*. **A**, dentário direito (2313.1), vista lingual, Lapa do Boquete, Januária, MG. **B**, maxilar esquerdo (2313.4), vista dorsal, Lapa do Boquete, Januária, MG. **C**, pterigóide direito (MZSP-PV 53), vista ventral, Caverna Carneiro, Serra da Mesa, GO. Barras de escala: 5 mm.

Maxilar (Fig. 17B): Da mesma forma que no dentário, há uma notável heterodontia (apesar dos dentes anteriores estarem quebrados, nota-se que suas bases são muito robustas). O formato dos dentes é similar ao dentário. O processo palatino é relativamente curto. Anterior a ele, há um forame calibroso aberto pótero-medialmente em 2313.4 e dois forames também calibrosos e abertos pótero-medialmente em 2313.3. Como esses dois forames encontram-se na mesma depressão, parece ter havido a divisão de um forame maior em dois. O processo ectopterigóide é reduzido e posterior ao processo palatino. Em vista dorsal (Fig. 17B), a porção anterior é curvada medialmente, enquanto o final posterior é curvado pótero-lateralmente, o que fornece ao maxilar um formato ligeiramente em “S”. Essa característica foi considerada por Kluge (1991, caráter 21) como uma sinapomorfia de *Corallus*. Em vista lateral, observa-se um forame labial calibroso anterior a outros forames de menor calibre.

Pterigóide (Fig. 17C): Osso relativamente longo, com sua porção anterior (aquela em contato com o palatino) estreita, torna-se mais amplo seguindo posteriormente e volta a se afilar em sua extremidade posterior. Sua metade posterior dirige-se lateralmente. O pterigóide exibe dois ramos (Rieppel, 1977): o ramo palatino e o ramo quadrado. Os dentes estão alinhados na região mediana do ramo palatino, o dente mais posterior alcançando o nível da região de sutura com o ectopterigóide. Medialmente, no ramo quadrado

do pterigóide, há uma canaleta delimitada por duas cristas que seguem posteriormente a partir do último dente. A crista ventral está quebrada, mas, na extremidade posterior do ramo quadrado, as duas cristas tendem a se encontrar. Além disso, a crista dorsal segue anteriormente em uma curvatura contínua, sem nenhuma projeção (ver maiores detalhes nas comparações abaixo). Nessa região, ocorre a inserção da musculatura protratora do arco palato-maxilar (Monteiro, 1996). A região de articulação do pterigóide com o palatino é bem característica da família Boidae, sendo afilada e com formato ligeiramente triangular em vista ventral. Em vista dorsal, observa-se nessa região uma crista delgada que, como visto nos exemplares atuais, encaixa-se ventralmente na extremidade posterior do palatino.

Vértebra (Fig. 18): A vértebra de Serra da Mesa pertence à região anterior da coluna vertebral. Porém, a presença de uma hipapófise bastante reduzida indica que essa vértebra é de uma posição posterior na região anterior da coluna. Essa vértebra não pertence à região posterior do tronco e, conseqüentemente, a hipapófise não corresponde à “hipapófise pré-cloacal” de Hoffstetter & Gasc (1969), já que, como foi observado em exemplares atuais, as vértebras posteriores exibem sulco subcentral bastante profundo, configurando a chamada fossa linfática paramediana subcentral de LaDuke (1991). Em vista anterior (Fig. 18A), o zigósfeno é moderadamente robusto. As facetas articulares

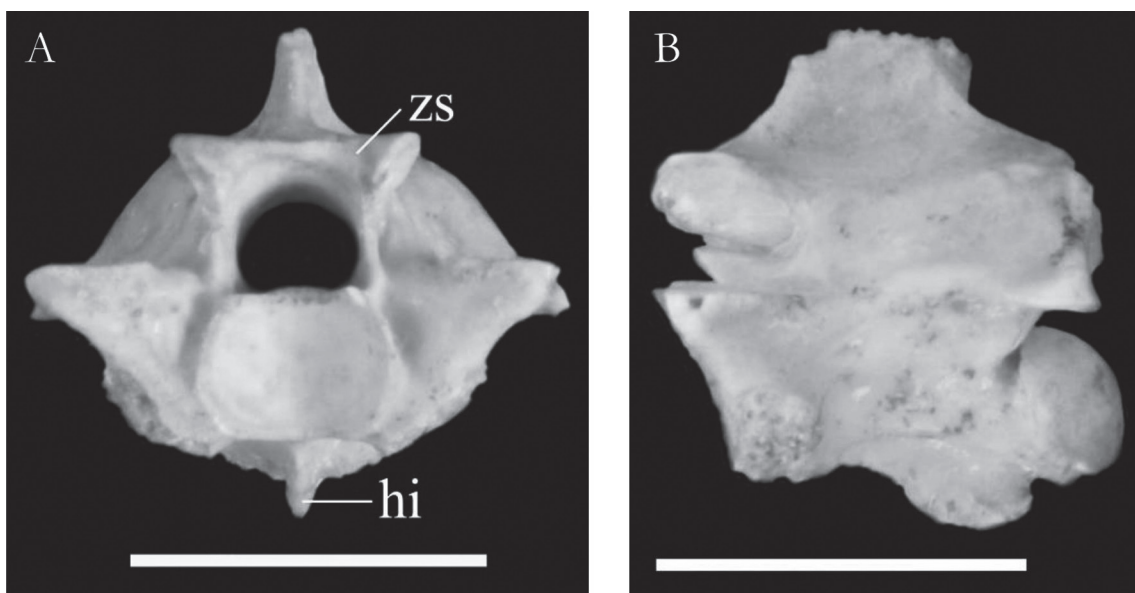


FIGURA 18: Vértebra anterior (MZSP-PV 52) de *Corallus cf. hortulanus*, Caverna Carneiro, Serra da Mesa, GO. **A**, vista anterior. **B**, vista lateral esquerda. Barras de escala: 5 mm.

zigosfenais são bastante desenvolvidas e expandidas anteriormente. A pré-zigapófise é reta e dirigida ântero-lateralmente. Não foi observado realmente um processo pré-zigapofisal, mas somente uma pequena saliência ventral à pré-zigapófise. O canal neural tem um formato subtriangular e a largura do seu assoalho é menor do que o diâmetro do cótilo. No interior do canal, observam-se duas cristas longitudinais pouco proeminentes, próximo ao assoalho, que correm ao longo da parede interna do pedicelo do arco neural. O cótilo é achatado dorsoventralmente. A sinapófise é robusta, porém está erodida em ambos os lados. O processo parapofisal é inexistente. Em cada lado do cótilo, há depressões profundas nas quais faltam os forames paracotilares. Em vista posterior, a região do arco neural dorsal às facetas articulares pós-zigapofisais é fortemente curvada ventralmente. O ziganthro é robusto e profundo. Proporcionalmente ao tamanho da vértebra, as facetas articulares zigantrais são muito amplas e se estendem posteriormente além da lâmina do arco neural. Anterior a cada faceta zigantral, há um forame zigantral. O côndilo é arredondado, ligeiramente achatado dorsoventralmente. Ventral ao côndilo, há a hipapófise reduzida. O assoalho do canal neural é ligeiramente menor do que o diâmetro do côndilo. Há uma pequena crista no assoalho do canal (= processo subneural de Auffenberg, 1963). As cristas longitudinais na parede interna do pedicelo do arco neural são pouco proeminentes, porém, juntamente com o processo subneural, fornecem ao canal um aspecto ligeiramente trilobado. Em vista lateral (Fig. 18B), a espinha neural está quebrada, restando apenas a sua base. A margem subcentral é proeminente. A faceta articular zigosfenal é bastante ampla. A hipapófise é curta, sua extremidade posterior situada na mesma altura da borda anterior do côndilo. O arco neural é relativamente deprimido. Em vista dorsal, o centro é curto craniocaudalmente, porém em um grau menor do que em outros boídeos, como será discutido mais adiante. As facetas articulares pré-zigapofisais são alongadas, com formato irregular e com o eixo longo orientado ântero-lateralmente. A borda dorsal do zigósfero é semelhante ao formato "crenate" de Auffenberg (1963: 153). A pós-zigapófise é fortemente dirigida lateralmente. A margem posterior das facetas zigantrais ultrapassa a borda posterior do arco neural. O entalhe do arco neural é profundo. Em vista ventral, a faceta articular pós-zigapofisal tem formato irregular e seu eixo longo é orientado póstero-lateralmente. O sulco subcentral é, praticamente, inexistente. A hipapófise estende-se na região médio-posterior do centro. Há um forame subcentral em cada lado da quilha hemal.

Considerações e comparações

Os materiais exibem um conjunto de características que permite a sua inclusão no gênero *Corallus*. Algumas características foram observadas apenas nesse gênero (como região posterior do maxilar fortemente curvada póstero-lateralmente); outras são importantes para a identificação do gênero apenas se consideradas em conjunto (como ausência de forames paracotilares, processo dorsal do dentário menor do que o ventral, projeção póstero-medial lingual no dentário fortemente desenvolvida).

A definição da espécie foi prejudicada já que apenas o crânio de *Corallus caninus* encontrava-se disponível para estudo, faltando toda a parte pós-craniana. Os únicos exemplares atuais completos analisados pertencem à espécie *C. hortulanus*. Apenas o pterigóide (MZSP-PV 53) pode ser alocado, com certeza, à espécie *C. hortulanus* devido à presença de uma característica bastante importante: as duas cristas presentes no ramo quadrado do pterigóide suturam-se em suas extremidades posteriores. Além disso, a vértebra MZSP-PV 52 foi encontrada na mesma caverna e no mesmo estrato desse pterigóide identificado como *C. hortulanus*, o que é um forte indicativo de que ambas as peças pertençam a mesma espécie. Os outros materiais de Lapa do Boquete podem ser inferidos como pertencentes à espécie *C. hortulanus* devido à distribuição geográfica e à extensa amplitude ecológica dessa espécie.

No Brasil, ocorrem três espécies: *C. caninus*, *C. hortulanus* e *C. cropanii*. Essa última é extremamente rara, havendo pouquíssimos espécimes em coleções científicas e, dessa forma, a análise osteológica desse material foi inviável. Sua distribuição é, até agora, restrita à localidade tipo (Miracatu, SP). *Corallus caninus* apresenta ampla distribuição pelo continente sul-americano, ocorrendo por toda a floresta amazônica (Amazônia) e nas matas de galeria do Cerrado adjacentes à Amazônia (Henderson *et al.*, 1995). *Corallus hortulanus* possui a distribuição mais ampla do gênero, ocorrendo, em território brasileiro, tanto em ambiente de floresta pluvial, na Amazônia e Mata Atlântica, como nos biomas mais abertos do Cerrado e da Caatinga (Henderson, 1997).

Abaixo, estão as comparações com as espécies de boíneos sul-americanos analisados.

Dentário: Nos dentários de *Eunectes* e *Epicrates*, o processo dorsal é mais longo do que o ventral. Já em *Boa constrictor*, essa característica varia: em alguns exemplares (como MZUSP 2553), esses processos são, praticamente, do mesmo tamanho enquanto em outros

(como MZUSP 2739), à semelhança de *Corallus*, o processo dorsal é menor do que o ventral (Fig. 17A).

A projeção pósteromedial no dentário de *Corallus* é muito desenvolvida em comparação aos demais gêneros de Boinae (Fig. 17A). Em *Boa*, *Epicrates* e *Eunectes*, essa projeção é pouco desenvolvida, não sendo expandida ventralmente como em *Corallus* (Fig. 17A). Além disso, nesses três gêneros, há um sulco longitudinal conspicuo sobre essa projeção (especialmente em *Boa*), não presente em *Corallus*.

Maxilar: A região posterior do maxilar de *Corallus* apresenta uma forte curvatura pósterolateral, como levantado por Kluge (1991). Nos demais gêneros de boíneos analisados, essa região é reta (compare as figuras 2B e 17B).

Pterigóide: Segundo Kluge (1991), um processo palatino ântero-medial no pterigóide é uma característica presente apenas no gênero *Boa* entre os boídeos sul-americanos.

A borda anterior da crista dorsal, que delimita a concavidade descrita acima na região médio-posterior do pterigóide, apresenta uma curvatura contínua, sem qualquer projeção mais conspicua presente. Essa característica foi observada nos gêneros *Corallus* e *Boa*. Já em *Eunectes* e *Epicrates*, essa crista dorsal apresenta uma projeção anterior proeminente que, como visto nos exemplares atuais desses gêneros, está em contato com a asa parasfenóide do basisfenóide (Kluge, 1991) ou o processo basipterigóide do basisfenóide (Frazzetta, 1959; Rieppel, 1977).

Na extremidade posterior do ramo quadrado do pterigóide, as duas cristas suturam-se, característica observada somente na espécie *C. hortulanus*, entre os boíneos atuais analisados.

Vértebra: A espécie *B. constrictor* apresenta forames paracotilares nas vértebras do tronco, ausentes no material e nas demais espécies de Boinae analisadas. Além disso, a extrema redução do processo pré-zigapofisal foi uma característica observada somente em *C. hortulanus* (não foi possível a análise do esqueleto pós-craniano de *C. caninus*). Quando esse processo ocorre nessa espécie, ele exhibe o maior grau de redução entre os boíneos analisados, não sendo observável em vista dorsal. Nas demais espécies, existe uma pequena projeção pontiaguda, ventral à faceta pré-zigapofisal, que é visível dorsalmente.

O arco neural de *B. constrictor* e de *Epicrates cenchria* é encurtado craniocaudalmente de uma forma bastante acentuada e, em vista posterior, observa-se que ele é relativamente mais alto. Outra característica

exibida pelo material e presente em *C. hortulanus* é o aspecto alongado craniocaudalmente da espinha neural quando comparado à *Eunectes*, cuja espinha é mais curta.

***Epicrates* Wagler, 1830**

***Epicrates cenchria* (Linnaeus, 1758)**

Material de referência: pterigóide esquerdo (ST 3113.1), vértebras do tronco (ST 3102.10, ST 3108.5, ST 3119.70, ST 3119.71), provenientes de Lapa do Santo, Matozinhos, MG; vértebras do tronco (BL 3122.2, BL 3141.3, BL 3141.4), provenientes de Lapa das Boleiras, Matozinhos, MG; palatino direito (2344.3), proveniente de Lapa do Boquete, Januária, MG; pterigóide direito (3699.12), proveniente de Lapa dos Bichos, Januária, MG.

Distribuição atual: A espécie distribuiu-se por grande parte da América do Sul continental e sul da América Central, desde a Costa Rica até o norte da Argentina. No Brasil, a espécie ocorre em, praticamente, todos os habitats, desde o semi-árido nordestino e cerrado até a Floresta Pluvial Amazônica e a Mata Atlântica (Vanzolini *et al.*, 1980; Freitas, 2003).

Descrição

Palatino (Fig. 19A): Osso curto, exibindo cinco áreas de inserção para dentes. O processo coanal é curto e, ligeiramente, recurvado anteriormente. Na superfície labial da região posterior, há uma concavidade relativamente profunda. O processo maxilar está quebrado. No material, foi observado um pequeno forame entre os processos posteriores do palatino (processo maxilar e processo pterigóide).

Pterigóide (Fig. 19B): O pterigóide é um osso alongado, com dois ramos (Rieppel, 1977): o ramo palatino e ramo quadrado. O ramo quadrado corresponde à porção médio-posterior do osso e está ausente nos materiais. Os dentes são cilíndricos e recurvados posteriormente. Esses estão alinhados na região mediana do ramo palatino. Em vista dorsal, a extremidade anterior do osso exhibe uma expansão que se encaixa entre os processos maxilar e pterigóide do palatino. Essa crista exhibe um formato triangular típico de Boidae. Medial a essa crista, há uma pequena projeção óssea onde se sutura a extremidade distal do processo pterigóide do palatino. Na porção pósterolateral do ramo palatino, há a região de articulação do ectopterigóide,

com formato arredondado. Na borda ventral dessa região, há um pequeno processo. Na porção pósteromedial do ramo, o osso expande-se fortemente, formando um tipo de “asa” (Fig. 33B), que se articula ao processo basipterigóide do basisfenóide (Frazzetta, 1959; Rieppel, 1977). Essa crista, juntamente com uma crista ventral menor, forma uma canaleta nos exemplares atuais analisados. Nessa região, insere-se a musculatura protratora do arco palato-maxilar (Monteiro, 1996).

Vértebra (Fig. 20): As características gerais desses materiais são muito semelhantes as já descritas anteriormente para o material de *Eunectes murinus* de Lapa dos Brejões, BA. Desta forma, apenas os aspectos que diferenciam as espécies serão levantados. Cabe salientar que algumas vértebras, como ST 3119.70, ST 3119.71 (Fig. 20C) e BL 3141.4 exibem canal subneural muito profundo, caracterizando a fossa linfática paramediana subcentral de LaDuke (1991), típica das vértebras posteriores da coluna vertebral. A

característica mais proeminente no material é a espinha neural muito alta nas vértebras do meio do corpo (ST 3102.10, BL 3122.2) (Fig. 20A). Além disso, em vistas dorsal e lateral, pode-se notar que a lâmina anterior da espinha neural nas vértebras do meio do corpo localiza-se mais anteriormente, sobre o zigósfeno e, em três vértebras (ST 3119.71, BL 3122.2, BL 3141.4), há uma projeção nessa lâmina anterior. Nas vértebras posteriores do tronco, em vista lateral, a quilha hemal exhibe superfície ventral reta, sem qualquer projeção posterior (uma hipapófise fracamente desenvolvida, condição que ocorre em Typhlopidae, Aniliidae, Boidae, Xenopeltidae e muitos Colubridae segundo Auffenberg, 1963).

Considerações e comparações

As análises dos pterigóides, vértebras e do palatino permitiram a sua identificação como *Epicrates cenchria*. Entretanto, nenhuma autapomorfia foi

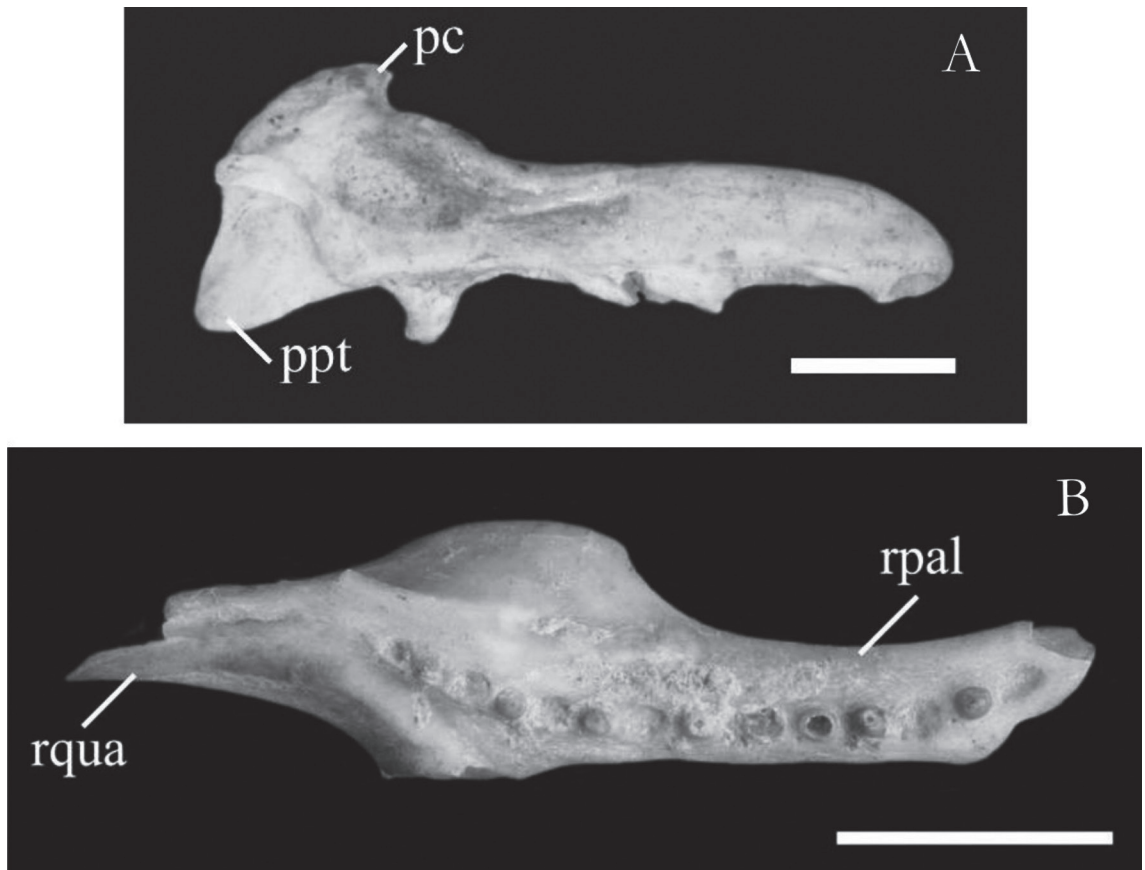


FIGURA 19: *Epicrates cenchria*. A, palatino direito (2344.3), vista lateral, Lapa do Boquete, Januária, MG. Barra de escala: 2 mm. B, pterigóide esquerdo (ST 3113.1), vista ventral, Lapa do Santo, Matozinhos, MG. Barra de escala: 5 mm.

encontrada. Portanto, a alocação do material a essa espécie é provisória e tentativa. Abaixo, estão as comparações com as demais espécies de bóineos sul-americanos analisadas e as principais características que as distinguem de *E. cenchría*.

Palatino: As espécies analisadas de *Corallus* exibem apenas quatro áreas para inserção de dentes no palatino, o que as diferencia de todas as demais espécies de *Boinae* analisadas.

Todos os exemplares atuais analisados de *Boa constrictor* exibem um forame muito calibroso posterior ao último dente do palatino, enquanto o material 2344.3 não exhibe esse forame, assim como em *Epicrates cenchría*. Já em *Eunectes*, essa característica varia, podendo ocorrer o forame calibroso (como em IB 7540, IB 17014, IB 19795) ou não (como em IB 17642, IB 20507).

Os palatinos dos gêneros *Eunectes* e *Epicrates* são muito similares, porém foram observadas duas características sutis que permitiram a identificação preliminar do exemplar 2344.3 como *Epicrates cenchría*. Em *Eunectes*, a margem posterior do processo coanal dirige-se fortemente anteriormente, enquanto em *E. cenchría* essa margem é dirigida mais dorsalmente do que anteriormente, o que configura ao processo um aspecto relativamente mais alto. Além disso, o processo pterigóide em *Eunectes* exhibe extremidade posterior mais arredondada e robusta, enquanto em *E. cenchría* esse processo é mais afilado, com formato ligeiramente triangular.

Pterigóide: A espécie *B. constrictor* exhibe uma característica levantada por Kluge (1991) como uma das sinapomorfias compartilhadas por essa espécie,

Acrantophis e *Sanzinia*: o processo palatino ântero-medial, que se sobrepõe ao processo pterigóide do palatino. Em *Epicrates* e *Eunectes*, há apenas uma pequena projeção óssea, que não se sobrepõe ao processo pterigóide do palatino.

Em *B. constrictor* e *Corallus*, a porção pósteromedial do ramo palatino não forma uma “asa” em direção ao basisfenóide, seguindo em uma curvatura constante até a extremidade posterior do ramo quadrado. Além disso, em *Corallus*, a região de sutura com o ectopterigóide não exhibe qualquer processo ventral.

Os gêneros *Eunectes* e *Epicrates* exibem pterigóides muito similares. Apenas uma diferença sutil foi observada, o que levou à identificação preliminar dos materiais como *E. cenchría*. Em alguns exemplares dessa espécie [IB 14624, MZUSP 13888 e nos materiais ST 3113.1 (Fig. 19B) e 3699.12], a borda dorsal da “asa” na porção pósteromedial do ramo palatino é reta e, relativamente, mais espessa do que nos exemplares analisados de *Eunectes*, nos quais essa lâmina dorsal é sempre curva e, ligeiramente, dirigida anteriormente.

Vértebra: A projeção na lâmina anterior da espinha neural foi observada somente em alguns exemplares de *E. cenchría* (IB 13888, IB 52174). *Boa constrictor* exhibe forames paracotilares (a única espécie com essa característica entre os bóideos analisados) e o zigósfe-no é estreito e muito alto quando comparado à *E. cenchría*. Em *B. constrictor* e nas espécies de *Eunectes*, as vértebras posteriores do tronco exibem uma hipapófise fracamente desenvolvida, enquanto em *E. cenchría*, há uma quilha hemal sem projeção em sua porção posterior. Além disso, em *Eunectes*, as espinhas neurais

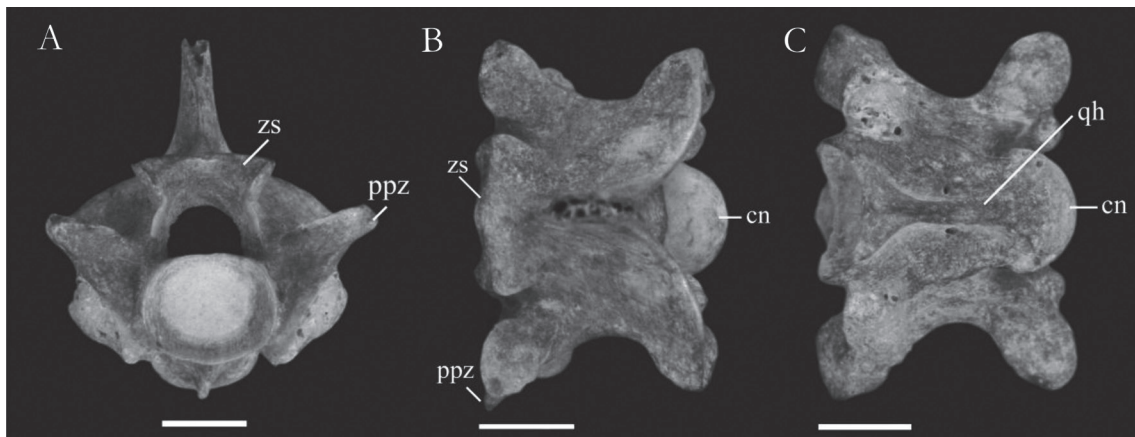


FIGURA 20: *Epicrates cenchría*, Lapa do Santo, Matozinhos, MG. **A**, vértebra do tronco (ST 3102.10), vista anterior. **B**, vértebra do tronco (ST 3102.10), vista dorsal. **C**, vértebra posterior (ST 3119.71), vista ventral. Barras de escala: 2 mm.

nas vértebras do meio do corpo exibem, praticamente, metade da altura daquelas nas vértebras de *E. cenchria* e a lâmina anterior da espinha neural localiza-se, visivelmente, mais posteriormente e, assim, a superfície dorsal do zigósfeno é mais ampla.

Em *Corallus hortulanus*, a quilha hemal é fortemente achatada nas vértebras do meio do corpo e o processo pré-zigapofisal não é visível em vista dorsal.

Boinae indet.

Material de referência: dentário direito (ST 3119.6), vértebra anterior (ST 3108.1), vértebras do tronco (ST 3102.4, ST 3120.1, ST 3104.1, ST 3108.2, ST 3114.2, ST 3117.1, ST 3129.1 – dois fragmentos associados, ST 4673.1), provenientes de Lapa do Santo, Matozinhos, MG; vértebra do tronco (BL 3126.2), proveniente de Lapa das Boleiras, Matozinhos, MG; fragmento com dentes (176.10), palatino esquerdo (142.12), provenientes do Grande Abrigo Santana do Riacho, Santana do Riacho, MG; dentários esquerdos (1405.4, 2839.3), maxilar direito (2702.1), maxilar esquerdo (4751.1), vértebra cloacal (3050.1), provenientes de Lapa do Boquete, Januária, MG; dentário direito (2587.20), maxilar direito (2589.15), provenientes de Lapa dos Bichos, Januária, MG.

CAENOPHIDIA HOFFSTETTER, 1939

COLUBROIDES ZAHER ET AL., 2009

COLUBRIFORMES GÜNTHER, 1864

ENDOGLYPTODONTA ZAHER ET AL., 2009

VIPERIDAE BONAPARTE, 1840

CROTALINAE GRAY, 1825

***Bothrops* Wagler, 1824**

***Bothrops* sp.**

Material de referência: vértebras (MZSP-PV 83, MZSP-PV 84), provenientes da Caverna Carneiro, Serra da Mesa, GO; vértebras (ST 3105.9, ST 3105.11, ST 3105.12, ST 3105.14, ST 3105.15, ST 3125.4, ST 3125.5), provenientes de Lapa do Santo, Matozinhos, MG; osso composto direito (2475.4), vértebras (2349.5, 2349.6), provenientes de Lapa do Boquete, Januária, MG.

Distribuição atual: O gênero *Bothrops* é distribuído primariamente na América do Sul, com uma espécie, *B. asper*, distribuída da América Central ao norte do México. Há três espécies insulares: *B. caribbaeus* em Santa Lucia, *B. insularis* na Ilha da Queimada Grande (Brasil) e *B. lanceolatus* em Martinica. *Bothrops asper*

ocorre na Ilha de Trindade no continente sul-americano (Campbell & Lamar, 1989). Segundo Martins (2004), o gênero abrange mais de 40 espécies conhecidas, e alta densidade de espécies nas áreas tropicais cisandinas da América do Sul. No Brasil, ocorrem mais de 20 espécies, a saber: *B. jararaca*, *B. atrox*, *B. alternatus*, *B. brazili*, *B. erythromelas*, *B. fonsecai*, *B. jararacussu*, *B. cotiara*, *B. insularis*, *B. itapetiningae*, *B. leucurus*, *B. marajoensis*, *B. moojeni*, *B. neuwiedi*, *B. pirajai*, *B. diporus*, *B. lutzii*, *B. mattogrossensis*, *B. pauloensis*, *B. pubescens*, *B. alcatraz*, *B. bilineatus*, *B. hyoporus* e *B. taeniatus* (Campbell & Lamar, 1989; Silva, 2000; Martins, 2001; Marques *et al.*, 2002). O gênero ocorre em, praticamente, todos os habitats brasileiros, desde a floresta tropical (*B. atrox*, *B. bilineatus*, *B. insularis*, *B. brazili*, *B. fonsecai*), passando pelo cerrado (*B. itapetiningae*, *B. moojeni*, *B. pauloensis*, *B. neuwiedi*) até a caatinga e áreas rochosas (*B. erythromelas*).

Descrição

Osso composto (Fig. 21A): Osso delgado e longo, com sua região anterior quebrada. A porção surangular é afilada, muito longa e curvada dorsalmente de forma acentuada. Em vista labial, a fossa mandibular (ou fossa meckeliana) é profunda e delimitada por uma crista pré-articular bastante alta medialmente e por uma crista surangular reduzida lateralmente (Fig. 21A). Há um forame surangular calibroso anterior a essas duas cristas. Posteriormente, o osso composto termina em um processo retroarticular com extremidade arredondada e dirigido ventromedialmente. O forame da corda timpânica abre-se medialmente entre a faceta articular e o processo retroarticular. Observa-se uma pequena protuberância medial ventral à faceta articular e anterior ao forame da corda timpânica. Em vista dorsal, a faceta articular é côncava e destacada do restante do osso.

Vértebra (Figs. 21B, C): Em vista anterior (Fig. 21B), observa-se um zigósfeno relativamente delgado, com a borda dorsal reta. A pré-zigapófise é inclinada dorsalmente e, das regiões ventral e distal das facetas articulares pré-zigapofisais, partem processos pré-zigapofisais muito curtos. O canal neural exibe formato subtriangular, com a largura de seu assoalho menor do que o diâmetro do cótilo. O cótilo é arredondado. As áreas diapofisal e parapofisal são distintas uma da outra e, da última, partem processos parapofisais bem desenvolvidos e dirigidos ântero-lateralmente. Há um par de forames paracotilares. Em vista posterior, em algumas vértebras (como em MZSP-PV 84), a região

do arco neural dorsal às facetas articulares pós-zigapofisais é dirigida ventralmente enquanto que em outras (como MZSP-PV 83), essa região é reta. Como observado nos exemplares atuais, a vértebra MZSP-PV 84 corresponde a uma vértebra anterior da coluna vertebral. Seguindo posteriormente, o arco neural torna-se cada vez mais achatado. No interior do ziganthro, há um forame zigantral calibroso anterior a cada faceta articular zigantral. O côndilo é arredondado e, ventral a ele, observa-se uma hipapófise longa e robusta (Fig. 21). O assoalho do canal neural é, ligeiramente, maior do que o diâmetro do côndilo. No assoalho do canal, em sua região mediana, segue longitudinalmente a crista subneural (Auffenberg, 1963). Em vista lateral (Fig. 21C), a sinapófise consiste em uma diapófise dorsal robusta e de uma parapófise menor, de onde

partem processos parapofisais longos e espatulados, voltados ântero-ventralmente. A margem subcentral é moderadamente desenvolvida. A hipapófise é longa e dirigida caudalmente, projetando-se além do côndilo. Em vista dorsal, o centro é curto craniocaudalmente. As facetas pré-zigapofisais exibem formato subretangular, com eixo longo dirigido ântero-lateralmente. O processo pré-zigapofisal é muito curto e dirigido no sentido do eixo longo da faceta pré-zigapofisal. A espinha neural projeta-se caudalmente além do entalhe do arco neural. Em vista ventral, as facetas articulares pós-zigapofisais têm formato irregular, sendo mais largas do que longas e seu eixo longo dirige-se pósterolateralmente. O sulco subcentral é pobremente desenvolvido e há um par de forames subcentrais, um em cada lado da hipapófise.

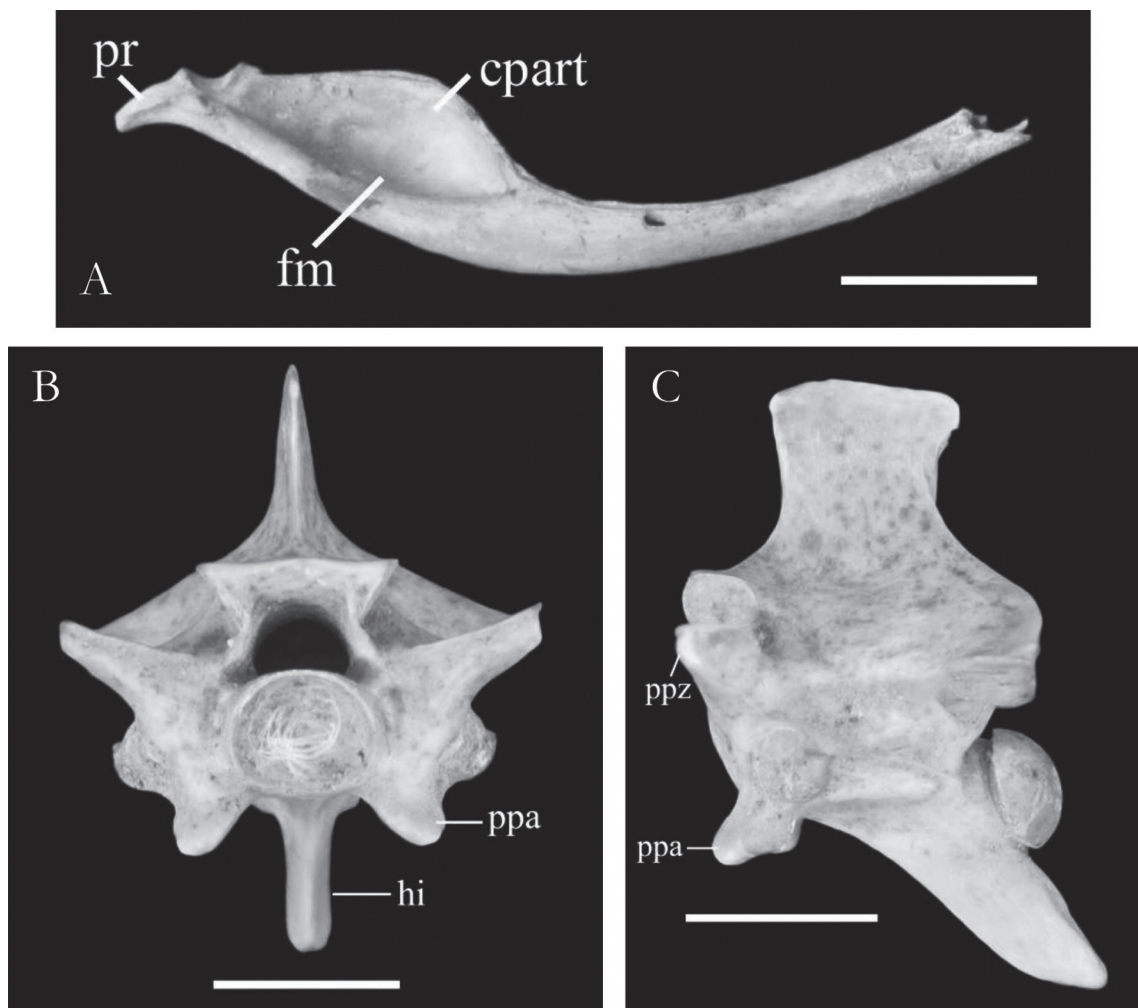


FIGURA 21: *Bothrops* sp. **A**, osso composto direito (2475.4), vista lateral, Lapa do Boquete, Januária, MG. **B**, vértebra do tronco (MZSP-PV 83), vista anterior, Caverna Carneiro, Serra da Mesa, GO. **C**, vértebra do tronco (MZSP-PV 83), vista lateral esquerda, Caverna Carneiro, Serra da Mesa, GO. Barras de escala: 5 mm.

Considerações e comparações

Os materiais foram identificados como *Bothrops* sp., já que não foram observadas diferenças vertebrais diagnósticas entre as espécies. Essa identificação foi baseada em comparações com três gêneros de viperídeos: *Bothrops*, *Crotalus* e *Lachesis*, sendo que apenas os dois primeiros exibiam pós-crânio disponível para estudo. A comparação entre os ossos compostos de *Bothrops* e *Lachesis* não forneceu características distintas, mas, como será visto abaixo, a distribuição geográfica dos dois gêneros permitiu inferir a identificação do material. Já entre *Crotalus* e *Bothrops* foram observadas diferenças bastante robustas e muito conservadas entre os exemplares analisados, como a configuração da fossa mandibular e a configuração e o comprimento relativo dos processos parapofisais. Abaixo, seguem as comparações entre os três gêneros.

Ossos compostos: Todos os viperídeos analisados exibem osso composto com morfologia geral muito semelhante (Scanferla & Nenda, 2005). A grande diferença observada entre *Bothrops* e *Crotalus*, os gêneros mais amplamente distribuídos na América do Sul, é a configuração da fossa mandibular. Em *Crotalus durissus*, essa fossa é visivelmente menos extensa do que nas espécies de *Bothrops*, sendo restrita à região mediana da crista pré-articular. Essa menor extensão ocorre porque a crista surangular é mais curta.

Apenas um crânio de *Lachesis* (*L. muta*, IB 23601) foi analisado. Esse material exibe grande porte e, assim, as características exibidas são muito mais proeminentes (como, por exemplo, a grande altura da crista pré-articular). Entretanto, não foram observadas características que pudessem ser utilizadas para distinguir *Bothrops* de *Lachesis*. Apesar disso, o exemplar ST 2475.4 foi atribuído ao gênero *Bothrops* devido a enorme diversidade e a extensa distribuição geográfica desse gênero no Brasil, ocorrendo em, praticamente, todos os tipos de ambientes, desde a caatinga até a floresta pluvial tropical e há uma enorme diversidade de espécies, mais de 20 delas presentes só no Brasil (Campbell & Lamar, 1989; Silva, 2000; Martins, 2001; Marques *et al.*, 2002). Já o gênero *Lachesis* é composto por apenas três espécies (*L. muta*, *L. melanocephala*, *L. stenophrys*), havendo somente uma no Brasil (*L. muta*), a qual distribui-se primariamente em florestas, na Mata Atlântica e na Floresta Amazônica, podendo também ser encontrada em matas ripárias no interior de florestas tropicais secas (Campbell & Lamar, 1989).

Vértebra: Uma das características que fortemente diferenciam a espécie *Crotalus durissus* do gênero *Bothrops*

é a altura da espinha neural nas vértebras medianas da coluna vertebral (de maior porte): em *C. durissus*, a espinha é extremamente alta, enquanto em *Bothrops* a espinha apresenta altura média. Porém, a altura da espinha neural nas vértebras médio-posteriores de *C. durissus* é semelhante às vértebras medianas de *Bothrops*. Dessa forma, não é possível identificar os materiais com base nessa característica, já que em MZSP-PV 83 (Fig. 21) e ST 3105.9 a espinha é média e nos demais materiais a espinha está quebrada.

Entretanto, outras características mais sutis, porém conservadas entre os materiais analisados, foram levantadas. Os processos parapofisais dos materiais, à semelhança de *Bothrops*, são claramente divergentes, dirigindo-se lateralmente, enquanto em *C. durissus* esses processos são, proporcionalmente, muito mais desenvolvidos, e paralelos entre si, dirigidos anteriormente (compare o comprimento desses processos nas figuras 21B e 22).

Crotalus Linnaeus, 1758

Crotalus durissus Linnaeus, 1758

Material de referência: 71 vértebras (Material 2), provenientes da Lapa dos Brejões, Morro do Chapéu, BA; vértebras (ST 3102.44, ST 3102.45, ST 3102.48, ST 3102.49, ST 3112.4, ST 3118.1, ST 3119.31, ST 3119.32, ST 3119.33, ST 3119.34, ST 3119.35, ST 3119.36, ST 3119.37, ST 3119.38, ST 3119.39, ST 3119.40, ST 3119.41, ST 3119.42, ST 3119.81, ST 3127.1, ST 3127.2, ST 3147.2, ST 4668.2), provenientes de Lapa do Santo, Matozinhos, MG; vértebra (2313.5), proveniente de Lapa do Boquete, Januária, MG.

Distribuição atual: O complexo *Crotalus durissus* é composto por 11 subespécies reconhecidas, a saber: *C. durissus unicolor*, *C. d. maricelae*, *C. d. vegrandis*, *C. d. durissus*, *C. d. ruruima*, *C. d. cumanensis*, *C. d. trigonicus*, *C. d. collilineatus*, *C. d. marajoensis*, *C. d. cascavella* e *C. d. terrificus* (Campbell & Lamar, 2004). É a espécie de cascavel mais amplamente distribuída e, portanto, não surpreende que as populações apresentem variações geográficas (Campbell & Lamar, 2004). *Crotalus durissus* distribui-se desde as Antilhas e Aruba até a Argentina e o Uruguai, ocorrendo em todos os países sul-americanos, exceto Chile e Equador. No Brasil, a espécie ocorre em populações isoladas no Amazonas, Pará, Roraima e Amapá (incluindo a Ilha do Marajó) e distribui-se mais ou menos continuamente desde o Ceará e Rio Grande do Norte até o Rio Grande do Sul, e também em Goiás

e Piauí, estendendo-se até Rondônia e Mato Grosso (Campbell & Lamar, 2004). A espécie é típica de áreas abertas e secas do Cerrado e Caatinga. Porém, segundo Marques *et al.* (2001), há registros recentes dessa espécie em trechos alterados ou desmatados da Mata Atlântica.

Descrição

Vértebra (Fig. 22): Em Lapa dos Brejões, os materiais foram encontrados associados e, portanto, foram atribuídos ao mesmo indivíduo. Como há um grande número de elementos pós-cranianos, foi possível observar características relacionadas às diferentes posições das vértebras na coluna. As vértebras são bastante constantes em seu formato geral, todas apresentando hipapófises e processo parapofisal muito desenvolvido. Como visto nos materiais atuais utilizados para comparação, há um encurtamento gradativo das espinhas neurais seguindo caudalmente na coluna vertebral. Essa característica também pôde ser observada na assembléia de Brejões (Fig. 22). Há vértebras menores, cujas espinhas neurais são muito altas (segundo a definição de LaDuke, 1991) e outras, ou do mesmo tamanho ou maiores, com espinhas neurais de altura

média. A comparação com materiais atuais permitiu concluir que as vértebras menores, com espinhas muito longas são da região anterior do tronco (Fig. 22B), enquanto as vértebras de tamanho semelhante, com espinhas menores, são da região posterior do tronco (Fig. 22D). As maiores vértebras correspondem à região mediana do tronco e exibem espinhas neurais muito altas (Fig. 22C). Em vista posterior, observa-se que a lâmina do arco neural é muito achatada nas vértebras posteriores, sendo mais alta nas vértebras medianas e anteriores. Além disso, o tamanho do processo pré-zigapofisal também varia em diferentes regiões da coluna vertebral: na região anterior, não é possível ver o processo em vista dorsal; seguindo posteriormente, o processo torna-se maior, chegando a atingir comprimento médio. Uma observação interessante foi a presença, entre o material de Brejões, de duas vértebras peculiares, extremamente pequenas, com a espinha neural fina, longa e fortemente dirigida posteriormente. Comparando com exemplares atuais, conclui-se que essas vértebras correspondem ao grupo de, aproximadamente, quatro ou cinco vértebras que sucede o eixo (Fig. 22A). O canal neural é bastante amplo, com seu assoalho maior do que os diâmetros do cótilo e do côndilo. O zigósfeno é muito delgado e a pré-zigapófise é reduzida. As características gerais

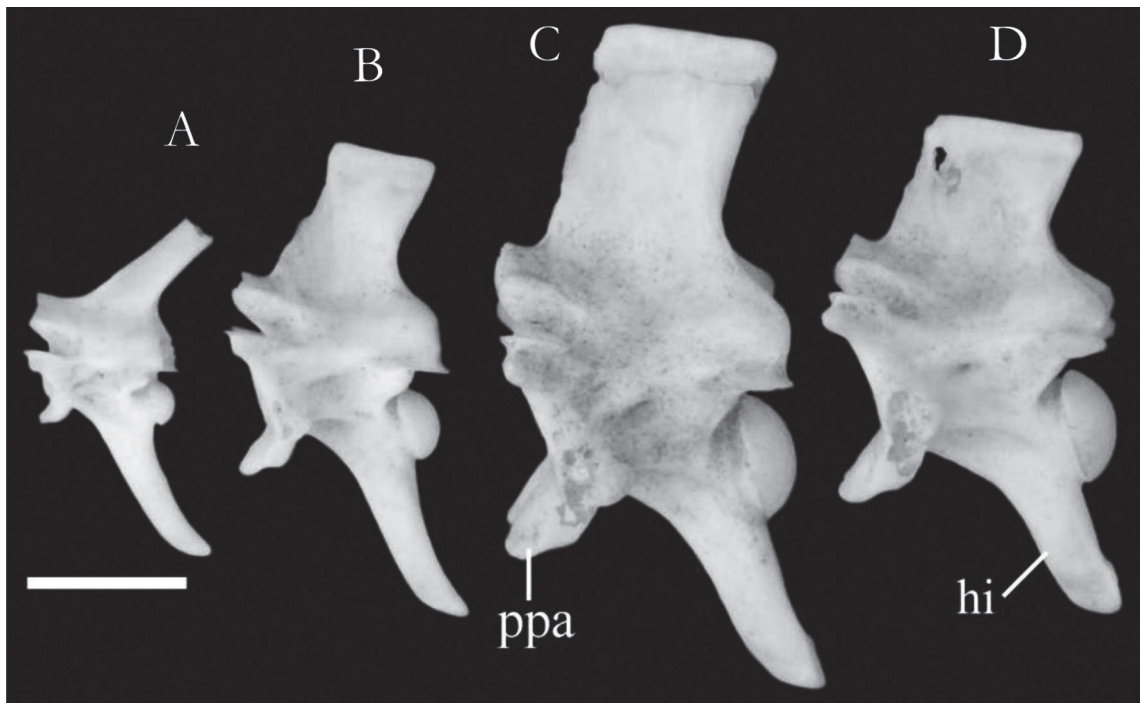


FIGURA 22: Vista lateral esquerda de vértebras de diferentes regiões da coluna vertebral de *Crotalus durissus*, Lapa dos Brejões, Morro do Chapéu, BA. **A**, vértebra mais anterior, que sucede o eixo. **B**, vértebra anterior. **C**, vértebra mediana. **D**, vértebra posterior. Note a presença de hipapófise e de processo pré-zigapofisal em todas as vértebras. Barra de escala: 5 mm.

presentes nos exemplares são extremamente semelhantes às já descritas para o gênero *Bothrops*. Entretanto, algumas características importantes foram observadas. Os processos parapofisais são espatulados, muito desenvolvidos e paralelos entre si. O centro vertebral é muito curto craniocaudalmente e os processos pós-zigapofisais são fortemente dirigidos lateralmente. Nas vértebras de maior porte, a borda anterior do zigós-feno é côncava (Auffenberg, 1963: 153) e a espinha neural é extremamente alta (Fig. 22C).

Considerações e comparações

A análise das vértebras permitiu a sua alocação à espécie *Crotalus durissus*. Essa identificação foi baseada em características bastante conspícuas e conservadas nos exemplares analisados e serão discutidas abaixo. Não foi possível a comparação com o gênero *Lachesis*, já que, como foi dito anteriormente, o pós-crânio dessa espécie não estava disponível para estudo.

Em especial no material de Brejões, melhor conservado, foi observada uma característica bastante conspícuas típica de *Crotalus durissus*: a espinha neural é extremamente longa nas vértebras anteriores e medianas do tronco (essas últimas exibindo maior porte, Fig. 22). Em *Bothrops*, as espinhas neurais nessas vértebras exibem, praticamente, metade da altura de *C. durissus*. Porém, nas vértebras posteriores, as espinhas neurais de ambos os gêneros são de tamanhos similares. Ademais, em *Bothrops*, o grupo de vértebras que sucedem o áxis exibe espinhas neurais menos alongadas e delgadas do que *C. durissus* e a inclinação posterior da espinha é visivelmente menos acentuada.

Os processos parapofisais dos materiais são paralelos entre si e voltados anteriormente, enquanto nas espécies de *Bothrops* esses processos são claramente divergentes, dirigindo-se lateralmente (observe a Figura 21). Além disso, esses processos são, proporcionalmente, muito mais desenvolvidos em *C. durissus* do que em *Bothrops* (essa característica é notável quando as figuras 21C e 22 são comparadas).

Outra diferença observada foi a configuração da borda dorsal do zigós-feno. Na maioria dos materiais analisados (como em ST 3119.32, ST 3119.34, ST 3119.39, ST 3119.40, ST 3119.42, em vértebras do Material 2 de Brejões, entre outras peças), em vista dorsal, essa borda exibe um forte entalhe em sua porção mediana, configurando à ela um aspecto ligeiramente em “V” (próximo ao côncavo de Auffenberg, 1963). Essa configuração só foi vista em exemplares atuais de *C. durissus*.

Crotalinae indet.

Material de referência: uma vértebra (PF 1077), proveniente do Abismo Ponta de Flecha, Iporanga, SP; vértebras (ST 3102.46, ST 3105.4, ST 3105.6, ST 3105.7, ST 3105.8, ST 3105.10, ST 3105.13, ST 3112.1, ST 3116.1, ST 3119.43, ST 3119.69, ST 3125.6, ST 3127.3, ST 3137.1, ST 3137.2, ST 3137.6), provenientes de Lapa do Santo, Matozinhos, MG; vértebras anteriores (2313.7, 2313.8), provenientes de Lapa do Boquete, Januária, MG.

ELAPOIDEA BOIE, 1827

ELAPIDAE BOIE, 1827

Micrurus Wagler, 1824

Micrurus corallinus (Merrem, 1820)

Material de referência: um pterigóide direito (PF 479), proveniente do Abismo Ponta de Flecha, Iporanga, SP.

Distribuição atual: Esta espécie se distribui pelo litoral e floresta subtropical decídua no leste e no Brasil central, de Minas Gerais e Espírito Santo para oeste e sudeste até o Rio Grande do Sul (passando pelo Domínio das Araucárias), e no leste do Paraguai e Nordeste da Argentina (Misiones) (Roze, 1996). Segundo Lema (1994), a área original da espécie estendia-se desde o sul da Bacia Amazônica para sudeste e sul.

Descrição

Palatino (Fig. 23): PF 479 corresponde a uma peça extremamente pequena. São distintos dois ramos no pterigóide (Rieppel, 1977): o ramo palatino e ramo quadrado (Fig. 23). No ramo palatino, há quatro áreas de inserção de dentes, alinhadas próximas à borda medial desse ramo. A extremidade anterior desse ramo exibe um pequeno processo afilado, dirigido lateralmente (Fig. 23). Em vista dorsal, o ramo quadrado do pterigóide é convexo, enquanto em vista ventral (Fig. 23), é côncavo. Esse ramo não apresenta as cristas ventral



FIGURA 23: Pterigóide direito de *Micrurus corallinus* (PF 479), Abismo Ponta de Flecha, Iporanga, SP. Vista ventral. Barra de escala: 2 mm.

e dorsal observadas na Família Boidae (como descrito anteriormente) e é fortemente dirigido lateralmente.

Considerações e comparações

Os gêneros de Elapidae presentes no Brasil são *Micrurus* e *Leptomicrurus*. Entretanto, apenas o primeiro gênero é amplamente distribuído pelo território nacional, o segundo sendo restrito à Floresta Amazônica. Na Mata Atlântica brasileira, bioma em que o Abismo Ponta de Flecha está inserido, ocorrem apenas *Micrurus corallinus*, *M. decoratus* e *M. ibiboboca* (Marques *et al.*, 2001). Além dessas três espécies com ocorrência na Mata Atlântica, foram também analisados espécimes de *M. frontalis* e *M. lemniscatus*. As comparações permitiram a identificação do material até o nível específico.

A característica mais importante exibida pelo material é o processo na extremidade anterior do ramo palatino. Somente *M. corallinus* exhibe essa característica entre as espécies analisadas. Além disso, *M. frontalis* e *M. lemniscatus* exibem seis ou sete dentes no perigóide. Em *M. ibiboboca*, a extremidade anterior do ramo palatino é toda expandida lateralmente, formando uma crista, não um processo afilado.

Micrurus sp.

Material de referência: uma vértebra do tronco (PF 939), proveniente do Abismo Ponta de Flecha, Iporanga, SP.

Distribuição atual: As espécies do gênero distribuem-se do sudeste dos Estados Unidos pelo México, América Central e pela maior parte da América do Sul, até a porção central da Argentina. As espécies ocorrem em uma variedade de habitats, alcançando desde o deserto até florestas úmidas (Campbell & Lamar, 1989).

Descrição

Vértebra (Fig. 24): Em vista anterior, o zigósfeno é delgado, com a região entre as facetas articulares zigosfenais reta. As pré-zigapófises são ligeiramente inclinadas dorsalmente. Os processos pré-zigapofisais estão quebrados. O canal neural tem formato subtriangular e a largura de seu assoalho é maior do que o diâmetro do cótilo. O cótilo é arredondado. As áreas diapofisais e parapofisais foram perdidas. Há um forame paracotilar em cada lado do cótilo. Em vista posterior, a região do arco neural dorsal às facetas articulares zigosfenais é fortemente dirigida ventralmente. O zigantro é extremamente achatado e, em seu interior, há um forame zigantral anterior a cada faceta articular zigantral. O assoalho do canal neural é fortemente bilobado devido à presença de um conspicuo processo subneural (Auffenberg, 1963). A largura do assoalho é maior do que o diâmetro do côndilo. Esse é arredondado e, ventral a ele, observa-se uma hipapófise curta. Há um pequeno forame dorsal às facetas articulares pós-zigapofisais. Em vista lateral (Fig. 24A), a espinha neural é extremamente baixa. A margem subcentral é muito desenvolvida. A hipapófise é curta, direcionada posteriormente e não se projeta além do côndilo. O

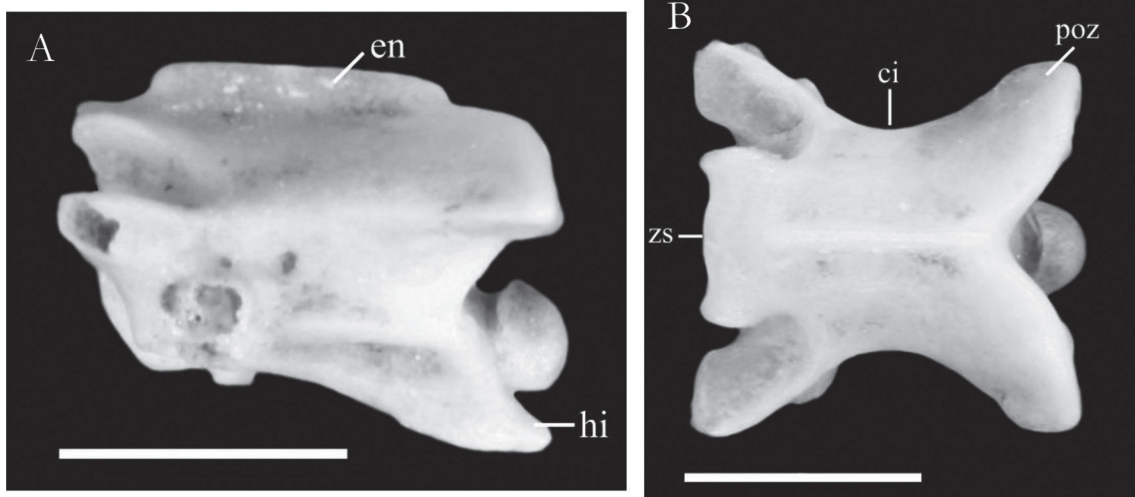


FIGURA 24: Vértebra do tronco de *Micrurus* sp. (PF 939), Abismo Ponta de Flecha, Iporanga, SP. **A**, vista lateral esquerda. **B**, vista dorsal. Barras de escala: 2 mm.

arco neural é fortemente deprimido. Em vista dorsal (Fig. 24B), o centro é alongado. As facetas articulares pré-zigapofisais têm formato irregular com seu eixo longo dirigido ântero-lateralmente. A espinha neural não se projeta caudalmente além do entalhe do arco neural. A borda anterior do zigósfero exibe formato próximo ao convexo de Auffenberg (1963: 153). A espinha epizigapofisal é ausente. Em vista ventral, as facetas articulares pós-zigapofisais são ligeiramente ovais, com eixo longo dirigido póstero-lateralmente. O sulco subcentral é muito profundo, o que é um indicativo de que a vértebra pertence à região médio-posterior da coluna, por corresponder à fossa linfática paramediana subcentral de LaDuke (1991).

Considerações e comparações

Como descrito anteriormente, o único gênero de Elapidae que tem distribuição ampla pelo Brasil é *Micrurus* e o exemplar PF 939 exibe um conjunto de características típico desse gênero [essas características também foram observadas por Auffenberg (1963)]: hipapófise bem desenvolvida (em toda a coluna vertebral); margem subcentral bem desenvolvida; arco neural deprimido, sem espinhas epizigapofisais; espinha neural muito baixa; borda anterior do zigósfero convexa em vista dorsal.

Infelizmente, não foi possível identificar o material até o nível específico por não terem sido observadas diferenças entre as espécies analisadas. Além disso, algumas estruturas que poderiam ser utilizadas para distinguir o exemplar estavam quebradas, como os processos pré-zigapofisais e as sinapófises. Por exemplo, em *M. corallinus*, o processo pré-zigapofisal é dirigido ventralmente, característica só observada nessa espécie, e em *M. frontalis*, o processo parapofisal é fortemente dirigido medialmente, aproximando-se da região anterior da quilha hemal.

COLUBROIDEA OPPEL, 1811

COLUBRIDAE OPPEL, 1811

***Mastigodryas* Amaral, 1934**

***Mastigodryas* cf. *bifossatus* (Raddi, 1820)**

Material de referência: vértebras anteriores (MZSP-PV 78, MZSP-PV 79, MZSP-PV 80, MZSP-PV 81), vértebra caudal (MZSP-PV 82), provenientes da Caverna Carneiro, Serra da Mesa, GO; 24 vértebras do tronco e uma vértebra caudal (Material 3), provenientes de Lapa dos Brejões, Morro do Chapéu, BA; vértebras do tronco (ST 3119.63/3119.66,

ST 3142.1), provenientes de Lapa do Santo, Matozinhos, MG.

Distribuição atual: O gênero é amplamente distribuído pela região neotropical, desde o sul do México até a Argentina (Stuart, 1941; Peters & Orejas-Miranda, 1970). *Mastigodryas bifossatus* ocorre à leste dos Andes, nas savanas do leste da Colômbia, sul da Venezuela e Guianas, leste da Bolívia até o sul da Argentina. No Brasil, a espécie ocorre desde o Ceará e Paraíba, estendendo-se a Goiás, Minas Gerais e Mato Grosso a oeste, e seguindo pela costa leste até o sul do Rio Grande do Sul (Stuart, 1941).

Descrição

Vértebra (Fig. 25): Em vista anterior (Fig. 25A), o zigósfero é relativamente delgado, com a região entre as facetas articulares zigosfenais reta na porção mediana e curvada ventrolateralmente nas porções laterais. As pré-zigapófises são ligeiramente inclinadas dorsalmente e de suas extremidades distais partem longos processos pré-zigapofisais. O canal neural tem formato semelhante a um semicírculo, mas sua base é ligeiramente arqueada dorsalmente. Nas paredes internas do pedicelo do arco neural, há duas cristas longitudinais que fornecem ao canal um aspecto ligeiramente bilobado. O assoalho do canal neural tem, praticamente, a mesma largura do que o cótilo. O cótilo é arredondado, com sua margem ventral ligeiramente achatada. As áreas diapofisal e parapofisal são distintas, a primeira sendo dorsal e mais robusta do que a segunda. Ocorre um processo parapofisal ântero-ventralmente dirigido nas vértebras anteriores. Na vértebra caudal, observam-se pleurapófises longas e dirigidas ventrolateralmente. Há forames paracotilares pouco proeminentes. Em vista posterior, o ziganthro é pouco robusto no material de Serra da Mesa e relativamente mais robusto no material da Lapa dos Brejões, por esse apresentar maior porte. No interior do ziganthro, anterior a cada faceta zigantral, há um pequeno forame zigantral. O côndilo é arredondado e bem destacado do restante do centro. Ventral ao côndilo, há uma hipapófise delgada bem desenvolvida nas vértebras anteriores. Na vértebra MZSP-PV 81 (Fig. 25), ocorre apenas uma projeção ventral, correspondendo a uma hipapófise reduzida, o que indica sua posição mais posterior na região anterior da coluna. Na vértebra caudal, observam-se somente as bases pareadas da hemapófise. O assoalho do canal neural apresenta a largura similar ao diâmetro do côndilo. No interior desse canal, as duas cristas longitudinais que correm ântero-posteriormente ao longo

da parede interna do pedicelo do arco neural são mais conspicuas, e observa-se também um pequeno processo subneural (Auffenberg, 1963). Dessa forma, o canal adquire um aspecto ligeiramente trilobado posteriormente, com dois pequenos lobos ventralmente e um lobo maior dorsalmente. Em vista lateral (Fig. 25B), a sinapófise consiste de uma diapófise dorsal arredondada e de uma parapófise menor, ventral e achatada. Anterior à parapófise, parte um pequeno processo parapofisal nas vértebras anteriores. Nas demais vértebras do tronco, a porção ventral da parapófise projeta-se ligeiramente à frente do cótilo. As espinhas neurais são de altura média (segundo LaDuke, 1991) e em sua extremidade pósterio-dorsal há uma pequena projeção caudal. A margem subcentral é bem desenvolvida. Na vértebra com maior hipapófise, essa é de tamanho médio (o que pode significar que a vértebra não é uma das mais anteriores da coluna), com sua extremidade tendendo a ser “*squared off*” (LaDuke, 1991), não se projetando caudalmente além do côndilo. A vértebra MZSP-PV 81 apresenta uma hipapófise curta, com formato de lâmina (LaDuke, 1991). Nas demais vértebras do tronco, a quilha hemal é bastante pronunciada. Nas vértebras caudais, observa-se que a base das hemapófises estende-se em dois terços do centro, não alcançando a extremidade anterior. Em vista dorsal, o centro é alongado. As facetas articulares pré-zigapofisais apresentam formato quase oval, com seu eixo longo dirigido ântero-lateralmente. O processo pré-zigapofisal é extremamente longo, com sua extremidade anterior pontiaguda e dirigido ântero-lateralmente. As bordas das facetas articulares zigofenais são expandidas

anteriormente, o que dá à borda dorsal do zigósfeno um aspecto côncavo. A espinha neural se projeta caudalmente além do entalhe da borda posterior do arco neural. As facetas articulares pós-zigapofisais expandem-se lateralmente para além da pós-zigapófise. Essa região da pós-zigapófise é moderadamente dirigida lateralmente, diferentemente, por exemplo, das vértebras de *Crotalus durissus* e do Pseudoboini indet. (que serão descritas mais adiante. Ver Figura 31), em que essa região é fortemente dirigida lateralmente. Dorsal e posterior à pós-zigapófise, há um pequeno processo denominado espinha epizigapofisal por Auffenberg (1963) e LaDuke (1991), presente somente em alguns colubrídeos (Fig. 25B). Em vista ventral, as facetas articulares pós-zigapofisais são, praticamente, tão largas quanto longas. O sulco subcentral é moderadamente profundo nas vértebras de maior porte de Lapa dos Brejões. Porém, em algumas vértebras menores, esse sulco é profundo, tornando a quilha hemal mais conspicua e caracterizando a fossa linfática paramediana subcentral de LaDuke (1991), característica das vértebras posteriores do tronco. Observam-se pequenos forames subcentrais adjacentes à quilha hemal. Na porção posterior dessa, desenvolve-se uma hipapófise delgada nas vértebras anteriores. Na vértebra caudal, observam-se as bases separadas das hemapófises.

Considerações e comparações

Na América do Sul, ocorrem duas famílias de Colubroidea (*sensu* Zaher *et al.*, 2009) – Colubridae e

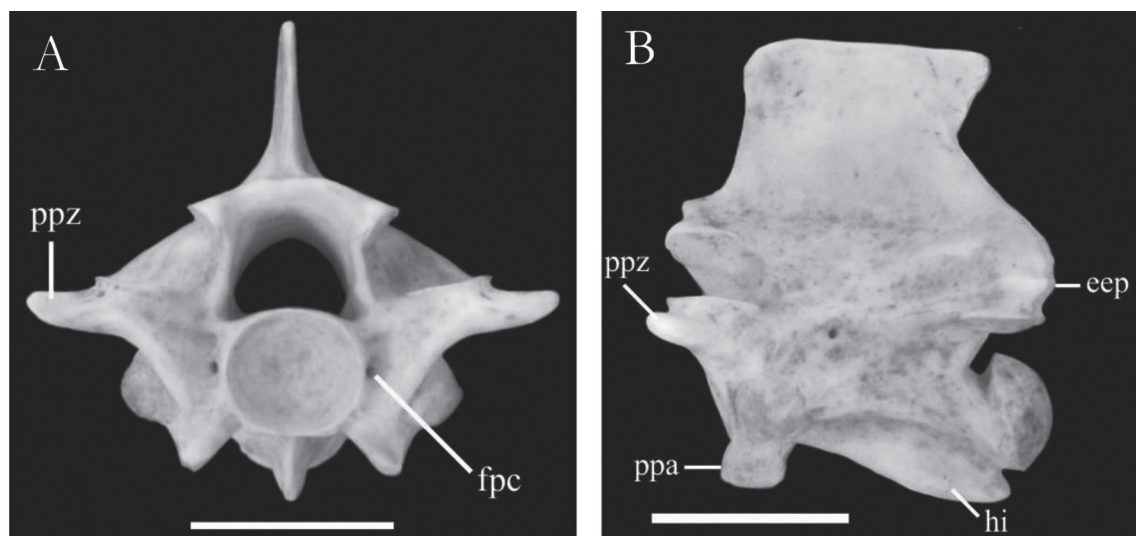


FIGURA 25: Vértebra anterior (MZSP-PV 81) de *Mastigodryas* cf. *bifossatus*, Caverna Carneiro, Serra da Mesa, GO. A, vista anterior. B, vista lateral esquerda. Barras de escala: 5 mm.

Dipsadidae – com a segunda agrupando a maior parte da diversidade sul-americana em duas subfamílias Dipsadinae e Xenodontinae. Os representantes da subfamília Dipsadinae são de pequeno porte e não foi observada, até o momento, nenhuma espécie apresentando vértebras com porte semelhante aos materiais analisados. Assim, o material não foi atribuído a essa subfamília. O tamanho das vértebras é relativamente grande para a Família Colubridae, em especial o material de Lapa dos Brejões. Além disso, as vértebras exibem características típicas de Colubridae: centro muito alongado, com a constrição interzigapofisal bastante pronunciada, processo pré-zigapofisal extremamente longo e afilado. Entretanto, uma análise detalhada das espécies disponíveis, representando boa parte dos gêneros de colubrídeos brasileiros, permitiu a identificação do material como sendo de *Mastigodryas* e, pelas características exibidas, possivelmente da espécie *bifossatus*. Abaixo, serão descritas as diferenças entre os materiais e as demais espécies de Colubridae analisadas.

Drymarchon corais difere dos materiais estudados (e dos demais gêneros analisados) por apresentar uma espinha neural única: sua borda anterior não é reta ou ligeiramente côncava, mas sim inclinada dorsalmente, com aspecto convexo. Essa característica única foi observada por Auffenberg (1963: 178): "... with a beveled edge anteriorly. Apparently this is the only genus of snake in the New World with this peculiar edge of the neural spine...". Além disso, essa espécie exibe uma *margo lateralis* expandida lateralmente de forma pronunciada quando comparado aos materiais dos sítios estudados.

Em *Simophis rhinostoma*, *Leptophis abhaetulla*, *Oxybelis aeneus*, *O. fulgidus*, *Drymoluber brazili* e *Mastigodryas boddaerti*, a espinha neural é extremamente baixa quando comparado aos materiais das cavernas. Além disso, em *O. aeneus*, não foi observada a espinha epizigapofisal. Em *O. fulgidus*, essa espinha é pouco conspícua e o processo pré-zigapofisal é extremamente reduzido. Em *L. abhaetulla*, o alongamento vertebral é mais acentuado (a constrição interzigapofisal é muito forte) e a quilha hemal é mais achatada e dilatada lateralmente (essa última característica ocorre também em *S. rhinostoma*, *D. brazili* e no gênero *Oxybelis*). Em *M. boddaerti*, a hipapófise é menos desenvolvida e a borda anterior da espinha neural apresenta uma pequena projeção em sua extremidade dorsal.

Spilotes pullatus apresenta espinha neural extremamente alta. A espinha epizigapofisal é muito reduzida, quase inexistente. Em vista posterior, o arco neural é muito deprimido e, na região acima das facetas articulares pós-zigapofisais, ele curva-se ventralmente

de forma acentuada. *Pseustes sulphureus* exibe processos pré-zigapofisais bastante reduzidos e a quilha hemal, nas vértebras medianas do tronco, é pouco conspícua. Além disso, a constrição interzigapofisal nessa espécie é muito menos acentuada, o que dá ao centro um aspecto mais robusto.

As espécies analisadas do gênero *Chironius* exibem morfologias vertebrais bastante diversas. No geral, as vértebras apresentam centro, relativamente, mais alongado. Em vista posterior, o arco neural, principalmente, nas vértebras anteriores, é deprimido. Nesse gênero também as pleurapófises apresentam, em sua base, um pequeno processo ou extensão óssea posterior. Essa extensão óssea aparece logo nas primeiras vértebras caudais. Essa característica também foi observada em *L. abhaetulla*, *D. brazili*, *O. aeneus*, *O. fulgidus*, *S. rhinostoma* e *M. boddaerti*. Além disso, em *C. quadricarinatus*, a espinha neural é baixa. A pequena extensão posterior presente na base das pleurapófises ocorre também em *M. bifossatus*, porém, somente a partir das vértebras caudais médio-posteriores e na vértebra caudal MZSP-PV 82 essa extensão não ocorre.

***Chironius* Fitzinger, 1826**

***Chironius* sp.**

Material de referência: vértebra do tronco (CVL2P1660), proveniente da Gruta Cuvieri, Matozinhos, MG; vértebras do tronco (ST 3101.1, ST 4666.1), provenientes de Lapa do Santo, Matozinhos, MG; vértebra do tronco (BL 3126.1), proveniente de Lapa das Boleiras, Matozinhos, MG.

Distribuição atual: O gênero ocorre desde a costa norte de Honduras até o Uruguai e nordeste da Argentina. A maioria das espécies distribui-se à leste dos Andes, na ou próximo à Bacia Amazônica. O gênero alcançou a Ilha Gorgona na costa da Colômbia, várias ilhas na costa atlântica do Brasil e as Ilhas Trinidad e St. Vincent no Mar do Caribe (Dixon *et al.*, 1993).

Descrição

Vértebra (Fig. 26): Em todos os materiais, a espinha neural estava quebrada (Fig. 26). As características gerais presentes nos exemplares são extremamente semelhantes às já descritas para a espécie *Mastigodryas* cf. *bifossatus*. Dessa forma, como salientado anteriormente, a descrição geral dos materiais segue a mesma do material de Serra da Mesa. Algumas diferenças

importantes, entretanto, foram observadas. Em vista posterior, a região do arco neural dorsal às facetas articulares zigofenais é dirigida fortemente ventralmente. Além disso, em vista dorsal, o centro é extremamente alongado (Figs. 26A, B), com a constrição interzigapofisal sendo muito pronunciada. Os exemplares BL 3126.1 e ST 4666.1 (Figs. 26B, C) exibem espinha epizigapofisal, enquanto em CVL2P1660 (Fig. 26A) essa espinha não é visível. Porém não é possível afirmar se realmente o exemplar não a possui, porque a porção acima das facetas pós-zigapofisais está desgastada. O processo pré-zigapofisal é de comprimento médio (segundo definição de LaDuke, 1991) nos exemplares ST 3101.1 e ST 4666.1, nos quais o processo está completo e sem desgaste. A quilha hemal é muito delgada e relativamente bem desenvolvida.

Considerações e comparações

O conjunto de características exibido pelos materiais permitiu a sua alocação no gênero *Chironius*. Porém, essas características correspondem apenas a similaridades fenotípicas, não sendo sinapomorfias para o gênero (como a forte constrição interzigapofisal, a quilha hemal afilada, o processo pré-zigapofisal de comprimento médio, e a espinha epizigapofisal presente em alguns exemplares).

A constrição interzigapofisal é extremamente acentuada. Esta característica está ausente em todos os táxons de Dipsadidae e em muitas espécies de Colubridae analisados. Já em *Leptophis ahaetulla*, *Drymoluber brazili* e nas espécies de *Oxybelis* analisadas, a constrição também é bastante acentuada.

Em *Drymarchon corais*, *Mastigodryas bifossatus*, *M. boddaerti*, *Spilotes pullatus*, *Simophis rhinostoma* e *Pseustes sulphureus*, a constrição interzigapofisal é visivelmente menos pronunciada. Além disso, o processo pré-zigapofisal é extremamente longo em *M. bifossatus*, *M. boddaerti*, *Drymarchon corais* e *Drymoluber brazili*, sendo, pelo menos, 50% maior do que nos materiais dos sítios. As espécies *P. sulphureus* e *Oxybelis aeneus* não possuem espinha epizigapofisal. Em *L. ahaetulla* e *S. rhinostoma*, a quilha hemal é dilatada lateralmente.

As espécies analisadas do gênero *Oxybelis* exibem também quilha hemal dilatada lateralmente e o processo pré-zigapofisal é curto e muito afilado, diferentemente de ST 3101.1 e ST 4666.1, em que esse processo é, proporcionalmente, mais longo.

Tantilla corresponde a um gênero de serpentes de pequeno porte, cujas vértebras são extremamente reduzidas quando comparadas aos materiais de Minas Gerais. Além disso, o centro é, proporcionalmente, mais achatado do que em *Chironius* (característica visível na Figura 28).

Pseustes Fitzinger, 1843

Pseustes cf. *sulphureus* (Wagler, 1824)

Material de referência: vértebra do tronco (CVL2P790), proveniente da Gruta Cuvieri, Matozinhos, MG.

Distribuição atual: ocorre da região neotropical, desde o sul do México até a porção central da América do Sul, com uma distribuição tanto cisandina quanto transandina (Amaral, 1929a; Ferreira, 2001). *Pseustes cinnamomeus* (atribuída a *Chironius cinnamomeus* por

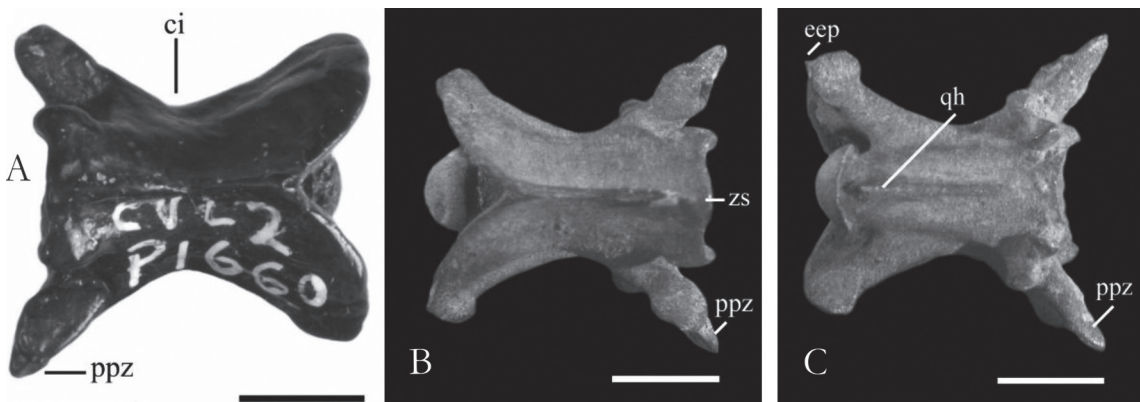


FIGURA 26: *Chironius* sp. A, vértebra do tronco (CVL2P1660), vista dorsal, Gruta Cuvieri, Matozinhos, MG. Barra de escala: 3 mm. B, vértebra do tronco (ST 4666.1), vista dorsal, Lapa do Santo, Matozinhos, MG. Barra de escala: 2 mm. C, vértebra do tronco (ST 4666.1), vista ventral, Lapa do Santo, Matozinhos, MG. Barra de escala: 2 mm.

Peters & Orejas-Miranda, 1970) distribui-se pelo Suriname e região Amazônica do Brasil (Peters & Orejas-Miranda, 1970). *Pseustes poecilonotus* distribui-se da América Central para o norte, até o sul do México, e para o sul, passando pela Colômbia, Venezuela, Guianas, Trinidad, Equador, Peru, Bolívia e alto Amazonas (Amaral, 1929a). *Pseustes sexcarinatus* foi registrada no Estado do Pará (Brasil) e em Misiones (Argentina) (Hoge, 1960-2; Peters & Orejas-Miranda, 1970). *Pseustes shropshirei*, considerada uma subespécie de *P. poecilonotus* por Amaral (1929a), distribui-se desde o Panamá até o centro da Colômbia, não ocorrendo no Brasil. A espécie *P. sulphureus* é a que exibe distribuição mais ampla no Brasil, ocorrendo na Floresta Amazônica, com irradiações para as regiões Nordeste e Centro-Oeste até a Mata Atlântica, do Rio de Janeiro até a Bahia, e também no Peru, Equador, Venezuela, Guianas e Trinidad (Amaral, 1929a; Ferreira, 2001).

Descrição

Vértebra (Fig. 27): A vértebra exibe muitas abrasões, especialmente na sinapófise e nas facetas articulares pré-zigapofisais. A espinha neural e os processos pré-zigapofisais estão quebrados. A vértebra corresponde a uma vértebra da região mediana da coluna vertebral por não apresentar a hipapófise típica das vértebras anteriores nem fossa linfática paramediana subcentral presente nas vértebras posteriores (LaDuke, 1991). Como o aspecto geral do exemplar é semelhante ao de *Mastigodryas* cf. *bifossatus*, descrita anteriormente,

só serão levantadas as características que, em conjunto, permitem a distinção de CVL2P790. A principal característica observada no material foi o formato de seu centro. Em vista dorsal (Fig. 27A), observa-se que o centro é alongado, porém a constrição interzigapofisal é muito menos acentuada do que em qualquer outro colubrídeo analisado, o que fornece à vértebra um aspecto mais robusto (compare as figuras 26 e 27). Em vista posterior, a região do arco neural dorsal às facetas articulares pós-zigapofisais é fortemente curvada ventralmente. A quilha hemal (Fig. 27B) é pouco proeminente e achatada. Além disso, a espinha epizigapofisal não é visível, porém não é possível afirmar se realmente o exemplar não a possui, porque a porção acima das facetas pós-zigapofisais está desgastada.

Considerações e comparações

Apesar do exemplar CVL2P790 estar bastante desgastado, ele exibe duas características muito importantes: o aspecto relativamente mais robusto da vértebra, devido à constrição interzigapofisal ser menos acentuada; e uma quilha hemal pouco proeminente e achatada. Essas duas características permitem a sua distinção de todos os demais gêneros colubrídeos analisados. Em *Chironius*, *Leptophis*, *Simophis*, *Drymoluber*, *Oxybelis*, *Tantilla* e *Mastigodryas*, claramente, a constrição interzigapofisal é mais proeminente, o que fornece à vértebra um aspecto mais delgado (compare com as Figs. 26 e 27). A quilha hemal achatada e pouco proeminente permite a distinção do material das espécies *Drymarchon corais* e *Spilotes pullatus*, nas

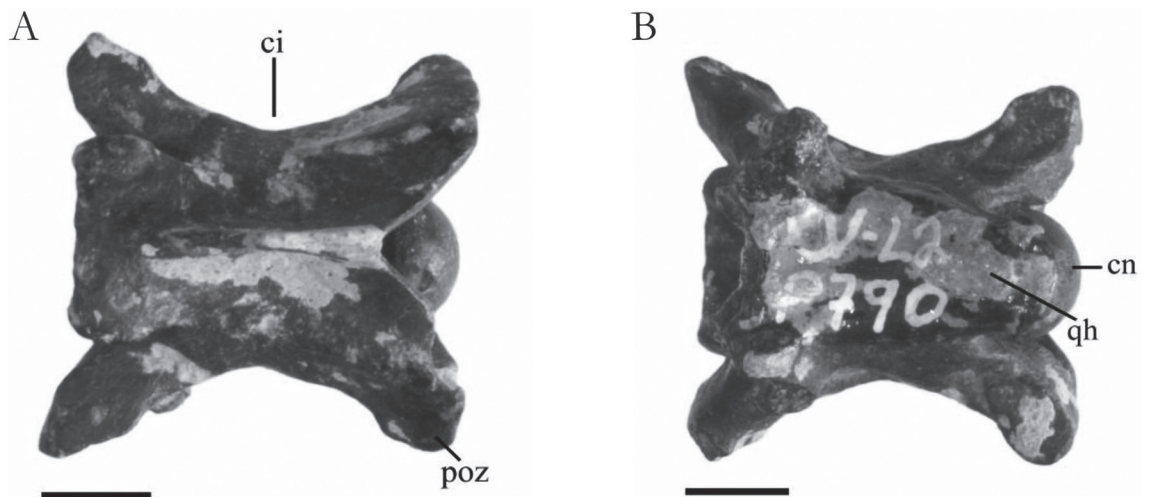


FIGURA 27: Vértebra do tronco de *Pseustes* sp. (CVL2P790), Gruta Cuvieri, Matozinhos, MG. **A,** vista dorsal. **B,** vista ventral. Barras de escala: 3 mm.

quais, apesar das vértebras terem também aspecto menos alongado, a quilha hemal é alta e delgada.

Entre as cinco espécies do gênero *Pseustes*, apenas *P. sulphureus* foi analisada. Entretanto, o exemplar CVL2P790 pode ser inferido provisoriamente como pertencente a essa espécie, devido a sua distribuição geográfica: essa é a única espécie que ocorre no Brasil com distribuição ao sul da Amazônia.

***Tantilla* Girard (in Baird & Girard), 1853**
***Tantilla* sp.**

Material de referência: 19 vértebras do tronco (PF 237), provenientes do Abismo Ponta de Flecha, Iporanga, SP.

Distribuição atual: Distribui-se do sul dos Estados Unidos até o Uruguai e norte da Argentina (Wilson, 1987). Entretanto, a maior parte dessa ampla distribuição é habitada por apenas uma espécie, *T. melanocephala*, que exibe a maior distribuição geográfica e ecológica do gênero. As demais espécies sul-americanas apresentam distribuições muito mais restritas nas porções oeste e norte do continente, da Venezuela à costa do Peru, com exceção de três espécies ocorrem no Brasil: *T. melanocephala* Linnaeus 1758, *T. boipiranga* Sawaya & Sazima 2003 e *T. marcovani* Lema 2004. *Tantilla boipiranga* e *T. marcovani* são conhecidas por apenas alguns indivíduos e têm distribuição restrita para o sudeste e o nordeste do Brasil,

respectivamente. Por outro lado, *T. melanocephala*, é uma espécie comumente encontrada em todos nos biomas brasileiros, e distribui-se desde a Guatemala e as Ilhas Trinidad e Tobago até o Uruguai e norte da Argentina, próximo ao nível do mar ou em altas elevações (Wilson, 1987).

Descrição

Vértebra (Fig. 28): Em vista anterior (Fig. 28A), o zigósfeno é delgado. A região entre as facetas articulares zigosfenais é arqueada dorsalmente. A pré-zigapófise é ligeiramente inclinada dorsalmente e, ventral às facetas articulares pré-zigapofisais, partem processos pré-zigapofisais médios dirigidos ântero-lateralmente. O assoalho do canal neural tem, praticamente, o mesmo diâmetro do cótilo. O cótilo é arredondado. As áreas diapofisal e parapofisal são distintas uma da outra, a primeira sendo dorsal e mais robusta do que a segunda. Em algumas vértebras, é possível observar uma escavação relativamente profunda entre a parapófise e o cótilo, que corresponde à fossa linfática paramediana subcentral de LaDuke (1991). De fato, como será descrito mais adiante, nessas vértebras o sulco subdental é bastante profundo, correspondendo às vértebras posteriores do tronco. Há um forame paracotilar em cada lado do cótilo. Em vista posterior, a região do arco neural dorsal às facetas articulares pós-zigapofisais é reta nas vértebras do tronco. No interior do zigantro, anterior a cada faceta articular

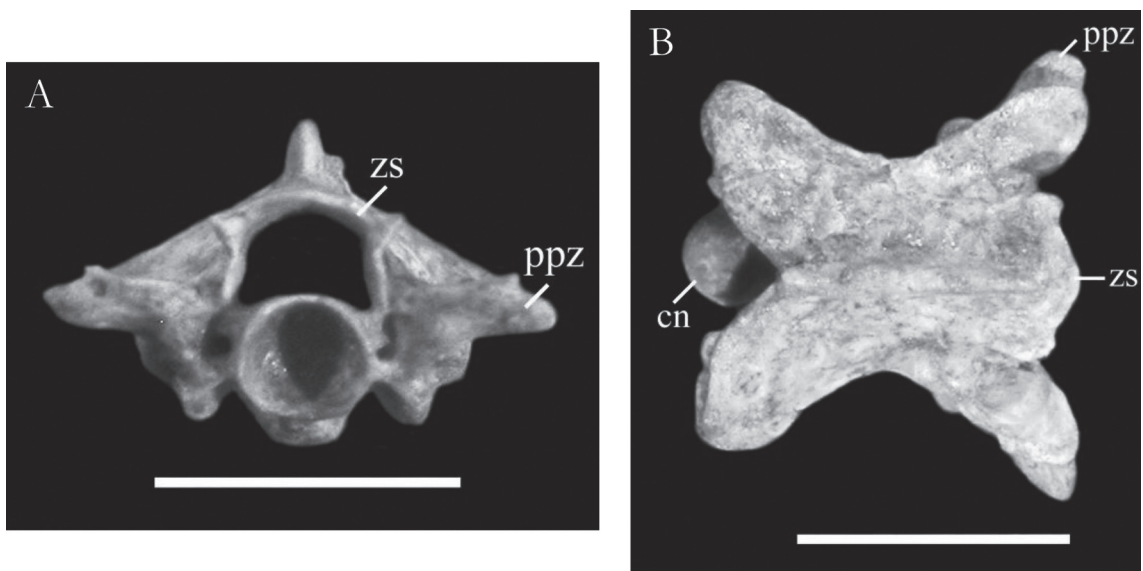


FIGURA 28: Vértebra do tronco de *Tantilla* sp. (PF 237), Abismo Ponta de Flecha, Iporanga, SP. **A,** vista anterior. **B,** vista dorsal. Barras de escala: 2 mm.

zigantral, há um pequeno forame zigantral. O côndilo é arredondado e seu diâmetro é menor do que a largura do assoalho do canal neural. Ventral ao côndilo, observa-se a extremidade posterior espatulada da quilha hemal. Em vista lateral, a sinapófise é constituída de uma diapófise dorsal e arredondada e de uma parapófise ventral e achatada. A espinha neural é bastante baixa e sua extremidade póstero-dorsal projeta-se caudalmente. A margem subcentral é forte e dirige-se posteriormente a partir da região posterior da parapófise. Nas vértebras em que o sulco subcentral é raso, essa margem segue posteriormente paralela ao eixo longo do centro, enquanto nas vértebras em que ocorre a fossa linfática paramediana subcentral, a margem subcentral é arqueada dorsalmente. A quilha hemal é proeminente. A espinha epizigapofisal é ausente. Em vista dorsal (Fig. 28B), as zigapófises são moderadamente divergentes. As facetas articulares pré-zigapofisais apresentam formato ligeiramente oval, com o eixo longo dirigido ântero-lateralmente. O processo pré-zigapofisal é médio, com extremidade afilada. A borda dorsal do zigósfeno é próxima ao *crenate* de Auffenberg (1963: 153), havendo um lobo mediano arredondado e dois lobos marginais menores. A espinha neural projeta-se ligeiramente além do entalhe na borda posterior do arco neural. A faceta articular pós-zigapofisal expande-se lateralmente além da pós-zigapófise. Essa é só moderadamente dirigida lateralmente quando comparada, por exemplo, às vértebras de *Crotalus durissus*, descritas abaixo, em que a pós-zigapófise é fortemente dirigida lateralmente. Em vista ventral, as facetas articulares pós-zigapofisais são ligeiramente arredondadas e são menos alongadas do que as facetas pré-zigapofisais. O sulco subcentral é raso nas vértebras, provavelmente, medianas, porém profundo nas vértebras em que ocorre a fossa linfática paramediana subcentral, característica das vértebras posteriores do tronco (LaDuke, 1991). Há forames subcentrais adjacentes à quilha hemal. Essa é bastante conspícua e apresenta um formato semelhante ao oblanceolado de Auffenberg (1963: 153), com sua porção posterior achatada alcançando a base do côndilo.

Considerações e comparações

A análise das vértebras permitiu a sua identificação como pertencente ao gênero *Tantilla*. Entretanto, nenhuma sinapomorfia para o gênero foi encontrada e apenas um exemplar foi analisado (*T. melanocephala*, MZUSP 13160). A alocação do material a esse gênero foi baseada unicamente em similaridades fenotípicas

e, portanto, essa alocação é provisória e tentativa. Para se fazer inferências mais conclusivas, outras espécies de *Tantilla* e outros exemplares da espécie *T. melanocephala* precisarão ser analisados no intuito de se verificar variações intra e interespecíficas.

Há uma característica importante presente em PF 237: uma espinha neural extremamente baixa. Essa característica permite que grande parte das espécies atuais analisadas fosse desconsiderada. Entre os Colubridae analisados nesse trabalho, as seguintes espécies exibem espinha neural baixa e foram, portanto, comparadas com os materiais do Abismo Ponta de Flecha: *Oxybelis aeneus*, *O. fulgidus*, *Leptophis abaeatulla*, *Chironius* spp., *Drymoluber brazili*, *Tantilla melanocephala*, *Apostolepis assimilis*, *Erythrolamprus aesculapii*, *Phalotris mertensi*, *Elapomorphus quinque-lineatus* e *Echianthera persimilis*.

As espécies *D. brazili*, *L. abaeatulla*, *O. fulgidus* e o gênero *Chironius* apresentam espinha epizigapofisal e exibem um maior alongamento do centro vertebral (a constrição interzigapofisal é muito forte. Compare as figuras 26 e 28). Além da espinha epizigapofisal, nas vértebras de *L. abaeatulla*, o processo pré-zigapofisal é, relativamente, mais longo e robusto. Em *D. brazili*, a porção posterior da quilha hemal não alcança a base do côndilo.

Em *O. fulgidus* e *O. aeneus*, as vértebras são extremamente alongadas e a quilha hemal é larga e achatada em toda a sua extensão, diferentemente dos materiais do abismo, em que a quilha hemal é afilada em sua porção médio-anterior, tornando-se mais larga posteriormente.

Erythrolamprus aesculapii possui arco neural fortemente achatado (claramente visível em vista lateral) e o processo pré-zigapofisal é robusto, com sua extremidade arredondada.

Em *A. assimilis*, há uma espinha epizigapofisal pouco proeminente e a espinha neural é visivelmente mais baixa, não alcançando o entalhe posterior do arco neural. A quilha hemal é pouco conspícua e larga em toda a sua extensão.

Em *P. mertensi*, a extremidade póstero-dorsal da espinha neural não se projeta caudalmente além do entalhe do arco neural. A quilha hemal é expandida lateralmente e pouco proeminente nas vértebras medianas, porém torna-se mais conspícua nas vértebras posteriores do tronco.

Echianthera persimilis exhibe vértebra, proporcionalmente, menos alongada, a pós-zigapófise sendo mais divergente. Comparando com a Figura 1 de Auffenberg (1963), o formato da quilha hemal nessa espécie é espatulado (com a extremidade posterior distintamente mais larga do que o restante da estrutura), enquanto no

material PF 237, o formato é oblanceolado (gradualmente, a porção posterior torna-se mais larga).

Elapomorphus quinquilineatus exibe espinha neural muito baixa e sua extremidade posterior não se projeta além do entalhe do arco neural. A vértebra é alongada, a pós-zigapófise sendo mais estreita do que a pré-zigapófise. O processo pré-zigapofisal é mais robusto e sua extremidade é arredondada. Além disso, nas vértebras posteriores do tronco, a quilha hemal exibe duas pequenas expansões laterais que delimitam um ligeiro sulco em sua extensão longitudinal.

Colubridae indet.

Material de referência: duas vértebras caudais (PF 541), quatro vértebras anteriores, cinco vértebras do tronco (PF 1166), provenientes do Abismo Ponta de Flecha, Iporanga, SP; vértebras do tronco (ST 3141.4, ST 3108.3), provenientes de Lapa do Santo, Matozinhos, MG.

Considerações

O material PF 1166 corresponde a uma mesma espécie e exibe muitas semelhanças com o material PF 237 (*Tantilla* sp.), descrito anteriormente. Entretanto, há duas pequenas diferenças: o processo pré-zigapofisal é mais robusto e tem formato espatulado; e o zigósfeno é, proporcionalmente, mais largo em vista dorsal.

DIPSADIDAE BONAPARTE, 1838
XENODONTINAE BONAPARTE, 1845
HYDROPSINI DOWLING, 1975
Helicops Wagler, 1828
Helicops gr. *leopardinus*

Material de referência: vértebra do tronco (BL 3128.1), proveniente de Lapa das Boleiras, Matozinhos, MG.

Distribuição atual: O gênero distribuiu-se desde a região setentrional da América do Sul até a província de Buenos Aires, na Argentina (Deiques & Cechin, 1990). O “grupo *leopardinus*” inclui as espécies *infra-taeniatus*, *leopardinus* e *modestus*. *Helicops infrataeniatus* ocorre ao longo da costa sudoeste brasileira desde o Estado do Espírito Santo até o norte do Rio Grande do Sul, abrangendo também o Uruguai e a Argentina (Costa & Deiques, 2002). *Helicops modestus* ocorre nas regiões central, Sudeste e Sul do Brasil (Freitas, 2003). *Helicops leopardinus* distribuiu-se desde as Guianas e Brasil até o norte da Argentina (Rossman, 1970; Vanzolini *et al.*, 1980).

Descrição

Vértebra (Fig. 29): Em vista anterior, o zigósfeno é delgado e a lâmina dorsal é reta. A pré-zigapófise é inclinada dorsalmente em um ângulo de, aproximadamente, 50° com o eixo vertical da vértebra. Sob as facetas articulares pré-zigapofisais, partem processos

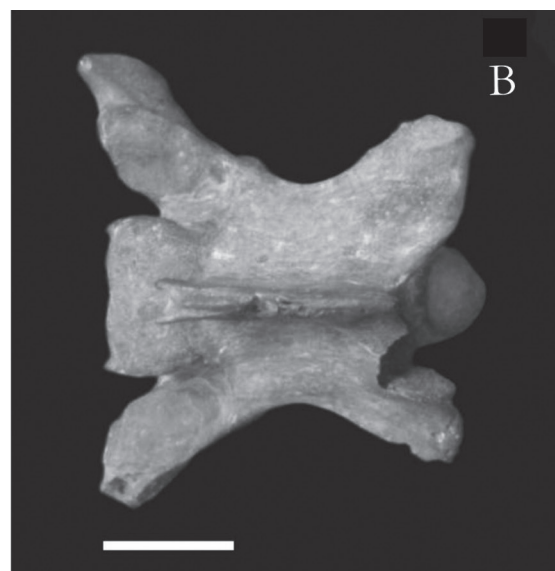
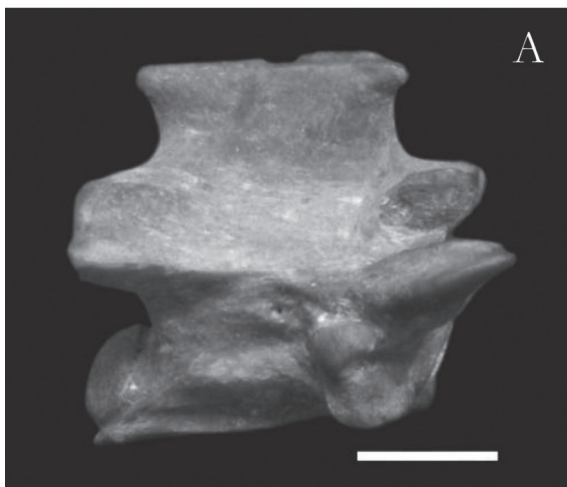


FIGURA 29: Vértebra do tronco de *Helicops* gr. *leopardinus* (BL 3128.1), Lapa das Boleiras, Matozinhos, MG. **A**, vista lateral direita. **B**, vista dorsal. Barras de escala: 2 mm.

pré-zigapofisais longos e robustos. O canal neural tem formato de semicírculo. A largura do canal neural é maior do que o diâmetro do cótilo arredondado. Na porção ventrolateral do cótilo, observa-se um entalhe formado pela parapófise e por uma expansão lateral da quilha hemal. Esse entalhe configura a fossa linfática paramediana subcentral descrita por LaDuke (1991) como a característica mais distintiva das vértebras posteriores do tronco. A sinapófise é pouco expandida lateralmente. Há um par de forames paracotilares. Em vista posterior, o zigantro é profundo. As facetas articulares zigantrais são fortemente inclinadas dorsalmente e, anterior a cada faceta, há um forame zigantrol profundo. As facetas pós-zigapofisais são ligeiramente inclinadas dorsalmente. Na região do arco neural, dorsal a essas facetas, há pequenos forames. O canal neural é amplo e, ligeiramente, trilobado devido à presença de um forte processo subneural e de uma longa crista longitudinal em cada um dos pedicelos do arco neural. A largura do canal neural é maior do que o diâmetro do côndilo. Ventral a esse, há uma borda posterior bem desenvolvida da quilha hemal. Em vista lateral (Fig. 29A), a espinha neural é de altura média (segundo definição de LaDuke, 1991). O processo pré-zigapofisal é bem desenvolvido. A região posterior do arco neural é alta. A diapófise é arredondada e pouco expandida lateralmente enquanto a parapófise é achatada e ampla. A superfície ventral da quilha hemal é fortemente achatada. Em vista dorsal (Fig. 29B), nota-se a característica mais conspícua neste táxon. A extremidade anterior da espinha neural é bifurcada. Outra característica interessante é que o processo pré-zigapofisal exibe formato diferente de todos os táxons descritos nesse trabalho: a borda lateral do processo é curva, formando um arco, enquanto a borda anterior é reta e dirigida lateralmente. A borda dorsal do zigósforo é próximo ao *notched crenate* de Auffenberg (1963: 153), com um suave entalhe mediano. As facetas articulares pré-zigapofisais exibem formato irregular, com eixo longo dirigido lateralmente. A pós-zigapófise é expandida lateralmente e a constrição interzigapofisal é, proporcionalmente, menos acentuada do que, por exemplo, na maioria das espécies de Colubridae, como em *Mastigodryas* cf. *bifossatus* e *Chironius* descritas anteriormente (compare as figuras 35 e 36 com a Figura 39). Em vista ventral, observa-se que a quilha hemal é muito proeminente e sua porção médio-posterior é fortemente achatada e expandida lateralmente. A porção anterior é mais afilada, porém, na borda ventral do cótilo, essa região da quilha emite duas pequenas projeções laterais em direção à parapófise. O canal subcentral é muito profundo, em especial na região anterior do centro vertebral,

formando a fossa linfática paramediana subcentral (LaDuke, 1991). O processo pré-zigapofisal é tão expandido lateralmente que não permite a visualização do contorno da margem lateral da faceta pré-zigapofisal. A faceta articular pós-zigapofisal tem formato irregular, com eixo longo dirigido lateralmente.

Considerações e comparações

O exemplar BL 3128.1 exibe uma característica extremamente importante e diagnóstica: a presença da extremidade anterior bifurcada da espinha neural. Entre os colubróideos analisados, apenas espécies do gênero *Helicops* exibem essa característica. Os formatos do processo pré-zigapofisal e da quilha hemal também são características presentes em algumas espécies desse gênero.

Segundo Nunes *et al.* (2005), essa característica da espinha neural é uma das supostas sinapomorfias de um grupo de espécies do gênero *Helicops*, aqui denominado de “grupo *leopardinus*”, formado pelas espécies *leopardinus*, *infyataeniatus* e *modestus*. Além dessa característica, esse grupo parece ser sustentado por outras duas características hemipenianas (redução dos lobos hemipenianos e perda da área nua margeada por grandes espinhos nas laterais da face assulcada do hemipênis; Nunes *et al.*, 2005). Entretanto, não foram observadas diferenças diagnosticáveis entre as três espécies de *Helicops* do grupo *leopardinus*.

O formato achatado da quilha hemal ocorre também em *Pseudoeryx plicatilis* e em *Hydrops martii*, os outros dois gêneros da tribo Hydropsini. Entretanto, na primeira espécie, não ocorrem as duas pequenas projeções na região anterior da quilha hemal, enquanto na segunda, a expansão lateral da quilha, em especial na região posterior, é mais acentuada, conferindo a ela um formato fortemente triangular.

Philodryadini Cope, 1886 **cf. *Philodryas* Wagler, 1830**

Material de referência: vértebras do tronco (ST 3105.1, ST 3105.5), provenientes de Lapa do Santo, Matozinhos, MG.

Distribuição atual: a distribuição do gênero se estende da costa nordeste do continente até o sul da Argentina, com várias espécies ocorrendo a oeste dos Andes, do Equador ao Chile. Seus membros estão entre as serpentes mais comumente encontradas e mais amplamente distribuídas na América do Sul (Thomas,

1976). Zaher *et al.* (2008) reconhecem 18 espécies, das quais 10 ocorrem no Brasil: 1) *Philodryas aestiva* ocorre por todo o sul e sudeste do Brasil, Uruguai, norte da Argentina, Paraguai e Bolívia; 2) *P. arnaldoi* ocorre apenas na porção sul-sudeste do Brasil; 3) *P. matogrossensis* distribui-se pelas regiões de chaparral e do chaco na porção central da América do Sul e nos Estados do Mato Grosso e São Paulo (Amaral, 1929b); 4) *P. nattereri* distribui-se pelas regiões abertas, entre o Estado do Mato Grosso e a costa nordeste do país, passando por diversos tipos vegetacionais, desde as florestas secas do agreste e caatinga, passando pelo cerrado e chaparral, até as regiões mais úmidas do Pantanal; 5) *P. olfersii* é a espécie mais amplamente distribuída, ocorrendo em praticamente todos os biomas, desde as Florestas Tropicais Atlântica e Amazônica, passando pelo cerrado, caatinga, llanos e as zonas subtropicais mesofíticas; 6) *P. patagoniensis* distribui-se desde a latitude 19°S no Brasil até a Província de Chubut, na Argentina, tendo sido registrada, também, no Chile; 7) *P. psammophidea* ocorre por todo o Chaco da argentino e paraguaio, Bolívia e no Estado do Mato Grosso; 8) *P. viridissima* ocorre por toda a bacia amazônica e se estende ao sul até a Bolívia; 9) *P. livida* é uma espécie conhecida de poucas localidades nos Estados de São Paulo e Mato Grosso do Sul (Thomas & Fernandes, 1996); 10) *P. laticeps* apresenta distribuição disjunta com uma população presente no sul e sudeste do Brasil e outra na Bolívia (Zaher *et al.*, 2008). Recentemente, Zaher *et al.* (2009) incluíram o gênero *Pseudablades* na sinonímia

de *Philodryas*, adicionando *P. agassizi* ao conjunto de espécies pertencentes a este último. *Philodryas agassizi* ocorre nas regiões com formação aberta do sul, sudeste e centroeste do Brasil.

Descrição

Vértebra (Fig. 30): Em vista anterior, o zigósfeno é delgado. A região entre as facetas articulares zigósfenais é arqueada dorsalmente. A pré-zigapófise é, ligeiramente, inclinada dorsalmente em um ângulo de, aproximadamente, 30° com o eixo horizontal da vértebra. O processo pré-zigapofisal é longo (Fig. 30A). Há duas cristas longitudinais suaves ao longo das paredes internas dos pedicelos do arco neural. A largura da base do assoalho do canal neural é só ligeiramente maior do que o diâmetro do cótilo. Esse exibe formato arredondado e sua base é achatada. Há um par de forames paracotilares. Em vista posterior, o arco neural é deprimido. No interior do ziganthro, anterior a cada faceta articular zigantral, há um forame zigantral. O côndilo é arredondado e exibe diâmetro menor do que a largura do canal neural. Esse é só fracamente trilobado, sendo observadas a crista subneural (Auffenberg, 1963) e as duas cristas longitudinais descritas anteriormente. Em vista lateral (Fig. 30A), a sinapófise exibe uma diapófise proeminente e arredondada dorsal à parapófise achatada. A espinha neural exibe altura média (*sensu* LaDuke, 1991). A margem subcentral é bem desenvolvida. Em vista dorsal (Fig. 30B), as zigapófises

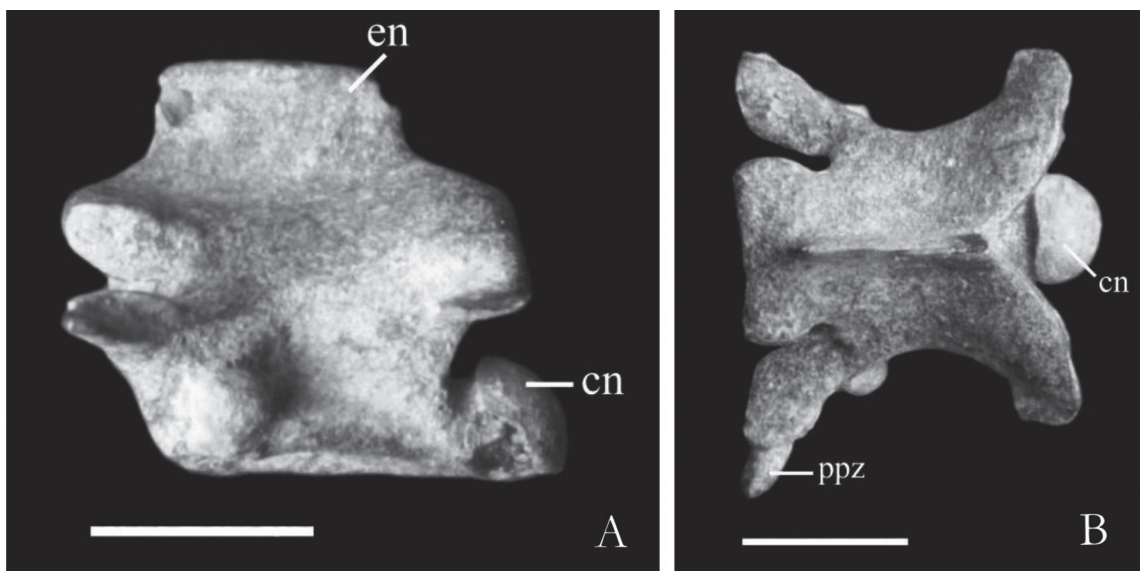


FIGURA 30: Vértebra do tronco (ST 3105.5) de cf. *Philodryas*, Lapa do Santo, Matozinhos, MG. **A**, vista lateral esquerda. **B**, vista dorsal. Barras de escala: 3 mm.

são moderadamente divergentes, o centro vertebral é curto crânio-caudalmente e a constrição interzigapofisal é, visivelmente, menos acentuada do que no gênero *Chironius* descrito anteriormente (compare as figuras 36 e 40). As facetas articulares pré-zigapofisais têm formato ligeiramente retangular, com seu eixo longo dirigido ântero-lateralmente. O processo pré-zigapofisal é longo, afilado e dirigido lateralmente. A borda dorsal do zigósfeno é, relativamente, reta. A extremidade posterior da espinha neural está quebrada em ambos os materiais. Em vista ventral, as facetas articulares pós-zigapofisais são ligeiramente retangulares, com eixo longo dirigido póstero-lateralmente. O sulco subcentral é muito raso. A quilha hemal é pouco desenvolvida. Há um forame subcentral em cada lado da quilha.

Considerações e comparações

A identificação desse material é apenas provi-sória e tentativa, já que os xenodontíneos são muito diversos no Brasil e muitos gêneros e espécies não estavam disponíveis para análise. Porém, comparando com os espécimes disponíveis, os materiais ST 3105.1 e ST 3105.5 agregam um conjunto de similaridades fenotípicas compartilhado com o gênero *Philodryas*. Abaixo, seguem as comparações com outros táxons de Xenodontinae.

Em geral, nas espécies analisadas de *Erythrolamprus* (*E. aesculapii*, *E. miliaris*, *E. poecilogyrus* e *E. reginae*), as facetas articulares pré-zigapofisais são distintamente ovaladas ou arredondadas. Além disso, *E. poecilogyrus* possui centro vertebral visivelmente mais alongado e a espinha neural é muito baixa.

Nas espécies de *Oxyrhopus* (*O. guibei*, *O. clathratus*, *O. rhombifer* e *O. trigeminus*), o processo pré-zigapofisal é curto e a quilha hemal é muito proeminente.

Phimophis guerini possui centro vertebral visivelmente mais curto crânio-caudalmente e a pós-zigapofise é mais longa e divergente do que nos materiais de Lapa do Santo. Ademais, a quilha hemal é robusta e larga.

Pseudoeryx plicatilis exibe processo pré-zigapofisal muito longo e delgado, dirigido ântero-lateralmente. A pós-zigapofise é muito robusta quando comparada aos materiais e a constrição interzigapofisal é menos acentuada. A quilha hemal é bem desenvolvida e o sulco subcentral é profundo. Em *Hydrops* e *Helicops*, a quilha hemal é muito fortemente construída.

Phalotris mertensi e *Elapomorphus quinquilineatus* possuem espinha neural baixa e quilha hemal proporcionalmente mais expandida lateralmente. Além

disso, nessa última espécie, o processo pré-zigapofisal é robusto, com sua extremidade arredondada.

O centro vertebral de *Boiruna sertaneja* é mais curto e as zigapófises são fortemente divergentes.

Em *Hydrodynastes gigas*, a pré-zigapofise é fortemente dirigida anteriormente e, em vista posterior, o arco neural é alto. A quilha hemal é muito fortemente construída nessa espécie.

Nas espécies de *Xenodon* analisadas (*X. merremi*, *X. neuwiedi*, *X. rabdocephalus* e *X. severus*), a morfologia é muito variável: *X. rabdocephalus* e *X. severus* possuem vértebras muito alongadas, com constrição interzigapofisal muito forte; já *X. neuwiedi* tende a ter vértebras mais curtas, com as zigapófises mais fortemente divergentes do que os materiais de Lapa do Santo. *X. merremi* possui quilha hemal muito sutil e expandida lateralmente. No exemplar MZUSP 13107, a espinha neural é baixa e o arco neural é, pelo menos, duas vezes mais deprimido do que nos materiais.

Pseudoboini Bailey, 1967

Pseudoboini indet.

Material de referência: vértebras do tronco (MZSP-PV 66, MZSP-PV 67, MZSP-PV 70, MZSP-PV 72, MZSP-PV 73, MZSP-PV 74, MZSP-PV 76, MZSP-PV 77, MZSP-PV 86, MZSP-PV 87, MZSP-PV 88, MZSP-PV 89, MZSP-PV 90, MZSP-PV 91, MZSP-PV 95, MZSP-PV 96), provenientes da Caverna Nossa Senhora Aparecida, Serra da Mesa, GO; 14 vértebras do tronco e uma vértebra caudal (PF 1343), três vértebras anteriores e seis vértebras do tronco (PF 1257), 22 vértebras do tronco (PF 70), 31 vértebras do tronco (PF 1310), uma vértebra anterior e sete vértebras do tronco (PF 1179), provenientes do Abismo Ponta de Flecha, Iporanga, SP.

Considerações

As análises permitem concluir que os materiais coletados no Abismo Ponta de Flecha pertencem a uma mesma espécie, da mesma forma que os materiais da Caverna N.S. Aparecida pertencem a uma espécie, provavelmente diferente da primeira (Fig. 31). Todas essas peças foram consideradas de Pseudoboini devido a suas semelhanças gerais com *Boiruna sertaneja*. Porém, nos materiais de ambas as localidades, algumas diferenças foram observadas com relação a essa espécie. O processo pré-zigapofisal é mais curto

e, proporcionalmente, mais robusto do que em *B. sertaneja*. Além disso, nos materiais da Caverna N.S. Aparecida, a extremidade posterior da quilha hemal é expandida lateralmente.

O outro gênero de Pseudoboini analisado, *Oxyrhopus*, exibe vértebras notavelmente mais alongadas, o processo pré-zigapofisal é curto e a espinha neural é mais baixa e alongada. Além disso, o porte dos exemplares desse gênero é, pelo menos, quatro vezes menor do que as vértebras do Abismo Ponta de Flecha.

Assim, apenas dois gêneros de Pseudoboini foram analisados e, portanto, não foi possível identificar os materiais até os níveis genéricos e específicos. A grande semelhança com *B. sertaneja* é um forte indício de que os materiais possam pertencer ou a *B. maculata* (a outra espécie desse gênero) ou a uma espécie de *Clelia*, que correspondem a gêneros morfologicamente semelhantes.

Xenodontinae indet.

Material de referência: duas vértebras anteriores, uma vértebra do tronco (PF 54), 10 vértebras anteriores, 14 vértebras do tronco (PF 81), provenientes do Abismo Ponta de Flecha, Iporanga, SP; vértebra do tronco (ST 3119.77), proveniente de Lapa do Santo, Matozinhos, MG.

Dipsadinae Bonaparte, 1838

Dipsadinae indet.

Material de referência: vértebras do tronco (MZSP-PV 65 – duas vértebras articuladas), provenientes da Caverna Nossa Senhora Aparecida, Serra da Mesa, GO.

Considerações e comparações

O material é extremamente frágil e exibe uma característica muito conspícua. A *margo lateralis* (Hoffstetter & Gasc, 1969, ou margem interzigapofisal de Auffenberg, 1963) é extremamente expandida lateralmente e achatada dorso-ventralmente (Fig. 32). Essa estrutura sofre uma constrição relativamente brusca em sua porção anterior (logo posterior à pré-zigapófise).

A *margo lateralis* muito expandida lateralmente foi observada apenas em *Imantodes cenchoa*, um dipsadíneo. Devido a essa observação, o exemplar MZSP-PV 65 foi atribuído a Dipsadinae. Entretanto, a *margo lateralis* desse exemplar e a de *I. cenchoa* exibem muitas diferenças. Nessa última espécie, não há realmente uma constrição na região anterior da *margo lateralis*; essa se dirige medialmente desde a região posterior e gradualmente torna-se mais estreita anteriormente, adquirindo um formato de “asa”. Já no material de Serra da Mesa, a *margo lateralis* segue paralela ao eixo longo do centro por, aproximadamente,

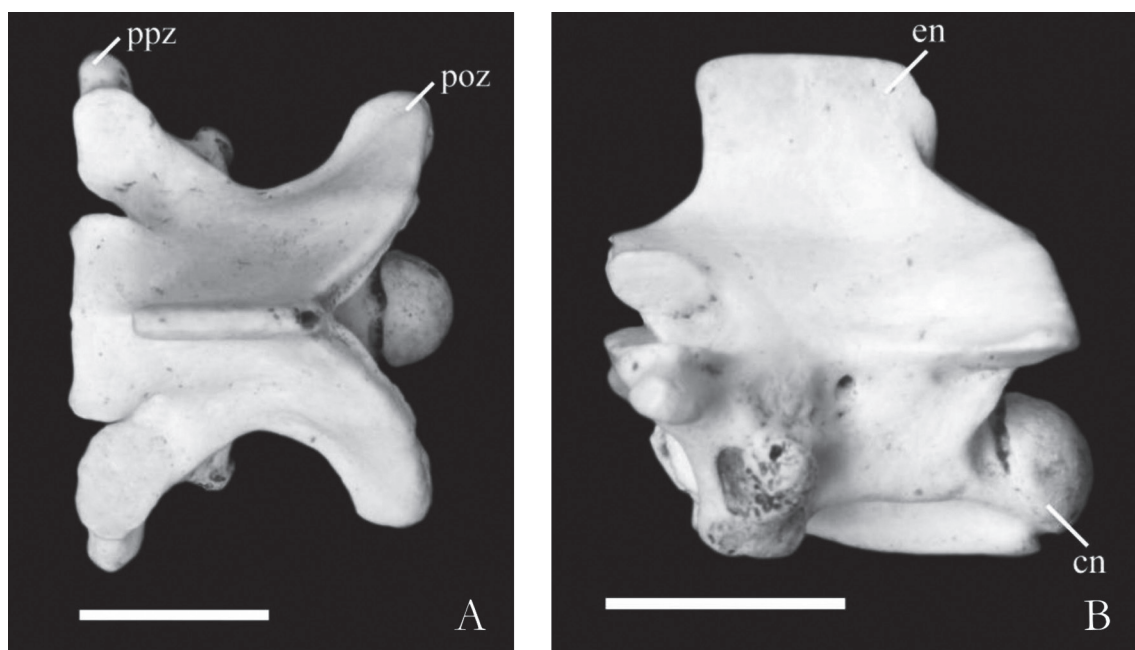


FIGURA 31: Vértebra do tronco (PF 1343) de Pseudoboini indet., Abismo Ponta de Flecha, Iporanga, SP. **A**, vista dorsal. **B**, vista lateral esquerda. Barras de escala: 5 mm.

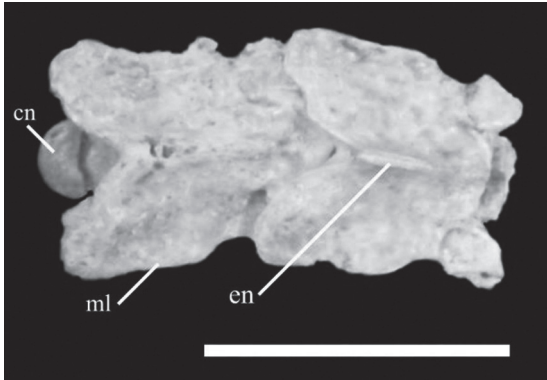


FIGURA 32: Vértices do tronco articuladas (MZSP-PV 65) de Dipsadinae indet., Caverna Nossa Senhora Aparecida, Serra da Mesa, GO. Vista dorsal. Barra de escala: 5 mm.

três quartos de sua extensão para, então, sofrer uma constrição relativamente brusca logo posterior à pré-zigapófise. Além disso, o zigósfeno de *I. cenchoa* é menos alongado anteriormente (o zigósfeno longo de MZSP-PV 65 pode ser melhor visualizado na vértebra posterior da Figura 32) e a quilha hemal estende-se até uma posição mais próxima do côndilo do que no material de Serra da Mesa.

Os outros gêneros de dipsadíneos analisados foram: *Atractus*, *Dipsas*, *Leptodeira* e *Sibynomorphus*. Nenhuma das espécies analisadas, pertencentes a esses gêneros, exibe *margo lateralis* com a configuração do material MZSP-PV 65, ou mesmo de *I. cenchoa*. Dessa forma, ainda não foi possível a identificação do material até o nível genérico ou específico. Talvez essa conformação singular possa conferir a MZSP-PV 65 o status de nova espécie ou mesmo de novo gênero, porém espécies adicionais tanto de dipsadíneos quanto de outros dipsadíneos e colubrídeos neotropicais necessitam ser preparadas para uma identificação conclusiva.

Colubroidea indet.

Material de referência: dois dentários direitos (PF 300, PF 1217C), um dentário esquerdo (PF 667D), uma vértebra caudal, três vértebras do tronco (PF 939), uma vértebra anterior, três vértebras do tronco, uma vértebra caudal, uma vértebra de região não identificada (PF 1166), duas vértebras do tronco, uma vértebra de região não identificada (PF 1179), uma vértebra do tronco (PF 1257), uma vértebra anterior, duas vértebras do tronco, duas vértebras caudais, uma vértebra de região não identificada (PF 541), uma vértebra do tronco (PF 703), duas vértebras anteriores, uma vértebra do tronco, uma vértebra caudal (PF 54), provenientes do Abismo Ponta de Flecha, Iporanga, SP; vértebras do

tronco (MZSP-PV 54, MZSP-PV 68, MZSP-PV 69, MZSP-PV 71, MZSP-PV 92, MZSP-PV 93, MZSP-PV 94), provenientes da Caverna Nossa Senhora Aparecida, Serra da Mesa, GO; vértebra do tronco (CVL2P1698), proveniente da Gruta Cuvieri, Matozinhos, MG; vértebra anterior (ST 3102.12), vértebras do tronco (ST 3102.6, ST 3106.1), vértebras de região não identificada (ST 3102.11, ST 3122.1, ST 4653.1), provenientes de Lapa do Santo, Matozinhos, MG; vértebra de região não identificada (BL 3134.1), proveniente de Lapa das Boleiras, Matozinhos, MG; palatino esquerdo (3735.6), proveniente de Lapa dos Bichos, Januária, MG; dentário direito (2377.7), vértebra do tronco (2337.1), provenientes de Lapa do Boquete, Januária, MG.

Colubroides indet.

Material de referência: vértebra (MZSP-PV 85), proveniente da Caverna Carneiro, Serra da Mesa, GO; uma vértebra (PF 1257), proveniente do Abismo Ponta de Flecha, Iporanga, SP; vértebras de região não identificada (ST 3101.2, ST 3102.19, ST 3119.82, ST 3125.7, ST 3137.10, ST 3138.3, ST 4657.3), provenientes de Lapa do Santo, Matozinhos, MG; vértebra (BL 3138.2), proveniente de Lapa das Boleiras, Matozinhos, MG.

Alethinophidia indet.

Material de referência: vértebra de região não identificada (MZSP-PV 75), proveniente da Caverna Nossa Senhora Aparecida, Serra da Mesa, GO; vértebra do tronco (CVL2P1135), proveniente da Gruta Cuvieri, Matozinhos, MG; vértebra anterior (ST 3119.56), vértebras de região não identificada (ST 3108.4, ST 3119.53, ST 3119.58, ST 3119.65, ST 3119.67, ST 3119.73, ST 3119.74), provenientes de Lapa do Santo, Matozinhos, MG; vértebra (2440.1), proveniente de Lapa do Boquete, Januária, MG.

“LACERTILIA” OWEN, 1842

SCINCOMORPHA CAMP, 1923

TEIIDAE GRAY, 1827

TEIINAE PRESCH, 1974

Ameiva Meyer, 1795

A. ameiva (Linnaeus, 1758)

Material de referência: articular e pré-articular (MZSP-PV 60), frontal (MZSP-PV 59), provenientes da Caverna Carneiro, Serra da Mesa, GO;

dentário direito (MZSP-PV 58), maxilares direitos (MZSP-PV 55, MZSP-PV 57), provenientes da Caverna Igrejinha, Serra da Mesa, GO; dentários direitos (TBV 54, TBV 57, TBV 61, TBV 64, TBV 68), dentários esquerdos (TBV 53, TBV 55, TBV 56, TBV 63, TBV 67), provenientes de Toca da Boa Vista, Campo Formoso, BA; dentários direitos (GB 2, GB 3, GB 5, GB 7, GB 10, GB 11, RCL 062, RCL 064), dentário esquerdo (GB 6), maxilar direito (RCL 029), provenientes de Lapa dos Brejões, Morro do Chapéu, BA; dentários esquerdos (TO 1, TO 2), provenientes de Toca das Onças, Jacobina, BA; dentário direito (ST 3150.1), dentários + esplenais direitos (ST 3153.1, ST 4663.1), dentário esquerdo (ST 3110.1), articulares + pré-articulares + surangulares direitos (ST 4651.3, ST 4651.4), angular direito (ST 4651.5), maxilares direitos (ST 4651.2, ST 4654.1), maxilares esquerdos (ST 3105.16, ST 4652.1), provenientes de Lapa do Santo, Matozinhos, MG; dentário direito (BL 3142.1), dentários esquerdos (BL 3119.1, BL 3125.1, BL 3148.1), maxilar direito (BL 3137.1), provenientes de Lapa das Boleiras, Matozinhos, MG; dentários direitos (193.11, 193.44), dentário esquerdo (285.1), maxilar direito (1470.4), provenientes do Grande Abrigo Santana do Riacho, Santana do Riacho, MG; dentários direitos (1411.4, 2302.1, 2320.2, 2341.1, 2357.4, 2381.18, 2385.20, 2391.16, 2393.17, 2428.1, 3029.10, 3091.2), dentários esquerdos (1797.1, 2843.13, 2443.6, 2320.1), maxilares direitos (2393.9, 2393.21, 2437.1, 2468.3), maxilares esquerdos (2377.4, 3115.7), frontal (2732.1), provenientes de Lapa do Boquete, Januária, MG; dentário direito (3660.35), dentários esquerdos (2578.8, 2605.3, 4402.48), provenientes de Lapa dos Bichos, Januária, MG.

Distribuição atual: Sua distribuição geográfica é muito ampla, ocorrendo no Panamá, na América Central, e em toda a América do Sul tropical a leste dos Andes e nas ilhas de Trinidad, Tobago e Margarita, no Caribe (Sugliano, 1999). Espécie extremamente comum no Brasil, encontrada em formações abertas e ensolaradas até os ecótonos com a floresta, bem como em situações periantrópicas, sendo frequentemente vista em estradas que cortam as florestas ou vegetações secundárias (Avila-Pires, 1995; Rodrigues, 1996, 2000; Vanzolini, 1974, 1976, 1988).

Descrição

Dentário (Fig. 33A): A implantação dos dentes é do tipo subpleurodonte, como discutido por Presch

(1974). Há uma grande variação no formato dos dentes de um espécime para o outro, os médio-posteriores podendo ser tricúspides, bicúspides ou um misto dos dois tipos. Essa variação também foi descrita por Presch (1970) para o gênero *Ameiva*. As cúspides acessórias sempre são menores do que a principal. Os dentes posteriores são mais robustos do que os dentes anteriores, com um padrão intermediário nos dentes medianos. Lingualmente, o canal de Meckel é aberto em toda a sua extensão. Labialmente, o dentário é liso, sem ornamentações. Há uma série de forames mentonianos, cujo número pode variar de um espécime para o outro. Na região posterior da face labial, o dentário é expandido lateralmente. Na porção superior dessa expansão, aparece a cicatriz do processo anterior labial do coronóide, margeando a borda superior da parede lateral do dentário. Abaixo dessa, observa-se outra depressão, muito visível em exemplares de maior porte. As duas depressões são separadas entre si por uma crista pouco proeminente.

Esplenal: O esplenal é um osso plano, que forma a parede medial do canal de Meckel. O osso está articulado ao dentário, suturando-se a esse dorsal e ventralmente. Sua extremidade anterior ou processo dentário (Alvarez *et al.*, 1987) é afilado e não alcança a sínfise mandibular, o que caracteriza uma das sinapomorfias da Família Teiidae: o esplenal hipertrofiado (Denton & O'Neill, 1995). Sua extremidade posterior ou processo posterior (Alvarez *et al.*, 1987) é largo e ligeiramente triangular. O osso é perfurado por dois forames: um de grande calibre, situado logo abaixo da sutura com o dentário, o forame alveolar inferior anterior, para a passagem do ramo lingual do nervo alveolar inferior; e um menor, anterior ao primeiro, o forame milohióide anterior, que transmite o nervo de mesmo nome e o outro ramo do nervo alveolar inferior (Alvarez *et al.*, 1987).

Pré-articular (Fig. 33B): O pré-articular forma a porção posterior da mandíbula e delimita a borda medial e o assoalho da fossa mandibular. Posteriormente, o pré-articular exhibe o processo angular. Esse processo dirige-se ventromedialmente, sua extremidade ventral sendo arredondada. Na região mediana desse processo, há uma saliência que segue desde a base do articular até a extremidade ventromedial do processo (Fig. 33B). Na região dorsal do processo, há um forame, denominado forame angular por Torres-Carvajal (2003). Anteriormente, o pré-articular sustenta um longo processo anterior, que, em vista dorsal, forma um tipo de calha. Em vista lateral, o osso é liso, sem ornamentações.

Articular (Fig. 33B): O articular (chamado processo condilar por alguns autores), se posiciona na região póstero-dorsal do pré-articular, com o qual se fundiona cedo na ontogenia. Esse osso forma o processo retro-articular (Jollie, 1960), o qual é alongado e afilado, ligeiramente triangular, e sustenta duas cristas, que convergem na extremidade posterior desse processo: a crista timpânica lateralmente e a crista medial (Torres-Carvajal, 2003). Em vista dorsal, observa-se que entre essas cristas há uma concavidade na qual encontra-se o forame da corda timpânica, logo posterior ao articular. A superfície dorsal do articular apresenta duas porções ligeiramente côncavas para a articulação com o quadrado.

Angular: Osso alongado que forma a parede ventrolateral da fossa mandibular. A região anterior do osso foi perdida em todos os exemplares. Em sua superfície lateral, há uma crista posterior conspícua, que continua anteriormente na sutura surangular-angular e, posteriormente, na sutura surangular-angular-pré-articular, configurando uma forte crista surangular na

lateral da mandíbula. Essa crista no angular, em sua porção posterior, dirige-se ventralmente, tornando-se côncava. Em sua porção ventromedial, o angular sustenta o forame milohióide posterior.

Surangular: Osso plano com superfície labial lisa. A extremidade anterior foi perdida nos exemplares. Em sua porção ântero-dorsal, há a cicatriz de sutura com o coronóide. Ventral a essa sutura, há o forame surangular anterior relativamente calibroso. Posteriormente, dorsal a sua sutura com o angular, há o forame surangular posterior de pequeno calibre.

Maxilar (Fig. 34A): Os maxilares exibem dentição e formato dos dentes idênticos ao dentário, inclusive ocorrendo as mesmas variações dos formatos. A crista semilunar é bastante proeminente. O forame alveolar posterior é calibroso. A região de sutura com o jugal é muito profunda, havendo realmente um canal onde o jugal se encaixa. O processo pré-maxilar do maxilar, nos exemplares em que ele foi preservado, forma um ângulo arredondado com o restante do maxilar, com

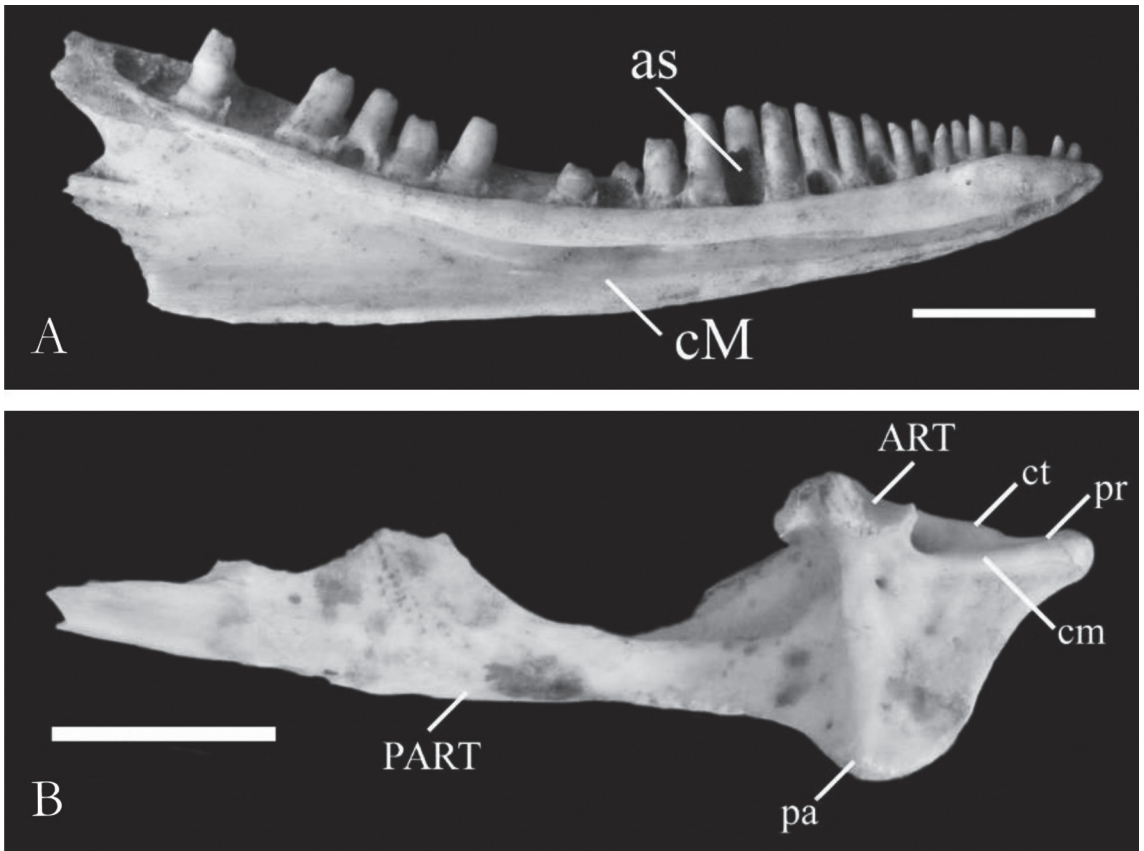


FIGURA 33: *Ameiva ameiva*. **A**, dentário esquerdo (TO 1), vista lingual, Toca das Onças, Jacobina, BA. **B**, articular e pré-articular direitos fusionados (MZSP-PV 60), vista medial, Caverna Carneiro, Serra da Mesa, GO. Barras de escala: 5 mm.

formato de semicírculo. Labialmente, os maxilares são lisos, também sem ornamentações. Há vários forames labiais, que podem variar em número de um exemplar para o outro.

Frontal (Fig. 34B): O frontal é um osso relativamente alongado, achatado dorsoventralmente e com uma constrição em sua região mediana. Sua região anterior exibe formato de “W” e sustenta três processos (Torres-Carvajal, 2003): um processo ântero-medial (ou nasal) maior e dois processos ântero-laterais menores. Esses processos são separados por duas concavidades, nas quais suturam-se os processos frontais dos nasais. Posteriormente, a região de sutura do frontal com o parietal é toda recortada por pequenas reentrâncias. Lateralmente, na borda superior das órbitas, o frontal é espessado, formando as cristas supraorbitais (Oelrich, 1956; Barberena *et al.*, 1970). Há dois sulcos laterais ao longo de cada crista, um posterior mais curto, onde se sutura o pós-frontal, e um anterior mais longo, onde se sutura o pré-frontal. A crista supra-orbital é baixa posteriormente tornando-se mais alta anteriormente, onde forma a *cristae cranii* (Oelrich, 1956). Entre as cristas supraorbitais, há o canal olfativo que aloja os pedúnculos olfativos (Barberena *et al.*, 1970; Alvarez *et al.*, 1987). No interior do canal, na porção médio-posterior, há uma crista longitudinal baixa. A superfície dorsal do osso é ornamentada, havendo um sulco relativamente conspicuo na porção posterior.

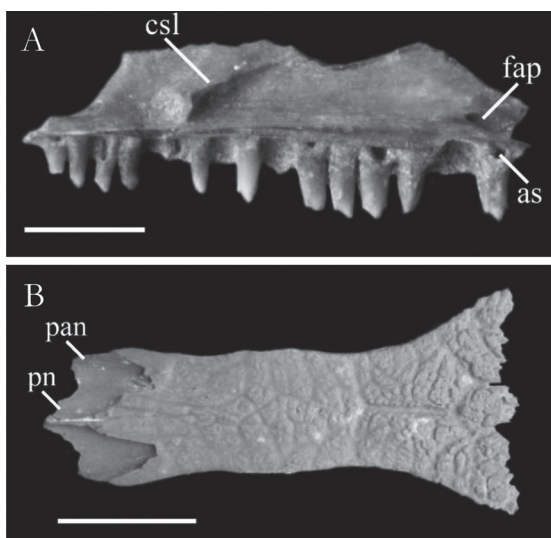


FIGURA 34: *Ameiva ameiva*. **A**, maxilar direito (1470.4), vista lingual, Grande Abrigo Santana do Riacho, Santana do Riacho, MG. Barra de escala: 3 mm. **B**, frontal (2732.1), vista dorsal, Lapa do Boquete, Janaúria, MG. Barra de escala: 5 mm.

Considerações e comparações

Os exemplares analisados puderam ser alocados à espécie *Ameiva ameiva*. Entretanto, essa identificação foi baseada em similaridades fenotípicas, que são importantes para a identificação da espécie apenas se consideradas em conjunto. Estas incluem, entre outras características, o grande porte sugerido pelas peças, a variação na morfologia dos dentes, a projeção labial na porção posterior do dentário, a crista surangular localizada na sutura entre o surangular, o pré-articular e o angular, a crista longitudinal baixa na porção médio-posterior do canal olfativo no frontal.

Dentição, dentário e maxilar: Os gêneros analisados de Tupinambinae (*Tupinambis*, *Crocodylurus*, *Dracaena*) não apresentam a projeção labial na porção posterior do dentário. Já todos os gêneros analisados de Teiinae (*Ameiva*, *Cnemidophorus*, *Kentropyx*) possuem essa característica.

Os gêneros *Tupinambis* e *Dracaena* são muito característicos por apresentarem mudança ontogenética bastante acentuada na estrutura dos dentes. Os dentes posteriores, tanto no maxilar quanto no dentário, tendem à molaridade nos adultos, sendo tricúspides nos jovens (Estes, 1983; Estes & Williams, 1984; Presch, 1970, 1973). Além disso, os falsos alvéolos formados pela extensa deposição de cimento são muito proeminentes. Essa deposição é tão grande que, quando um dos dentes está ausente, a implantação se assemelha a acrodonte ou a subtecodonte (Barberena *et al.*, 1970). Em *Crocodylurus amazonicus*, as cúspides medianas são, proporcionalmente, muito maiores do que as acessórias, quando comparado à *A. ameiva*.

Estudando-se exemplares atuais de *Cnemidophorus ocellifer* e *C. lemniscatus*, notou-se também a presença das duas depressões na face labial do dentário, separadas por uma crista pouco proeminente. Além disso, o dentário de *C. ocellifer* apresenta um estreitamento na região médio-anterior do canal de Meckel. Em *C. lemniscatus*, os dentes tornam-se tricúspides logo na região anterior do dentário (mais ou menos, a partir do sétimo dente, o que acarreta um número pequeno de dentes bicúspides) e os dentes posteriores são sempre tricúspides [como foi observado também por Presch (1970)]. Não foram observadas diferenças diagnósticas entre os maxilares de *A. ameiva* e de *C. ocellifer*. Os materiais de pequeno porte foram atribuídos a Teiidae indet. por não apresentarem outras características diagnósticas. Os maxilares atribuídos à *A. ameiva* exibem porte proporcionalmente superior aos maiores exemplares do gênero *Cnemidophorus*.

Kentropyx não apresenta a crista separando as duas depressões no lado labial do dentário (como ocorre em *Ameiva* e em *Cnemidophorus*). Nesse gênero, há uma gradação nos dentes do dentário e maxilar, sendo os mais anteriores unicúspides, tornando-se bicúspides na porção médio-anterior, passando a tricúspides na porção médio-posterior. Assim, sempre os dentes posteriores são tricúspides, não havendo retorno para a condição bicúspide. Já em *A. ameiva*, há uma enorme variação nesse padrão, os dentes posteriores podendo ser bicúspides ou tricúspides. Além disso, no gênero *Kentropyx*, as duas cúspides acessórias dos dentes posteriores são sempre de mesmo tamanho, o que pode variar em *A. ameiva*. Outra característica observada foi que os dentes posteriores de *Kentropyx* são aumentados ântero-posteriormente quando comparados aos de *A. ameiva*, cujos dentes são mais cônicos e afilados.

Entretanto, alguns materiais, assim como alguns espécimes de *A. ameiva* atuais (MZUSP 92079, MZUSP 92148, MZUSP 90286), apresentam os dentes posteriores também tricúspides, mas com as cúspides acessórias de mesmo tamanho, o que dificultou o posicionamento desse material. Dessa forma, esses materiais foram preliminarmente atribuídos a Teiidae indet.

Esplénial: O aspecto geral do esplénial em todas as espécies de Teiidae analisadas é muito conservado. A grande diferença observada está na posição dos forames. Em *Teius teyou* (Alvarez *et al.*, 1987), *Ameiva ameiva*, *Cnemidophorus* e *Kentropyx*, o forame alveolar inferior anterior, de maior calibre, localiza-se posterior ao forame milohióide anterior, de menor calibre. Já nas espécies de *Tupinambis* (Barberena *et al.*, 1970), *Dracaena* e *Crocodylurus*, o forame alveolar inferior é anterior ao forame milohióide anterior. Essa característica da posição dos forames parece diferenciar realmente os dois grupos de Teiidae: Teiinae [composta por *Ameiva*, *Cnemidophorus*, *Kentropyx*, *Teius* e *Dicrodon* (Presch, 1974b)] e Tupinambinae [composta por *Tupinambis*, *Crocodylurus*, *Dracaena* e *Callopistes* (Presch, 1974b)].

Em *Kentropyx*, o processo posterior do esplénial é visivelmente mais estreito. Entre *Ameiva* e *Cnemidophorus*, não foram observadas diferenças. Entretanto, o osso foi atribuído à espécie *A. ameiva* por estar articulado ao dentário de um exemplar dessa espécie.

Articular e pré-articular: Antes de começarem as comparações, vale a pena ressaltar alguns problemas encontrados na literatura com relação à padronização da nomenclatura desses dois ossos. Na presente descrição,

foi adotada o esquema de Jollie (1960), que considera a existência dos ossos articular e pré-articular. Para o autor, o articular se fundiona ao pré-articular e forma o processo retroarticular, enquanto o pré-articular forma as superfícies ventral e lateral da fossa mandibular e pode formar o processo angular.

Entretanto, outros autores adotaram nomenclaturas diferentes. Reese (1923), Oelrich (1956), Barberena *et al.* (1970) e Alvarez *et al.* (1987) não consideram o osso pré-articular. Para eles, o articular [que corresponde ao articular + pré-articular de Torres-Carvajal (2003)] forma a extremidade posterior da mandíbula e exibe quatro processos: o processo anterior, o processo retroarticular, o processo angular e o processo ou superfície condilar. Por outro lado, Torres-Carvajal (2003) considera que os processos retroarticular e angular fazem parte da porção posterior do pré-articular. O articular é considerado um osso distinto, fusionado ao pré-articular. Assim, percebe-se a grande necessidade de um estudo detalhado sobre o assunto, utilizando séries ontogenéticas para a correta definição das homologias.

O tamanho dos materiais é muito superior ao maior dos espécimes do gênero *Kentropyx* e *Cnemidophorus* analisados. Além disso, o processo angular do pré-articular em *C. ocellifer* e *K. calcarata* é extremamente curvado medialmente. Em *A. ameiva*, esse processo dirige-se medialmente de uma forma menos acentuada. Em *C. lemniscatus* e *K. vanzoi*, o processo angular é muito reduzido. Ademais, em *C. ocellifer*, o processo retroarticular é, proporcionalmente, mais curto.

Todos os teíneos analisados (*Cnemidophorus*, *Kentropyx* e *Ameiva*) exibem pré-articular expandido lateralmente, formando com o surangular e o angular uma forte crista surangular. Já nos Tupinambinae, essa crista é pouco desenvolvida e se estende apenas sobre o angular, seguindo a sua curvatura dorsal (não há a participação do pré-articular e do surangular. Observe a Figura 49B).

Além dessa diferença, outras características foram observadas em Tupinambinae. Em *Tupinambis*, observa-se que o processo angular é relativamente mais curto, com exceção de espécimes de maior porte de *T. quadrilineatus* (MZUSP 84921), nos quais esse processo é longo. Em exemplares juvenis dessa espécie (MZUSP 84928), com porte semelhante aos dos materiais estudados, o processo angular é muito reduzido. Em *C. amazonicus*, o processo angular é muito reduzido e o processo retroarticular, em vista medial, é mais robusto enquanto em *A. ameiva* esse processo é delgado. Em um exemplar de pequeno porte de *C. amazonicus* (MZUSP 8526, comprimento do

crânio de, aproximadamente, 25,7 mm), o processo angular é, praticamente, inexistente. Em *Dracaena*, o processo retroarticular é muito curto.

Angular: Os materiais exibem uma característica que os diferem de *Tupinambis*, *Dracaena* e *Crocodylurus*: a presença da forte crista em sua superfície lateral. Além disso, essa crista, em sua porção posterior, curva-se ventralmente, tornando-se côncava. Essa característica só foi observada em Teiinae (*Ameiva*, *Cnemidophorus*, *Kentropyx*). Em *C. lemniscatus* e *Kentropyx vanzoi* analisados, a crista no angular é pouco conspicua, quase inexistente.

Entre *A. ameiva*, *C. ocellifer* e *K. calcarata*, não foram observadas diferenças diagnósticas. Entretanto, o porte dos exemplares ST 4651.3, ST 4651.4 e ST 4651.5 é, pelo menos, três vezes superior aos maiores exemplares de *Kentropyx* e *Cnemidophorus* analisados. Ademais, os angulares foram encontrados articulados (ST 4651.3) ou associados (ST 4651.5 com ST 4651.4) a fragmentos de mandíbulas certamente de *A. ameiva*.

Surangular: Entre os teídeos analisados, não foram observadas diferenças diagnósticas no surangular. Entretanto, os surangulares foram encontrados articulados a mandíbulas certamente de *A. ameiva*.

Frontal: O tamanho do frontal é bastante grande para que possa pertencer aos gêneros *Cnemidophorus* e *Kentropyx*, já que exemplares atuais considerados de grande porte para esses gêneros apresentam um frontal quase duas vezes menor do que os materiais MZSP-PV 59 ou 2732.1. Porém, além dessa característica, há outras diferenças notadas que distinguem esses dois gêneros de *Ameiva*.

Em *Cnemidophorus ocellifer* e em *C. lemniscatus*, a constrição lateral do frontal é mais acentuada e a região de sutura com o pós-frontal é extremamente afilada. O grau de constrição lateral foi definido com base na relação entre a largura da porção mais afilada do osso – constrição – e a largura da região posterior do osso (em contato com o parietal) e essas medidas foram tomadas de exemplares adultos das espécies. Para *A. ameiva*, a relação foi maior ou igual do que 0,40, para *C. ocellifer*, a relação foi menor ou igual a 0,36 e para *C. lemniscatus*, a relação foi menor ou igual a 0,35. Os exemplares MZSP-PV 59 e 2732.1 apresentam relações de 0,45 e 0,52, respectivamente, semelhante aos exemplares de *A. ameiva* analisados. Em *Kentropyx calcarata*, a relação foi tão alta quanto em *A. ameiva*, chegando, no exemplar MZUSP 81580, a 0,49. Já *K. vanzoi* apresentou relações semelhantes a *C. ocellifer*.

Em exemplares de *Kentropyx* de grande porte, a superfície dorsal do frontal exibe uma depressão em sua linha mediana e sua ornamentação é muito mais excessiva.

Em *C. amazonicus*, a superfície dorsal do frontal é lisa e a relação descrita acima (entre a região mais afilada do osso e a região posterior do mesmo), com um exemplar de tamanho equivalente aos materiais estudados (MZUSP 92074), foi bem menor (0,33), o que indica uma constrição mais acentuada nessa espécie, à semelhança de *Cnemidophorus*.

Os espécimes analisados do gênero *Dracaena* exibem uma característica muito interessante e distintiva das demais espécies analisadas. A região médio-anterior do frontal é expandida lateralmente ao passo que, nos demais exemplares, essa região segue, praticamente, a mesma largura da constrição.

A comparação com exemplares do gênero *Tupinambis* foi mais complicada, já que há uma enorme semelhança entre os frontais desse gênero com *A. ameiva*. Foi observado que em *Tupinambis* a superfície dorsal é relativamente pouco ornamentada. Há uma característica sutil tanto em MZSP-PV 59 quanto em 2732.1 e só presente em espécimes de *A. ameiva*, *Cnemidophorus* e *Kentropyx*: a presença, no interior do canal olfativo, da crista longitudinal pouco conspicua, já descrita acima. Em *Tupinambis*, o interior do canal olfativo é liso.

***Cnemidophorus* Wagler, 1830**

***C. ocellifer* (Spix, 1825)**

Material de referência: dentários direitos (TBV 42, TBV 43, TBV 47, TBV 49, TBV 51, TBV 70, TBV 71), dentários esquerdos (TBV 44, TBV 45, TBV 46, TBV 48, TBV 50, TBV 52, TBV 72), provenientes de Toca da Boa Vista, Campo Formoso, BA; dentários direitos (GB 14, GB 15, RCL 048), dentários esquerdos (GB 1, GB 4, GB 12, GB 13, GB 16, RCL 032, RCL 054), provenientes de Lapa dos Brejões, Morro do Chapéu, BA.

Distribuição atual: *Cnemidophorus ocellifer* é um grupo de lagartos que ocorre em formações abertas em geral, desde o sul da Amazônia até o Paraguai (Vanzolini *et al.*, 1980). Segundo Vanzolini (1974), *C. ocellifer* é o lagarto mais abundante em áreas arenosas, especialmente na caatinga, ocorrendo também de forma abundante no agreste nordestino e no cerrado. *Cnemidophorus ocellifer* também foi registrado na região de dunas paleoquaternárias do médio Rio São Francisco, localizada no Domínio das Caatingas (Rodrigues, 1996).

Descrição

Dentário (Fig. 35): Os materiais atribuídos a essa espécie apresentam dentes com implantação subpleurodonte, como citado por Presch (1974) e Zaher & Rieppel (1999). Nessa espécie, também ocorrem os diversos padrões de gradação das cúspides acessórias nos dentes, como em *Ameiva ameiva*, e sempre as cúspides acessórias são menores do que a cúspide principal. Uma característica importante observada nos espécimes é a presença de um estreitamento na região médio-anterior do canal de Meckel (Fig. 35). Em alguns materiais, as bordas dorsal e ventral do canal se suturam (porém, não se fusionam), como nos exemplares TBV 42 (Fig. 35) e TBV 49. Labialmente, o dentário não apresenta ornamentações. Na região posterior, há uma projeção lateral do dentário; na porção superior dessa projeção, aparece uma depressão correspondente à cicatriz do processo anterior labial do coronóide. Abaixo dessa cicatriz, há uma outra depressão (como em *Ameiva ameiva*). As duas depressões estão separadas entre si por uma crista pouco proeminente.

Considerações e comparações

Cnemidophorus ocellifer é parte de um complexo de espécies pobremente estudado, a despeito de sua extensa distribuição geográfica (Dias *et al.*, 2002). Atualmente, o complexo *ocellifer* compreende quatro espécies, *C. ocellifer*, *C. nativo*, *C. littoralis* e *C. abietensis*, embora outras espécies nesse complexo permaneçam não descritas (Dias *et al.*, 2002). Essas três últimas espécies são restritas às restingas do leste do Brasil (Dias *et al.*, 2002). Nesse trabalho, foi analisada apenas a espécie *C. ocellifer sensu stricto*.

O estreitamento na porção médio-anterior do dentário só foi visto na espécie *C. ocellifer* entre todos os teídeos analisados e pode representar uma característica diagnóstica do gênero.

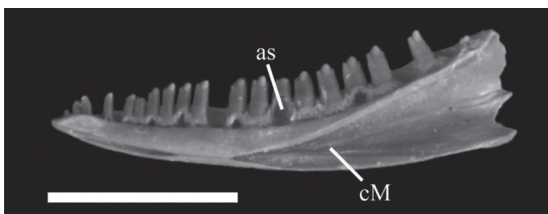


FIGURA 35: Dentário direito de *Cnemidophorus ocellifer* (TBV 42), Toca da Boa Vista, Campo Formoso, BA. Vista lingual. Barra de escala: 5 mm.

Os dentes de *Cnemidophorus ocellifer* também podem apresentar a variação estrutural vista em *Ameiva ameiva*. Porém, os exemplares analisados de *C. lemniscatus* possuem dentes posteriores sempre tricúspides, como observado também por Presch (1970). Além disso, os falsos alvéolos formados pela extensa deposição de cimento são menos proeminentes do que nas espécies da tribo Tupinambinae.

TUPINAMBINAE PRESCH, 1974

Tupinambis Daudin, 1802

Tupinambis sp.

Material de referência: vértebras caudais (MZSP-PV 118, MZSP-PV 119, MZSP-PV 120, MZSP-PV 121), provenientes da Caverna Carneiro, Serra da Mesa, GO; dentário direito (RCL 015), dentário esquerdo (RCL 09, RCL 14), maxilar direito (RCL 12), maxilar esquerdo (RCL 02), vértebra do tronco (GB 48), vértebra caudal (GB 46), provenientes de Lapa dos Brejões, Morro do Chapéu, BA; mandíbula esquerda (dentário, angular, surangular, articular, pré-articular, RCL 06), fragmento de mandíbula direita (surangular, articular, pré-articular, RCL 08), dentário esquerdo (RCL 07), maxilares esquerdos (RCL 04, RCL 13), maxilar direito (RCL 03), provenientes de Toca das Onças, Jacobina, BA; fragmentos de mandíbula esquerda (articular, pré-articular, ST 3119.1, ST 3119.8, ST 3119.9), fragmento de mandíbula esquerda (articular, pré-articular, surangular, ST 3103.2), dentários direitos (ST 2703, ST 3102.2, ST 3102.3, ST 3102.5, ST 3102.20, ST 3102.23, ST 3102.24, ST 3102.27, ST 3102.28, ST 3102.42, ST 3105.17, ST 3105.20, ST 3109.1, ST 3110.2, ST 3114.3, ST 3119.45, ST 3119.51, ST 3119.52, ST 3119.55, ST 3125.11, ST 3138.1, ST 3139.1, ST 3141.2, ST 3141.7, ST 4659.1, ST 4662.1), dentários esquerdos (ST 573, ST 3102.8, ST 3102.21, ST 3102.26, ST 3102.29, ST 3103.1, ST 3111.1, ST 3117.2, ST 3119.2, ST 3124.1, ST 3125.10, ST 3133.1, ST 3137.14, ST 3141.1, ST 3145.1, ST 3146.1, ST 3149.1, ST 3155.2, ST 4658.1, ST 4665.1, ST 4668.1, ST 4652.2), dentário + esplenial esquerdo (ST 3151.1), dentários (ST 3102.25, ST 3105.2, ST 3119.7, ST 3119.54, ST 3119.59, ST 3119.60, ST 3123.1, ST 3137.5), esplenial direito (ST 3132.3), esplenial esquerdo (ST 781), coronóide esquerdo (ST 3949), maxilares direitos (ST 77, ST 3105.3, ST 3105.19, ST 3121.1, ST 3126.1, ST 3137.13, ST 3151.2, ST 3152.1), maxilares esquerdos (ST 3102.7, ST 3102.9, ST 3102.22, ST 3105.18, ST 3119.57, ST 3121.2, ST 3125.8,

ST 3125.9, ST 3125.12, ST 3134.1, ST 3137.12, ST 3138.2, ST 4661.1, ST 4661.2, ST 4669.1, ST 4670.1, ST 4672.1), frontais (ST 1853, ST 3119.3, ST 3125.1, ST 3136.1, ST 3137.9, ST 4650.1, ST 4651.1), pré-maxilares (ST 3119.4, ST 3128.1), jugais direitos (ST 3117.4, ST 3132.1, ST 3137.11, ST 3146.2, ST 4661.6), jugal esquerdo (ST 4661.7), pré-frontal esquerdo (ST 4661.3), ectopterigóide direito (ST 4661.4), ectopterigóide esquerdo (ST 4661.5), quadrados direitos (ST 3108.6, ST 3119.49, ST 3119.50, ST 3155.1), quadrados esquerdos (ST 3125.2, ST 3125.3, ST 3132.4), parietal (ST 3131.1), coracóide direito (ST 4664.1), vértebra anterior (ST 3102.17), vértebras do tronco (ST 3102.15, ST 3102.16, ST 3102.30, ST 3102.31, ST 3102.32, ST 3102.33, ST 3102.34, ST 3102.36, ST 3102.47, ST 3119.5, ST 3119.84, ST 3137.8, ST 4660.1), vértebras caudais (ST 3102.13, ST 3102.18, ST 3102.35, ST 3107.1, ST 3117.3, ST 3119.46, ST 3119.47, ST 3119.48, ST 3141.6, ST 3147.3, ST 3155.3, ST 4655.1, ST 4658.2), chevron (ST 4667.1), provenientes de Lapa do Santo, Matozinhos, MG; fragmento de mandíbula esquerda (surangular, articular, pré-articular, BL 3106.1), dentários direitos (BL 3105.1, BL 3105.2, BL 3105.3, BL 3121.1, BL 3123.1, BL 3139.1, BL 3143.1), dentários esquerdos (BL 3111.1, BL 3115.1, BL 3117.1, BL 3117.2, BL 3124.1, BL 3129.4, BL 3130.1, BL 3132.3, BL 3145.1, BL 3149.1), esplenial esquerdo (BL 3141.2), maxilares direitos (BL 3129.1, BL 3129.5, BL 3140.1, BL 3147.1), maxilares esquerdos (BL 3103.1, BL 3108.1, BL 3109.1, BL 3110.1, BL 3133.1, BL 3138.1, BL 3144.1, BL 3146.2), frontais (BL 3116.1, BL 3132.1), pré-maxilar (BL 3122.1), jugais direitos (BL 3129.2, BL 3132.2, BL 3146.1), jugais esquerdos (BL 3102.1, BL 3118.1), pré-frontais esquerdos (BL 3101.1, BL 3141.1), quadrados direitos (BL 3101.2, BL 3129.3), quadrados esquerdos (BL 3104.1, BL 3112.1), parietal (BL 3150.1), vértebra anterior (BL 3114.1), vértebra do tronco (BL 3131.1), vértebra sacral (BL 3151.1), vértebras caudais (BL 3120.1, BL 3121.2, BL 3136.1), provenientes de Lapa das Boieiras, Matozinhos, MG; dentários direitos (196.20, 814.16), dentários esquerdos (792.1, 4424.1), maxilares esquerdos (193.50, 225.9), provenientes do Grande Abrigo Santana do Riacho, Santana do Riacho, MG; dentários direitos (1361.1, 2319.7, 2353.8, 2739.1, 3071.5, 4155.8, 4680.3, 4681.2), dentários esquerdos (2814.35, 2814.37, 1389.3, 4132.8, 4297.5, 4670.13, 4683.34), dentários (2371.15, 4653.11, 4689.21), maxilares direitos (1377.1, 1404.43, 2367.13, 2381.25, 4657.10), maxilares esquerdos (1369.1, 1919.1, 2307.1, 2367.12,

2814.30, 4610.4), maxilar (4648.8), vértebras caudais (2293.1, 2302.2), provenientes de Lapa do Boquete, Januária, MG; fragmento de mandíbula direita (articular, pré-articular, 2641.4), dentários direitos (2605.12, 2626.3), dentários esquerdos (3713.15, 4384.18), provenientes de Lapa dos Bichos, Januária, MG.

Distribuição atual: Esse gênero é restrito à América do Sul à leste dos Andes, chegando ao sul até o Uruguai e norte da Argentina (Avila-Pires, 1995; Fitzgerald *et al.*, 1999; Manzani & Abe, 1997, 2002). Seis espécies são reconhecidas atualmente: *Tupinambis longilineus*, *T. teguixin*, *T. merianae*, *T. quadrilineatus*, *T. palustris*, *T. rufescens* e *T. duseni*. *Tupinambis longilineus* é uma espécie conhecida apenas da localidade tipo, Alvorada d'Oeste, Rondônia (Avila-Pires, 1995) e do Rio Ituxi, Amazonas (Colli *et al.*, 1998). *Tupinambis merianae* ocorre no Brasil, norte da Argentina e Uruguai. Especificamente no Brasil, aparece em uma variedade de ambientes, incluindo cerrados, caatinga, chaco e também o domínio da Floresta Atlântica, onde ocupa locais abertos e ensolarados (Avila-Pires, 1995). Também está presente em enclaves de vegetação aberta em Carajás, sul do Pará (Avila-Pires, 1995). *Tupinambis teguixin* ocorre no norte da América do Sul (Guiana Francesa, Suriname, Guiana, Venezuela, Colômbia, Equador, Peru, Bolívia e Brasil), estendendo-se ao sul em florestas galerias até o Estado de São Paulo; no Brasil, também ocorre nos Estados do Acre, Amapá, Amazonas, Goiás, Maranhão, Mato Grosso, Pará, Rondônia e Roraima (Avila-Pires, 1995). É uma espécie que habita tanto floresta quanto vegetação aberta. *Tupinambis rufescens* restringe-se ao Chaco na Argentina, Paraguai e Bolívia (Péres & Colli, 2004). *Tupinambis quadrilineatus* parece ser endêmica do Cerrado do Brasil Central, sendo encontrada também dentro ou na borda de florestas galerias (Colli *et al.*, 1998; Manzani & Abe, 1997). *Tupinambis duseni* é uma espécie, aparentemente, endêmica do Cerrado sendo registrada no Paraguai (Fitzgerald *et al.*, 1999) e nos Estados do Paraná, Goiás, Bahia, Minas Gerais e Tocantins, e no Distrito Federal (Péres & Colli, 2004). Uma sétima espécie, *Tupinambis palustris*, foi descrita por Manzani & Abe (2002) para o Estado de São Paulo. Entretanto, Péres & Colli (2003) sugerem que essa espécie seja um sinônimo júnior de *T. teguixin*.

Descrição

Dentição: A dentição de *Tupinambis* é bastante característica, especialmente nos exemplares adultos.

A implantação dos dentes é do tipo subpleurodonte que, segundo Barberena *et al.* (1970), Presch (1970, 1974) e Zaher & Rieppel (1999), é caracterizada por dentes ocupando falsos alvéolos formados por uma considerável deposição de cimento na base dos dentes. Entretanto, em *Tupinambis*, essa deposição é tão grande que quando um dos dentes está ausente, a implantação se assemelha a acrodonte ou subtecodonte (Barberena *et al.*, 1970). Os alvéolos de substituição são subcirculares e profundos (Figs. 36 e 37). A dentição é heterodonte, com diferenciação morfológica ao longo da fileira de dentes. Os dentes anteriores, tanto no dentário quanto no maxilar, são caniniformes, caracterizados por serem recurvados posteriormente, cônicos e unicúspides. Uma característica muito interessante observada em *Tupinambis* é a mudança ontogenética no formato dos dentes (Figs. 36 e 37). A mudança ocorre nos dentes posteriores, tanto no maxilar quanto no dentário, que tendem à molaridade nos adultos (com ápice arredondado e base alargada), com redução ou perda das cúspides acessórias presentes nos exemplares jovens (Presch, 1970, 1973; Nydam & Cifelli, 2002). A superfície oclusal dos

dentes é longitudinalmente estriada, especialmente nos dentes posteriores. O exemplar RCL 13 exhibe uma característica interessante (Fig. 37B): entre o segundo e o terceiro dentes mais anteriores preservados há um diástema. Essa característica não foi observada em nenhum outro material dos sítios estudados.

Maxilar (Fig. 37): A superfície labial do maxilar é lisa, sem ornamentações, com forames labiais que variam em número de indivíduo para indivíduo. O processo posterior exhibe um canal que começa logo posterior ao forame alveolar superior, onde se suturam a região anterior do jugal e a região posterior do lacrimal. A borda suprardental é delgada na região anterior, alcança sua maior altura na região mediana do maxilar e torna-se novamente delgada na região posterior. Observam-se alguns forames labiais em vista labial. Em vista lingual, a crista semilunar é muito conspicua e o forame alveolar posterior, muito profundo.

Dentário (Fig. 36): O canal de Meckel é aberto em toda a sua extensão, seguindo anteriormente até a região da sínfise (Fig. 36A). A borda subdental é alta

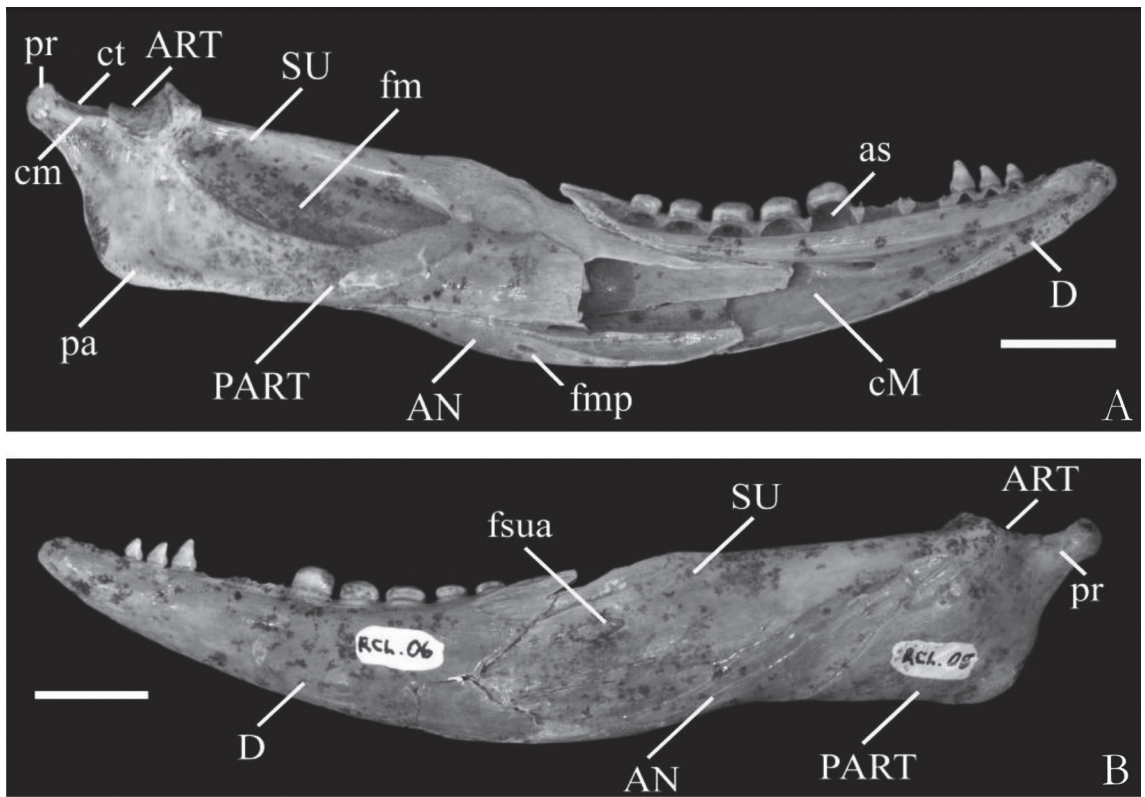


FIGURA 36: Mandíbula esquerda de *Tupinambis* sp. (RCL 06), Toca das Onças, Jacobina, BA. **A**, vista lingual. **B**, vista labial. Barras de escala: 10 mm.

anteriormente, tornando-se mais delgada seguindo posteriormente e o canal subdental é profundo e bem desenvolvido. A margem ventral da borda subdental sustenta a cicatriz para a inserção da margem dorsal do esplenial. Essa cicatriz não chega a alcançar a sínfise mandibular, o que indica a presença de uma pequena abertura anterior na fossa meckeliana, não fechada pelo esplenial (ver descrição do esplenial abaixo). Em vista labial, a cicatriz do processo anterior labial do coronóide estende-se até o último dente. A superfície labial do dentário é lisa, sem ornamentações (Fig. 36B). Anteriormente, observam-se forames mentonianos que variam em número de indivíduo para indivíduo.

Em vista dorsal, a região anterior do dentário curva-se lingualmente.

Esplenial (Fig. 38): Osso plano, que forma, nos exemplares completos, a parede lingual do amplo canal de Meckel. Seu formato, portanto, segue a conformação do canal, sendo amplo posteriormente e estreitando-se anteriormente. O esplenial ST 781 pôde ser associado ao dentário ST 573. Analisando o dentário e o esplenial associados, nota-se uma das sinapomorfias da Família Teiidae: o esplenial hipertrofiado. Segundo Denton & O'Neill (1995), esse esplenial não fecha totalmente o canal de Meckel, deixando uma pequena

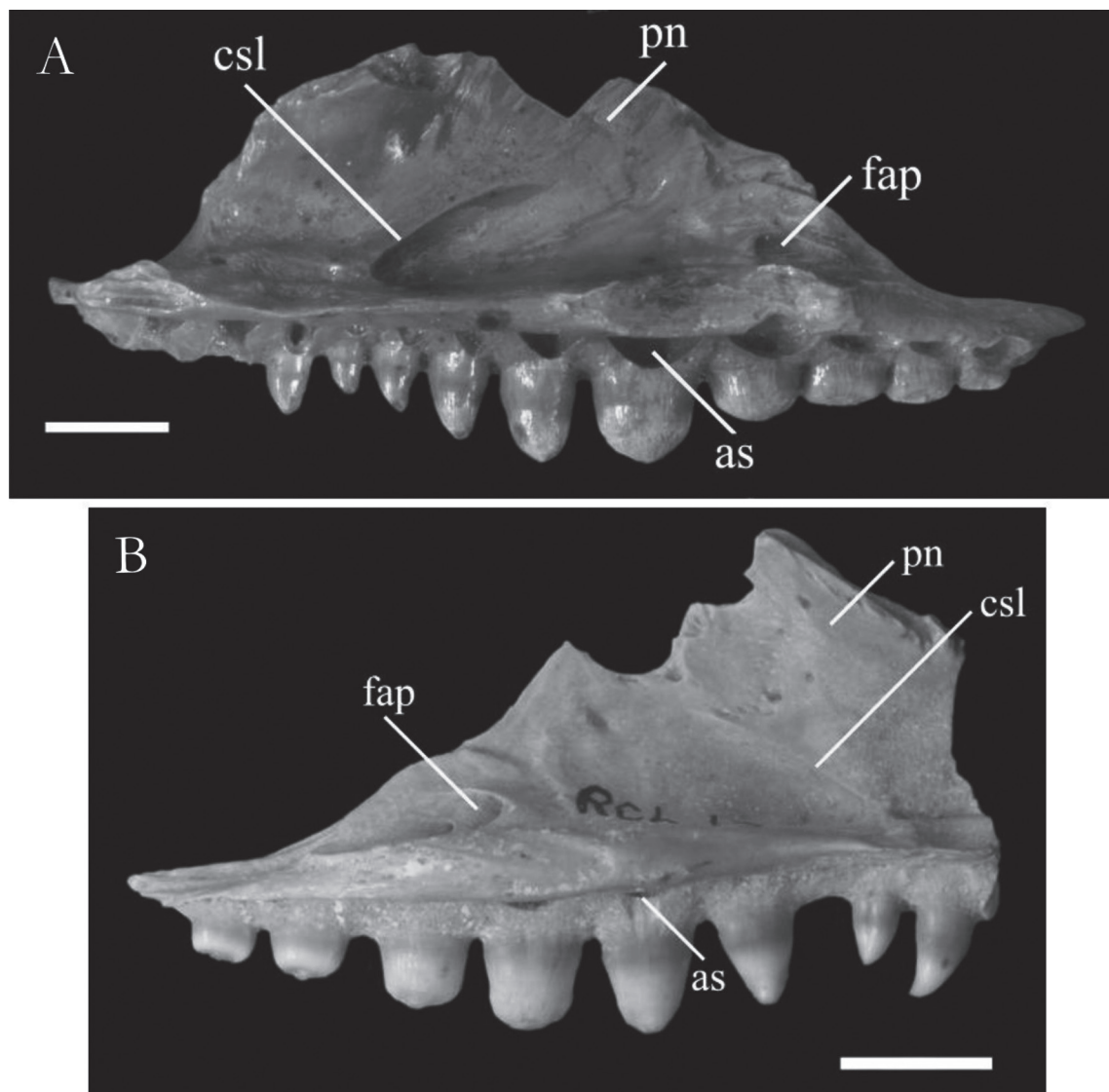


FIGURA 37: *Tupinambis* sp., Toca das Onças, Jacobina, BA. **A**, maxilar direito (RCL 03), vista lingual. **B**, maxilar esquerdo (RCL 13), vista lingual. Barras de escala: 5 mm.

abertura anterior. O esplenial é perfurado por dois forames, um anterior muito calibroso chamado forame alveolar inferior anterior [por onde passa o ramo lingual do nervo alveolar inferior (Barberena *et al.*, 1970)], e um posterior, de calibre menor, chamado forame milohióide anterior [que transmite o nervo milohióide anterior (Barberena *et al.*, 1970)].

Angular (Fig. 36): O angular é alongado e sua superfície labial (Fig. 36B) é recoberta pelo processo posterior ventral do dentário. A parede do angular forma uma projeção curta na face labial do dentário, dorsalmente ao processo ventral do dentário, e um processo mais longo, ventralmente ao processo ventral do dentário, que se estende anteriormente e é perfurado pelo forame milohióide posterior (Fig. 36A).

Surangular (Fig. 36): A superfície labial do surangular é lisa e plana, sendo perfurada pelo forame surangular anterior de grande calibre em sua regão anterior, ventralmente à sua sutura com o coronóide, e (Fig. 36B) posteriormente pelo forame surangular posterior, dorsalmente à sua sutura com o angular. O surangular delimita a borda dorsal e a parede labial da fossa mandibular.

Pré-articular (Fig. 36): O pré-articular forma a porção posterior da mandíbula e delimita a borda medial

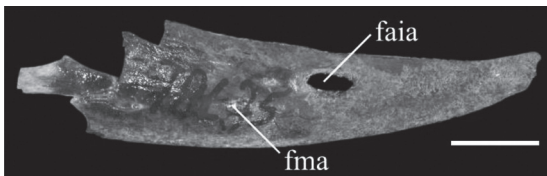
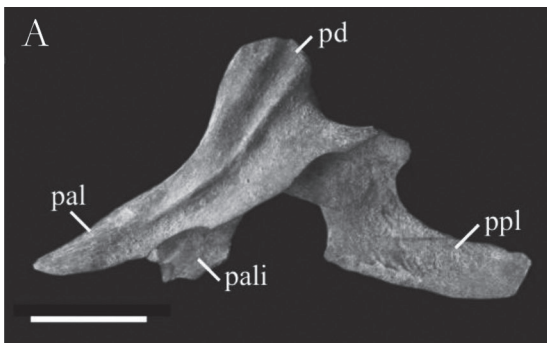


FIGURA 38: Esplenial esquerdo de *Tupinambis* sp. (ST 781), Lapa do Santo, Matozinhos, MG. Vista lingual. Barra de escala: 5 mm.



e o assoalho da fossa mandibular. Posteriormente, o pré-articular exibe um processo angular. Esse processo (Fig. 36A) é bastante amplo, dirigido ventromedialmente. Anteriormente, o pré-articular sustenta um longo processo anterior. Em vista lateral, o osso é liso, sem ornamentações.

Articular (Fig. 36): Na região póstero-dorsal do pré-articular, há o articular, osso que se fundiona ao pré-articular cedo na ontogenia. Esse osso forma o processo retroarticular (Jollie, 1960), o qual estende-se posteriormente e termina em um tubérculo (Fig. 36A). Sustenta duas cristas, que convergem para a extremidade posterior desse processo: a crista timpânica lateralmente e a crista medial (Torres-Carvajal, 2003). Em vista dorsal, observa-se que entre essas cristas há uma concavidade na qual encontra-se o forame da corda timpânica, próximo ao articular. O articular exibe superfície dorsal côncava para articulação com o quadrado (Fig. 36A). Em indivíduos adultos, esse osso encontra-se completamente fusionado ao pré-articular.

Coronóide (Fig. 39): Osso com formato de um "V" invertido, que se sutura dorsalmente na mandíbula e recebe a aponeurose principal (bodenaponeurose) onde se inserem os músculos adutores da mandíbula (*adductores mandibulae externi, medialis e profundus*) (Oelrich, 1956). O osso é constituído de um processo dorsal proeminente e de três processos basais que promovem sua sutura aos demais componentes mandibulares: dois processos anteriores (um labial e outro lingual) e um processo posterior (lingual). O processo anterior labial é longo e com extremidade afilada. Sutura-se ao surangular póstero-lateralmente e ao dentário anteriormente. Sobre esse processo, há uma crista conspícua que segue até a borda posterior do processo dorsal (Fig. 39A). O processo anterior

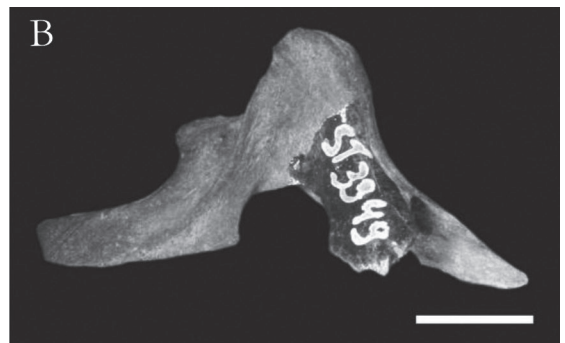


FIGURA 39: Coronóide esquerdo de *Tupinambis* sp. (ST 3949), Lapa do Santo, Matozinhos, MG. **A**, vista lateral. **B**, vista medial. Barras de escala: 5 mm.

lingual está incompleto e sutura-se ao dentário e ao esplenial anteriormente e ao surangular ventromedialmente. O processo posterior lingual é longo e dirigido póstero-ventralmente. Sutura-se dorsomedialmente ao surangular e ventromedialmente ao pré-articular. Esse processo sustenta uma forte crista que se estende desde a base do processo até a borda póstero-dorsal do processo dorsal (Fig. 39B).

Frontal (Fig. 40): Osso alongado, achatado dorsoventralmente e com uma constrição lateral em sua porção

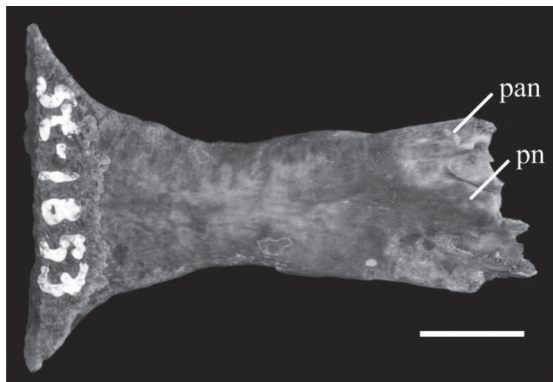


FIGURA 40: Frontal de *Tupinambis* sp. (ST 1853), Lapa do Santo, Matozinhos, MG. Vista dorsal. Barra de escala: 5 mm.

mediana. Os processos ântero-laterais são menores do que o processo nasal e, como esse, têm formato triangular. Dorsal a todos esses processos, há uma pequena crista longitudinal, que define as suturas com os nassais e com os pré-frontais. A região de sutura com o parietal é, praticamente, reta e corresponde à região mais larga do osso. Em vista lateral, na borda superior das órbitas, o frontal é espessado, formando as cristas supraorbitais (Criley, 1968; Barberena *et al.*, 1970). Cada crista exhibe dois sulcos: um anterior, mais alongado, onde se sutura o pré-frontal; e um posterior onde se sutura o pós-frontal. A crista supraorbital é mais alta anteriormente, onde se forma a *crisae cranii* (Oelrich, 1956; Criley, 1968). Em vista ventral, as bordas mediais das cristas supraorbitais delimitam o canal olfativo bastante profundo (Barberena *et al.*, 1970; Alvarez *et al.*, 1987). A superfície dorsal do osso é ornamentada.

Pré-maxilar (Fig. 41): Os materiais mais completos (BL 3122.1, ST 3128.1) exibem 9 e 10 áreas para inserção de dentes, respectivamente. O osso expande-se anteriormente em dois processos maxilares dirigidos látero-medialmente, os quais apresentam uma concavidade em sua extremidade para a articulação dos processos pré-maxilares dos maxilares (Alvarez *et al.*, 1987). Há um forame pré-maxilar na face posterior

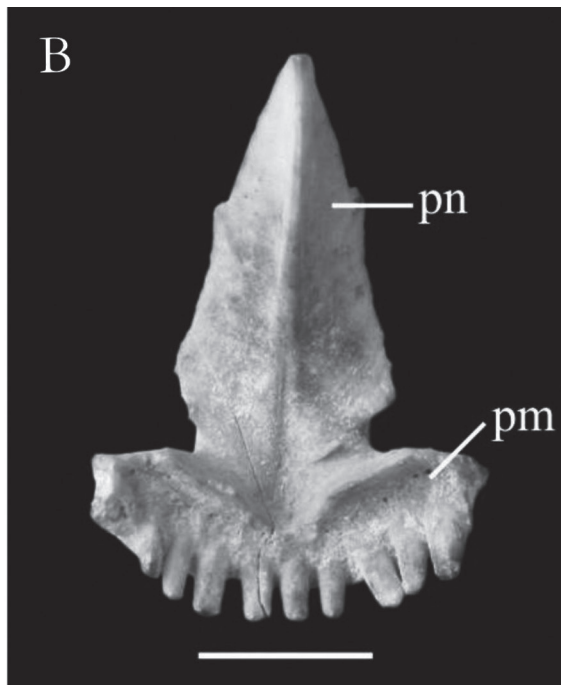
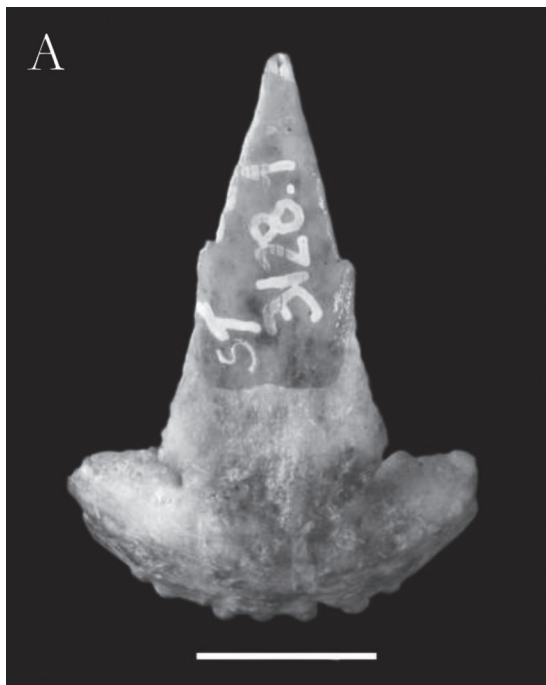


FIGURA 41: Pré-maxilar de *Tupinambis* sp. (ST 3128.1), Lapa do Santo, Matozinhos, MG. **A**, vista dorsal. **B**, vista ventral. Barras de escala: 5 mm.

de cada processo maxilar. O osso sustenta um longo processo nasal, amplo anteriormente, tornando-se afilado posteriormente. Anteriormente, esse processo sofre uma constrição, logo posterior aos processos maxilares. A extremidade posterior afilada penetra como uma cunha entre os ossos nasais (Barberena *et al.*, 1970). A superfície dorsal do processo nasal é, ligeiramente, convexa (Fig. 41A) e sua superfície ventral (Fig. 41B) é percorrida por uma crista mediana longitudinal muito desenvolvida, em especial na região posterior.

Jugal (Fig. 42): O jugal forma uma lâmina curva composta por três processos: o processo maxilar, o processo temporal e o processo transverso. O processo maxilar é mais largo e curto do que o temporal e exibe uma pequena superfície articular dorsal para o lacrimal e outra ventral e mais extensa para o maxilar. O processo temporal é longo e delgado e, em sua extremidade póstero-medial, observa-se um achatamento que corresponde à região de sutura com o pós-orbital. O processo transverso é curto, pontiagudo e dirigido

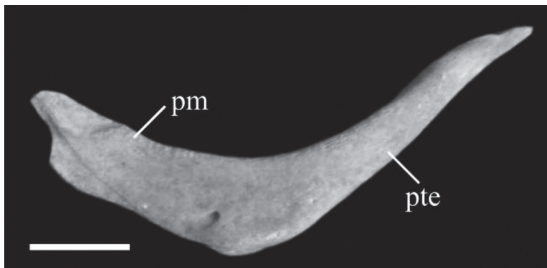


FIGURA 42: Jugal esquerdo de *Tupinambis* sp. (BL 3118.1), Lapa das Boleiras, Matozinhos, MG. Vista lateral. Barra de escala: 5 mm.

medialmente. Em vista medial, há um forame no dorso desse processo, para a passagem do ramo maxilar do trigêmeo (V_2), que emerge na face labial do osso através de pequenos forames cutâneos (Barberena *et al.*, 1970; Alvarez *et al.*, 1987; *suborbital foramina* de Criley, 1968).

Pré-frontal (Fig. 43A): Osso de formato irregular que forma as margens ântero-dorsal das órbitas e a parede posterior das cápsulas nasais (Torres-Carvajal, 2003). O osso exibe, basicamente, quatro processos: o processo anterior ou maxilar, o processo posterior ou frontal, o processo palatino e o processo lateral ou lacrimal (Alvarez *et al.*, 1987). Os processos maxilares dos materiais BL 3101.1 e BL 3141.1 não estão completos, mas nota-se, em suas faces dorsal e lateral, a cicatriz de articulação com o maxilar. O processo frontal exibe formato triangular, com sua base alargada, afilando-se posteriormente. Entre os processos maxilar e frontal, há uma área mais proeminente lateralmente sob a qual localiza-se o pequeno forame pré-frontal. O processo lacrimal é curto, dirigido lateralmente e delimita a borda dorsal do forame lacrimal. O processo palatino é robusto e dirigido ventralmente. Esse processo forma com o processo frontal uma superfície côncava que corresponde à região ântero-dorsal da órbita. Ventrolateralmente, o processo palatino exibe uma expansão que forma a borda ventral do forame lacrimal. Em vista medial, o osso exibe uma forte concavidade e, dorsalmente, ocorre a abertura medial do forame pré-frontal.

Ectopterigóide (Fig. 43B): Osso de formato irregular que funciona como ponto de contato entre os elementos do palato e o conjunto do teto craniano

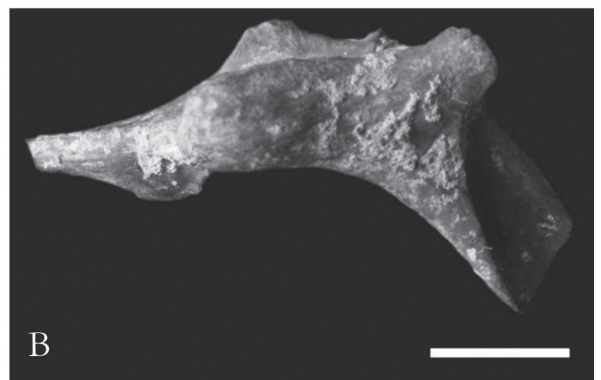
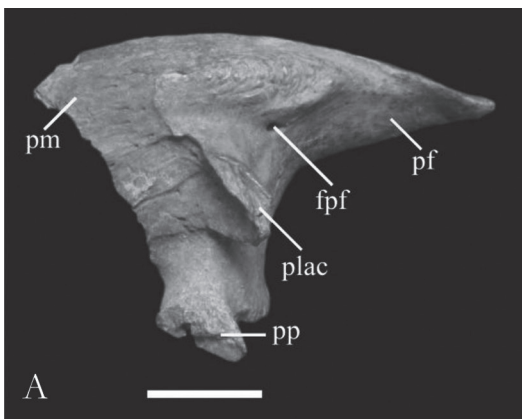


FIGURA 43: *Tupinambis* sp. **A**, pré-frontal esquerdo (BL 3141.1), vista lateral, Lapa das Boleiras, Matozinhos, MG. **B**, ectopterigóide direito (ST 4661.4), vista ventral, Lapa do Santo, Matozinhos, MG. Barras de escala: 5 mm.

(Barberena *et al.*, 1970). Forma também a borda lateral da fossa orbital inferior. O osso exibe três processos: lateral, anterior e pterigóide (Barberena *et al.*, 1970). O processo pterigóide exibe dois ramos, um dorsal delgado e longo com a extremidade distal quebrada nos materiais e um ventral curto, robusto e globuloso. Esses dois ramos englobam fortemente o processo lateral do pterigóide. O processo lateral é curto e sutura-se à extremidade posterior do processo posterior do maxilar e à região mediana e ventral do jugal. O processo anterior é alongado e exibe, ventralmente, a cicatriz de sutura com o processo posterior do maxilar e, dorsalmente, em sua extremidade anterior, uma pequena cicatriz de sutura com o processo maxilar-ectopterigóide do palatino.

Quadrado (Fig. 44): O quadrado fornece a área de articulação entre o crânio e a mandíbula. A superfície dorsal do osso sustenta o côndilo cefálico dirigido póste-ro-ventralmente, no qual se suturam o esquamosal e o supratemporal dorsalmente, e o processo paraoccipital dorsomedialmente nos exemplares atuais articulados (Barberena *et al.*, 1970; Alvarez *et al.*, 1987). A sua face ventral exibe um côndilo mandibular (Fig. 44A) com superfície lisa, pouco profunda. Esse côndilo articula-se com a face côncava do articular na mandíbula. Em vista posterior (Fig. 44B), distinguem-se duas áreas, uma medial e outra lateral, separadas por uma crista longitudinal, a crista posterior (Criley, 1968; Alvarez

et al., 1987). A área lateral é ampla e côncava, com uma borda externa muito espessa e expandida dorsalmente, especialmente nos exemplares de grande porte, que se adelgaça ventralmente, denominada crista timpânica. Nessa crista, insere-se a porção anterior do tímpano, servindo também para a origem de parte do músculo adutor mandibular superficial externo e para a fixação da pele (Barberena *et al.*, 1970). Na borda dorsal da crista timpânica, há o entalhe esquamosal (Bell *et al.*, 2003), claramente visível nos exemplares mais jovens (ST 3125.3, ST 3119.49, ST 3119.50, ST 3108.6, BL 3104.1, BL 3129.3, BL 3101.2), mas que pode ser completamente fechado nos exemplares de grande porte (ST 3125.2, ST 3155.1), restando apenas um pequeno orifício. Apesar de BL 3112.1 exibir grande porte, ainda é possível observar claramente o entalhe esquamosal, embora já se observe uma forte tendência ao seu fechamento (o porte de ST 3125.2 e ST 3155.1 é superior ao do material BL 3112.1). A área medial exibe a crista medial, onde se origina o músculo adutor mandibular posterior (Barberena *et al.*, 1970). Na parte ventral da área medial, há uma superfície ligeiramente plana que recebe o processo quadrado do pterigóide.

Parietal (Fig. 45): Osso robusto e alargado nas regiões anterior (onde se sutura ao frontal, pós-orbital e pós-frontal) e posterior (devido aos processos supra-temporais) (Barberena *et al.*, 1970). A região mediana

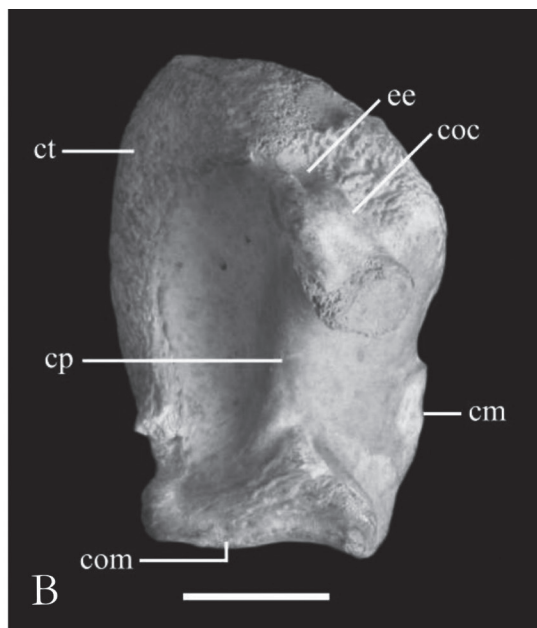
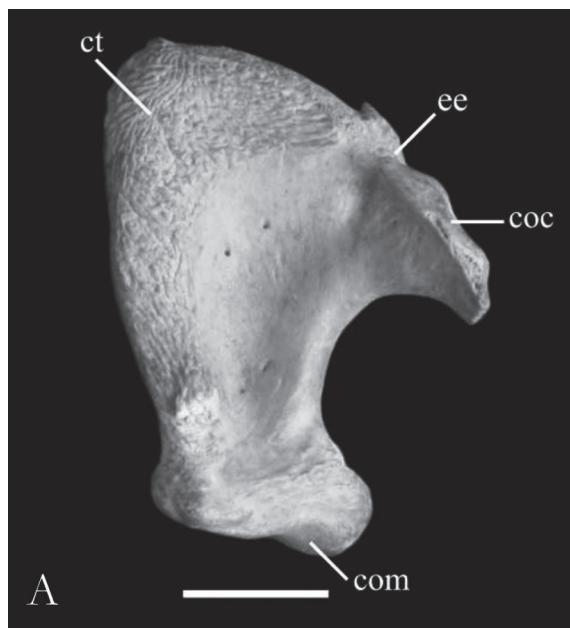


FIGURA 44: Quadrado esquerdo de *Tupinambis* sp. (BL 3112.1), Lapa das Boleiras, Matozinhos, MG. **A**, vista lateral. **B**, vista posterior. Barras de escala: 5 mm.

do osso é mais afilada. Os processos supratemporais são longos e dirigidos póstero-lateralmente, formando um ângulo agudo entre eles. Os processos não estão completos. A superfície ventral dos processos é côncava (Fig. 45B). Os processos frontais são fortemente dirigidos lateralmente. Em vista anterior, há um sulco profundo em cada um desses processos, onde se encaixa o frontal. Ventral a esses sulcos, há uma pequena concavidade, onde se sutura o pós-frontal. Em vista posterior, há a fossa parietal muito profunda, delimitada por duas cristas que se estendem pelos processos supratemporais. Segundo Torres-Carvajal (2003), nessa fossa penetra a extremidade distal do processo ascendente cartilaginoso do supraorbital. Em vista dorsal (Fig. 45A), o parietal apresenta cristas conspicuas divergentes na porção anterior que seguem posteriormente até se encontrarem na região médio-posterior, formando uma crista longitudinal afilada que termina na borda dorsal da fossa parietal. Essas cristas estão associadas à inserção da musculatura mandibular. Ventrais a essas cristas, encontram-se as lâminas descendentes, das quais partem os processos descendentes, que foram perdidos no material.

Coracóide (Fig. 46A): Osso de formato irregular, composto por três processos (Krause, 1978): o processo ântero-dorsal (procoracóide), o processo ântero-medial (mesocoracóide) e o processo ventral (metacoracóide). Esses processos delimitam as fenestras coracóidea anterior (entre o procoracóide e o mesocoracóide) e coracóidea posterior (entre o mesocoracóide e o metacoracóide). As extremidades anteriores do procoracóide e do mesocoracóide estão ausentes.

A porção distal do metacoracóide exibe formato de leque. Na porção ântero-dorsal do osso, observa-se a fossa glenóide para a articulação do úmero. Essa fossa não está completa, sua porção dorsal sendo formada pela escápula (ausente). Posterior à fossa glenóide, há o forame supra-coracóide (Krause, 1978).

Vértebra (Figs. 46B, C, D, E; 47A, B): Em vista anterior (Fig. 46C), o zigósfeno é estreito, com um profundo entalhe dorsoventral em sua borda anterior, formando um sulco nessa região. As facetas articulares pré-zigapofisais são fortemente inclinadas dorsalmente (em, aproximadamente, 45° com relação ao eixo vertical da vértebra). O processo pré-zigapofisal é inexistente em todos os Lacertilia (Hoffstetter & Gasc, 1969), diferentemente do que ocorre em Serpentes. O canal neural tem um formato, aproximadamente, triangular. O cótilo é achatado dorsoventralmente e é, praticamente, duas vezes mais alto do que o canal neural. O diâmetro do assoalho do canal neural é quase 20% menor do que o diâmetro do cótilo. Nas vértebras anteriores (ST 3102.17, BL 3114.1), observa-se, ventral ao cótilo, apenas a base robusta da hipapófise, o restante tendo sido perdido (Fig. 46B). A vértebra sacral (BL 3151.1) exibe pleurapófises (Krause, 1978; ou costelas sacrais, Reese, 1923) robustas (Fig. 46E). Nas vértebras caudais (Fig. 47A), observam-se processos transversos simples, longos e delgados, dirigidos lateralmente e só ligeiramente ventralmente. Na vértebra BL 3121.2, observa-se a face achatada do plano de fratura, já que essa é uma vértebra autotômica. Em vista posterior, observa-se que há variação no tamanho do zigantro dependendo da região da coluna:

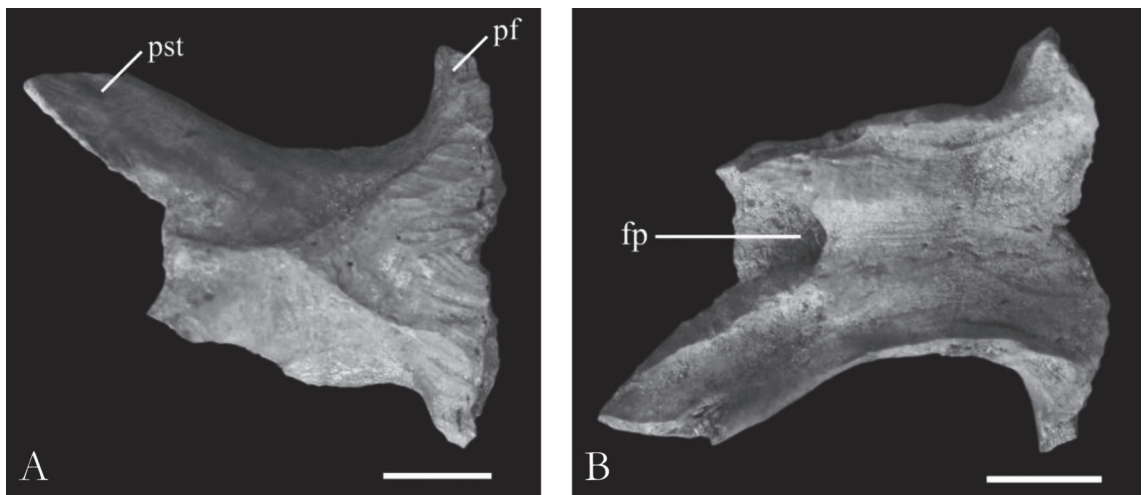


FIGURA 45: Parietal de *Tupinambis* sp. (BL 3150.1), Lapa das Boleiras, Matozinhos, MG. **A**, vista dorsal. **B**, vista ventral. Barras de escala: 5 mm.

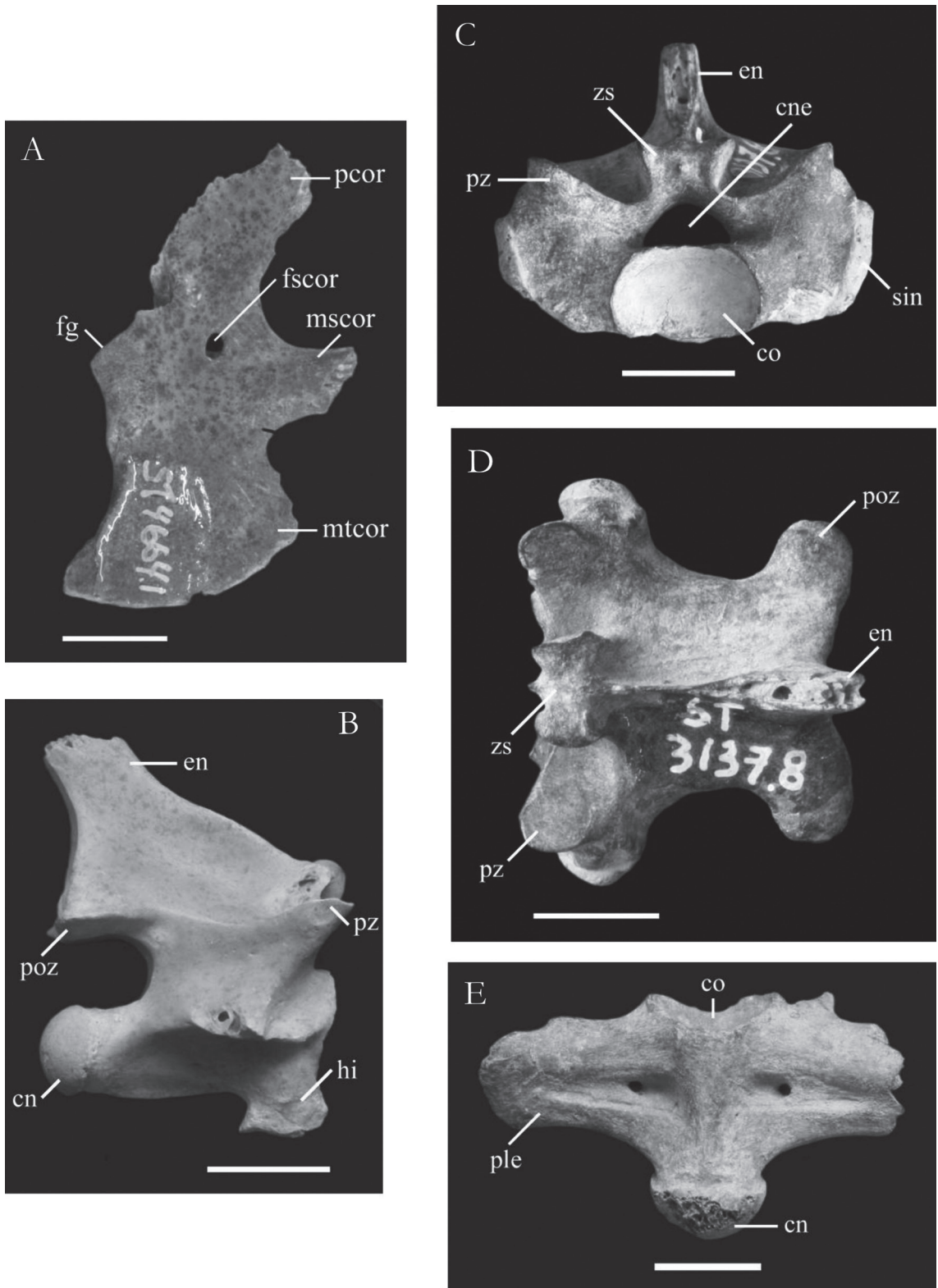


FIGURA 46: *Tupinambis* sp. **A**, coracóide direito (ST 4664.1), vista lateral, Lapa do Santo, Matozinhos, MG. **B**, vértebra anterior (BL 3114.1), vista lateral direita, Lapa das Boleiras, Matozinhos, MG. **C**, vértebra do tronco (ST 3137.8), vista anterior, Lapa do Santo, Matozinhos, MG. **D**, vértebra do tronco (ST 3137.8), vista dorsal, Lapa do Santo, Matozinhos, MG. **E**, vértebra sacral (BL 3151.1), vista ventral, Lapa das Boleiras, Matozinhos, MG. Barras de escala: 5 mm.

as vértebras do tronco apresentam zigantro relativamente mais largo, com as facetas articulares zigantrais orientadas em um ângulo de, aproximadamente, 45° com o eixo perpendicular; as vértebras caudais apresentam zigantro estreito, com as facetas articulares zigantrais orientadas quase em 90° com relação ao eixo perpendicular. Ocorre um forame zigantreal anterior a cada uma das facetas zigantrais na vértebra do tronco. As facetas articulares pós-zigapofisais são inclinadas, aproximadamente, 45° em relação ao eixo vertical da vértebra. Nessa vista, o canal neural apresenta um formato mais arredondado, menos triangular. No assoalho do canal neural, há uma crista longitudinal que segue anteriormente, mas que não alcança o cótilo. Nas vértebras do tronco, o côndilo é fortemente achatado dorsoventralmente, enquanto nas vértebras caudais, é só ligeiramente achatado dorsoventralmente. Na vértebra BL 3121.2, que corresponde a uma vértebra autotômica, o côndilo é mais de duas vezes mais alto do que o canal neural. Em vista lateral, pode-se supor que as vértebras ST 3137.8, ST 3102.15, ST 3102.16, ST 3102.30, ST 3102.32, ST 3102.34 e ST 3102.36 são vértebras que compõem a caixa torácica devido à conformação de sua sinapófise, que é bastante extensa para a articulação das grandes costelas que formam o

conjunto torácico. Observa-se, nas vértebras caudais, uma espinha neural extremamente longa e inclinada posteriormente, cuja base alonga-se anteriormente sobre a superfície dorsal do arco neural. Essa inclinação posterior torna-se mais acentuada seguindo-se posteriormente na região caudal e a espessura da espinha neural diminui seguindo nessa mesma direção (essas variações foram observadas em todos os teídeos utilizados nas comparações). Essa variação também foi notada por Krause (1978: 493): “verifica-se uma crescente inclinação posterior da espinha neural (...) e toda a estrutura do arco neural sofre progressivo encurtamento em direção à região distal”. A vértebra BL 3121.2 corresponde ao componente posterior de uma vértebra autotômica. A espinha neural é muito delgada e fortemente inclinada posteriormente, e não há processo transverso, o que indica que a vértebra é da porção posterior da cauda. Em vista dorsal (Fig. 46D), as vértebras do tronco apresentam centro truncado e robusto. Nas vértebras caudais, o centro é afilado. Os processos transversos são espatulados, sendo alargados proximalmente e afilados distalmente, tendo um aspecto triangular. Em vista ventral, observa-se que as regiões do zigósfeno e da pré-zigapófise ultrapassam a borda dorsal do cótilo anteriormente.

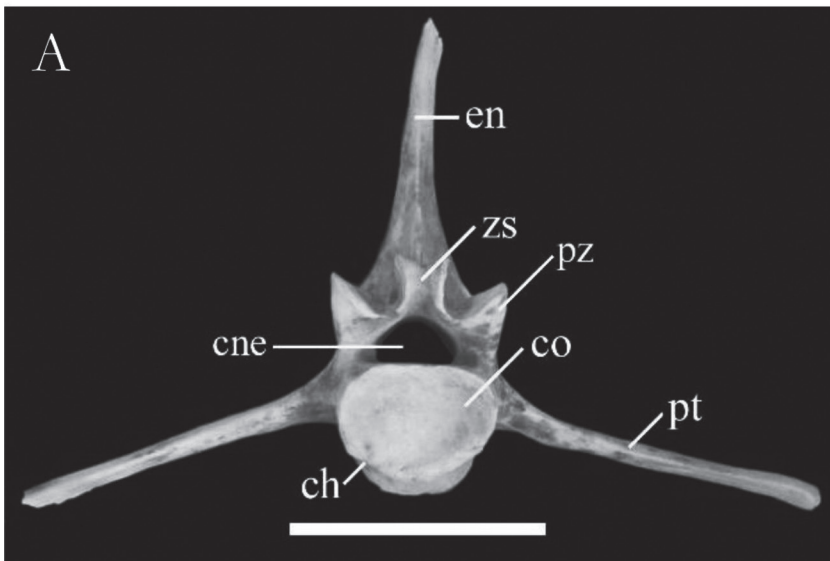


FIGURA 47: *Tupinambis* sp. **A**, vértebra caudal (MZSP-PV 119), vista anterior, Caverna Carneiro, Serra da Mesa, GO. Barra de escala: 10 mm. **B**, chevron (ST 4667.1), vista posterior, Lapa do Santo, Matozinhos, MG. Barra de escala: 2 mm.

Em algumas vértebras do tronco de grande porte, há sulcos pouco profundos delimitando uma quilha hemal sutil. A vértebra sacral BL 3151.1 corresponde a S₂ [a mais posterior das duas vértebras sacrais (Krause, 1978)] por apresentar, sob as pleurapófises, próximo à linha mediana do osso, um par de forames calibrosos. Em grande parte das vértebras caudais, observam-se as cicatrizes de articulação das bases separadas do osso chevron na borda ventral do cótilo.

Chevron (Fig. 47B): O chevron (ou arco hemal) é um osso típico das vértebras caudais. Sua região dorsal é bifurcada em dois pedículos, o que fornece ao osso um formato de “Y”. O processo ventral é extremamente longo. O grau de desenvolvimento desse processo indica que esse chevron pertencia a uma região médio-anterior da cauda. Posteriormente, há uma área ligeiramente escavada entre os dois pedículos, o que não ocorre anteriormente.

Considerações e comparações

O conjunto de características presentes nas peças ósseas descritas acima permitiu a identificação das mesmas como pertencendo ao gênero *Tupinambis*. Além do porte extremamente grande da maioria dos exemplares analisados, o que permite a sua distinção dos gêneros *Ameiva*, *Cnemidophorus* e *Kentropyx*, e em alguns casos, até de *Crocodylurus*, é uma série de características, tanto diagnósticas (como o formato dos dentes molariformes, configuração da crista timpânica do quadrado) quanto importantes na identificação apenas se consideradas em conjunto (como ausência da projeção lateral na porção posterior do dentário, posição dos forames no esplênial, configuração dos processos maxilares do pré-maxilar). Abaixo, seguem as comparações entre as espécies analisadas.

Dentição, dentário e maxilar: A mudança ontogenética no formato dos dentes do dentário e do maxilar foi registrada em muitas espécies de lagartos [Estes & Williams (1984) fazem uma breve revisão da literatura referente ao estudo de dentes molariformes em lagartos].

Entre as espécies analisadas de teídeos sul-americanos, *Ameiva ameiva*, *Cnemidophorus ocellifer*, *C. lemniscatus*, *Kentropyx calcarata*, *Kentropyx vanzoi* e *Crocodylurus amazonicus* não exibem a mudança ontogenética ao longo da fileira de dentes descrita acima. O gênero *Dracaena* é caracterizado por dentes médio-posteriores molariformes com base estreitada e achatados dorsoventralmente, formando uma superfície

esmagadora (Estes & Williams, 1984), diferente de todos os demais teídeos. Mesmo os dentes anteriores exibem certa tendência à molaridade, não sendo pontiagudos como nos demais teídeos. Além disso, nesse gênero o número de dentes no dentário é reduzido quando comparado aos demais teídeos, provavelmente devido a grande robustez dos mesmos.

Os gêneros *Dicrodon* e *Teius* não foram analisados. Entretanto, Nydam & Cifelli (2002) e Brizuela & Albino (2004) citam uma característica extremamente importante para esses gêneros: os dentes posteriores exibem desenvolvimento transversal (Nydam & Cifelli, 2002: figura 6). *Dicrodon* e *Teius* são os únicos gêneros recentes que exibem essa característica, juntamente com os extintos Polyglyphanodontinae norte-americanos.

A característica descrita acima para o exemplar RCL 13 (presença do diástema entre o segundo e terceiro dentes mais anteriores preservados, Figura 37B) também ocorre em um exemplar da coleção do Museu de Zoologia da USP (MZUSP 43042), identificado apenas como *Tupinambis* sp. Infelizmente, a pele do exemplar não foi preservada e, portanto, não foi possível fazer uma identificação precisa do material. Assim, apesar de RCL 13 exibir uma característica que o distingue dos demais materiais encontrados nos sítios estudados, não foi possível identificá-lo até o nível específico. Provavelmente, essa característica varie dentro do gênero, mas esse fato só poderia ser confirmado se um grande número de exemplares do gênero fosse preparado e analisado.

Os dentários e os maxilares dos sítios estudados exibem porte maior do que os maiores exemplares de *Kentropyx* e *Cnemidophorus* analisados. Além disso, os dentários das espécies dos gêneros *Ameiva*, *Cnemidophorus* e *Kentropyx* analisados apresentam canal de Meckel limitado anteriormente (Brizuela & Albino, 2004), diferentemente dos demais gêneros de Teiidae (*Crocodylurus*, *Tupinambis* e *Dracaena*), em que esse canal é amplamente aberto em toda a sua extensão. Além disso, nos três primeiros gêneros, a região posterior do dentário apresenta uma projeção lateral (sobre a qual encontra-se a cicatriz do processo anterior labial do coronóide), não presente em *Tupinambis*.

No maxilar de *Dracaena*, a parede labial da região onde se sutura o jugal é baixa, tornando essa sutura completamente visível em vista labial.

Esplênial: Os exemplares da Lapa do Santo exibem porte muito superior ao esplênial dos maiores espécimes de *Kentropyx* e *Cnemidophorus*. Mesmo exemplares de grande porte de *A. ameiva* também exibem o esplênial menor do que os materiais. Observa-se que

a posição dos forames do esplenial nos materiais da Lapa do Santo é típica dos exemplares de Tupinambinae, como já discutido para *A. ameiva* acima. Os gêneros *Dracaena* e *Tupinambis* apresentam uma característica distinta no esplenial: a borda ventral do osso é curvada em *Dracaena*, dirigindo-se para a face labial do dentário, ao passo que em *Tupinambis*, essa borda sutura-se ao dentário na face ventral da mandíbula, não se dirigindo para a face labial.

Angular: O único angular descrito (RCL 06) está associado a outros ossos mandibulares, incluindo o dentário, o que permitiu a precisa identificação do material como *Tupinambis*. Entretanto, outras diferenças foram observadas entre os gêneros de Teiidae analisados. Em *Ameiva*, *Cnemidophorus* e *Kentropyx*, além de exibirem porte menor, a região posterior do angular possui uma crista extremamente conspícua na face labial. Essa crista é contínua com a expansão lateral descrita anteriormente para *A. ameiva*. Entre os gêneros de Tupinambinae analisados, não foram observadas diferenças.

Surangular: Entre os teídeos analisados, não foram observadas diferenças diagnósticas para gêneros ou espécies. Entretanto, os surangulares estão articulados a mandíbulas identificadas certamente como *Tupinambis*.

Pré-articular e articular: Além do porte dos maiores exemplares de *Kentropyx* e *Cnemidophorus* ser significativamente menor do que o material das cavernas, o processo angular nesses gêneros é fortemente curvado medialmente. Em *A. ameiva*, esse processo também se curva medialmente. Além disso, nesses três gêneros, o processo angular é muito conspícuo, diferentemente de *Tupinambis*, em que o processo é robusto, porém menos distinto do restante do osso.

Em *Crocodylurus amazonicus*, as cristas timpânica e medial presentes no processo retroarticular são muito altas e delgadas, definindo realmente uma cavidade nesse processo. Além disso, o processo angular é muito menos desenvolvido do que em *Tupinambis*. No gênero *Dracaena*, o processo retroarticular é curto e o processo angular é muito conspícuo e definido, fortemente dirigido medialmente quando comparado a *Tupinambis*.

Coronóide: O porte do exemplar ST 3949 é muito superior a qualquer exemplar de Teiinae analisado (*Ameiva*, *Cnemidophorus* e *Kentropyx*) e, portanto, as comparações foram restritas a exemplares de Tupinambinae.

Na espécie *Crocodylurus amazonicus*, a crista labial sobre o processo dorsal não segue anteriormente até o processo anterior labial. Além disso, mesmo para essa espécie, o porte de ST 3949 é muito superior. Esse material corresponde a um indivíduo de, aproximadamente, 75 mm de comprimento de crânio (quando comparado com espécimes atuais). Já em *Crocodylurus amazonicus*, o comprimento máximo do crânio pode chegar a 53 mm, aproximadamente (Avila-Pires, 1995).

Os dois exemplares analisados de *Dracaena* não exibem a crista na superfície labial do coronóide, a qual é extremamente conspícua em *Tupinambis*. Ademais, o processo posterior lingual é relativamente mais curto e a região entre esse processo e o processo anterior lingual tem formato de “Λ”, enquanto em *Tupinambis*, essa região é arredondada.

Frontal: O comprimento dos frontais dos sítios é, pelo menos, três vezes maior do que o frontal dos maiores espécimes de *Cnemidophorus* e *Kentropyx* analisados. Algumas peças (como ST 3119.3, ST 3137.9, BL 3132.1) apresentam porte muito superior a exemplares adultos de *A. ameiva*. Além disso, nesses três gêneros, foi observada uma crista longitudinal sutil na porção posterior do canal olfativo.

Crocodylurus amazonicus exhibe frontal com superfície dorsal lisa. Além disso, a parede medial que se sutura com o pré-frontal é muito baixa quando comparado aos exemplares.

Os espécimes analisados do gênero *Dracaena* exibem uma característica muito interessante e distintiva dos demais espécimes analisados. A região médio-anterior do frontal é expandida lateralmente ao passo que, nos demais gêneros, essa região segue, praticamente, com a mesma largura a partir da constrição.

Pré-maxilar: O tamanho dos pré-maxilares analisados é, pelo menos, dez vezes maior do que o tamanho do osso em exemplares de grande porte de *Cnemidophorus* e *Kentropyx*. Além disso, nesses gêneros, os processos maxilares são dirigidos posteriormente de forma muito acentuada, suas bordas mediais estando muito próximas entre si.

Em exemplares de *A. ameiva* de grande porte, o pré-maxilar é, pelo menos, três vezes menor do que os exemplares analisados. Além disso, o processo nasal é, proporcionalmente, mais longo e muito afilado. Os processos maxilares dirigem-se posteriormente de forma semelhante a *Cnemidophorus* e *Kentropyx*.

Crocodylurus amazonicus também exhibe os processos maxilares dirigidos póstero-medialmente de forma muito acentuada. O processo nasal é muito

delgado e a extremidade posterior, muito afilada. Em exemplares articulados, observa-se que o processo nasal alcança o processo ântero-medial do frontal, separando completamente os dois nasais, diferentemente de *Tupinambis* e dos demais teídeos analisados, em que as bordas mediais dos nasais são suturadas.

No gênero *Dracaena*, o processo nasal é, relativamente, delgado. Em *D. paraguayensis*, nota-se a presença, na face ventral, de um par de processos muito conspícuos, que se estendem ventrolateralmente a partir da borda suprudental.

Dentro de *Tupinambis*, o formato do processo nasal pode variar muito entre indivíduos da mesma espécie.

Jugal: O formato geral do jugal é conservado na Família Teiidae. Porém, algumas diferenças sutis permitiram a identificação dos materiais. O tamanho dos jugais analisados é muito superior aos jugais dos maiores exemplares de *Kentropyx* e *Cnemidophorus*. Por exemplo, o material ST 3137.11 exibe o comprimento de um crânio inteiro dos grandes exemplares desses gêneros.

Em *A. ameiva*, o jugal é muito semelhante a *Tupinambis*, porém as peças dos sítios arqueológicos exibem grande porte e são muito robustas para pertencerem a essa espécie. Entretanto, outros materiais (ST 3112.2, ST 3112.3, ST 3147.1) exibem tamanho compatível com um exemplar de *A. ameiva* de grande porte e, portanto, foram colocados em Teiidae indet.

Em *Crocodylurus amazonicus*, o jugal é, relativamente, muito delgado. Além disso, o ângulo entre o processo temporal e o processo maxilar é mais agudo do que em *Tupinambis*.

No gênero *Dracaena*, o jugal é muito modificado comparando com os demais teídeos. A lâmina lateral é extremamente larga, principalmente, o processo maxilar. Em vista ventral, a região de sutura com o maxilar é muito conspícua, sendo a lâmina lateral dessa sutura muito alta e delgada. O processo transversal também é, proporcionalmente, maior.

Pré-frontal: Os exemplares exibem um porte muitas vezes maior do que os maiores exemplares de Teiinae analisados. Assim, a análise foi restrita aos exemplares de Tupinambinae. Entretanto, mesmo exemplares adultos de *Crocodylurus amazonicus* exibem pré-frontal muitas vezes menor do que os materiais, apesar do formato geral ser muito semelhante.

A análise das espécies de Tupinambinae não forneceu características diagnósticas. Porém, as peças foram coletadas em um sítio arqueológico com as camadas muito bem preservadas (Lapa das Boleiras).

Nessa localidade, foram identificadas muitas peças do gênero *Tupinambis*, inclusive na mesma quadra (J12) em que BL 3101.1 e BL 3141.1 foram encontrados. Levando-se esses fatos em consideração, os materiais foram atribuídos ao gênero *Tupinambis*.

Ectopterigóide: Os exemplares de Lapa do Santo exibem porte muito superior aos maiores indivíduos de Teiinae (por exemplo, os materiais são, aproximadamente, quatro vezes maiores do que o ectopterigóide de *Ameiva ameiva* MZUSP 32147 adulta) ou de *Crocodylurus amazonicus*. Segundo Avila-Pires (1995), o comprimento máximo da cabeça dessa última espécie é de, aproximadamente, 53 mm, enquanto os materiais de ST 4661.4 e ST 4661.5 são comparáveis ao exemplar MZUSP 92131 (*Tupinambis duseni*) com, aproximadamente, 93 mm de comprimento do crânio.

Em *Dracaena*, o ramo ventral do processo pterigóide não é notavelmente globuloso como em *Tupinambis*. Além disso, o ramo dorsal é, proporcionalmente, mais curto nesse gênero, quando se observa seu comprimento relativo ao ramo ventral.

Quadrado: Os exemplares analisados exibem porte, pelo menos, cinco vezes superior aos maiores exemplares de *Cnemidophorus* ou *Kentropyx*. Além disso, nesses dois gêneros, a crista timpânica tem a mesma espessura em toda a sua extensão e é, proporcionalmente, muito delgada.

Nos espécimes adultos de *A. ameiva*, a crista timpânica é espessa na região dorsal, torna-se mais espessa na região ântero-ventral e afila-se em direção ao côndilo mandibular. Assim, a porção mais espessa da crista timpânica localiza-se ântero-ventralmente, e não dorsalmente, como em *Tupinambis*.

Em *Crocodylurus amazonicus*, à semelhança de *Cnemidophorus* e *Kentropyx*, a crista timpânica é delgada e com a mesma espessura em toda a sua extensão. Além disso, a área lateral do osso exibe concavidade muito sutil.

Em *Dracaena*, a concavidade da área lateral é muito profunda, formando uma bula. A superfície do côndilo cefálico é expandida ventralmente como um processo conspícuo, em direção à crista posterior.

Parietal: O comprimento dos exemplares é, praticamente, igual ao comprimento de todo o crânio grandes espécimes dos gêneros *Cnemidophorus* e *Kentropyx*. Entretanto, há características que distinguem esses dois gêneros de *Tupinambis*. Nesses gêneros, as cristas dorsais do parietal não se unem em qualquer extensão do osso. Em exemplares adultos de *Kentropyx*, a ornamentação do parietal é muito forte e as

cristas dorsais são deslocadas lateralmente chegando, em alguns casos (MZUSP 81580), a formar uma lâmina que cobre as lâminas descendentes do parietal. *Ameiva ameiva* exibe formato geral do parietal semelhante aos gêneros *Cnemidophorus* e *Kentropyx*.

Em *Crocodylurus amazonicus*, os processos frontais são duas vezes menores do que em *Tupinambis*. Apesar de não estarem preservados nos materiais, os processos descendentes em *C. amazonicus* são muito reduzidos quando comparados aos de *Dracaena* ou *Tupinambis*, nos quais esses processos são muito altos.

O gênero *Dracaena* exibe parietal característico. Os processos frontais são longos. As cristas dorsais não se encontram na região médio-posterior do osso.

Coracóide: O exemplar exibe porte muito superior a qualquer das espécies de Teiinae analisados. Além disso, o procoracóide nessas espécies é muito delgado, enquanto em *Tupinambis*, *Dracaena* e *Crocodylurus* essa estrutura é, proporcionalmente, mais robusta.

Entre os gêneros teídeos *Tupinambis*, *Dracaena* e *Crocodylurus* não foram observadas diferenças diagnósticas. Entretanto, como dito anteriormente, o material foi atribuído a *Tupinambis* devido à grande concentração de peças desse gênero em Lapa do Santo.

Vértebra: A análise das vértebras exigiu que uma espécie da família Iguanidae (*Iguana iguana*) também fosse analisada, visto o caráter conservativo da morfologia vertebral em "Lacertilia". O tamanho das vértebras permitiu que muitos gêneros fossem desconsiderados, já que o número de lagartos de grande porte no Brasil é bastante restrito.

Comparando com exemplares atuais de grande porte dos gêneros *Cnemidophorus* e *Kentropyx*, as vértebras encontradas em Lapa do Santo e Lapa das Boleiras são muito maiores para que possam pertencer a esses gêneros. Exemplares adultos de *A. ameiva* podem exibir vértebras com tamanho semelhantes a apenas alguns exemplares. Dos gêneros de lagartos analisados que poderiam apresentar vértebras de tamanho semelhante, há *Tupinambis*, *Dracaena*, *Crocodylurus* e *Iguana*.

Por sua vez, *Iguana iguana* apresenta várias características vertebrais exclusivas que o distingue dos membros da família Teiidae: a) o processo transversal é relativamente mais curto; b) as bases do osso chevron são muito próximas, diferentemente dos materiais (ST 3102.18, ST 3102.35, ST 3147.30, ST 3141.6, ST 3119.46, ST 3119.48), em que as bases são bastante separadas; c) as vértebras do tronco são, proporcionalmente, mais alongadas do que em *Tupinambis* (ao se comparar regiões semelhantes do tronco) e, em

vista anterior, a região da sinapófise é menos robusta; d) há sulcos subcentrais nas vértebras do tronco definindo quilhas hemais amplas, característica não observada em *Tupinambis* (exceto em *T. quadrilineatus*, como era visto mais adiante); e) em vista dorsal, observa-se que o zigósfeno exibe uma forte reentrância, que alcança a base da borda anterior da espinha neural. Em Teiidae, essa reentrância ocorre, porém, de forma menos acentuada, não alcançando a base da espinha neural; f) nos grandes espécimes de *I. iguana*, o zigósfeno é muito delgado quando comparado aos grandes exemplares de *Tupinambis* e *Dracaena*.

Em *Crocodylurus amazonicus*, o processo transversal é, proporcionalmente, menor do que em *Tupinambis* e não se dirige posteriormente. O centro é visivelmente mais delgado em vista ventral. Nas vértebras do tronco, *C. amazonicus* apresenta sulcos subcentrais formando quilhas hemais amplas, as quais estão ausentes nos fósseis e na maioria das espécies de *Tupinambis*.

Ameiva ameiva exibe sulcos subcentrais fortes que formam quilhas hemais nas vértebras do tronco, característica não observada nas espécies de *Tupinambis*. Em *T. quadrilineatus* (como em *C. amazonicus*), ocorre também um tipo de quilha hemal mais ampla do que em *A. ameiva*.

Apenas um exemplar de *Dracaena* com pós-crânio preparado (*D. guianensis*, MZUSP 40082) foi utilizado nas comparações. As vértebras dessa espécie são muito semelhantes as do gênero *Tupinambis*, mas foram observadas algumas diferenças sutis. Em *D. guianensis*, o centro das vértebras do tronco mais posteriores é relativamente mais alongado e estreito quando comparado a *Tupinambis*. Nas vértebras caudais de *D. guianensis*, o côndilo é mais arredondado e os processos transversos são relativamente mais curtos. Porém, essas diferenças são sutis e, por somente um espécime completo de *Dracaena* ter sido analisado, não foi possível identificar se essas diferenças são variáveis dentro da espécie ou se são realmente características diagnósticas. De qualquer forma, o material foi alocado ao gênero *Tupinambis* devido à ocorrência das diferenças citadas acima e pela distribuição atual desses dois gêneros.

Chevron: O exemplar ST 4667.1 exibe um grande porte, comparável apenas aos grandes exemplares de *Tupinambis* (*Tupinambis* e *Dracaena*) analisados ou à espécie *I. iguana*. Além do porte menor em *A. ameiva*, os pedículos são mais próximos entre si, formando um ângulo mais agudo. Da mesma forma, em *I. iguana*, os pedículos também são claramente mais próximos entre si. Nenhum exemplar de *C. amazonicus* analisado (tanto aqueles com esqueletos preparados quanto

inferências feitas de materiais da coleção ainda em álcool) exibe um chevron com tal porte. Além disso, uma diferença bastante conspícua foi observada: o processo ventral é fortemente expandido craniocaudalmente em sua região mediana nas vértebras caudais anteriores, enquanto em ST 4667.1 esse processo exibe, praticamente, a mesma largura em toda a sua extensão.

No único exemplar de *Dracaena* com pós-crânio preparado (*D. guianensis*, MZUSP 40082), o processo ventral do chevron é, proporcionalmente, mais expandido craniocaudalmente do que em *Tupinambis*. Entretanto, como apenas um exemplar foi analisado, não é possível analisar possíveis variações intra-específicas. Como discutido anteriormente para as vértebras, o material foi considerado *Tupinambis* devido ao grande número de peças pertencentes a esse gênero em Lapa do Santo e à distribuição geográfica extremamente ampla desse gênero.

Comparações entre as espécies de *Tupinambis*

Nenhum dos materiais das localidades paleontológicas e arqueológicas foram atribuídos a uma espécie de *Tupinambis*, visto o caráter conservativo da osteologia desses animais. Apenas a espécie *T. quadrilineatus* pôde ser separada morfológicamente das demais espécies, por exibir um maior número de características próprias. *T. quadrilineatus* possui dentes delgados, sem uma tendência muito acentuada à molaridade, e o número de dentes é relativamente maior quando comparado às demais espécies do gênero. Por exemplo, um jovem de *T. quadrilineatus* com 44 mm de comprimento do crânio (desde o focinho até o occipital) apresenta 17 dentes, enquanto um exemplar de *T. teguixin* com 75 mm de comprimento do crânio possui 15/16 dentes. Mesmo os dentes do pré-maxilar são fortemente tricúspides. Além dessas características, notou-se em um dos exemplares de *T. quadrilineatus* (MZUSP 84921) que a extensão posterior do pré-articular termina abruptamente no processo angular do pré-articular, formando com esse um ângulo de quase 90°. O coronóide dessa espécie não exibe a crista conspícua em sua superfície labial. As vértebras do tronco exibem sulcos subcentrais pouco profundos que definem quilhas hemais amplas. Nenhuma dessas características foi observada nos materiais estudados.

Teiidae indet.

Material de referência: vértebra do tronco (MZSP-PV 61), proveniente da Caverna Carneiro,

Serra da Mesa, GO; maxilar direito (MZSP-PV 56), proveniente da Caverna Igrejinha, Serra da Mesa, GO; dentários direitos (TBV 60, TBV 65, TBV 66, TBV 69), dentários esquerdos (TBV 59, TBV 62), dentário (TBV 58), maxilares direitos (TBV 75, TBV 76, TBV 77, TBV 78, TBV 79, TBV 84, RCL 049), maxilares esquerdos (TBV 74, TBV 80, TBV 81, TBV 82, TBV 83, TBV 85, TBV 86), provenientes de Toca da Boa Vista, Campo Formoso, BA; dentários direitos (GB 17, GB 18, RCL 047, RCL 058), dentários esquerdos (GB 8, GB 9, RCL 040), maxilares direitos (GB 23, RCL 053, RCL 061), maxilares esquerdos (GB 19, GB 20, GB 21, GB 22, GB 24, GB 25, GB 26, GB 27), vértebra caudal (GB 47), provenientes de Lapa dos Brejões, Morro do Chapéu, BA; fragmento com dente (ST 3119.68), dentário direito (ST 3154.1), maxilar esquerdo (ST 4656.1), jugal direito (ST 3143.1, ST 3147.1), jugais esquerdos (ST 3112.2, ST 3112.3), vértebras caudais (ST 3141.3, ST 4657.1), provenientes de Lapa do Santo, Matozinhos, MG; dentários direitos (1415.3, 2391.6, 2443.7, 2802.2, 3903.4), dentários esquerdos (2352.1, 2701.2, 3029.5, 3893.12), maxilar direito (2450.7), maxilar esquerdo (2391.19), provenientes de Lapa do Boquete, Januária, MG.

IGUANIA COPE, 1864

TROPIDURIDAE BELL, 1843

Tropidurus Wied-Neuwied, 1825

Tropidurus sp.

Material de referência: dentários direitos (TBV 1, TBV 2, TBV 3, TBV 6, TBV 8, TBV 10, TBV 11, TBV 12, TBV 14, TBV 15, TBV 17, TBV 18, TBV 19, TBV 23, TBV 24, TBV 27, TBV 29, TBV 30, TBV 41, RCL 043), dentários esquerdos (TBV 4, TBV 5, TBV 7, TBV 9, TBV 13, TBV 16, TBV 20, TBV 21, TBV 22, TBV 25, TBV 26, TBV 28, TBV 40), maxilares direitos (TBV 36, TBV 37, TBV 39, TBV 73, RCL 020, RCL 035), maxilares esquerdos (TBV 31, TBV 32, TBV 34, TBV 35, TBV 38, RCL 059), provenientes de Toca da Boa Vista, Campo Formoso, BA; dentários direitos (GB 28, GB 36, GB 37, RCL 042, RCL 057, RCL 065), dentários esquerdos (GB 29, GB 30, GB 31, GB 32, GB 33, GB 34, GB 35, RCL 055), maxilares direitos (GB 38, GB 41, RCL 024), maxilares esquerdos (GB 40, GB 42, GB 43, RCL 052), provenientes de Lapa dos Brejões, Morro do Chapéu, BA; dentário esquerdo (TO 3), proveniente de Toca das Onças, Jacobina, BA; dentário esquerdo (CVL3P405), proveniente da Gruta Cuvieri, Matozinhos, MG; frontal (ST 3148.1),

proveniente de Lapa do Santo, Matozinhos, MG; dentários direitos (816.3, 1460.7, 4441.1), maxilar esquerdo (142.5), provenientes do Grande Abrigo Santana do Riacho, Santana do Riacho, MG; dentários direitos (2344.12, 2357.5, 2390.4, 2413.13, 2437.11, 2437.13, 2437.17, 2450.6, 2462.1, 2467.2, 2730.1, 3012.3, 3012.5, 3029.9, 3294.14), dentários esquerdos (2357.10, 2423.4, 2437.12, 2441.7, 2441.8, 2462.2, 2463.1, 2472.2, 2476.1, 3012.13, 3029.7, 3115.27), maxilares direitos (2357.7, 2460.10, 2463.2, 2474.1), maxilar esquerdo (2393.11), provenientes de Lapa do Boquete, Januária, MG; dentário direito (3713.7), dentários esquerdos (2576.4, 4390.36), maxilar direito (3687.18), provenientes de Lapa dos Bichos, Januária, MG.

Distribuição atual do gênero: Os lagartos do gênero *Tropidurus* se distribuem a partir do sul da Venezuela até as Guianas e, ao sul da Amazônia, do nordeste do Brasil até o leste da Bolívia, norte do Uruguai e região central da Argentina, ao este dos Andes (Frost *et al.*, 2001b). Frost *et al.* (2001b) reconhecem quatro grupos de espécies. O grupo *torquatus* é composto pelas espécies *T. chromatops*, *T. cocorobensis*, *T. erythrocephalus*, *T. etheridgei*, *T. hispidus*, *T. hygomi*, *T. insulanus*, *T. itambere*, *T. montanus*, *T. mucujensis*, *T. oreadicus*, *T. psammonastes* e *T. torquatus* (Frost *et al.*, 2001b). As espécies do grupo *torquatus* são típicas de formações abertas, ocorrendo por toda a diagonal de formações abertas da América do Sul composta pelas formações vegetacionais dos cerrados, das caatingas e do chaco (Rodrigues, 1987). O grupo *spinulosus* é composto pelas espécies *Tropidurus callathelys*, *T. melanopleurus*, *T. spinulosus*, *T. guarani* e *T. xanthochilus* (Frost *et al.*, 2001b). Esse grupo distribui-se pela região do Pantanal, na área do chaco, Bolívia e Paraguai (Rodrigues, 1988). O grupo *semitaeniatus* é composto por *T. helenae*, *T. pinima* e *T. semitaeniatus* (Frost *et al.*, 2001b). *Tropidurus pinima* e *T. helenae* são espécies com distribuição restrita às regiões de Santo Inácio, no Estado da Bahia, e da Serra da Capivara, no Estado do Piauí, respectivamente (Rodrigues, 1996). *Tropidurus semitaeniatus* é uma espécie amplamente distribuída pelas caatingas (Rodrigues, 1996). O grupo *bogerti* é composto apenas por *T. bogerti* (Frost *et al.*, 2001b), uma espécie que ocorre apenas no Estado de Bolívar, na Venezuela (Etheridge, 1970).

Descrição

Dentário (Fig. 48A): Os dentes anteriores são unicúspides. Posteriormente, os dentes tornam-se tricúspides,

com o aparecimento de duas cúspides extras, uma anterior e outra posterior, menores do que a cúspide principal. O canal de Meckel é fechado, restando apenas um forame alongado na região da sínfise mandibular. O processo posterior é bastante longo quando comparado ao tamanho total do dentário. Sob os dentes posteriores, a parede lingual do dentário (que fecha o canal de Meckel) sofre um entalhe que se estende anteriormente até o último, penúltimo ou antepenúltimo dente. Na face labial do dentário, ocorre uma depressão ou achatamento no processo posterior. Em vista dorsal, nota-se que a região da sínfise é dirigida lingualmente, e em vista lingual (Fig. 48A), observa-se que essa região é voltada dorsalmente.

Maxilar (Fig. 48B): Os maxilares não apresentam ornamentação em sua superfície labial. Os dentes anteriores são unicúspides enquanto os demais são tricúspides, sendo a cúspide principal maior do que as acessórias. Em vista dorsal, o processo pré-maxilar, anterior, é bifurcado em dois outros pequenos processos, um labial, sobre o qual há um forame alongado, e um lingual. A superfície dorsal do processo pré-maxilar é côncava e forma o assoalho da cavidade nasal. Sobre o processo posterior, há um canal relativamente profundo, onde o jugal sutura-se ao maxilar, como observado nos exemplares atuais analisados. O forame alveolar superior é bastante calibroso e observa-se sua interligação aos forames labiais. O processo palatino estende-se lingualmente a partir da borda supradental e tem formato triangular. Em vista labial, observam-se alguns forames labiais, cujo número pode variar de indivíduo para indivíduo. Os forames labiais posteriores são bastante calibrosos.

Frontal (Fig. 48C): Osso alongado, achatado dorso-ventralmente, que forma a região dorsal da órbita. Sua porção mediana sofre uma forte constrição que contrasta com sua região posterior muito expandida lateralmente. Essa região é praticamente reta e, em vista dorsal, em suas extremidades laterais, observam-se duas pequenas cicatrizes de sutura: uma correspondendo à sutura com o pós-frontal (anterior) e outra à sutura com o parietal (posterior). Anteriormente, o frontal exibe formato levemente em “W”, com um processo ântero-medial ou nasal afilado e com dois processos ântero-laterais que, provavelmente, estão com a extremidade quebrada. As superfícies dorsal e lateral dos processos ântero-laterais correspondem às regiões de sutura com o nasal (dorsal) e com o pré-frontal (lateral, que segue até, aproximadamente, metade do osso). Entre essas duas regiões de sutura, não há uma separação e, portanto, o nasal e o pré-frontal

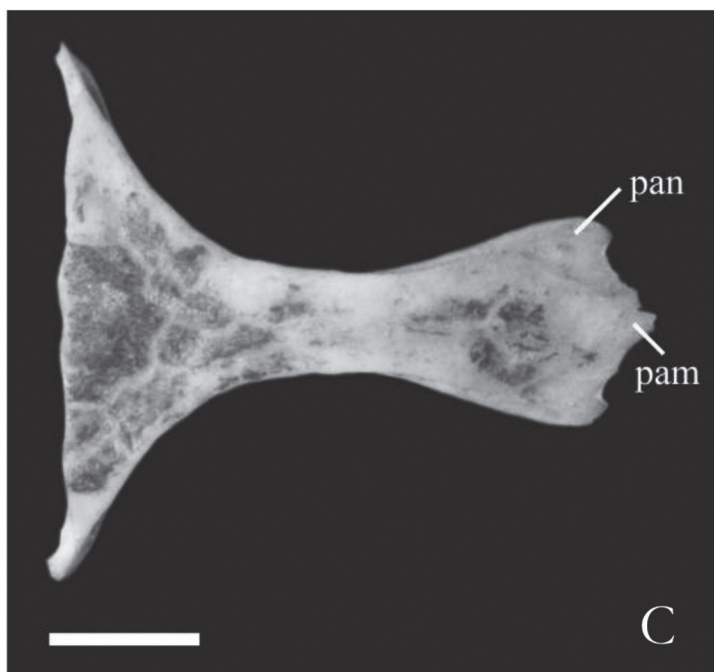
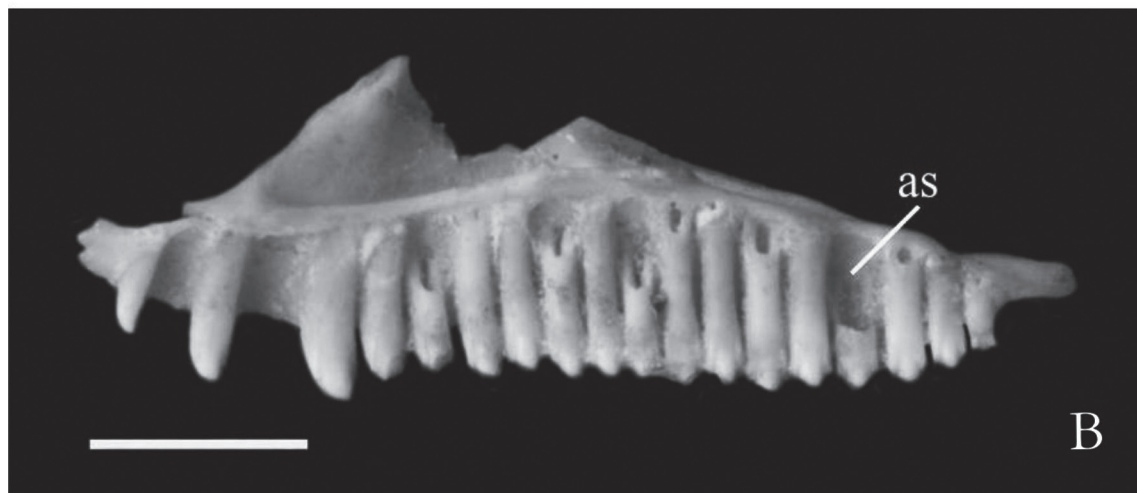
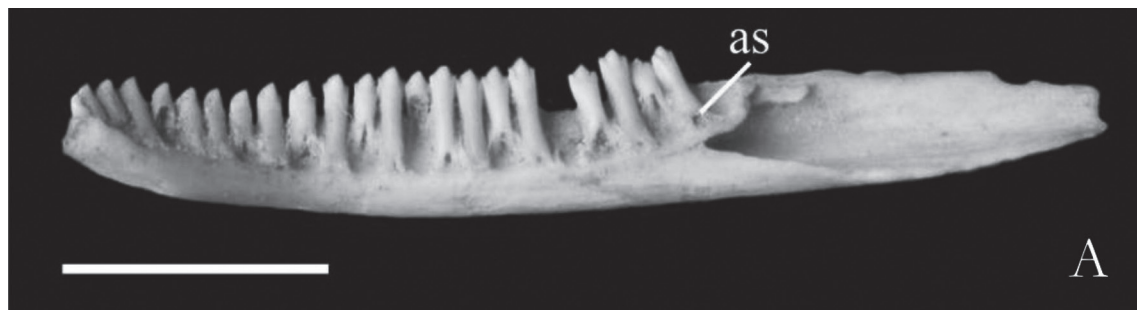


FIGURA 48: *Tropidurus* sp. **A**, dentário direito (3713.7), vista lingual, Lapa dos Bichos, Januária, MG. Barra de escala: 5 mm. **B**, maxilar direito (3687.18), vista lingual, Lapa dos Bichos, Januária, MG. Barra de escala: 3 mm. **C**, frontal (ST 3148.1), vista dorsal, Lapa do Santo, Matozinhos, MG. Barra de escala: 2 mm.

suturam-se nos exemplares atuais analisados. A superfície dorsal do osso é ornamentada e, na metade posterior, há uma ligeira depressão. Lateralmente, na borda superior das órbitas, o frontal é mais espessado, formando as cristas supraorbitais (Oelrich, 1956; Barberena *et al.*, 1970). Nessa crista, há dois sulcos, um anterior e longo no qual se sutura o pré-frontal, e um posterior muito reduzido onde se sutura o pós-frontal. Ventralmente, na região anterior, as margens subcentrais são muito altas e formam as *cristae cranii* (Oelrich, 1956). Entre essas cristas, passa o canal olfativo, no qual se alojam os pedúnculos olfativos (Oelrich, 1956; Barberena *et al.*, 1970; Alvarez *et al.*, 1987).

Considerações e comparações

Apesar da maioria dos táxons de Iguania não ter sido analisada, o conjunto de características exibido pelo material permite a sua identificação como pertencente ao gênero *Tropidurus*. Entretanto, não foi possível definir a espécie.

Para as comparações, foi necessária a análise de espécies pertencentes a várias famílias, além de Tropiduridae, como Polychrotidae, Leiosauridae, Hoplocercidae e Iguanidae. Isso porque alguns táxons exibem morfologias semelhantes a esse gênero, especialmente com relação aos dentários e maxilares. Assim, a observação de características sutis faz-se imprescindível nesse tipo de situação.

Dentário e maxilar: Eurolophosaurus nanuzae, *E. divaricatus* e *E. amathites* apresentam dentário muito delgado quando comparado a qualquer um dos materiais. Nesse gênero, não ocorre a depressão labial no processo posterior do dentário. Além disso, a altura da cúspide mediana dos dentes de *E. nanuzae* é muito maior do que a altura das cúspides acessórias (tanto no dentário quanto no maxilar). *Hoplocercus spinosus* e *Morunasaurus* sp. possuem canal de Meckel aberto em toda sua extensão e o coronóide apresenta o processo labial anterior, deixando, quando removido, uma cicatriz na superfície labial do dentário. O processo nasal do maxilar é muito estreito quando comparado a *Tropidurus*. Além disso, em *H. spinosus*, os dentes exibem cúspides acessórias muito pequenas, quase indistintas (tanto no maxilar quanto no dentário).

O entalhe posterior na parede lingual do dentário no gênero *Enyalius* estende-se anteriormente até o quinto dente mais posterior (o que mostra um canal de Meckel mais aberto posteriormente). Não há depressão na superfície labial do processo posterior do

dentário. O sulco subdental é razoavelmente profundo na espécie *Enyalius pictus*. As cúspides acessórias de seus dentes são pouco salientes e o cimento é mais proeminente quando comparado a *Tropidurus* (tanto no dentário quanto no maxilar). Além disso, o gênero não exhibe concavidade na superfície dorsal do processo pré-maxilar do maxilar.

Em *Stenocercus caducus*, a reentrância posterior na parede lingual do dentário também se estende até, mais ou menos, o quinto dente mais posterior, também mostrando um canal de Meckel mais aberto posteriormente quando comparado a *Tropidurus*. Além disso, não há a depressão no processo posterior do dentário. Nos maxilares, os dentes anteriores são afilados e retos, enquanto nos materiais estudados, os dentes são mais robustos e sua extremidade dorsal é curvada posteriormente.

Os dentes de *Iguana iguana* são policuspidados (mais de três cúspides), sendo a extremidade dorsal dos dentes recortada.

Em *Polychrus acutirostris* e *P. marmoratus*, o forame de Meckel é representado apenas como um pequeno orifício na extremidade anterior do dentário, sendo quase imperceptível. Os dentes são relativamente mais afastados uns dos outros e os anteriores são pontiagudos. O sulco subdental é mais profundo, principalmente na região anterior do dentário. O processo posterior é mais curto do que em *Tropidurus* e não exhibe a depressão em sua superfície labial. Além disso, o maxilar nas espécies analisadas de *Polychrus* exhibe ornamentações em sua superfície labial.

Em *Norops meridionalis*, o dentário é bastante delgado. A reentrância na parede lingual do dentário estende-se anteriormente até o quarto dente posterior e sua extremidade anterior é bastante afilada quando comparada aos materiais. Em vista lingual, a região da sínfise não se dirige dorsalmente. Ademais, os dentes anteriores no maxilar são afilados e pontiagudos, à semelhança de *Stenocercus caducus*.

O único exemplar analisado de *Uranoscodon superciliosus* difere dos materiais por não apresentar a depressão na superfície labial do processo posterior do dentário. O dentário desse gênero exhibe formato diferente, já que sua porção posterior é expandida dorsoventralmente de forma bastante acentuada. Essa espécie também possui dentes anteriores afilados e pontiagudos no maxilar.

No caso de *Tropidurus*, apenas duas espécies puderam ser distintas. *T. semitaeniatus* e *T. pinima* o entalhe na parede lingual do dentário posterior ao último dente do dentário, característica que não ocorre nos materiais estudados, cuja região de contato apresenta-se sob o último ou penúltimo dente.

Frontal: Nas espécies analisadas de *Polychrus*, a ornamentação da superfície dorsal do frontal é muito acentuada e as ornamentações correspondem a pequenos tubérculos muito próximos, separados entre si por minúsculos canais, enquanto em *Tropidurus* as ornamentações são pequenas placas pouco proeminentes não presentes em toda a superfície. Além disso, em *Polychrus*, o osso é muito robusto e largo e a constrição em sua porção mediana é visivelmente menos acentuada.

Em *Uranoscodon superciliosus*, não há o processo ântero-medial. As extremidades laterais da região posterior do osso são muito largas e, entre elas, há um grande entalhe que corresponde à metade anterior do forame pineal. Esse entalhe tão pronunciado no frontal não foi observado em nenhum dos exemplares de *Tropidurus* analisados.

A constrição na região mediana do osso em *Stenocercus caducus* é visivelmente menos acentuada do que em *Tropidurus* e as extremidades laterais da região posterior são, proporcionalmente, mais curtas e robustas.

Em *Enyalius*, como em *Polychrus*, a ornamentação do teto craniano é muito forte, porém os tubérculos são muito maiores e mais espaçados. Além disso, a constrição é, visivelmente, menos acentuada.

Hoplocercus spinosus, como *U. superciliosus*, não possui o processo ântero-medial. Em todos os exemplares analisados dessa espécie, na margem posterior do frontal, há o entalhe do forame pineal. Essa última característica ocorre também em todos os exemplares de *Iguana iguana* analisados.

No único exemplar de *Morunasaurus* sp. analisado, o pré-frontal e o nasal não se tocam em nenhuma extensão, sendo separados pelo frontal. Assim, quando esse osso está desarticulado, as duas cicatrizes de sutura encontram-se separadas por uma crista, diferentemente de ST 3148.1, em que as duas cicatrizes não exibem separação visível.

Leiosauridae Frost, Etheridge, Janies e Titus, 2001

Enyaliinae Frost, Etheridge, Janies e Titus, 2001

cf. *Enyalius* Wagler, 1830

Material de referência: dentário esquerdo (2310.10), proveniente de Lapa do Boquete, Januária, MG.

Distribuição atual do gênero: *Enyalius* é um gênero de lagartos praticamente restrito às áreas florestadas, com a maioria das suas espécies ocorrendo na Mata Atlântica e na Floresta Amazônica (Jackson, 1978; Avila-Pires, 1995). Atualmente, são reconhecidas nove espécies: *Enyalius bibroni*, *E. bilineatus*, *E. brasiliensis*,

E. catenatus, *E. erythroceus*, *E. iheringii*, *E. leechii*, *E. perditus* e *E. pictus*. *Enyalius leechii* é a única espécie com ditribuição na bacia amazônica, na porção sul do Floresta Amazônica (Avila-Pires, 1995). *Enyalius bilineatus* ocorre nas regiões Centro-Oeste e Sudeste do Brasil, principalmente nas matas de galeria e nas áreas de cerrado não muito afastadas da mata (Colli & Oliveira, 2006). *Enyalius perditus* é uma espécie restrita à Mata Atlântica do Sudeste do Brasil, onde ocorre também *Enyalius iheringii*. Esta última tem uma distribuição mais extensa na Mata Atlântica, alcançando os estados do Sul do Brasil. *Enyalius bibroni* e *Enyalius erythroceus* ocorrem de preferência em ambientes cobertos pelas florestas semidecíduas ou “carrascos” presentes na Caatinga nordestina, a primeira espécie tendo uma distribuição ampla na região Nordeste enquanto que a segunda é endêmica da região de Mucugê, na Chapada Diamantina, Estado da Bahia. *Enyalius pictus*, *E. brasiliensis* e *E. catenatus* se distribuem pela Mata Atlântica dos Estados nordestinos e do Rio de Janeiro, Espírito Santo e Minas Gerais no Sudeste. *Enyalius pictus* e *E. brasiliensis* ocorrem mais ao sul desta distribuição, com exemplares conhecidos para a Mata Atlântica do sul da Bahia, Espírito Santo e nordeste de Minas Gerais. Por outro lado, *E. catenatus* ocorre pela faixa litorânea da Mata Atlântica do Nordeste, da Bahia até o Rio Grande do Norte.

Descrição

Dentário (Fig. 49): O material corresponde apenas à região médio-anterior do dentário, a região

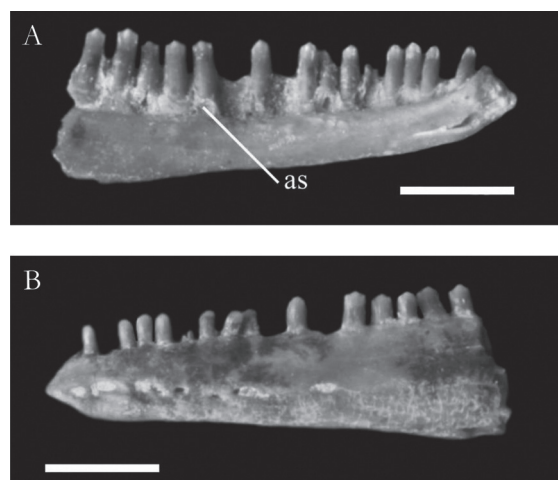


FIGURA 49: Dentário esquerdo (2310.10) de cf. *Enyalius*, Lapa do Boquete, Januária, MG. **A**, vista lingual. **B**, vista labial. Barras de escala: 2 mm.

médio-posterior foi perdida. O canal de Meckel é fechado, restando apenas um forame alongado e profundo na região anterior do osso (Fig. 49A). Os dentes são cônicos e tricúspides. A cuspidação inicia-se logo nos primeiros dentes, sendo menos proeminente nesses e tornando-se mais conspícua posteriormente. Entretanto, as cúspides acessórias são pouco desenvolvidas quando comparadas a outras espécies. O sulco subcentral é pouco profundo, porém é mais conspícuo do que em outras espécies, como será descrito posteriormente. Em vista labial, não há ornamentações. Há sete forames mentonianos. Uma característica interessante é a tendência do dentário tornar-se mais alto posteriormente e, assim, sua margem ventral não é horizontal, mas sim dirigida ventralmente (Fig. 49B). Em vista dorsal, a extremidade anterior do dentário é dirigida lingualmente.

Considerações e comparações

O exemplar 2310.10 exibe um conjunto de semelhanças com o gênero *Enyalius*. Porém, como muitos gêneros de Iguania não foram analisados e como o material está quebrado (a região médio-posterior está ausente), o exemplar foi só tentativamente atribuído a esse gênero até que novas comparações permitam uma identificação mais conclusiva. Como para a identificação de *Tropidurus*, descrito acima, foram analisadas espécies das famílias Tropiduridae, Leiosauridae, Polychrotidae, Hoplocercidae e Iguanidae, pelos mesmos motivos já mencionados.

Em *Tropidurus* e *Eurolophosaurus*, as cúspides dos dentes são mais proeminentes e a borda subdental (a porção do dentário que fecha o canal de Meckel) é bastante estreita quando comparado ao material 2310.10. O sulco subdental é muito raso na região mediana do osso. Além disso, em vista labial, o dentário de *Tropidurus* exibe, praticamente, a mesma altura em toda a sua extensão, a margem ventral é sendo horizontal.

Stenocercus caducus e as espécies analisadas de *Polychrus* (*P. acutirostris* e *P. marmoratus*) possuem forame de Meckel muito reduzido, restrito à extremidade anterior do osso. O canal de Meckel em *Hoplocercus spinosus* e *Morunasaurus* sp. é aberto em toda a sua extensão. Em *Iguana iguana*, a coroa dos dentes é muito recortada havendo, assim, muitas cúspides. Em *Uranoscodon superciliosus* e *Norops meridionalis*, as cúspides dos dentes são proeminentes. Ademais, *U. superciliosus* exibe sulco subdental raso e *A. meridionalis* possui dentário muito delgado.

POLYCHROTIDAE FITZINGER, 1843

Polychrus Cuvier, 1817

Polychrus sp.

Material de referência: dentários esquerdos (GB 44, GB 45), maxilar esquerdo (GB 39), provenientes de Lapa dos Brejões, Morro do Chapéu, BA; dentário direito (BL 3135.1), proveniente de Lapa das Boleiras, Matozinhos, MG.

Distribuição atual do gênero: O gênero *Polychrus* é amplamente distribuído, ocorrendo do norte da América Central até a Nicarágua e em grande parte da América do Sul, em ambos os lados dos Andes (Avila-Pires, 1995). Há três espécies presentes no Brasil: *P. acutirostris*, *P. marmoratus* e *P. liogaster* (sendo que apenas as duas primeiras foram analisadas no presente estudo). *Polychrus acutirostris* é uma espécie encontrada nas formações abertas da América do Sul, a leste dos Andes e ao sul da Amazônia, do Pará ao norte da Argentina, incluindo também Bolívia e Paraguai (Avila-Pires, 1995). *Polychrus marmoratus* é um habitante de floresta com distribuição no norte da América do Sul a leste dos Andes (Guiana Francesa, Suriname, Guiana, Venezuela, Colômbia, Equador, Peru e Amazônia Brasileira) e na Floresta Atlântica, de Pernambuco até São Paulo (Avila-Pires, 1995). Na Amazônia Brasileira, a espécie distribui-se pelo Pará, Maranhão, Amapá, Roraima e Amazonas. *Polychrus liogaster* ocorre no sudeste do Peru, Bolívia e nos Estados do Acre, sul do Amazonas e Rondônia (Avila-Pires, 1995).

Descrição

Dentário (Fig. 50A): A implantação dos dentes é do tipo pleurodonte. Os dentes mais anteriores estão ausentes, mas nos exemplares atuais são unicúspides e pontiagudos e os mais posteriores são tricúspides, com a cúspide mediana maior do que as cúspides anterior e posterior (Fig. 50A). O sulco subdental é relativamente profundo, principalmente na região mais anterior. O canal de Meckel é representado como um canalículo muito afilado localizado na porção mais anterior do dentário. Sob os dentes posteriores, a parede lingual do dentário (que fecha o canal de Meckel) sofre um entalhe que se estende anteriormente até, pelo menos, o terceiro dente mais posterior, já que essa região está quebrada. A região da sínfise mandibular é dirigida lingualmente e, ligeiramente, dorsalmente. O processo posterior do dentário está quebrado.

Maxilar (Fig. 50B): A dentição é semelhante ao descrito para o dentário. O maxilar apresenta ornamentações

conspícuas em sua superfície externa. O processo pré-maxilar é alongado e, em vista dorsal, sua extremidade anterior é bifida. A superfície dorsal do processo é côncava e estreita, e forma o assoalho da cavidade nasal. Sobre o processo posterior, há um canal relativamente profundo onde o maxilar sutura-se com o jugal, como visto nos exemplares atuais analisados. O processo palatino estende-se lingualmente a partir da borda supradental, porém não é possível saber seu formato já que sua margem lingual está quebrada.

Considerações e comparações

O conjunto de características exibidas pelo exemplar 3135.1 permite a sua identificação como *Polychrus*. A comparação entre as espécies disponíveis para estudo (*P. acutirostris* e *P. marmoratus*) não permitiu identificar o material até o nível específico, já que as características são bastante conservadas entre elas. Abaixo, seguem as comparações com espécies de outras famílias de Iguania, além de Polychrotidae.

Dentário: Os dentários de *Hoplocercus* e *Morunasaurus* apresentam canal de Meckel aberto. Em *Iguana iguana*, os dentes são policuspídeos, com as cúspides exibindo mesmo tamanho. Em *Eryalius* e *Stenocercus*, as cúspides acessórias são pouco salientes (tanto no dentário quanto no maxilar). Nesse último gênero e em *Tropidurus*, o sulco subdental é muito raso. Além disso, em *Tropidurus*, os dentes são mais próximos entre si (compare as figuras 48A e 50A).

Em *Uranoscodon superciliosus*, o forame de Meckel é bastante profundo e o dentário torna-se mais alto posteriormente de uma forma bastante acentuada. Em *Norops meridionalis*, o dentário é bastante delgado anteriormente, sendo mais alto posteriormente. Em vista lingual, a região da sínfise não se dirige dorsalmente.

Maxilar: A superfície externa dos maxilares de *Tropidurus*, *Norops*, *Hoplocercus*, *Uranoscodon*, *Morunasaurus* e *Stenocercus* não apresenta nenhuma ornamentação. Em *Morunasaurus*, *Uranoscodon* e *Tropidurus*, o forame labial posterior é bastante calibroso quando comparado a *Polychrus*.

Iguania indet.

Material de referência: um dentário esquerdo (PF 479), um dentário esquerdo (PF 300), provenientes do Abismo Ponta de Flecha, Iporanga, SP; maxilar esquerdo (TBV 33), proveniente de Toca da Boa Vista,

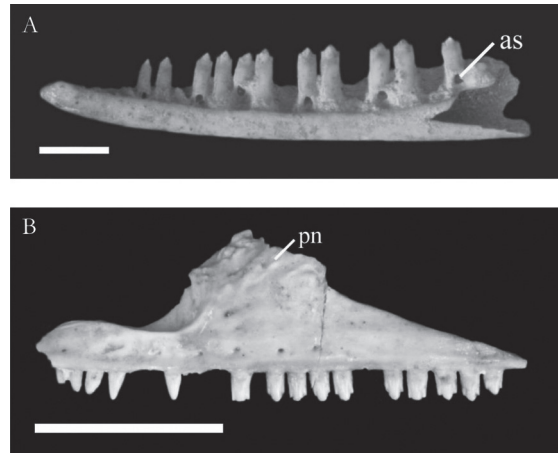


FIGURA 50: *Polychrus* sp. **A**, dentário direito (BL 3135.1), vista lingual, Lapa das Boleiras, Matozinhos, MG. Barra de escala: 2 mm. **B**, maxilar esquerdo (GB 39), vista labial, Lapa dos Brejões, Morro do Chapéu, BA. Barra de escala: 5 mm.

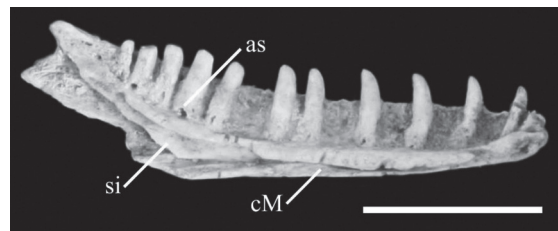


FIGURA 51: Dentário esquerdo (PF 667D) de *Diploglossus* sp., Abismo Ponta de Flecha, Iporanga, SP. Vista lingual. Barra de escala: 5 mm.

Campo Formoso, BA; dentário esquerdo (RCL 056), proveniente de Lapa dos Brejões, Morro do Chapéu, BA; maxilar esquerdo (ST 3114.1), proveniente de Lapa do Santo, Matozinhos, MG; dentário direito (4152.3), proveniente de Lapa do Boquete, Januária, MG.

ANGUIMORPHA FÜRBRINGER, 1900

ANGUIDAE GRAY, 1825

DIPLOGLOSSINAE BOCOURT, 1873-1879

***Diploglossus* Wiegmann, 1834**

***Diploglossus* cf. *fasciatus* (Gray, 1831)**

Material de referência: um dentário esquerdo (PF 667D), proveniente do Abismo Ponta de Flecha, Iporanga, SP.

Distribuição atual do gênero: O gênero *Diploglossus* distribuiu-se pela América Central, América do Sul

e Caribe. Na América do Sul, ocorre na Colômbia e no Equador, a oeste dos Andes, e da Colômbia ao sul do Brasil a leste dos Andes (Peters & Donoso-Barros, 1970). No Brasil, ocorrem apenas duas espécies, *D. fasciatus* e *D. lessonae*. A primeira ocorre de forma descontínua na Mata Atlântica, do sul da Bahia ao Paraná e no Acre. A segunda distribui-se pelas áreas abertas e florestadas do Nordeste do Brasil, do Ceará até a Bahia (Peters & Donoso-Barros, 1970).

Descrição

Dentário (Fig. 51): O material apresenta 17 alvéolos de inserção de dentes, com 12 dentes preservados. A implantação dos dentes é pleurodonte e o método de substituição é tipicamente “iguanídeo”, no qual o dente de substituição desenvolve-se dentro de uma cavidade formada pela reabsorção do dente antigo (Edmund, 1960). No material, é possível observar cavidades de reabsorção nos dentes 14 e 16. Os dentes apresentam ápices com várias estriações longitudinais. Na região anterior do dentário, esses ápices são pontiagudos e, seguindo posteriormente, tornam-se arredondados. O canal de Meckel é aberto em toda sua extensão, sendo afilado na porção médio-anterior, tornando-se progressivamente alargado posteriormente. O septo intramandibular é bem desenvolvido, estendendo-se por mais de 70% do comprimento do canal de Meckel (Fig. 51). Labialmente, o dentário apresenta-se liso, sem ornamentações. Há quatro forames mentonianos bastante conspícuos.

Considerações e comparações

Edmund (1960) descreveu dois modelos de substituição de dentes em Squamata. No modelo “iguanídeo”, o dente de substituição desenvolve-se lingualmente ao seu predecessor no interior de cavidades formadas pela reabsorção da parede lingual do dente antigo. Já no modelo “varanídeo”, o dente de substituição encontra-se em uma posição interdental, não havendo a formação de cavidades na base do dente antigo. O modelo iguanídeo ocorre em membros de Iguania e das famílias Gekkonidae, Pygopodidae, Scincidae, Lacertidae, Xantusiidae e Cordylidae, enquanto o modelo varanídeo ocorre nas famílias Varanidae, Lanthanotidae, Helodermatidae e nas Serpentes. Alguns membros de Teiidae mostram uma tendência em direção ao modelo varanídeo. Os

membros da família Anguidae, a qual pertence o material analisado, podem apresentar tanto o modelo varanídeo (como, por exemplo, *Anguis*) quanto o modelo iguanídeo (como, por exemplo, *Diploglossus*) (Edmund, 1960).

O septo intramandibular bem desenvolvido é considerado uma sinapomorfia de Anguimorpha (Estes *et al.*, 1988; Lee & Scanlon, 2001), convergente em alguns Iguania. Na América do Sul, os únicos gêneros de Anguimorpha presentes (Anguidae) são *Diploglossus* e *Ophiodes*.

Ophiodes striatus, a única espécie analisada para o gênero, exhibe dentes pontiagudos em toda a extensão do dentário e, em um dos exemplares (MZUSP 92081), os dentes tendem a ser bicúspides posteriormente. Em vista dorsal, a região anterior do dentário é fortemente curvada medialmente, quando comparado a *Diploglossus*, no qual apenas a região próxima à sínfise mandibular curva-se medialmente.

Além disso, também foi observada em PF 667D uma característica peculiar, ausente em *Ophiodes*. A borda ventral do canal de Meckel, na região mediana do dentário, é ligeiramente dirigida para o interior do canal, mas não alcança a borda dorsal (Fig. 51). Apesar dessa região não estar completa no material estudado, pode-se observar, em vista ventral, que essa característica estava presente.

Dessa forma, as características levantadas sustentam a identificação do material como *Diploglossus*. Entretanto, não foi possível diferenciar as duas espécies analisadas desse gênero (*D. fasciatus* e *D. lessonae*) tendo como base apenas o dentário. A distribuição das duas únicas espécies presentes no Brasil, *D. fasciatus* e *D. lessonae*, é bastante disjunta, a primeira ocorrendo na costa sudeste do Brasil e no Acre, e a segunda ocorrendo apenas no Nordeste brasileiro (Peters & Donoso-Barros, 1970). Dessa forma, pode-se supor que o exemplar pertença, muito provavelmente, à espécie *D. fasciatus* devido a sua distribuição e semelhança com o material do abismo, porém essa identificação é feita somente provisoriamente.

“Lacertilia” indet.

Material de referência: uma vértebra caudal autotômica (PF 479), proveniente do Abismo Ponta de Flecha, Iporanga, SP; vértebras caudais (ST 3102.14, ST 3119.85), provenientes de Lapa do Santo, Matozinhos, MG; vértebras caudais (BL 3104.2, BL 3113.1), provenientes de Lapa das Boleiras, Matozinhos, MG; dentário (2579.20), proveniente de Lapa dos Bichos, Januária, MG.

AMPHISBAENIA GRAY, 1841
AMPHISBAENIDAE GRAY, 1825
Leposternon Wagler, 1824
Leposternon sp.

Material de referência: uma vértebra anterior, três vértebras do tronco (PF 1257), provenientes do Abismo Ponta de Flecha, Iporanga, SP.

Distribuição atual do gênero: O gênero *Leposternon* se estende ao longo da costa brasileira, do sul do Pará até Santa Catarina, seguindo pelo Mato Grosso, interior do Rio Grande do Sul, Bolívia, Paraguai e estados da região nordeste da Argentina. Parece haver um hiato na distribuição da espécie entre o Mato Grosso e os estados costeiros do Brasil (Gans, 1971).

Descrição

Vértebra (Fig. 52): Nos materiais preservados (Fig. 52), é possível notar certas características que permitem a distinção de diferentes regiões da coluna vertebral. Em uma das vértebras de maior porte, há uma quilha hemal bem desenvolvida (Fig. 52A), típica de uma vértebra da região anterior da coluna (posterior às vértebras com hipapófise). As outras duas vértebras de maior porte exibem alongamento similar à vértebra anterior e são típicas da região médio-anterior do tronco. A quarta vértebra é a menor e a mais alongada, com o centro visivelmente mais delgado, típica da região médio-posterior da coluna. Em vista anterior, não há zigósfeno. A pré-zigapófise é dirigida dorsalmente. O

processo pré-zigapofisal está quebrado. O canal neural tem formato triangular, é baixo e sua base é menor do que o diâmetro do cótilo. Esse é achatado dorsoventralmente. A sinapófise é um processo condilar bem destacado do centro e dirigido lateralmente. Em vista posterior, não há ziganthro. As facetas articulares pós-zigapofisais são dirigidas dorsalmente. Dorsal ao canal neural, nota-se uma projeção posterior do arco neural que segue o contorno dorsolateral do canal neural. Esse exibe formato arredondado e ligeiramente trilobado pela presença de um processo subneural muito desenvolvido e de duas cristas tênues longitudinais nos pedicelos do arco neural. O côndilo é extremamente achatado dorsoventralmente (característica menos acentuada na vértebra anterior). Em vista lateral, nota-se que a região posterior do arco neural é elevada dorsalmente. A espinha neural está preservada apenas em uma das vértebras do meio do tronco e na vértebra posterior. Na primeira, a espinha é baixa enquanto na segunda ela é, praticamente, inexistente. Na vértebra anterior, a margem subcentral é forte. Nas demais vértebras, a região ventral do corpo vertebral é completamente achatada e lisa. Em vista dorsal (Fig. 52B), as facetas articulares pré-zigapofisais são amplas e ligeiramente arredondadas. As pré-zigapófises e as pós-zigapófises são fortemente divergentes. Na borda posterior do arco neural, há uma projeção bastante saliente na vértebra anterior, que se torna menos acentuada e ligeiramente bifurcada na vértebra posterior (as únicas em que essa região está preservada). Em vista ventral, as facetas articulares pós-zigapofisais são amplas e irregulares. Na vértebra anterior, a quilha hemal é proeminente e o sulco subcentral é relativamente profundo

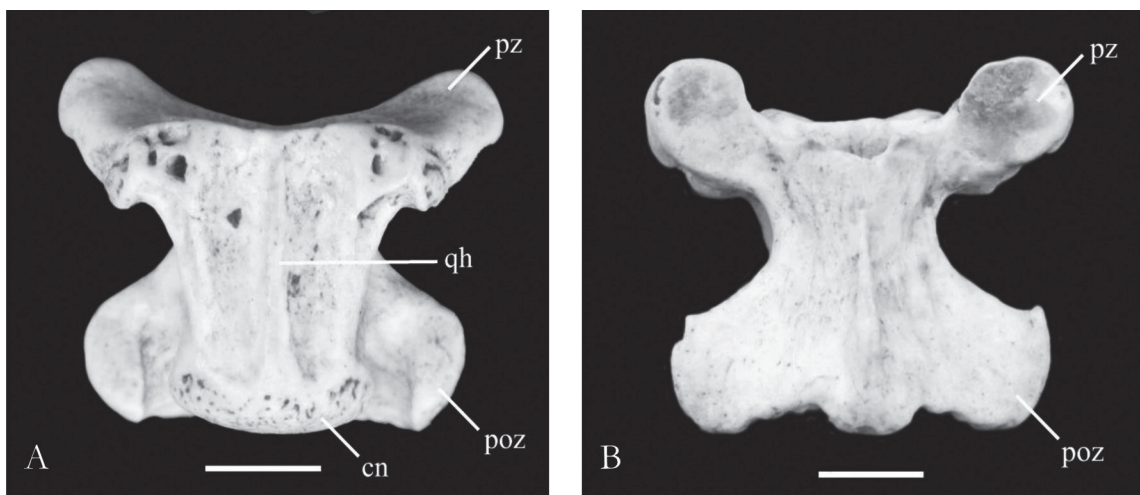


FIGURA 52: *Leposternon* sp. (PF 1257), Abismo Ponta de Flecha, Iporanga, SP. **A,** vértebra anterior, vista ventral. **B,** vértebra do tronco, vista dorsal. Barras de escala: 2 mm.

(Fig. 52A). Nas demais vértebras, a superfície ventral do corpo vertebral é completamente lisa. Há um par de forames subcentrais calibrosos.

Considerações e comparações

As comparações foram feitas apenas com dois gêneros de Amphisbaenidae, *Leposternon* e *Amphisbaena*. Entretanto, os materiais exibem um conjunto bastante robusto de características que permitiram sua alocação ao gênero *Leposternon*. Entre as duas espécies analisadas desse gênero, não foram observadas diferenças diagnósticas baseadas na análise apenas de vértebras. Abaixo, seguem as comparações entre os dois gêneros.

Uma característica observada foi o alongamento da vértebra posterior (de menor porte) relativo às demais vértebras do tronco, quando comparado a *Amphisbaena alba*. Esta característica já havia sido descrita por Hoffstetter & Gasc (1969: 276) para alguns gêneros da família Amphisbaenidae. Em *A. alba*, o formato do centro vertebral é semelhante em todas as vértebras anteriores, medianas e posteriores do tronco. Entretanto, em *A. fuliginosa*, *A. mertensi* e *A. vermicularis*, há uma tendência marcada ao alongamento das vértebras seguindo posteriormente na coluna vertebral. Além disso, a região da pré-zigapófise nos materiais do Abismo Ponta de Flecha é visivelmente mais robusta do que em *Amphisbaena*.

As facetas articulares pós-zigapofisais nas vértebras médio-anteriores do abismo são inclinadas dorsalmente em um ângulo menor do que 30° com relação à horizontal. Já em *Amphisbaena*, essas facetas são inclinadas dorsalmente de forma muito acentuada, em um ângulo maior do que 45°.

A espinha neural em *Amphisbaena* é, praticamente, inexistente em todas as vértebras do tronco e a pós-zigapófise é menos desenvolvida lateralmente em vista dorsal. Já em *Leposternon* (da mesma forma que no material PF 1257), a espinha neural é relativamente bem desenvolvida nas vértebras médio-anteriores e a pós-zigapófise é muito desenvolvida e divergente em vista dorsal.

Amphisbaenidae indet.

Material de referência: vértebra do tronco (PF 479), proveniente do Abismo Ponta de Flecha, Iporanga, SP; vértebra do tronco (ST 3119.61), coluna vertebral articulada (ST 3155.4), provenientes de Lapa do Santo, Matozinhos, MG.

DISCUSSÃO

Esse trabalho corresponde ao primeiro levantamento extensivo da fauna de Squamata de cavernas e de sítios arqueológicos no Brasil. Com base na análise anatômica comparativa de mais de 1530 peças cranianas e pós-cranianas provenientes de 14 localidades distribuídas pelas regiões Sudeste, Centro-Oeste e Nordeste do Brasil, foi possível identificar uma grande diversidade de Squamata preservada nos sítios do Pleistoceno Superior ao Holoceno (Apêndice 3). Em alguns casos, a identificação pôde ser estendida ao nível específico.

Todos os gêneros ou espécies identificados neste trabalho possuem representantes na fauna atual dos biomas em que as respectivas localidades estão inseridas. Seguramente, as assembléias estudadas não representam uma amostragem completa dos gêneros e/ou espécies do Quaternário Superior, especialmente nos sítios arqueológicos, em que há um viés causado pela atividade antrópica. Entretanto, há uma grande diversidade representada que nunca havia sido levantada para o Brasil até a presente data e esta diversidade não se distingue significativamente da diversidade conhecida atualmente para os biomas onde os sítios de amostragem se encontram. Embora não possamos avaliar de maneira exata se houve recomposição faunística da herpetofauna no Quaternário Superior, os dados aqui apresentados sugerem que não deve ter havido mudanças significativas na composição taxonômica da fauna de esquamados neste período.

Grande parte do material estudado, em especial de Serpentes, é composta por vértebras, que são uma das estruturas ósseas mais solidamente construídas nos organismos. As dificuldades envolvidas no estudo dessas estruturas são amplamente reconhecidas, devido à sua alta variabilidade morfológica, tanto entre os táxons quanto dentro dos mesmos, visto que os indivíduos variam tanto ontogeneticamente quanto topograficamente ao longo da coluna vertebral (LaDuke, 1991). Todavia, o presente trabalho, à semelhança de Auffenberg (1963) e LaDuke (1991), demonstrou que é possível realizar identificações bastante confiáveis, desde que haja o reconhecimento de escalas de variabilidade sutis e a disponibilidade de uma ampla coleção comparativa. Rage (1987: 51) faz uma afirmação bastante ilustrativa no caso da identificação das vértebras de serpentes fósseis: “*At first sight, the study of vertebrae is an uphill battle, the difficulty arising chiefly from the lack of an appropriate bibliography. However, when the student makes comparisons between fossil and recent vertebrae, he or she becomes aware that the difficulties are not insurmountable and that determinations are often easy*”. Apesar disto, um agravante no estudo de restos

TABELA 2: Lista dos sítios arqueológicos com suas respectivas datações radiocarbono e taxons de Squamata identificados neste trabalho.

Cavidade e Estado	Datação Radiocarbono	Táxons Encontrados
Grande Abismo de Santana do Riacho, Minas Gerais	de 10.000 anos A.P. até o presente	Boidae indet., <i>Tupinambis</i> sp., <i>Ameiva ameiva</i> , <i>Tropidurus</i> sp.
Lapa do Boquete, Minas Gerais	mais de 12.000 anos A.P. até 500 anos	<i>Epicrates cenchría</i> , <i>Boa constrictor</i> , Boinae indet., <i>Corallus</i> cf. <i>hortulanus</i> , <i>Crotalus durissus</i> , Crotalinae indet., <i>Bothrops</i> sp., Viperidae indet., Alethinophidia indet., <i>Tupinambis</i> sp., <i>Ameiva ameiva</i> , <i>Tropidurus</i> sp., cf. <i>Enyalius</i> , Teiidae indet., Iguania indet.
Lapa dos Bichos, Minas Gerais	mais de 11.000 anos A.P. até o presente	<i>Epicrates cenchría</i> , Boidae indet., Colubridae indet., <i>Tupinambis</i> sp., <i>Ameiva ameiva</i> , <i>Tropidurus</i> sp., "Lacertilia" indet.
Lapa das Boleiras, Minas Gerais	de 10.150 (\pm 130) anos A.P. até 960 (\pm 70)	<i>Boa constrictor</i> , <i>Epicrates cenchría</i> , Boinae indet., <i>Chironius</i> sp., <i>Helicops</i> gr. <i>leopardinus</i> , Colubroidea indet., Colubroides indet., <i>Ameiva ameiva</i> , <i>Tupinambis</i> sp., <i>Polychrus</i> sp., "Lacertilia" indet.
Gruta Cuvieri, Minas Gerais	de 9.500 (\pm 40) anos A.P. até 220 (\pm 40)	<i>Chironius</i> sp., <i>Pseustes</i> cf. <i>sulphureus</i> , Colubroidea indet., Alethinophidia indet., <i>Tropidurus</i> sp.
Lapa do Santo, Minas Gerais	de 8880 (\pm 50) anos A.P. até 960 (\pm 70)	<i>Boa constrictor</i> , <i>Epicrates cenchría</i> , Boinae indet., <i>Mastigodryas</i> cf. <i>bifossatus</i> , <i>Chironius</i> sp., Colubrinae indet., cf. <i>Philodryas</i> , Xenodontinae indet., Colubridae indet., <i>Bothrops</i> indet., <i>Crotalus durissus</i> , Crotalinae indet., Colubroidea indet., Colubroides indet., Alethinophidia indet., <i>Ameiva ameiva</i> , <i>Tupinambis</i> sp., Teiidae indet., <i>Tropidurus</i> sp., Iguania indet., "Lacertilia" indet., Amphisbaenidae indet.

TABELA 3: Táxons de Squamata presentes nas localidades arqueológicas estudadas com seus respectivos intervalos temporais determinados pelas datações radiocarbono.

Táxon	Limite inferior (anos a.P.)	Limite superior (anos a.P.)
<i>Epicrates cenchría</i>	2.000	9.000
<i>Boa constrictor</i>	500	12.000
<i>Corallus</i> cf. <i>hortulanus</i>	2.000	6.000
<i>Crotalus durissus</i>	2.000	6.000
<i>Bothrops</i> sp.	6.000	9.000
Boidae indet.	2.800	12.000
Viperidae indet.	500	6.000
Colubroides indet.	6.500	10.000
Alethinophidia indet.	500	2.000
<i>Tupinambis</i> sp.	150	10.000
<i>Ameiva ameiva</i>	500	12.000
<i>Tropidurus</i> sp.	150	12.000
Teiidae indet.	6.000	12.000
Iguania indet.	6.000	9.000
"Lacertilia" indet.	8.000	10.000

preservados em sítios arqueológicos e paleontológicos é que, em geral, estruturas anatômicas relevantes para uma caracterização taxonômica precisa (por exemplo, os vários processos nas vértebras) estão erodidas ou quebradas, dificultando ou mesmo impossibilitando a sua identificação. Devido a isto, muitos exemplares analisados foram alocados em categorias supragenéricas. Por outro lado, o presente estudo revelou uma série de características osteológicas diagnósticas úteis na identificação de gêneros e espécies de Squamata recentes, alguns tradicionalmente considerados de difícil distinção osteológica (Albino, 2005). Tal fato pode ser

evidenciado nos gêneros *Ameiva*, *Kentropyx* e *Cnemidophorus* para os quais foram identificadas características discretas no dentário capazes de diferenciá-los (o estreitamento anterior do canal de Meckel em *C. ocellifer*; os dentes posteriores sempre tricúspides nas espécies analisadas de *Kentropyx* e em *C. lemniscatus*).

Inferências paleoambientais

Estudos paleoambientais representam uma das abordagens mais interessantes das faunas de répteis fósseis. Apesar de escassos, estes estudos são de grande valia, já que os vertebrados de pequeno porte podem estabelecer diversas e refinadas associações ecológicas com seus habitats (Salles *et al.*, 1999). Os fósseis podem fornecer informações de duas formas distintas: primeiro, o modo de deposição dos fósseis pode ser controlado pelo clima; segundo, o suposto habitat e o modo de vida das espécies podem fornecer informações paleoambientais (Auler, 1999). Todos esses estudos devem ser seguidos de dados fornecidos por datações e acoplados a estudos estratigráficos das localidades no intuito de situar cronologicamente os materiais. Infelizmente, restos fósseis em cavernas brasileiras têm controles estratigráfico e tafonômico ainda muito pobres (Auler, 1999). Apenas as localidades de Minas Gerais apresentam datações, como foi descrito nas "Localidades Amostradas". Diversas tentativas de datação do material estudado não foram conclusivas. Foram enviadas para datação uma vértebra da *Eunectes* sp. proveniente da localidade Buraco do Japonês (MS) e costelas de *Eunectes murinus* de Lapa dos Brejões

(BA). Nenhuma das duas amostras forneceu resultados apreciáveis. No caso dos Squamata em particular, em que as peças são geralmente muito pequenas (portanto, com pouco colágeno) e aparecem geralmente desarticuladas e isoladas, torna-se muito difícil a datação individual. Assim, faz-se necessária a utilização de elementos de maior porte (como ossos de mamíferos) ou fragmentos de carvão, frutos e sementes (no caso de sítios arqueológicos) encontrados em associação no mesmo nível estratigráfico dos Squamata no intuito de obter uma datação, ao menos aproximada, para o material de interesse. Porém, como não houve controle estratigráfico na hora da coleta do material em muitos dos sítios estudados, torna-se impossível relacionar qualquer uma das peças estudadas a outros materiais e, portanto, a datação não é possível.

Apenas uma das localidades está atualmente inserida em um bioma de floresta tropical, o Abismo Ponta de Flecha (Mata Atlântica). Os demais sítios localizam-se hoje em ambientes mais secos, como o cerrado e a caatinga. Os gêneros e espécies coletados no abismo (*Diploglossus* cf. *fasciatus*, *Micrurus corallinus*, *Micrurus* sp., *Leposternon* sp.) não foram encontrados em nenhum dos outros 13 sítios. Da mesma forma, gêneros e/ou espécies muito comuns em ambientes abertos e mais secos, como *Ameiva ameiva*, *Tropidurus* sp., *Tupinambis* sp. e *Boa constrictor*, não estão representados na assembléia do Abismo Ponta de Flecha, apesar de estarem amplamente representados em outros sítios. Assim, pode-se supor que a vegetação de Mata Atlântica já está bem estabelecida como tal na região, pelo menos, desde o Pleistoceno Superior.

O caso específico dos sítios arqueológicos

Os sítios Grande Abismo de Santana do Riacho, Lapa do Santo, Lapa das Boleiras, Lapa do Boquete e Lapa dos Bichos são sítios arqueológicos. Os materiais coletados não são representativos da diversidade da fauna local de Squamata devido ao viés causado pela atividade antrópica seletiva. Há registros de peças com marcas de corte ou queimadas, o que são fortes indícios da utilização de espécies de Squamata na alimentação. As espécies mais representadas nos sítios são *Ameiva ameiva*, *Tupinambis* sp., *Tropidurus* sp., *Boa constrictor* e *Crotalus durissus*.

No caso dos exemplares de répteis encontrados nos sítios arqueológicos (ao todo, foram estudadas 550 peças nas cinco localidades arqueológicas de Minas Gerais), devem-se levar em conta outros fatores, todos obviamente relacionados com as atividades humanas como, por exemplo, os processos tafonômicos que modificaram e formaram as assembléias faunísticas; a influência dessa fauna na alimentação humana; se houve variação na composição dos táxons de Squamata entre os diferentes estratos de cada localidade (o que pode indicar algum tipo de sucessão faunística relacionada a mudanças climáticas) e qual o impacto das atividades humanas sobre a fauna de Squamata em uma dada região (Pregill *et al.*, 1994; Quintana & Mazzanti, 2001). Todavia, esses estudos devem sempre ser acompanhados de datações e de análises sobre o paleoambiente regional, no intuito de compreender os processos que levaram ao tipo de assembléia encontrada (por exemplo: Kipnis, 2002).

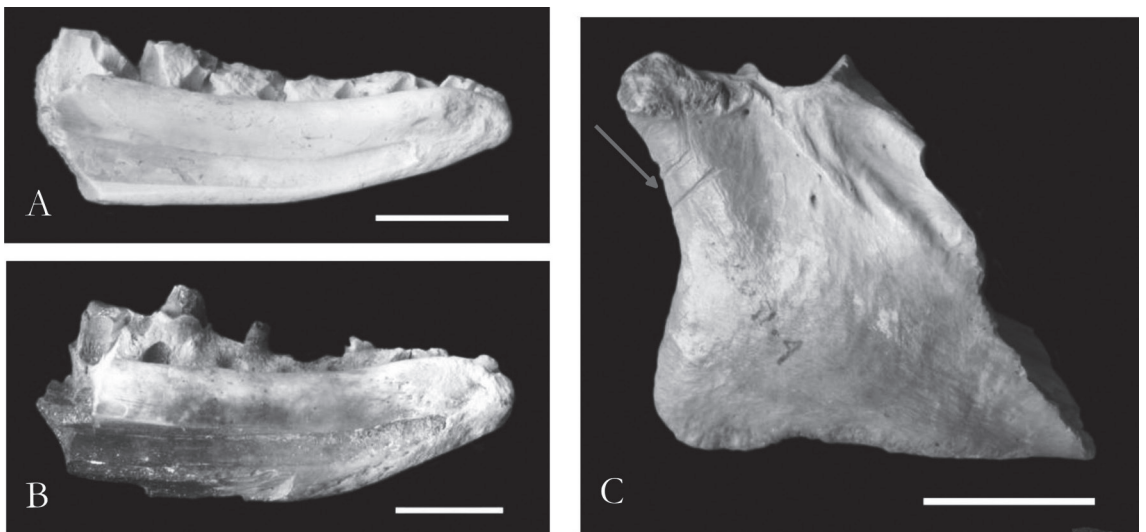


FIGURA 53: *Tupinambis* sp. A e B correspondem a dentários esquerdos queimados (4132.8 e 4297.5, respectivamente), provenientes de Lapa do Boquete, Januária, MG. Barras de escala: 5 mm. C corresponde a um fragmento posterior de mandíbula direita (2641.4), proveniente de Lapa dos Bichos, Januária, MG, com sinais de atividade humana (seta vermelha). Barra de escala: 10 mm.

Kipnis (2002) realizou um extenso trabalho com a fauna de vertebrados em três das localidades arqueológicas estudadas aqui: Lapa do Boquete, Lapa dos Bichos e Grande Abrigo Santana do Riacho. Seu estudo tinha como intuito examinar a hipótese de que, quando os primeiros caçadores-coletores do Pleistoceno Superior/Holoceno Inferior povoaram o leste do Brasil Central, alguns dos itens alimentares de alta energia (como os animais de grande porte) estavam extremamente escassos ou ausentes. Neste cenário, supõe-se que aquelas sociedades de forrageamento teriam empregado uma estratégia de coleta generalizada e de caça oportunística, com a inclusão de itens alimentares de baixa energia, como a fauna local de esquamados. Parte dos materiais de Squamata estudados por Kipnis (2002) foi reanalisada e descrita no presente trabalho (162 peças). A caracterização tafonômica dos sítios permitiu a Kipnis (2002) afirmar que a ação humana foi responsável pela deposição da imensa maioria de restos ósseos descobertos: a microfauna não foi encontrada na forma característica de pelotas de coruja, nem foram encontradas pelotas modernas nos sítios; não foram descobertos esqueletos completamente ou parcialmente articulados, que seriam esperados se os animais tivessem morrido naturalmente nos sítios; e sinais de carnívoros ou carniceiros, como perfurações ou marcas de mordidas, não foram encontrados em nenhum dos espécimes analisado. Kipnis (2002) focou suas discussões especialmente nos mamíferos, mas considerou também répteis (incluindo Squamata), anfíbios, aves e peixes em suas análises tafonômicas. Entretanto, o número de espécimes de Squamata analisados por ele (604 peças na Lapa do Boquete, 175 na Lapa dos Bichos e 32 no Grande Abrigo Santana do Riacho, perfazendo um total de 811 peças) foi muito superior ao estudado no presente trabalho. Isso porque grande parte dos exemplares, em especial os pós-cranianos de serpentes, não estava disponível para análise durante o desenvolvimento do presente trabalho. Apesar disso, os dados sobre a abundância geral de Squamata nos sítios pôde ser obtida em Kipnis (2002). Além do número de espécimes identificados (NISP)¹ ser bastante expressivo

(811), o número mínimo de indivíduos (MNI)² também é notável, em especial na Lapa do Boquete. Além do NISP e do MNI serem relativamente altos (quando comparados, inclusive, a índices de certos mamíferos dessas localidades), há indícios nos ossos de que representantes de Squamata eram utilizados como itens alimentares por humanos (Fig. 53), como marcas de instrumentos ou sinais de queimaduras. Esse é um dado notável, porque não há nenhum registro publicado de Squamata para sítios arqueológicos no Brasil até o momento.

Além desses materiais disponibilizados por Kipnis (2002), há registros de Squamata em Lapa do Santo e Lapa das Boleiras (388 peças), outras duas localidades arqueológicas extremamente importantes em Minas Gerais e que dispõem de datações confiáveis (Neves, *com. pess.*).

Todos os materiais provenientes das localidades arqueológicas estudadas por Kipnis (2002), as suas identificações, as respectivas quadras onde foram encontrados e as suas datações encontram-se listados no Apêndice 4. Essas listagens são extremamente importantes por corresponderem aos primeiros registros datados de Squamata para o Brasil. As datações disponíveis para cinco localidades estudadas junto com a fauna de Squamata identificada no presente estudo encontram-se resumidos na Tabela 2. Observa-se, pela análise dos dados disponíveis para as localidades arqueológicas datadas, que os registros mais antigos de Squamata nesses sítios datam de *ca.* 10.000 a 12.000 anos A.P., ou seja, no período que marca o fim do Pleistoceno e início do Holoceno (Tabela 3). Estes resultados representam o primeiro estudo específico da fauna de Squamata em sítios arqueológicos no Brasil.

1. Número de espécimes identificados (NISP) é um índice utilizado em análises tafonômicas que corresponde a todos os ossos que podem ser identificados como elementos esqueléticos e como táxons. Se os ossos não puderem ser identificados em nenhum nível, utiliza-se então o termo NUSP (número de espécimes não-identificados). Entretanto, o NISP não é considerado uma boa medida de abundância taxonômica por dois motivos principais: seu cálculo não considera diferenças nas partes ósseas das espécies (por exemplo, a idade, diferenças no tamanho); e é muito sensível a fragmentação (Kipnis, 2002).

2. Mínimo número de indivíduos (MNI) é um índice utilizado em análises tafonômicas que expressa melhor a abundância de espécies do que o NISP. Não há uma regra geral para o seu cálculo. Por exemplo, Pregill (1981) calculou o MNI apenas pela contagem dos elementos ósseos mais abundantes de um lado particular do indivíduo, ou direito ou esquerdo. Então, se na localidade estudada houver 12 dentários direitos e 9 dentários esquerdos de *Ameiva ameiva*, o MNI é, pelo menos, 12. Já Kipnis (2002) fez uma análise mais detalhada do MNI nas três localidades de Minas Gerais. Esse índice foi calculado para cada camada e para cada elemento ósseo (no caso de ossos longos fragmentados, as suas porções distais e proximais foram consideradas). Além disso, Kipnis (2002) levou em consideração outras duas variáveis para o cálculo do índice: a idade dos indivíduos, baseada na presença de epífises fusionadas e não fusionadas da mesma porção dos elementos ósseos (por exemplo, tíbia proximal, úmero distal); e diferenças de tamanho entre os elementos ósseos pertencentes a indivíduos já adultos (com as epífises fusionadas).

RESUMO

Este trabalho representa o primeiro levantamento extensivo da fauna de Squamata em cavernas e sítios arqueológicos brasileiros. Foram analisadas e descritas mais de 1530 peças cranianas e pós-cranianas de Squamata provenientes de 14 localidades brasileiras. No total, foram identificados 23 táxons aos níveis genérico e específico, a saber: *Eunectes murinus*, *Eunectes sp.*, *Boa constrictor*, *Corallus cf. hortulanus*, *Epicrates cenchria*, *Mastigodryas cf. bifossatus*, *Chironius sp.*, *Pseustes cf. sulphureus*, *Tantilla sp.*, *Helicops gr. leopardinus*, *cf. Philodryas*, *Bothrops sp.*, *Crotalus durissus*, *Micrurus corallinus*, *Micrurus sp.*, Ameiva ameiva, *Cnemidophorus ocellifer*, *Tupinambis sp.*, *cf. Enyalius*, *Polychrus sp.*, *Tropidurus sp.*, *Diploglossus cf. fasciatus* e *Leposternon sp.* São fornecidas descrições morfológicas detalhadas que englobam tanto elementos cranianos quanto pós-cranianos, estabelecendo uma série de características osteológicas diagnósticas a partir das peças anatômicas analisadas, que, embora muitas sejam sutis, poderão ser de grande utilidade para a identificação de gêneros e espécies de Squamata recentes. Além disso, os resultados obtidos para os sítios arqueológicos demonstram que representantes do clado eram utilizados como itens alimentares pelos seres humanos que viviam no Quaternário Superior do Brasil Central. Em algumas peças foram identificados sinais de queimaduras e marcas de corte. Esses resultados são notáveis, porque não há nenhum registro publicado de Squamata para sítios arqueológicos no Brasil até o momento.

PALAVRAS-CHAVE: Squamata; Quaternário; Anatomia; Sistemática.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos às seguintes pessoas: C. Cartelle (Pontifícia Universidade Católica de Minas Gerais), L. Anelli, T. Fairchild (Instituto de Geociências da USP), W. Neves (Instituto de Biociências da USP), A. Prous (Museu de História Natural da Universidade Federal de Minas Gerais), L. Salles (Museu Nacional do Rio de Janeiro) pelo empréstimo de material científico sob suas curadorias; A.B. de Carvalho pelas críticas e sugestões, auxílio na preparação dos fósseis, dos materiais diafanizados e na confecção das fotos; E. Mattos (Instituto de Biociências da USP) pela preparação do material osteológico a seco; C. Mello pelo auxílio com o material depositado na coleção de Herpetologia do Museu de Zoologia da USP. Somos especialmente agradecidos ao W. Neves e R. Kipnis

por terem disponibilizado as datações e os exemplares de Squamata coletados nas localidades arqueológicas. Este trabalho foi financiado pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo através do Programa BIOTA/FAPESP (no. 02/13602-4 para HZ). HZ beneficia de bolsa de Produtividade em Pesquisa autorgada pelo CNPq.

REFERÊNCIAS

- AB'SABER, A.N. 1977. Os domínios morfoclimáticos da América do Sul: Primeira Aproximação. *Geomorfologia*, São Paulo, 52:1-21.
- ALBINO, A.M. 1990. Las serpientes de São Jose de Itaboraí (edad Itaboraiense, Paleoceno Medio), Brasil. *Ameghiniana*, 27(3-4):337-342.
- ALBINO, A.M. 1996. The South American fossil Squamata (Reptilia: Lepidosauria). *Münchner Geowissenschaften Abhandlungen*, 30A:185-202.
- ALBINO, A.M. 2005. A Late Quaternary lizard assemblage from the southern Pampean Region of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25(1):185-191.
- ALMEIDA, F.F.M. 1964. Os fundamentos geológicos do relevo paulista. *Revista do Instituto Geográfico e Geológico*, São Paulo, 41:169-263.
- ALVAREZ, B.B.; TEDESCO, M.E. & PORCEL, E. 1987. Osteologia craneana de *Teius teyou* (Daudin, 1802), (Reptilia: Teiidae). *Cuadernos de Herpetología*, 3(2):7-31.
- AMARAL, A. 1929a. Estudos sobre os ophidios neotropicos. XX – Revisão do gênero *Phrynonax* Cope, 1862. *Memórias do Instituto Butantan*, 4:301-320.
- AMARAL, A. 1929b. Contribuição ao conhecimento dos ophidios do Brasil. IV. Lista remissiva dos ophidios do Brasil. *Memórias do Instituto Butantan*, 4:69-125.
- AUEN, E.L. & LANGEBARTEL, D.A. 1977. The cranial nerves of the colubrid snakes *Elaphe* and *Thamnophis*. *Journal of Morphology*, 154:205-222.
- AUFFENBERG, W. 1956. Additional records of Pleistocene lizards from Florida. *Quarterly Journal of the Florida Academy of Sciences*, 19(2-3):157-167.
- AUFFENBERG, W. 1963. The fossil snakes of Florida. *Tulane Studies in Zoology*, 10(3):131-216.
- AULER, A. & FARRANT, A.R. 1996. A brief introduction to karst and caves in Brazil. *Proceedings of the University of Bristol Speleological Society*, 2(3):187-200.
- AULER, A. 1999. *Karst evolution and paleoclimate in Eastern Brazil*. (Thesis PhD). University of Bristol.
- AULER, A.; RUBBIOLI, E. & BRANDI, R. 2001. *As grandes cavernas do Brasil*. Grupo Bambuí de Pesquisas Espeleológicas, Belo Horizonte, 228 p.
- AULER, A.S. & SMART, P.L. 1999. Toca da Boa Vista, Bahia: A maior caverna do Hemisfério Sul. In: Schobbenhaus, C.; Campos, D.A.; Queiroz, E.T.; Winge, M.; Berbert-Born, M. (Eds.), *Sítios geológicos e paleontológicos do Brasil*. Disponível em: <www.unb.br/ig/sigep/sitio019/sitio019>. Acesso em: abr/ 2006.
- AVILA-PIRES, T.C.S. 1995. Lizards of Brazilian Amazonia (Reptilia, Squamata). *Zoologische Verhandlungen*, 299:1-706.
- BARBERENA, M.C.; GOMES, N.M.B. & SANCHOTENE, L.M.P. 1970. Osteologia craniana de *Tupinambis teguixin* (Lacertilia, Teiidae). *Publicação Especial da Escola de Geologia*, UFRS, Porto Alegre, 21:1-32.

- BARROS-BARRETO, C.N.G.; BLASIS, P.A.D.; DIAS-NETO, C.M.; KARMANN, I.; LINO, C.F. & ROBRAHN, E.M. 1982. Abismo Ponta de Flecha: um projeto arqueológico, paleontológico e geológico no médio Ribeira de Iguape, São Paulo. *Revista de Pré-História*, 3(4):195-215.
- BARROS-BARRETO, C.N.G.B.; BLASIS, P.A.D.; DIAS-NETO, C.M.; KARMANN, I.; LINO, C.F.; ROBRAHN, E.M. & TATONI, J.E. 1981. *Paleontologia do Vale do Rio Ribeira de Iguape*. Exploração II – Paleontologia, Arqueologia e Geologia do Abismo Ponta de Flecha (SP-175), Iporanga, São Paulo. FAPESP (Proc. nº 81/0693-3), São Paulo, (Relatório final).
- BELL, C.J.; EVANS, S.E. & MAISANO, J.A. 2003. The skull of the gymnophthalmid lizard *Neusticurus ecleopus* (Reptilia: Squamata). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 139:283-304.
- BENTON, M.J. 1997. *Vertebrate Palaeontology*. 2ª ed. Chapman and Hall, London, 452 p.
- BERBERT-BORN, M. & KARMANN, I. 2000. Lapa dos Brejões: Vereda Romão Gramacho, Chapada Diamantina, Bahia. In: Schobbenhaus, C.; Campos, D.A.; Queiroz, E.T.; Winge, M.; Berbert-Born, M. (Eds.), *Sítios geológicos e paleontológicos do Brasil*. Disponível em: <www.unb.br/ig/sigep/sitio016/sitio016>. Acesso em: abr/2006.
- BONEIM, 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*, 20:233-240.
- BRIZUELA, S. & ALBINO, A. 2004. The earliest *Tupinambis* teiid from South America and its palaeoenvironmental significance. *Journal of Herpetology*, 38(1):113-119.
- CAMOLEZ, T. & ZAHER, H. 2004. A fauna quaternária de lagartos das cavernas Toca da Boa Vista e Lapa dos Brejões, Estado da Bahia. In: 4º Simpósio Brasileiro de Paleontologia de Vertebrados, Rio Claro. *Boletim de Resumos*, p. 11-12.
- CAMOLEZ, T.; ZAHER, H. & KIPNIS, R. 2005. A fauna de Squamata do Quaternário Superior encontrada em três sítios arqueológicos no Estado de Minas Gerais. In: 2º Congresso Latino-Americano de Paleontologia de Vertebrados, Rio de Janeiro. *Boletim de Resumos*, p. 64-65.
- CAMPBELL, J.A. & LAMAR, W.W. 1989. *The venomous reptiles of Latin America*. Cornell University Press, New York, 425 p.
- CAMPBELL, J.A. & LAMAR, W.W. 2004. *The venomous reptiles of the Western Hemisphere*. Cornell University Press, New York, v. 2, p. 539-547.
- CANDEIRO, C.R.A.; NAVA, W.; MARTINELLI, A.G.; FORASIEPI, A.M.; SCANFERLA, C.A. & MUZZOPAPPA, P. 2009. New lizard Record (Diapsida, Lepidosauria) from the Upper Cretaceous Adamantina Formation, Brazil. *Bulletin of Geosciences*, 84:573-576.
- CAPILLA, R. 1994. Um ofídio da Formação Tremembé, Bacia de Taubaté, SP. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 66(2):253.
- CARTELLE, C. & ABUHID, V.S. 1989. Novos espécimes brasileiros de *Smilodon populator* (Lund, 1842), Carnívora, Machirodontinae: morfologia e conclusões taxonômicas. In: 11º Congresso Brasileiro de Paleontologia, Curitiba. *Anais*, v. 1, p. 607-620.
- CARTELLE, C. & BOHÓRQUEZ, G.A. 1982. *Eremotherium laurillardii* Lund, 1842. Parte I. Determinação específica e dimorfismo sexual. *Iheringia*, Série Geologia, 7:45-63.
- CARTELLE, C. & BOHÓRQUEZ, G.A. 1985. *Pampatherium paulacoutoi*, uma nova espécie de tatu gigante da Bahia, Brasil (Edentata, Dasypodidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 2(4):229-254.
- CARTELLE, C. & DE IULIIS, G. 1995. *Eremotherium laurillardii*: the panamerican Late Pleistocene megatheriid sloth. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 15(4):830-841.
- CARTELLE, C. & HARTWIG, W.C. 1996. Macacos sul-americanos: ossos que são um verdadeiro tesouro. *Ciência Hoje*, 2(125):31-36.
- CARTELLE, C. 1983. Tesouro fóssil no sertão baiano. *Ciência Hoje*, 1(5):36-43.
- CARTELLE, C. 1999. Pleistocene mammals of the cerrado and caatinga of Brazil. In: Emsenberg, J.F.; Redford, K.H. (Eds.), *Mammals of the neotropics: the Central Neotropics – Equador, Peru, Bolívia, Brasil*. University of Chicago Press, Chicago and London, v. 3, p. 27-46.
- CARVALHO, A.B. 2001. Estudo taxonômico dos “lagartos” fósseis (Lepidosauria: Squamata) da Bacia de São José de Itaboraí (Paleoceno), Estado do Rio de Janeiro. (Dissertação de Mestrado). Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- CARVALHO, A.B.; ZAHER, H. & KELLNER, A.W.A. 2000. Preliminary occurrence of fossil Squamata (Reptilia; Lepidosauria) in Brazil – Lizards. In: 31º International Geological Congress. *Annals*, p. 96.
- COLLI, G.R. OLIVEIRA, L.E. 2006. *Guia de lagartos do Distrito Federal*. Disponível em: <www.unb.br/ib/zoo/grcolli/guia/guia>.
- COLLI, G.R.; PÉRES, A.K. & CUNHA, H.J. 1998. A new species of *Tupinambis* (Squamata: Teiidae) from Central Brazil, with analysis of morphological and genetic variation in the genus. *Herpetologica*, 54(4):477-492.
- COSTA, M.C.S. & DEIQUES, C.H. 2002. The ethmoidal region and cranial adaptation of the neotropical aquatic snake *Helicops infrataeniatus* Jan, 1865 (Serpentes, Colubridae). *Amphibia-Reptilia*, 23:84-91.
- COUTO, C.P. 1942. Um *Toxodon* no Pampeano do Rio Grande do Sul. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 14(2):137-142.
- COUTO, C.P. 1973. Edentados fósseis de São Paulo. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 45(2):261-275.
- COUTO, C.P. 1978. Mamíferos fósseis do Pleistoceno do Espírito Santo. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 50(3):365-379.
- COUTO, C.P. 1979. Fossil Pleistocene to sub-recent mammals from Northeastern Brazil. I – Edentata Megalonychidae. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 52(1):143-151.
- CRILEY, B.B. 1968. The cranial osteology of gerrhonotiform lizards. *The American Midland Naturalist*, 80(1):199-219.
- CUNHA, F.L.S. 1959. Mamíferos fósseis do Pleistoceno do Rio Grande do Sul. I – Ungulados. *Boletim do Departamento Nacional da Produção Mineral, Divisão de Geologia e Mineralogia*, 202:1-47.
- CUNHA, F.L.S. 1978. Mamíferos pleistocênicos de Santa Vitória do Palmar, RS. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 50(2):266.
- CZAPLEWSKI, N.J. & CARTELLE, C. 1998. Pleistocene bats from cave deposits in Bahia, Brazil. *Journal of Morphology*, 79:784-803.
- DAEE – DEPARTAMENTO DE ÁGUAS E ENERGIA ELÉTRICA (SÃO PAULO). 2004. *Dados hidrometeorológicos*: Posto Serra dos Motas (Município de Iporanga), período de 1972 a 2000. Sistema de Dados Hidrometeorológicos, DAEE, São Paulo.
- DE IULIIS, G. & CARTELLE, C. 1993. The medial carpal and metacarpal elements of *Eremotherium* and *Megatherium* (Xenarthra: Mammalia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 13(4):525-533.
- DEIQUES, C.H. & CECHIN, S.Z. 1990. O status de *Helicops carinicaudus* (Wied, 1825) (Serpentes: Colubridae). *Acta Biologica Leopoldensia*, 12:313-326.
- DENTON, R.K. & O'NEILL, R.C. 1995. *Prototeius stageri* gen. et sp. nov., a new teiid lizard from the Upper Cretaceous Marshalltown Formation of New Jersey, with a preliminary phylogenetic revision of the Teiidae. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 15(2):235-253.

- DIAS, E.J.R.; ROCHA, C.F.D. & VRCIBRADIC, D. 2002. New *Cnemidophorus* (Squamata: Teiidae) from Bahia State, Northeastern Brazil. *Copeia*, 2002(4):1070-1077.
- DIRKSEN, L. & BÖHME, W. 2005. Studies on anacondas III. A reappraisal of *Eunectes beniensis* Dirksen, 2002, from Bolivia, and a key to the species of the genus *Eunectes* Wagler, 1830 (Serpentes: Boidae). *Russian Journal of Herpetology*, 12(3):223-229.
- DIRKSEN, L. 2002. *Anakondas*. Natur und Tier Verlag (Münster), 190 p.
- DIXON, J.R.; WIEST JR., J.A. & CEI, J.M. 1993. Revision of the neotropical genus *Chironius* Fitzinger (Serpentes, Colubridae). *Bolletino del Museo Regionale di Scienze Naturali*, Torino, 13:1-279.
- EDMUND, A.G. 1960. Tooth replacement phenomena in the lower vertebrates. Royal Ontario Museum, Life Sciences Division, *Contributions*, 52:1-190.
- ESTES, R. & PRICE, L.I. 1970. Iguanid lizard from the Upper Cretaceous of Brazil. *Science*, 180:748-751.
- ESTES, R. & WILLIAMS, E.E. 1984. Ontogenetic variation in the molariform teeth in lizards. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 4(1):96-107.
- ESTES, R. 1983. Sauria terrestria, Amphisbaenia. In: Wellnhofer, P. (Ed.), *Handbuch der Paläoherpetologie*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 249 p.
- ESTES, R.; DE QUEIROZ, K. & GAUTHIER, J. 1988. Phylogenetic relationships within Squamata. In: Estes, R.; Pregill, G. (Eds.), *Phylogenetic relationships of the lizard families: essays commemorating Charles L. Camp*. Stanford University Press, Stanford, California, p. 119-281.
- ETHERIDGE, R. 1965a. Fossil lizards from Dominican Republic. *Quarterly Journal of the Florida Academy of Sciences*, 28(1):83-105.
- ETHERIDGE, R. 1965b. Pleistocene lizards from New Providence. *Quarterly Journal of the Florida Academy of Sciences*, 28(4):349-358.
- ETHERIDGE, R. 1970. *Tropidurus*. In: Peters, J.A.; Donoso-Barros, R. (Eds.), *Catalogue of the Neotropical Squamata*. Part II. Lizards and amphisbaenians. Smithsonian Institution Press, Washington D.C. and London, viii + 293 p.
- EVANS, S.E. & YABUMOTO, Y. 1998. A lizard from the Early Cretaceous Crato Formation, Araripe Basin, Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, 6:349-364.
- EVANS, S.E. 1993. Jurassic lizard assemblages. *Revue de Paléobiologie*, v. Spécial, 7:55-65.
- FERREIRA, V.L. 2001. *Revisão sistemática de Pseustes Fitzinger, 1843 (Serpentes, Colubrinae, Colubrini)*. (Tese de Doutorado). Faculdade de Biociências, Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul, Rio Grande do Sul.
- FITZGERALD, L.A.; COOK, J.A. & AQUINO, A.L. 1999. Molecular phylogenetics and conservation of *Tupinambis* (Sauria: Teiidae). *Copeia*, 1999(4):894-905.
- FRAZZETTA, T.H. 1959. Studies on the morphology and function of the skull in the Boidae (Serpentes). Part I. Cranial differences between *Python sebae* and *Epicrates cenchria*. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 119:453-472.
- FREITAS, M.A. 2003. *Serpentes Brasileiras*. Malha-de-Sapo Publicações e Consultoria Ambiental, Lauro de Freitas, 160 p.
- FROST, D.R. & ETHERIDGE, R. 1989. A phylogenetic analysis and taxonomy of iguanian lizards (Reptilia: Squamata). *Miscellaneous Publications, University of Kansas, Museum of Natural History*, 81:1-65.
- FROST, D.R.; ETHERIDGE, R.; JANIES, D. & TITUS, T.A. 2001a. Total evidence, sequence alignment, evolution of polychrotid lizards, and a reclassification of the Iguania (Squamata: Iguania). *American Museum Novitates*, 3343:1-38.
- FROST, D.R.; RODRIGUES, M.T.; GRANT, T. & TITUS, T.A. 2001b. Phylogenetics of the lizard genus *Tropidurus* (Squamata: Tropiduridae: Tropidurinae): direct optimization, descriptive efficiency, and sensitivity analysis of congruence between molecular data and morphology. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 21(3):352-371.
- GANS, C. & MONTERO, R. 1998. Two new fossil amphisbaenids (Reptilia: Squamata) from the Pleistocene of Lagoa Santa (Minas Gerais, Brazil). *Steenstrupia*, 24:9-22.
- GANS, C. 1971. Studies on amphisbaenians (Amphisbaenia, Reptilia). 4. A review of the amphisbaenid genus *Leposternon*. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 144(6):379-464.
- HARTWIG, W.C. & CARTELLE, C. 1996. A complete skeleton of the giant South American primate *Protopithecus*. *Nature*, 381:307-311.
- HENDERSON, R.W. 1997. A taxonomic review of the *Corallus hortulanus* complex of neotropical tree boas. *Caribbean Journal of Science*, 33(3-4):198-221.
- HENDERSON, R.W.; MICUCCI, T.W.P.; PUERTO, G. & BOURGEOIS, R.W. 1995. Ecological correlates and patterns in the distribution of Neotropical boines (Serpentes: Boidae): a preliminary assessment. *Herpetological Natural History*, 3(1):15-27.
- HOFFSTETTER, R. & GASC, J.P. 1969. Vertebrae and ribs of modern reptiles. In: Gans, C.; Bellairs, A. d'A.; Parsons, T.S. (Eds.), *Biology of the Reptilia*. London Academic Press, London, v. 1 (Morphology), p. 201-310.
- HOGUE, A.R. 1960-2. Posição sistemática de *Natrix sexcarinatus* Wagler, 1824 (Serpentes). *Memórias do Instituto Butantan*, 30:27-30.
- HSIOU, A.S. 2007. A new Teiidae species (Squamata, Scincomorpha) from the Late Pleistocene of Rio Grande do Sul State, Brazil. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 10:181-194.
- HUEK, K. & SEIBERT, P. 1972. Vegetationskarte von Südamerika. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- JACKSON, J.F. 1978. Differentiation in the genera *Enyalium* and *Strobilurus* (Iguanidae): implications for Pleistocene climatic changes in Eastern Brazil. *Arquivos de Zoologia*, São Paulo, 30(1):1-79.
- JOLLIE, M.T. 1960. The head skeleton of the lizard. *Acta Zoologica*, Stockholm, 41:1-64.
- KARFUNKEL, J.; NOCE, C.M. & KÖHLER, H.C. 1991. A geologia do Grande Abrigo de Santana do Riacho e vizinhanças, Serra do Cipó, Minas Gerais. *Arquivos do Museu de História Natural, Universidade Federal de Minas Gerais*, 12:33-41.
- KARMANN, I. 1983. Província espeleológica do Vale do Ribeira: aspectos cársticos e necessidade de sua preservação. *Simpósio sobre a ocupação do Vale do Ribeira*, São Paulo, v. 1, p. 34-37.
- KARMANN, I. 1994. *Evolução e dinâmica do sistema cárstico do Alto Vale do Ribeira de Iguaçu, sudeste do Estado de São Paulo*. (Tese de Doutorado). Instituto de Geociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- KEQIN, G. & 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.
- KIPNIS, R. 2002. *Foraging societies of Eastern Central Brazil: an evolutionary ecological study of subsistence strategies during the terminal Pleistocene and Early/Middle Holocene*. (Dissertation PhD). University of Michigan, Michigan.
- KLUGE, A. 1991. Boine snake phylogeny and research cycles. *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology*, University of Michigan, 178:1-58.
- KÖHLER, H.C.; MALTA, I.M. & KARFUNKEL, J. 1991. A geomorfologia da região do Grande Abrigo de Santana do Riacho. *Arquivos do Museu de História Natural, Universidade Federal de Minas Gerais*, 12:43-58.

- KRAUSE, L. 1978. Osteologia pós-craniana de *Tupinambis teguixin* (L., 1758) sensu Boulenger, 1885. Parte I: esqueleto axial (vértebras e costelas) (Lacertilia, Scincomorpha, Teiidae). *Revista Brasileira de Biologia*, 38(2):481-499.
- LADUKE, T.C. 1991. The fossil snakes of Pit 91, Rancho La Brea, California. Natural History Museum of Los Angeles County, *Contributions in Science*, 424(1-28).
- LEE, M.S.Y. & SCANLON, J.D. 2001. On the lower jaw and intramandibular septum in snakes and anguimorph lizards. *Copeia*, 2001(2):531-535.
- LEMA, T. 1994. Lista comentada dos répteis ocorrentes no Rio Grande do Sul, Brasil. *Comunicações do Museu de Ciência e Tecnologia da PUC do Rio Grande do Sul*, Série Zoologia, 7:41-150.
- LESSA, G.; CARTELLE, C.; FARIA, H.D. & GONÇALVES, P.R. 1998. Novos achados de mamíferos carnívoros do Pleistoceno Final: Holoceno em grutas calcárias do Estado da Bahia. *Acta Geologica Leopoldensia*, 21(46/47):157-169.
- LUND, M. 1840. Nouvelles recherches sur la faune fossile du Brésil. *Annales des Sciences Naturelles*, Zoologie, 2(13):310-319.
- MALTA, I.M. & KÖHLER, H.C. 1991. O cenário geográfico e geológico do Planalto de Lagoa Santa/MG. *Arquivos do Museu de História Natural*, Universidade Federal de Minas Gerais, 12:3-11.
- MANZANI, P.R. & ABE, A.S. 1997. A new species of *Tupinambis* Daudin, 1802 (Squamata, Teiidae) from Central Brazil. *Boletim do Museu Nacional*, Nova Série, Zoologia, 382:1-10.
- MANZANI, P.R. & ABE, A.S. 2002. A new species of *Tupinambis* Daudin, 1803 from Southeastern Brazil (Squamata, Teiidae). *Arquivos do Museu Nacional*, 60(4):295-302.
- MARQUES, O.A.V.; ETEROVIC, A. & SAZIMA, I. 2001. *Serpentes da Mata Atlântica*. Guia ilustrado para a Serra do Mar. Holos Editora, Ribeirão Preto.
- MARQUES, O.A.V.; MARTINS, M. & SANZIMA, I. 2002. A new insular species of pitviper from Brazil, with comments on evolutionary biology and conservation of the *Bothrops jararaca* group (Serpentes, Viperidae). *Herpetologica*, 58(3):303-312.
- MARTINS, M. 2001. *História natural das jararacas brasileiras*. Departamento de Ecologia, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- MARTINS, M. 2004. *Estudos em ecologia, evolução e conservação de jararacas*. (Livro-Docência). Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- MONTEIRO, L.R. 1996. Osteologia craniana de *Corallus caninus* (L., 1758) e *Corallus enydris* (L., 1758) (Serpentes – Boidae). *Naturalia*, São Paulo, 21:187-200.
- MOURA, M.T.T. 1997. *A evolução do sítio arqueológico Lapa do Boquete na paisagem cárstica do Vale do Rio Peruaçu*: Januária (MG). (Dissertação de Mestrado). Universidade de São Paulo, São Paulo.
- NUNES, P.M.S.; CAMOLEZ, T. & ZAHER, H. 2005. Evidências vertebrais de adaptação ao modo de vida aquático no gênero *Helicops* (Serpentes: Colubridae: Xenodontinae). In: 2º Congresso Brasileiro de Herpetologia, Belo Horizonte, *Resumos*. [1 CD-ROM].
- NYDAM, R.L. & CIFELLI, R.L. 2002. A new teiid lizard from the Cedar Mountain Formation (Albian-Cenomanian boundary) of Utah. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22(2):276-285.
- OELRICH, T.M. 1956. The anatomy of the head of *Ctenosaura pectinata*. *Miscellaneous Publications of the Museum of Zoology*, University of Michigan, 94:1-122.
- PALMER, A.N. 1991. Origin and morphology of limestones caves. *Geological Society of America Bulletin*, 103:1-21.
- PÉRES JR., A.K. & COLLI, G.R. 2004. The taxonomic status of *Tupinambis rufescens* e *T. duseni* (Squamata: Teiidae), with a redescription of the two species. *Occasional Papers Sam Noble Oklahoma Museum of Natural History*, 15:1-12.
- PÉRES, A.K. & COLLI, G.R. 2003. Teiid lizards of the genus *Tupinambis*: taxonomic notes, geographic review, and a key to the species. In: Péres, A.K. *Sistemática e conservação de lagartos do gênero Tupinambis (Squamata, Teiidae)*. (Tese de Doutorado). Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília, Brasília, f. 67-138.
- PETERS, J.A. & DONOSO-BARROS, R. 1970. *Catalogue of the Neotropical Squamata. Part II. Lizards and amphisbaenians*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. and London, viii + 293 p.
- PETERS, J.A. & OREJAS-MIRANDA, B. 1970. *Catalogue of the Neotropical Squamata. Part I. Snakes*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. and London, viii + 347 p.
- PILÓ, L.B. 1989. *A morfologia cárstica do baixo curso do Rio Peruaçu, Januária-Itacarambi, MG*. (Tese de Doutorado). Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte.
- PREGILL, G. 1981. Late Peistocene herpetofaunas from Puerto Rico. *Miscellaneous Publication*, University of Kansas, Museum of Natural History, 71:1-72.
- PREGILL, G.; STEADMAN, D.W. & WATTERS, D.R. 1994. Late Quaternary vertebrate faunas of the Lesser Antilles: historical components of Caribbean biogeography. *Bulletin of Carnegie Museum of Natural History*, 30:1-51.
- PRESCH, W. 1970. *The evolution of macroteiid lizards: an osteological interpretation*. (Dissertation PhD). University of Southern California, Los Angeles.
- PRESCH, W. 1973. A review of the tegus, lizard genus *Tupinambis* (Sauria, Teiidae) from South America. *Copeia*, 1973(4):740-746.
- PRESCH, W. 1974. A survey of the dentition of the macroteiid lizards (Teiidae: Lacertilia). *Herpetologica*, 30(4):344-349.
- PRICE, L.I. & CAMPOS, D.A. 1970. Fósseis pleistocênicos no município de Itaboraí, Estado do Rio de Janeiro. In: 24º Congresso Brasileiro de Geologia, Brasília. *Anais*, p. 355-358.
- PROUS, A.; JUNQUEIRA, P.A.; MALTA, I.M. & CHAUSSON, Y. 1991. Métodos de escavação, estratigrafia arqueológica e datações. *Arquivos do Museu de História Natural*, Universidade Federal de Minas Gerais, 12:67-83.
- QUINTANA, C. & MAZZANTI, D. SELECCIÓN Y APROVECHAMIENTO DE RECURSOS FAUNÍSTICOS. 2001. In: Mazzanti, D.; Quintana, C. (Eds), *Cueva Tixi: Cazadores y recolectores de las sierras de Tandilia Oriental*. 1. Geología, Paleontología y Zooarqueología. Publicación Especial 1 del Laboratorio de Arqueología: Universidad Nacional de Mar del Plata, p. 181-210.
- RAGE, J.C. 1987. Fossil history. In: Seigel, R.A.; Collins, J.T. & Novak, S.S. (Eds.), *Snakes ecology and evolutionary biology*. Macmillan Publishing Company, New York, p. 51-76.
- RAGE, J.C. 1998. Fossil snakes from the Paleocene of São José de Itaboraí, Brazil. Part I. Madtsoiidae, Aniliidae. *Palaeovertebrata*, 27(3-4):109-144.
- RAGE, J.C. 2001. Fossil snakes from the Paleocene of São José de Itaboraí, Brazil. Part II. Boidae. *Palaeovertebrata*, 30(3-4):111-150.
- REESE, A.M. 1923. The osteology of tegu, *Tupinambis nigropunctatus*. *Journal of Morphology*, 38(1):1-17.
- RIEPPPEL, O. & ZAHER, H. 2000. The intramandibular joint in Squamates, and the phylogenetic relationships of the fossil snake *Pachyrhachis problematicus* Haas. *Fieldiana Geology*, New Series, 43:1-69.
- RIEPPPEL, O. 1976. The homology of the Laterosphenoid bone in snakes. *Herpetologica*, 32:426-429.
- RIEPPPEL, O. 1977. Studies on the skull of the Henophidia (Reptilia: Serpentes). *Journal of Zoology*, London, 181: 145-173.

- RIEPEL, O. 1978. The evolution of the naso-frontal joint in snakes and its bearing on snake origins. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 186:185-208.
- RIEPEL, O. 1988. The classification of the Squamata. In: Benton, M.J. (Ed.), *The phylogeny and classification of the tetrapods*. The Systematics Association, Clarendon Press, Oxford, United Kingdom, v. 1 (amphibians, reptiles, birds), Special volume, nº 35A, p. 261-293.
- RIEPEL, O.; ZAHER, H.; TCHERNOV, E. & POLCYN, M.J. 2003. The anatomy and relationships of *Haasiophis terrasanctus*, a fossil snake with well-developed hind limbs from the Mid-Cretaceous of the Middle East. *Journal of Paleontology*, 77(3):536-558.
- RODRIGUES, M.T. 1987. Sistemática, ecologia e zoogeografia dos *Tropidurus* do grupo *torquatus* ao sul do Rio Amazonas (Sauria, Iguanidae). *Arquivos de Zoologia*, São Paulo, 31(3):105-230.
- RODRIGUES, M.T. 1988. Distribution of lizards of the genus *Tropidurus* in Brazil (Sauria, Iguanidae). In: Heyer, W.R.; Vanzolini, P.E. (Eds.), *Proceedings of a workshop on Neotropical distribution patterns*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, p. 305-315.
- RODRIGUES, M.T. 1996. Lizards, snakes and amphisbaenians from the Quaternary sand dunes of the middle Rio São Francisco, Bahia, Brazil. *Journal of Herpetology*, 30(4):513-523.
- RODRIGUES, M.T. 2000. A fauna de répteis e anfíbios das caatingas. In: Workshop Avaliação e Identificação de Ações Prioritárias para a Conservação, Utilização Sustentável e Repartição de Benefícios da Biodiversidade do Bioma Caatinga, 2000, Petrolina. Disponível em: <www.biodiversitas.org/caatinga/relatorios/repteis_anfibios.pdf>. Acesso em: jan./ 2006.
- ROSSMAN, D.A. 1970. *Helicops*. In: Peters, J.A.; Orejas-Miranda, B. (Eds.), *Catalogue of the Neotropical Squamata*. Part I. Snakes. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. and London, viii + 347 p.
- ROZE, J.A. 1996. *Coral snakes of the Americas: Biology, identification, and Venoms*. Krieger Publishing Company, Malabar, Florida, 328 p.
- RUBBIOLI, E.L. & AULER, A. 2001. Toca da Boa Vista rumo aos 100 km. *O Carste*, 13(2):128-129.
- RUBBIOLI, E.L. 2000. A história da exploração da maior caverna do Brasil: Toca da Boa Vista. *O Carste*, 12(3):103-116.
- RUBBIOLI, E.L. 2005. Quantos quilômetros tem a Toca da Boa Vista? *O Carste*, 17(4):140-145.
- SALLES, L.O.; CARVALHO, G.S.; WEKSLER, M.; SICURO, F.L.; ABREU, F.; CAMARDELLA, A.R.; GUEDES, P.G.; AVILLA, L.S.; ABRANTES, E.A.P.; SAHATE, V. & COSTA, I.S.A. 1999. Fauna de mamíferos do Quaternário de Serra da Mesa (Goiás, Brasil). *Publicações Avulsas do Museu Nacional*, Rio de Janeiro, 78:1-15.
- SCANFERLA, C.A. & NENDA, S.J. 2005. El registro más antiguo del género *Bothrops* (Serpentes, Viperidae), proveniente del Pleistoceno inferior a medio de Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 7:177-181.
- SILVA, V.X. 2000. *Revisão sistemática do complexo Bothrops neuwiedii (Serpentes, Viperidae, Crotalinae)*. (Tese de Doutorado). Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- STAFFORD, P.J. 1986. *Pythons and boas*. T.F.H. Publications. Inc. Ltd. 192 p.
- STUART, L.C. 1941. Studies of Neotropical Colubrinae. VII. A revision of the genus *Dryadophis* Stuart, 1939. *Miscellaneous Publications, University of Michigan*, Museum of Zoology, 49:1-115.
- SUGLIANO, G.S. 1999. *Revisão dos lagartos do complexo Ameiva ameiva (Squamata: Teiidae)*. (Tese de Doutorado). Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- THOMAS, R.A. & FERNANDES, R. 1996. The systematic status of *Platyinion lividum* Amaral, 1923 (Serpentes: Colubridae: Xenodontinae). *Herpetologica*, 52(2):271-275.
- THOMAS, R.A. 1976. *A revision of the South American colubrid snake genus Philodryas Wagler, 1830*. (Dissertation PhD). Texas University, Texas.
- TORRENTI, C. 1938. *A Gruta de Brejões*. Uma das maiores maravilhas do Estado da Bahia. Tipografia Naval.
- TORRES-CARVAJAL, O. 2003. Cranial osteology of the Andean lizard *Stenocercus guentheri* (Squamata: Tropiduridae) and its postembryonic development. *Journal of Morphology*, 255:94-113.
- TRAJANO, E. & FERRAREZZI, H. 1994. A fossil bear from Northeastern Brazil, with a phylogenetic analysis of the South American extinct Tremarctinae (Ursidae). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 14(4):552-561.
- VANZOLINI, P.E. 1974. Ecological and geographical distribution of lizards in Pernambuco, northeastern Brasil (Sauria). *Papéis Avulsos de Zoologia*, São Paulo, 28(4):61-90.
- VANZOLINI, P.E. 1976. On the lizards of a cerrado-caatinga contact: evolutionary and zoogeographical implications (Sauria). *Papéis Avulsos de Zoologia*, São Paulo, 29(16):111-119.
- VANZOLINI, P.E. 1988. Distributional patterns of South American lizards. In: Heyer, W.R.; Vanzolini, P.E. (Eds.), *Proceedings of a workshop on neotropical distribution patterns*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, p. 317-342.
- VANZOLINI, P.E.; RAMOS-COSTA, A.M.M. & VITT, L.J. 1980. *Répteis das Caatingas*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, 161 p.
- VIDAL, N. 1946. Contribuição ao conhecimento da Paleontologia do Nordeste brasileiro. Notícia sobre a descoberta de vertebrados pleistocênicos no município de Pesqueira, em Pernambuco. *Boletim do Museu Nacional*, Rio de Janeiro, 6:1-15.
- WILSON, L.D. 1987. A résumé of the colubrid snakes of the genus *Tantilla* of South America. Milwaukee Public Museum, *Contributions in Biology and Geology*, 68:1-35.
- ZAHER, H. & RIEPEL, O. 1999. Tooth implantation and replacement in squamates, with special reference to mosasaur lizards and snakes. *American Museum Novitates*, 3271:1-19.
- ZAHER, H.; GRAZZIOTTIN, F.G.; CADLE, J.; MURPHY, J.W.; MOURA-LEITE, J.C. DE & BONATTO, S. 2009. Molecular phylogeny of advanced snakes (serpentes, Caenophidia) with an emphasis on South American Xenodontines: a revised classification and descriptions of new taxa. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 49(11):115-153.
- ZAHER, H.; LANGER, M.C.; FARA, E.; CARVALHO, I.S. & ARRUDA, J.T. 2003. A mais antiga serpente (Anilioidea) brasileira: Cretáceo Superior do Grupo Bauru, General Salgado, SP. In: Reunião Anual da Sociedade Brasileira de Paleontologia (Paleo 2003), Núcleo São Paulo, Ribeirão Preto. *Boletim de Resumos*, p. 12.
- ZAHER, H.; SCROCCHI, G. & MASIERO, R. 2008. Rediscovery and redescription of the type of *Philodryas laticeps* Werner, 1900 and the taxonomic status of *P. oligolepis* Gomes, 1921 (Serpentes, Colubridae). *Zootaxa*, 1940:25-40.

Recebido em: 30.11.2009

Aceito em: 07.06.2010

Impresso em: 30.06.2010

APÊNDICE 1

Espécimes examinados

SERPENTES – **Aniliidae:** *Anilius scytale*: MZUSP 14572, MZUSP 14573, MZUSP 14574. **Boidae:** *Boa constrictor*: MZUSP 2040, MZUSP 2553, MZUSP 2737, MZUSP 2738, MZUSP 2739, MZUSP 13843, MZUSP 13854, MZUSP 13885, MZUSP 14135, MZUSP 14133, IB 10769, IB 15219. *Corallus caninus*: IB 2201, IB 2202?. *Corallus hortulanus*: MZUSP 13050, MZUSP 13853, MZUSP 13855, MZUSP 14128, MZUSP 14129, IB 9828. *Epicrates cenchria*: MZUSP 13888, IB 14257, IB 14624, IB 23052, IB 49335, IB 52174. *Eunectes deschauenseei*: IB 14619, IB 17642, IB 18087, MPEG 18019. *Eunectes murinus*: MZUSP 2501, IB 13906, IB 15204, IB 19795, IB 20507, MPEG 16443. *Eunectes notaeus*: MZUSP 8303, IB 7540, IB 17014. **Viperidae:** *Bothrops alternata*: MZUSP 3185, MZUSP 5702, MZUSP 5880, MZUSP 13990. *Bothrops insularis*: IB 13991. *Bothrops itapetiningae*: IB 7426. *Bothrops jararaca*: MZUSP 14132. *Bothrops jararacussu*: MZUSP 1451, MZUSP 3189, MZUSP 14002, MZUSP 14007. *Bothrops moojeni*: MZUSP 13053, MZUSP 13651, MZUSP 13652, MZUSP 13653, MZUSP 14005, MZUSP 14006. *Bothrops neuwiedi matogrossensis*: IB 18691. *Crotalus durissus*: MZUSP 3191, MZUSP 9664, MZUSP 13654, MZUSP 14003, MZUSP 14130, MZUSP 14131. *Lachesis muta*: IB 23601. **Elapidae:** *Micrurus corallinus*: MZUSP 13986, MZUSP 5878. *Micrurus decoratus*: MZUSP 14371. *Micrurus frontalis*: MZUSP 14016, IB 5796. *Micrurus ibiboboca*: MZUSP 6901, MZUSP 13262. *Micrurus lemniscatus*: MZUSP 520, MZUSP 3542, IB 7708, IB 10382. **Dipsadidae, incertae sedis:** *Xenopholis undulatus*: MZUSP 13988. **Dipsadidae, Dipsadinae:** *Atractus pantostictus*: MZUSP 13994. *Dipsas albifrons*: IB 55147. *Dipsas catesbyi*: IB 49321. *Dipsas incerta*: IB 55952. *Dipsas indica*: IB 40137. *Imantodes cenchoa*: MZUSP 409, MZUSP 13029. *Leptodeira annulata*: MZUSP 13259. *Sibynomorphus mikanii*: MZUSP 2813, MZUSP 13971, MZUSP 13973. *Sibynomorphus neuwiedi*: MZUSP 13972. **Dipsadidae, Xenodontinae:** *Apostolepis assimilis*: MZUSP 13980, MZUSP 13981. *Boiruna sertaneja*: MZUSP 6633, MZUSP 7031, MZUSP 7033. *Echianthera melanostigma*: MZUSP 3981. *Echianthera occipitalis*: MZUSP 13055. *Echianthera persimilis*: MZUSP 13904. *Echianthera undulata*: MZUSP 4506. *Elapomorphus quinquilineatus*: IB 54516. *Erythrolamprus aesculapii*: MZUSP 10080. *Erythrolamprus miliaris*: MZUSP 5879, MZUSP 13977, MZUSP 14011, MZUSP 14137. *Erythrolamprus poecilogyrus*: MZUSP 6527, MZUSP 13032, MZUSP 13040, MZUSP 13043, MZUSP 13144, MZUSP 13979. *Erythrolamprus reginae*: MZUSP 13996, MZUSP 13054. *Erythrolamprus typhlus*: MZUSP 821. *Erythrolamprus viridis*: MZUSP 3450. *Helicops angulatus*: MZUSP 14234. *Helicops carinicaudus*: IB 23142. *Helicops hagnanni*: MZUSP 5092. *Helicops pastazae*: MZUSP 14108. *Helicops polylepis*: IB 52074. *Hydrodynastes gigas*: MZUSP 5698. *Hydrops martii*: IB 56498. *Oxyrhopus clathratus*: MZUSP 14010. *Oxyrhopus guibei*: MZUSP 13891, MZUSP 13984, MZUSP 13985. *Oxyrhopus petola*: MZUSP 4726. *Oxyrhopus rhombifer*: MZUSP 13031. *Oxyrhopus trigeminus*: MZUSP 3187, MZUSP 13041, MZUSP 14012. *Phalotris mertensi*: MZUSP 14456. *Philodryas nattereri*: MZUSP 13039. *Philodryas olfersii*: MZUSP 13036, MZUSP 13099, MZUSP 13890. *Philodryas patagoniensis*: MZUSP 14018, MZUSP 14423. *Phimophis guerini*: MZUSP 13035, MZUSP 13049, MZUSP 13051. *Pseudoeryx plicatilis*: IB 3186, IB 25396, IB 51924. *Thamnodynastes hypoconia*: MZUSP 13995, MZUSP 14009. *Thamnodynastes strigatus*: MZUSP 4577, MZUSP 4758, MZUSP 5882, MZUSP 13970, MZUSP 14015, MZUSP 14017. *Tomodon dorsatus*: MZUSP 1782, MZUSP 13097, MZUSP 13892, MZUSP 13969, MZUSP 13976. *Xenodon merremi*: MZUSP 13107, MZUSP 13998, MZUSP 13999, MZUSP 14001, MZUSP 14138. *Xenodon neuwiedi*: MZUSP 5877, MZUSP 13098, MZUSP 13889, MZUSP 14014. *Xenodon rabdocephalus*: IB 48104. *Xenodon severus*: IB 33382. **Colubridae:** *Chironius bicarinatus*: MZUSP 13859, MZUSP 13860. *Chironius exoletus*: MZUSP 13047, IB 3076, IB 32703. *Chironius flavolineatus*: MZUSP 13844, MZUSP 13846, IB 32459. *Chironius laevicollis*: IB 1236. *Chironius quadricarinatus*: MZUSP 13034, IB 3273. *Drymarchon corais*: MZUSP 14587, MZUSP 14588, MZUSP 10832, IB 3583. *Drymoluber brazili*: IB 8268, IB 23462. *Leptophis ahaetulla*: MZUSP 13030, MZUSP 13058, IB 54053, IB 54056. *Mastigodryas bifossatus*: MZUSP 13847. *Mastigodryas boddaerti*: MZUSP 13052. *Oxybelis aeneus*: MZUSP 13028, MZUSP 13042, MZUSP 13044, MZUSP 13848, MZUSP 13880. *Oxybelis fulgidus*: IB 46125. *Pseustes sulphureus*: IB 41251, IB 46621. *Simophis rhinostoma*: MZUSP 13857, MZUSP 13858. *Spilotes pullatus*: MZUSP 13845, MZUSP 13856, IB 4955. *Tantilla melanocephala*: MZUSP 13160.

“LACERTILIA” – **Anguidae:** *Diploglossus fasciatus*: MZUSP 77008, MZUSP 4300. *Diploglossus lessonae*: MZUSP 4292. *Ophiodes striatus*: MZUSP 2641, MZUSP 79690, MZUSP 88201. **Gekkonidae:** *Bogertia*

lutzae: MZUSP 56535. *Briba braziliana*: MZUSP 92134. *Gymnodactylus geckoides*: MZUSP 49751, MZUSP 49752. *Hemidactylus mabouia*: MZUSP 11331, MZUSP 11332. *Lygodactylus klugei*: MZUSP 47894, MZUSP 47895. *Phyllopezus pollicaris*: MZUSP 90768, MZUSP 90769, MZUSP 92136, MZUSP 92142. **Gymnophthalmidae**: *Calyptommatius leiolepis*: MZUSP 92144. *Cercosaura ocellata*: MZUSP 79556, MZUSP 92007, MZUSP 92045, MZUSP 92046. *Cercosaura schreibersii*: MZUSP 92039, MZUSP 92042, MZUSP 92055. *Colobosaura modesta*: MZUSP 90799, MZUSP 90800, MZUSP 90801. *Iphisa elegans*: MZUSP 82656. *Micrablepharus atticolus*: MZUSP 92044, MZUSP 92060, MZUSP 92061. *Micrablepharus maximiliani*: MZUSP 90289, MZUSP 92038, MZUSP 92048, MZUSP 92050, MZUSP 92064. *Procellosaurinus* sp.: MZUSP 92153. **Hoplocercidae**: *Hoplocercus spinosus*: MZUSP 91995, MZUSP 92001, MZUSP 92006, MZUSP 92020, MZUSP 92028, MZUSP 92847, MZUSP 90284. *Morunasaurus* sp.: MZUSP 94715. **Iguanidae**: *Iguana iguana*: MZUSP 92132, MZUSP 92871, MZUSP 92874, MZUSP 92875, MZUSP 92876. **Leiosauridae**: *Enyalius bilineatus*: MZUSP 43021. *Enyalius brasiliensis*: MZUSP 43046. *Enyalius iheringii*: MZUSP 43024. *Enyalius pictus*: MZUSP 8826, MZUSP 42686. **Polychrotidae**: *Norops meridionalis*: MZUSP 92036, MZUSP 92037, MZUSP 92052, MZUSP 92053, MZUSP 92059, MZUSP 91260, MZUSP 91261. *Polychrus acuti-rostris*: MZUSP 91993, MZUSP 92000, MZUSP 92008, MZUSP 92013, MZUSP 92019, MZUSP 92025. *Polychrus marmoratus*: MZUSP 411, MZUSP 9947, MZUSP 11473. **Scincidae**: *Mabuya bistrata*: MZUSP 92002, MZUSP 92014, MZUSP 92133. *Mabuya frenata*: MZUSP 92003, MZUSP 92017, MZUSP 92043, MZUSP 92051, MZUSP 92063. *Mabuya guaporicola*: MZUSP 92011, MZUSP 92056. **Teiidae**: *Ameiva ameiva*: MZUSP 81126, MZUSP 90286, MZUSP 90287, MZUSP 90288, MZUSP 91996, MZUSP 91998, MZUSP 92004, MZUSP 92076, MZUSP 92077, MZUSP 92078, MZUSP 92079, MZUSP 92147, MZUSP 92148. *Cnemidophorus ocellifer*: MZUSP 22320, MZUSP 22341, MZUSP 90641, MZUSP 90642, MZUSP 90643, MZUSP 92137, MZUSP 92141. *Cnemidophorus lemniscatus*: MZUSP 34029, MZUSP 34035, MZUSP 34053. *Crocodilurus amazonicus*: MZUSP 8526, MZUSP 12624, MZUSP 92090, MZUSP 92074. *Dracaena guianensis*: MZUSP 40082. *Dracaena paraguayensis*: MZUSP 62849. *Kentropyx calcarata*: MZUSP 81562, MZUSP 81580, MZUSP 82978. *Kentropyx vanzoi*: MZUSP 64579, MZUSP 64580. *Tupinambis duseni*: MZUSP 92131. *Tupinambis merianae*: MZUSP 84998, MZUSP 85000, MZUSP 91508, MZUSP 92093. *Tupinambis quadrilineatus*: MZUSP 84921, MZUSP 84928. *Tupinambis rufescens*: MZUSP 93082, MZUSP 93083, MZUSP 93084. *Tupinambis teguixin*: MZUSP 92149, MZUSP 92087. *Tupinambis* sp.: MZUSP 43042. **Tropiduridae**: *Eurolophosaurus amathites*: MZUSP 72018, MZUSP 78623, MZUSP 78625, MZUSP 78626, MZUSP 78627, MZUSP 78628. *Eurolophosaurus divaricatus*: MZUSP 78634, MZUSP 78637, MZUSP 78643, MZUSP 78644, MZUSP 78645, MZUSP 92072, MZUSP 92071. *Eurolophosaurus nanuzae*: MZUSP 75100, MZUSP 78663. *Stenocercus caducus*: MZUSP 92012, MZUSP 92030, MZUSP 92040. *Tropidurus cocorobensis*: MZUSP 65787, MZUSP 78631, MZUSP 78632. *Tropidurus erythrocephalus*: MZUSP 78646, MZUSP 78647, MZUSP 78648, MZUSP 78649. *Tropidurus hispidus*: MZUSP 30487, MZUSP 30490, MZUSP 92135, MZUSP 92143, MZUSP 92146. *Tropidurus hygomi*: MZUSP 69939, MZUSP 69945. *Tropidurus itambere*: MZUSP 439. *Tropidurus montanus*: MZUSP 54924, MZUSP 75000, MZUSP 78695. *Tropidurus mucujensis*: MZUSP 66212, MZUSP 78661, MZUSP 78662. *Tropidurus oreadicus*: MZUSP 90444, MZUSP 90445, MZUSP 90446. *Tropidurus pinima*: MZUSP 71999, MZUSP 72000, MZUSP 92139, MZUSP 92140, MZUSP 92145. *Tropidurus psammonastes*: MZUSP 72342, MZUSP 78655, MZUSP 78673. *Tropidurus semitaeniatus*: MZUSP 78674, MZUSP 78675, MZUSP 78676, MZUSP 78677, MZUSP 90285, MZUSP 90758, MZUSP 92154, MZUSP 92156, MZUSP 92159. *Tropidurus spinulosus*: MZUSP 91999, MZUSP 92016, MZUSP 92021, MZUSP 92023, MZUSP 92026. *Tropidurus torquatus*: MZUSP 92005, MZUSP 92010, MZUSP 92015, MZUSP 92018, MZUSP 92022. *Uranoscodon superciliosus*: MZUSP 78702.

AMPHISBAENIA – **Amphisbaenidae**: *Amphisbaena alba*: MZUSP 92070, MZUSP 83613, MZUSP 83614, MZUSP 83615, MZUSP 83616, MZUSP 83617, MZUSP 92031, MZUSP 92032, MZUSP 92033, MZUSP 92151, MZUSP 92080, MZUSP 83460. *Amphisbaena anaemariae*: MZUSP 83416. *Amphisbaena fuliginosa*: MZUSP 92034, MZUSP 92035, MZUSP 83400. *Amphisbaena infraorbitale*: MZUSP 85248. *Amphisbaena vermicularis*: MZUSP 86925. *Leposternon infraorbitale*: MZUSP 85299, MZUSP 85300, MZUSP 85302, MZUSP 85304, MZUSP 85305, MZUSP 85306. *Leposternon microcephalum*: MZUSP 6395.

APÊNDICE 2

Abreviações Osteológicas

AN: angular	ms: margem subcentral
ART: articular	mcor: mesocoracóide
as: alvéolo de substituição	mtcor: metacoracóide
ch: região de articulação do osso chevron	pa: processo angular
ci: constrição interzigapofisal	pal: processo anterior labial
cm: crista medial	pali: processo anterior lingual
cM: canal de Meckel	pam: processo ântero-medial
cn: côndilo	pan: processo ântero-lateral
cne: canal neural	par: parapófise
co: cótilo	PART: pré-articular
coc: côndilo cefálico	pc: processo coanal
colf: canal olfativo	pcor: procoracóide
com: côndilo mandibular	pd: processo dorsal
cp: crista posterior	pe: processo ectopterigóide
cpart: crista pré-articular	pf: processo frontal
csag: crista sagital	plac: processo lacrimal
csl: crista semilunar	plat: processo maxilar lateral
cso: crista supraorbital	ple: pleurapófise
ct: crista timpânica	pm: processo maxilar
D: dentário	pmed: processo maxilar medial
di: diapófise	pn: processo nasal
ee: entalhe esquamosal	poz: pós-zigapófise
eep: espinha epizigapofisal	pp: processo palatino
en: espinha neural	ppa: processo parapofisal
faia: forame alveolar inferior anterior	ppl: processo posterior lingual
fap: forame alveolar posterior	ppt: processo pterigóide
fg: fossa glenóide	ppz: processo pré-zigapofisal
fl: forame labial	pr: processo retroarticular
flat: forame lateral	ps: processo supraorbital
fm: fossa mandibular	pst: processo supratemporal
fma: forame milohióide anterior	pt: processo transversal
fmp: forame milohióide posterior	pte: processo temporal
fp: fossa parietal	pz: pré-zigapófise
fpa: forame proótico anterior	qh: quilha hemal
fpc: forame paracotilar	rpal: ramo palatino
fpf: forame pré-frontal	rqua: ramo quadrado
fpp: forame proótico posterior	si: septo intramandibular
fscor: forame supra-coracóideo	sin: sinapófise
fsua: forame surangular anterior	SU: surangular
he: hemapófise	VII: abertura para a passagem do ramo hiomandibular do nervo facial (VII)
hi: hipapófise	zg: ziganthro
li: linfapófise	zs: zigósfero
ltf: laterosfenóide	
ml: margo lateralis	

APÊNDICE 3

Lista indicando os táxons encontrados nas 14 localidades brasileiras estudadas.

Squamata		
Serpentes		
Boidae		
Boinae	<i>Eunectes murinus</i>	Lapa dos Brejões
	<i>Eunectes</i> sp.	Buraco do Japonês
	<i>Boa constrictor</i>	Caverna Carneiro, Lapa dos Brejões, Lapa do Santo, Lapa das Boleiras, Lapa do Boquete
	<i>Corallus</i> cf. <i>hortulanus</i>	Caverna Carneiro, Lapa do Boquete
	<i>Epicrates cenchria</i>	Lapa do Santo, Lapa das Boleiras, Lapa do Boquete, Lapa dos Bichos
	Boinae indet.	Lapa do Santo, Lapa das Boleiras, Lapa do Boquete, Lapa dos Bichos
Viperidae		
Crotalinae	<i>Bothrops</i> sp.	Caverna Carneiro, Lapa do Santo, Lapa do Boquete
	<i>Crotalus durissus</i>	Lapa dos Brejões, Lapa do Santo
	Crotalinae indet.	Abismo Ponta de Flecha, Lapa do Santo
Elapidae		
	<i>Micrurus corallinus</i>	Abismo Ponta de Flecha
	<i>Micrurus</i> sp.	Abismo Ponta de Flecha
Colubridae		
	<i>Mastigodryas</i> cf. <i>bifossatus</i>	Caverna Carneiro, Lapa dos Brejões, Lapa do Santo
	<i>Chironius</i> sp.	Gruta Cuvieri, Lapa do Santo, Lapa das Boleiras
	<i>Pseustes</i> cf. <i>sulphureus</i>	Gruta Cuvieri
	<i>Tantilla</i> sp.	Abismo Ponta de Flecha
	Colubrinae indet.	Abismo Ponta de Flecha, Lapa do Santo
Dipsadidae		
Xenodontinae	Hydropsini	
	<i>Helicops</i> gr. <i>leopardinus</i>	Lapa das Boleiras
	Pseudoboini indet.	Abismo Ponta de Flecha, Caverna Nossa Senhora Aparecida
	Philodryadini cf. <i>Philodryas</i>	Lapa do Santo
	Xenodontinae indet.	Abismo Ponta de Flecha, Lapa do Santo
Dipsadinae	Dipsadinae indet.	Caverna Nossa Senhora Aparecida
	Colubroidea indet.	Abismo Ponta de Flecha, Caverna Nossa Senhora Aparecida, Gruta Cuvieri, Lapa do Santo, Lapa das Boleiras, Lapa do Boquete
“Lacertilia”		
Teiidae		
Teiinae	<i>Ameiva ameiva</i>	Caverna Carneiro, Caverna Igrejinha, Toca da Boa Vista, Lapa dos Brejões, Toca das Onças, Lapa do Santo, Lapa das Boleiras, Grande Abrigo Santana do Riacho, Lapa do Boquete, Lapa dos Bichos

Tupinambinae	<i>Cnemidophorus ocellifer</i>	Toca da Boa Vista, Lapa dos Brejões
	<i>Tupinambis</i> sp.	Caverna Carneiro, Lapa dos Brejões, Toca das Onças, Lapa do Santo, Lapa das Boleiras, Grande Abrigo Santana do Riacho, Lapa do Boquete, Lapa dos Bichos
	Teiidae indet.	Caverna Carneiro, Caverna Igrejinha, Toca da Boa Vista, Lapa dos Brejões, Lapa do Santo, Lapa do Boquete
Leiosauridae		
Enyaliinae	cf. <i>Enyalius</i>	Lapa do Boquete
Polychrotidae		
	<i>Polychrus</i> sp.	Lapa dos Brejões, Lapa das Boleiras
Tropiduridae		
	<i>Tropidurus</i> sp.	Toca da Boa Vista, Lapa dos Brejões, Toca das Onças, Gruta Cuvieri, Grande Abrigo Santana do Riacho, Lapa do Boquete, Lapa dos Bichos
Anguidae		
Diploglossinae	<i>Diploglossus</i> cf. <i>fasciatus</i>	Abismo Ponta de Flecha
Amphisbaenia		
Amphisbaenidae	<i>Leposternon</i> sp.	Abismo Ponta de Flecha
	Amphisbaenidae indet.	Abismo Ponta de Flecha, Lapa do Santo

APÊNDICE 4

Lista dos materiais provenientes das localidades arqueológicas estudadas por Kipnis (2002)

Lista dos materiais de Lapa do Boquete (Januária, MG) estudados no presente trabalho (Kipnis, *com. pess.*).
A sigla "A.P." corresponde a "Antes do Presente".

UFMG	Peça	Tipo	Família	Espécie	Quadra	Datação (anos A.P.)
1361	1	dentário direito	Teiidae	<i>Tupinambis</i> sp.	L10	ca. 500 - ca. 2.000
1369	1	maxilar esquerdo	Teiidae	<i>Tupinambis</i> sp.	L10	ca. 2.000 - ca. 6.000
1373	1	vértebra do tronco	Boidae	<i>Boa constrictor</i>	M10	ca. 2.000 - ca. 6.000
1377	1	maxilar direito	Teiidae	<i>Tupinambis</i> sp.	M11	ca. 2.000 - ca. 6.000
1389	3	dentário esquerdo	Teiidae	<i>Tupinambis</i> sp.	L10-M10	ca. 6.000 - ca. 9.000
1404	43	maxilar direito	Teiidae	<i>Tupinambis</i> sp.	LM10	ca. 9.000 - ca. 10.000
1405	4	dentário esquerdo	Boidae	indet.	LM10	ca. 6.000 - ca. 9.000
1411	4	dentário direito	Teiidae	<i>Ameiva ameiva</i>	M11	ca. 10.000 - 12.000
1415	3	dentário direito	Teiidae	indet.	LM10/11	sem contexto definido
1797	1	dentário esquerdo	Teiidae	<i>Ameiva ameiva</i>	P29	ca. 500 - ca. 2.000
1919	1	maxilar esquerdo	Teiidae	<i>Tupinambis</i> sp.	K11	ca. 2.000 - ca. 6.000
1927	1	vértebra do tronco	Boidae	<i>Boa constrictor</i>	K9	ca. 500 - ca. 2.000
2246	1	vértebra do tronco	Boidae	<i>Boa constrictor</i>	J10	ca. 500 - ca. 2.000
2293	1	vértebra caudal	Teiidae	<i>Tupinambis</i> sp.	J12	ca. 500 - ca. 2.000
2302	1	dentário direito	Teiidae	<i>Ameiva ameiva</i>	J12	ca. 2.000 - ca. 6.000
2302	2	vértebra caudal	Teiidae	<i>Tupinambis</i> sp.	J12	ca. 2.000 - ca. 6.000
2307	1	maxilar esquerdo	Teiidae	<i>Tupinambis</i> sp.	K12	ca. 2.000 - ca. 6.000
2310	10	dentário esquerdo	Leiosauridae	cf. <i>Eryalius</i>	J11	sem contexto definido
2313	1	dentário direito	Boidae	<i>Corallus</i> cf. <i>hortulanus</i>	K12	ca. 2.000 - ca. 6.000
2313	2	dentário esquerdo	Boidae	<i>Corallus</i> cf. <i>hortulanus</i>	K12	ca. 2.000 - ca. 6.000
2313	3	maxilar direito	Boidae	<i>Corallus</i> cf. <i>hortulanus</i>	K12	ca. 2.000 - ca. 6.000
2313	4	maxilar esquerdo	Boidae	<i>Corallus</i> cf. <i>hortulanus</i>	K12	ca. 2.000 - ca. 6.000
2313	5	vértebra	Viperidae	<i>Crotalus durissus</i>	K12	ca. 2.000 - ca. 6.000
2313	7	vértebra anterior	Viperidae	indet.	K12	ca. 2.000 - ca. 6.000
2313	8	vértebra anterior	Viperidae	indet.	K12	ca. 2.000 - ca. 6.000
2319	7	dentário direito	Teiidae	<i>Tupinambis</i> sp.	J10	ca. 6.000 - ca. 9.000
2320	1	dentário esquerdo	Teiidae	<i>Ameiva ameiva</i>	J11	ca. 6.000 - ca. 9.000
2320	2	dentário direito	Teiidae	<i>Ameiva ameiva</i>	J11	ca. 6.000 - ca. 9.000
2337	1	vértebra do tronco	Colubridae	indet.	K10	ca. 500 - ca. 2.000
2341	1	dentário direito	Teiidae	<i>Ameiva ameiva</i>	K12	ca. 2.000 - ca. 6.000
2344	12	dentário direito	Tropiduridae	<i>Tropidurus</i> sp.	J10	ca. 6.000 - ca. 9.000
2344	3	palatino direito	Boidae	<i>Epicrates cenchria</i>	J10	ca. 6.000 - ca. 9.000
2349	5	vértebra	Viperidae	<i>Bothrops</i> sp.	K12	ca. 6.000 - ca. 9.000
2349	6	vértebra	Viperidae	<i>Bothrops</i> sp.	K12	ca. 6.000 - ca. 9.000
2352	1	dentário esquerdo	Teiidae	indet.	J12	ca. 6.000 - ca. 9.000
2353	8	dentário direito	Teiidae	<i>Tupinambis</i> sp.	K12	ca. 6.000 - ca. 9.000
2357	4	dentário direito	Teiidae	<i>Ameiva ameiva</i>	J10	ca. 9.000 - ca. 10.000
2357	5	dentário direito	Tropiduridae	<i>Tropidurus</i> sp.	J10	ca. 9.000 - ca. 10.000
2357	10	dentário esquerdo	Tropiduridae	<i>Tropidurus</i> sp.	J10	ca. 9.000 - ca. 10.000
2357	7	maxilar direito	Tropiduridae	<i>Tropidurus</i> sp.	J10	ca. 9.000 - ca. 10.000
2367	13	maxilar direito	Teiidae	<i>Tupinambis</i> sp.	J12	ca. 9.000 - ca. 10.000

UFMG	Peça	Tipo	Família	Espécie	Quadra	Datação (anos A.P.)
2367	12	maxilar esquerdo	Teiidae	<i>Tupinambis</i> sp.	J12	ca. 9.000 - ca. 10.000
2371	15	dentário	Teiidae	<i>Tupinambis</i> sp.	K12	ca. 9.000 - ca. 10.000
2377	4	maxilar esquerdo	Teiidae	<i>Ameiva ameiva</i>	K12	ca. 9.000 - ca. 10.000
2377	7	dentário direito	Colubridae	indet.	K12	ca. 9.000 - ca. 10.000
2381	18	dentário direito	Teiidae	<i>Ameiva ameiva</i>	K12	ca. 9.000 - ca. 10.000
2381	25	maxilar direito	Teiidae	<i>Tupinambis</i> sp.	K12	sem contexto definido
2385	20	dentário direito	Teiidae	<i>Ameiva ameiva</i>	J11	ca. 9.000 - ca. 10.000
2390	4	dentário direito	Tropiduridae	<i>Tropidurus</i> sp.	J11	ca. 10.000 - 12.000
2391	6	dentário direito	Teiidae	indet.	J12	ca. 10.000 - 12.000
2391	16	dentário direito	Teiidae	<i>Ameiva ameiva</i>	J12	ca. 10.000 - 12.000
2391	19	maxilar esquerdo	Teiidae	indet.	J12	ca. 10.000 - 12.000
2393	9	maxilar direito	Teiidae	<i>Ameiva ameiva</i>	K12	ca. 10.000 - 12.000
2393	21	maxilar direito	Teiidae	<i>Ameiva ameiva</i>	K12	ca. 10.000 - 12.000
2393	17	dentário direito	Teiidae	<i>Ameiva ameiva</i>	K12	ca. 10.000 - 12.000
2393	11	maxilar esquerdo	Tropiduridae	<i>Tropidurus</i> sp.	K12	ca. 10.000 - 12.000
2413	13	dentário direito	Tropiduridae	<i>Tropidurus</i> sp.	K12	ca. 10.000 - 12.000
2423	4	dentário esquerdo	Tropiduridae	<i>Tropidurus</i> sp.	K10	ca. 10.000 - 12.000
2428	1	dentário direito	Teiidae	<i>Ameiva ameiva</i>	K10	ca. 10.000 - 12.000
2437	1	maxilar direito	Teiidae	<i>Ameiva ameiva</i>	J12	ca. 10.000 - 12.000
2437	12	dentário esquerdo	Tropiduridae	<i>Tropidurus</i> sp.	J12	ca. 10.000 - 12.000
2437	11	dentário direito	Tropiduridae	<i>Tropidurus</i> sp.	J12	ca. 10.000 - 12.000
2437	17	dentário direito	Tropiduridae	<i>Tropidurus</i> sp.	J12	ca. 10.000 - 12.000
2437	13	dentário direito	Tropiduridae	<i>Tropidurus</i> sp.	J12	ca. 10.000 - 12.000
2440	1	vértebra	Alethinophidia	indet.	K11	ca. 500 - ca. 2.000
2441	7	dentário esquerdo	Tropiduridae	<i>Tropidurus</i> sp.	J11	ca. 10.000 - 12.000
2441	8	dentário esquerdo	Tropiduridae	<i>Tropidurus</i> sp.	J11	ca. 10.000 - 12.000
2443	6	dentário esquerdo	Teiidae	<i>Ameiva ameiva</i>	K10	ca. 10.000 - 12.000
2443	7	dentário direito	Teiidae	indet.	K10	ca. 10.000 - 12.000
2450	7	maxilar direito	Teiidae	indet.	K12	ca. 10.000 - 12.000
2450	6	dentário direito	Tropiduridae	<i>Tropidurus</i> sp.	K12	ca. 10.000 - 12.000
2460	10	maxilar direito	Tropiduridae	<i>Tropidurus</i> sp.	J11	ca. 10.000 - 12.000
2462	1	dentário direito	Tropiduridae	<i>Tropidurus</i> sp.	J11	ca. 10.000 - 12.000
2462	2	dentário esquerdo	Tropiduridae	<i>Tropidurus</i> sp.	J11	ca. 10.000 - 12.000
2463	1	dentário esquerdo	Tropiduridae	<i>Tropidurus</i> sp.	K12	ca. 10.000 - 12.000
2463	2	maxilar direito	Tropiduridae	<i>Tropidurus</i> sp.	K12	ca. 10.000 - 12.000
2467	2	dentário direito	Tropiduridae	<i>Tropidurus</i> sp.	J12	ca. 10.000 - 12.000
2468	3	maxilar direito	Teiidae	<i>Ameiva ameiva</i>	K12	ca. 10.000 - 12.000
2472	2	dentário esquerdo	Tropiduridae	<i>Tropidurus</i> sp.	J11	ca. 10.000 - 12.000
2474	1	maxilar direito	Tropiduridae	<i>Tropidurus</i> sp.	J11	ca. 10.000 - 12.000
2475	4	osso composto direito	Viperidae	<i>Bothrops</i> sp.	J11	sem contexto definido
2476	1	dentário esquerdo	Tropiduridae	<i>Tropidurus</i> sp.	J12	ca. 10.000 - 12.000
2701	2	dentário esquerdo	Teiidae	indet.	L8	ca. 6.000 - ca. 9.000
2702	1	maxilar direito	Boidae	indet.	J9	sem contexto definido
2730	1	dentário direito	Tropiduridae	<i>Tropidurus</i> sp.	J9	ca. 2.000 - ca. 6.000
2732	1	frontal	Teiidae	<i>Ameiva ameiva</i>	J8	ca. 2.000 - ca. 6.000
2739	1	dentário direito	Teiidae	<i>Tupinambis</i> sp.	L8	sem contexto definido
2796	2	dentário direito	Boidae	<i>Boa constrictor</i>	M8	sem contexto definido
2802	2	dentário direito	Teiidae	indet.	K8	ca. 6.000 - ca. 9.000

UFMG Peça	Tipo	Família	Espécie	Quadra	Datação (anos A.P.)
2806 22	pterigóide esquerdo	Boidae	<i>Boa constrictor</i>	M7	sem contexto definido
2814 37	dentário esquerdo	Teiidae	<i>Tupinambis</i> sp.	M8	ca. 6.000 - ca. 9.000
2814 35	dentário esquerdo	Teiidae	<i>Tupinambis</i> sp.	M8	ca. 6.000 - ca. 9.000
2814 30	maxilar esquerdo	Teiidae	<i>Tupinambis</i> sp.	M8	ca. 6.000 - ca. 9.000
2839 3	dentário esquerdo	Boidae	indet.	K8	sem contexto definido
2843 13	dentário esquerdo	Teiidae	<i>Ameiva ameiva</i>	K8	ca. 9.000 - ca. 10.000
2859 4	pterigóide esquerdo	Boidae	<i>Boa constrictor</i>	K8	ca. 10.000 - 12.000
3012 13	dentário esquerdo	Tropiduridae	<i>Tropidurus</i> sp.	K11	ca. 10.000 - 12.000
3012 3	dentário direito	Tropiduridae	<i>Tropidurus</i> sp.	K11	ca. 10.000 - 12.000
3012 5	dentário direito	Tropiduridae	<i>Tropidurus</i> sp.	K11	ca. 10.000 - 12.000
3029 10	dentário direito	Teiidae	<i>Ameiva ameiva</i>		ca. 10.000 - 12.000
3029 9	dentário direito	Tropiduridae	<i>Tropidurus</i> sp.	K11	ca. 10.000 - 12.000
3029 7	dentário esquerdo	Tropiduridae	<i>Tropidurus</i> sp.	K11	ca. 10.000 - 12.000
3029 5	dentário esquerdo	Teiidae	indet.	K11	ca. 10.000 - 12.000
3050 1	vértebra cloacal	Boidae	indet.	J9	sem contexto definido
3071 5	dentário direito	Teiidae	<i>Tupinambis</i> sp.	J9	sem contexto definido
3091 2	dentário direito	Teiidae	<i>Ameiva ameiva</i>	J9	ca. 10.000 - 12.000
3115 7	maxilar esquerdo	Teiidae	<i>Ameiva ameiva</i>	L8	ca. 10.000 - 12.000
3115 27	dentário esquerdo	Tropiduridae	<i>Tropidurus</i> sp.	L8	ca. 10.000 - 12.000
3153 1	vértebra anterior	Boidae	<i>Boa constrictor</i>	M7/M8	sem contexto definido
3294 14	dentário direito	Tropiduridae	<i>Tropidurus</i> sp.	N19	ca. 9.000 - ca. 10.000
3893 12	dentário esquerdo	Teiidae	indet.	I9	ca. 10.000 - 12.000
3903 4	dentário direito	Teiidae	indet.	H9/10	ca. 10.000 - 12.000
4132 8	dentário esquerdo	Teiidae	<i>Tupinambis</i> sp.	M18	ca. 6.000 - ca. 9.000
4152 3	dentário direito	Iguania	indet.	M19	ca. 6.000 - ca. 9.000
4155 8	dentário direito	Teiidae	<i>Tupinambis</i> sp.	M20	ca. 2.000 - ca. 6.000
4297 5	dentário esquerdo	Teiidae	<i>Tupinambis</i> sp.	M18	ca. 9.000 - ca. 10.000
4355 33	dentário esquerdo	Boidae	<i>Boa constrictor</i>	N20	ca. 10.000 - 12.000
4610 4	maxilar esquerdo	Teiidae	<i>Tupinambis</i> sp.	H32	ca. 2.000 - ca. 6.000
4648 8	maxilar	Teiidae	<i>Tupinambis</i> sp.	I31	ca. 6.000 - ca. 9.000
4653 11	dentário	Teiidae	<i>Tupinambis</i> sp.	I32-33	ca. 6.000 - ca. 9.000
4657 10	maxilar direito	Teiidae	<i>Tupinambis</i> sp.	H33	ca. 6.000 - ca. 9.000
4670 13	dentário esquerdo	Teiidae	<i>Tupinambis</i> sp.	H31	ca. 6.000 - ca. 9.000
4680 3	dentário direito	Teiidae	<i>Tupinambis</i> sp.	H31	ca. 6.000 - ca. 9.000
4681 2	dentário direito	Teiidae	<i>Tupinambis</i> sp.	I32	ca. 6.000 - ca. 9.000
4683 34	dentário esquerdo	Teiidae	<i>Tupinambis</i> sp.	I31	ca. 6.000 - ca. 9.000
4685 8	pterigóide direito	Boidae	<i>Boa constrictor</i>	N7-8	ca. 10.000 - 12.000
4689 21	dentário	Teiidae	<i>Tupinambis</i> sp.	I32-33W	ca. 6.000 - ca. 9.000
4751 1	maxilar esquerdo	Boidae	indet.	N7-8	ca. 10.000 - 12.000

**Lista dos materiais de Lapa dos Bichos (Januária, MG) estudados
no presente trabalho (Kipnis, *com. pess.*).**

UFMG Peça	Tipo	Família	Espécie	Quadra	Datação (anos A.P.)
2576 4	dentário esquerdo	Tropiduridae	<i>Tropidurus</i> sp.	J/K 12/13	ca. 6.500 - ca. 8.000
2578 8	dentário esquerdo	Teiidae	<i>Ameiva ameiva</i>	J/K 12/13	ca. 8.000 - ca. 10.000
2579 20	dentário	Lacertilia	indet.	J/K 12/13	ca. 8.000 - ca. 10.000
2587 20	dentário direito	Boidae	indet.	J/K 12/13	ca. 4.250 - ca. 6.500

UFMG	Peça	Tipo	Família	Espécie	Quadra	Datação (anos A.P.)
2589	15	maxilar direito	Boidae	indet.	J/K 12/13	ca. 4.250 - ca. 6.500
2605	3	dentário esquerdo	Teiidae	<i>Ameiva ameiva</i>	J/K 12/13	ca. 2.000 - ca. 4.250
2605	12	dentário direito	Teiidae	<i>Tupinambis</i> sp.	J/K 12/13	ca. 2.000 - ca. 4.250
2626	3	dentário direito	Teiidae	<i>Tupinambis</i> sp.	J/K 12/13	ca. 150 - ca. 750
2641	4	região posterior de mandíbula direita	Teiidae	<i>Tupinambis</i> sp.	J/K 12/13	ca. 150 - ca. 750
3660	35	dentário direito	Teiidae	<i>Ameiva ameiva</i>	G17	ca. 6.500 - ca. 8.000
3687	18	maxilar direito	Tropiduridae	<i>Tropidurus</i> sp.	C30	ca. 150 - ca. 750
3699	12	pterigóide direito	Boidae	<i>Epicrates cenchria</i>	G17	ca. 2.000 - ca. 4.250
3713	15	dentário esquerdo	Teiidae	<i>Tupinambis</i> sp.	G17	ca. 150 - ca. 750
3713	7	dentário direito	Tropiduridae	<i>Tropidurus</i> sp.	G17	ca. 150 - ca. 750
3735	6	palatino esquerdo	Colubridae	indet.	O20	ca. 6.500 - ca. 8.000
4384	18	dentário esquerdo	Teiidae	<i>Tupinambis</i> sp.	K24	ca. 2.000 - ca. 4.250
4390	36	dentário esquerdo	Tropiduridae	<i>Tropidurus</i> sp.	K24	ca. 4.250 - ca. 6.500
4402	48	dentário esquerdo	Teiidae	<i>Ameiva ameiva</i>	K18	ca. 750 - ca. 2.000

**Lista dos materiais do Grande Abrigo Santana do Riacho (Serra do Cipó, MG)
estudados no presente trabalho (Kipnis, *com. pess.*).**

UFMG	Peça	Tipo	Família	Espécie	Quadra	Datação (anos A.P.)
142	5	maxilar esquerdo	Tropiduridae	<i>Tropidurus</i> sp.	C71	sem contexto definido
142	12	palatino esquerdo	Boidae	indet.	C71	ca. 2.800 - ca. 4.500
176	10	fragmento com dente	Boidae	indet.	DE70	ca. 2.800 - ca. 4.500
193	11	dentário direito	Teiidae	<i>Ameiva ameiva</i>	H70	sem contexto definido
193	44	dentário direito	Teiidae	<i>Ameiva ameiva</i>	H70	ca. 4.500 - ca. 8.000
193	50	maxilar esquerdo	Teiidae	<i>Tupinambis</i> sp.	H70	sem contexto definido
196	20	dentário direito	Teiidae	<i>Tupinambis</i> sp.	G69	ca. 2.800 - ca. 4.500
225	9	maxilar esquerdo	Teiidae	<i>Tupinambis</i> sp.	H73	ca. 2.800 - presente
285	1	dentário esquerdo	Teiidae	<i>Ameiva ameiva</i>	C73	sem contexto definido
792	1	dentário esquerdo	Teiidae	<i>Tupinambis</i> sp.	C71/72	sem contexto definido
814	16	dentário direito	Teiidae	<i>Tupinambis</i> sp.	C71/73	ca. 8.000 - ca. 10.000
816	3	dentário direito	Tropiduridae	<i>Tropidurus</i> sp.	C71	ca. 2.800 - ca. 4.500
1460	7	dentário direito	Tropiduridae	<i>Tropidurus</i> sp.	CD74/75	sem contexto definido
1470	4	maxilar direito	Teiidae	<i>Ameiva ameiva</i>	C limite 74/75	ca. 8.000 - ca. 10.000
4424	1	dentário esquerdo	Teiidae	<i>Tupinambis</i> sp.	F	ca. 2.800 - presente
4441	1	dentário direito	Tropiduridae	<i>Tropidurus</i> sp.		sem contexto definido