Los reptiles escamosos del Plioceno de la costa atlántica entre Mar del Plata y Miramar, provincia de Buenos Aires, Argentina

Santiago BRIZUELA¹ & Adriana M. ALBINO¹

¹CONICET, Departamento de Biología, Universidad Nacional de Mar del Plata, Funes 3250, B7602AYJ Mar del Plata, Argentina, brizuela@mdp.edu.ar; aalbino@mdp.edu.ar

Abstract: The Pliocene squamate reptiles of the Atlantic coast between Mar del Plata and Miramar, Buenos Aires province, Argentina. Teiid and amphisbaenian reptiles from Pliocene beds along the coast of the Buenos Aires province, between Mar del Plata and Miramar, are described. They include previously listed remains as well as unreported material belonging to old collections. They document the presence of the teiid genus Tupinambis in Upper Chapadmalalan and Marplatan (Vorohuan) units. The extinct species "T. onyxodon" Kraglievich 1947 is considered invalid herein; also, previous cites of T. merianae are reevaluated as Tupinambis sp.. Remains of the amphisbaenid Amphisbaena sp. are identified in Upper Chapadmalal beds; they represent so far the earliest record of amphisbaenians in South America.

Key words: Squamata, Teiidae, Amphisbaenia, Pliocene, Argentina.

Resumen: En este trabajo se describen restos fósiles de teidos y anfisbenas recuperados de sedimentos pliocénicos de la costa bonaerense, entre Mar del Plata y Miramar. Entre estos restos se incluyen especímenes previamente citados y otros pertenecientes a colecciones antiguas. Se documenta la presencia del género *Tupinambis* en el Chapadmalalense superior y el Marplatense (subpiso/subedad Vorohuense). La especie extinta, "*T. onyxodon*" Kraglievich 1947 es considerada inválida, mientras que citas de *T. merianae* son reevaluadas como de *Tupinambis* sp.. Restos de *Amphisbaena* sp. son identificados en el Chapadmalalense superior, representando el registro más temprano, hasta el momento, de un Amphisbaenia en América del Sur.

Palabras clave: Squamata, Teiidae, Amphisbaenia, Plioceno, Argentina.

INTRODUCCIÓN

Los reptiles escamosos (Squamata) son el segundo grupo más numeroso de vertebrados terrestres con más de 8200 spp. (Vidal & Hedges, 2009), superados únicamente por las aves. Sin embargo, y a pesar de su presente abundancia y diversidad, han sido relegados en la literatura paleontológica por distintas razones. Particularmente, en el trabajo de Alberdi et al. (1995) se resumen las características de la fauna de la región Pampeana durante los últimos cinco millones de años, y se detallan los diferentes grupos de vertebrados representados (peces, aves y mamíferos), pero no se hace ninguna referencia a los numerosos restos de reptiles escamosos documentados en la región anteriormente al año de publicación del trabajo (Rovereto, 1914; Rusconi, 1937a, b; Kraglievich, 1947; Reig, 1958; Chani, 1976; Báez & Gasparini, 1977; Donadío,

1982, 1983; Gasparini et al., 1986; Albino, 1989, 1992, 1995; Albino & Quintana, 1992). En particular, entre los Squamata reconocidos en niveles del Chapadmalalense superior de la zona de Chapadmalal ("Formación" Chapadmalal) se ha mencionado al lagarto teido Tupinambis merianae (citado como T. teguixin) y anfisbénidos indeterminados (Reig, 1958; Báez & Gasparini, 1977; Donadío, 1982; Gasparini et al., 1986; Albino, 1996); sin embargo, ninguno de estos restos fue descripto. Por otro lado, Kraglievich (1947) describió una nueva especie extinta del género Tupinambis a la cual denominó "T. onyxodon", basándose en una hemimandíbula recuperada en sedimentitas de la "Formación" Vorohué aflorantes en la Barranca Parodi en cercanías de la ciudad de Miramar. Aunque la descripción de Kraglievich (1947) de "T. onyxodon" es bastante precisa, la terminología utilizada es inapropiada y los criterios considerados en las comparacio-

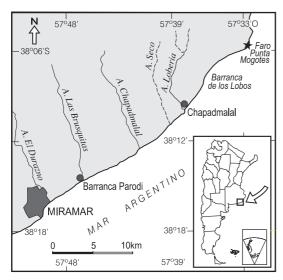


Fig. 1. Mapa de las localidades costeras del sudeste de la provincia de Buenos Aires, entre Miramar y Mar del Plata, mencionadas en el texto. Escala 10 km.

nes son inválidos a la luz de los conocimientos actuales. Esos materiales fueron listados sin que se hubiese realizado una evaluación crítica de su situación taxonómica (Báez & Gasparini, 1977; Gasparini et al., 1986; Albino, 1996). Por tal motivo, en este trabajo se describen y discuten por primera vez en detalle los restos de lagartos y anfisbénidos mencionados, así como material inédito procedente también de la zona costera comprendida entre las ciudades de Mar del Plata y Miramar de la provincia de Buenos Aires (Fig. 1).

MATERIALES Y MÉTODOS

El material fósil pertenece a la colección de Paleontología de Vertebrados del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (MACN Pv). Fue directamente comparado con material osteológico de especies actuales depositado en la Colección Herpetológica de la Universidad Nacional de Mar del Plata-Sección Osteología (UNMdP-O). La terminología morfológica sigue, en forma general, a Montero et al. (2004), mientras que la terminología dentaria sigue a Edmund (1969) y Smith & Dodson (2003). Para la designación de ubicaciones dentarias correlativas se utilizaron letras minúsculas entre paréntesis en el caso de las posiciones relativas y números romanos para las posiciones absolutas. La longitud de la serie dentaria del dentario es designada como LSDd.

La sistemática de Squamata a altos niveles taxonómicos sigue a Conrad (2008). Se sigue a Kearny (2003) en cuanto a la sistemática de Amphisbaenia (véase Conrad, 2008) mientras que para los Teiidae se sigue a Ávila Pires (1995). Por lo tanto, las poblaciones de la especie viviente del género Tupinambis que habitan al sur de la región amazónica en ambientes mesófilos, antiguamente consideradas Tupinambis teguixin, deben ser referidas a T. merianae. Por tal motivo, las citas previas a 1995 de fósiles mencionados como T. teguixin únicamente sobre la base de su distribución geográfica, son en principio consideradas como T. merianae en este trabajo. La cronología adoptada para los Pisos/Edades Chapadmalalense superior y Marplatense sigue el esquema expuesto por Cione et al. (2007).

SISTEMÁTICA

Squamata Oppel, 1811
Scleroglossa Estes, de Queiroz & Gauthier, 1988
Scincomorpha Camp, 1923
Lacertoidea Camp, 1923
Teiioidea Estes, de Queiroz & Gauthier, 1988
Teiidae Gray, 1827
Tupinambinae Presch, 1974b
Tupinambis Daudin, 1802

Tupinambis sp. (Fig. 2)

Material referido: MACN Pv 10247, hemimandíbula muy fragmentada; MACN Pv 19394, dentario derecho parcialmente conservado; MACN Pv 17136, hemimandíbula izquierda incompleta designada holotipo de "Tupinambis onyxodon" por Kraglievich (1947).

Procedencia geográfica y estratigráfica: Los ejemplares MACN Pv 10247 y MACN Pv 19394 proceden de la "Formación" Chapadmalal en Chapadmalal, provincia de Buenos Aires; Chapadmalalense superior, Plioceno tempranomedio (Cione et al., 2007). El ejemplar MACN Pv 17136 procede del Nivel inferior de la "Formación" Vorohué (Reig, 1958) en Barranca Parodi, entre Baliza Chica y Arroyo Las Brusquitas, Miramar, provincia de Buenos Aires; subpiso/subedad Vorohuense del piso/edad Marplatense (Cione & Tonni, 1995), Plioceno medio (Cione et al., 2007).

Descripción comparativa. El material MACN Pv 10247 consiste en una hemimandíbula derecha totalmente fragmentada. Se conservan tres fragmentos significativos, uno de los cuales con-

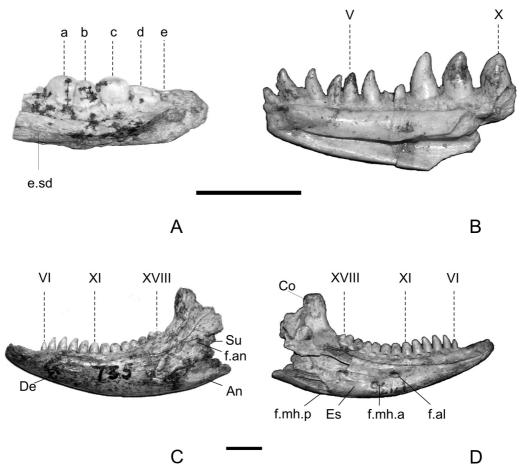


Fig. 2. Tupinambis sp. del Chapadmalalense superior (A, B) y Vorohuense (C, D) del sur de la provincia de Buenos Aires. A, MACN Pv 10247-2, fragmento de dentario derecho de la "Formación" Chapadmalal; B, MACN Pv 19394, fragmento de dentario derecho de la "Formación" Chapadmalal; C, D, hemimandíbula izquierda incompleta de la "Formación" Vorohué (previamente descripta como "Tupinambis onyxodon" Kraglievich, 1947) en vista labial (C) y lingual (D). Las letras minúsculas designan posiciones dentarias relativas, mientras que los números romanos posiciones dentarias absolutas. Abreviaturas: An, angular; Co, coronoides; De, dentario; Es, esplenial; e.sd, estante subdental; f.al, foramen alveolar; f.an, foramen anterior; f.mh.a, foramen milohiodeo anterior; f.mh.p, foramen milohiodeo posterior; Su, suprangular. Escala 10 mm.

siste en la parte anterior de un dentario con cinco posiciones dentarias y las bases de los respectivos dientes (MACN Pv 10247-1). El otro fragmento de dentario corresponde a las cinco posiciones dentarias más posteriores (MACN Pv 10247-2). El tercer fragmento (MACN Pv 10247-3) es el proceso dorsal de un robusto coronoides derecho. Los dientes del ejemplar MACN Pv 10247-2 son de implantación subpleurodonte, como en la familia Teiidae (y compartida con los Borioteiioidea del Cretácico de América del Norte y el escincido Tiliqua rugosa) (Nydam et al., 2007; Zaher & Rieppel, 1999) (Fig. 2 A). Cada posición dentaria está delimitada mesial y distalmente por septos interdentales (morfología a veces referida como

"alvéolos" aunque no homóloga a los alvéolos de la dentición tecodonte). Los septos son distinguibles aunque disimulados por abundante depósito basal de cemento como se observa en Crocodilurus y Tupinambis. Los dos dientes en posición relativa más anterior (a y b) se encuentran encimados debido a un aparente desarrollo anormal. Son dientes robustos, romos y de sección subcircular, mientras que el diente (c) es de sección oval y sobre la superficie oclusal presenta una nítida protuberancia central sobre la cual convergen estrías poco nítidas. El diente (d) conserva sólo la base, que es similar a la del diente precedente. El último diente (e) también está roto; se conserva su base de sección

circular y de menor tamaño que la de los dientes precedentes. Las zonas de resorción (i.e. "alvéolos" de reemplazo) se ubican lingualmente a los dientes (a), (b) y (c). Los dientes posteriores del dentario MACN Pv 10247-2 se diferencian de los de *Crocodilurus* por ser más grandes, robustos y romos, como los observados en material actual de varias especies de *Tupinambis* (T. duseni, T. merianae, T. rufescens y T. teguixin).

Con respecto al fragmento MACN Pv 19394 (Fig. 2 B), éste corresponde a la parte anterior de un robusto dentario derecho. Labialmente es liso y conserva cuatro forámenes mentales a la altura de las posiciones dentarias II, IV, VII y IX. El surco dental conserva las diez posiciones dentarias anteriores, con dientes de implantación subpleurodonte, como en los Teiidae. Los primeros seis dientes son unicuspidados, cónicos, de punta aguda y orientada distalmente. El tamaño de estos dientes varía, siendo el II y el III de mayores dimensiones que el VI, y este último más grande que los restantes. Del diente VII sólo se conserva su base. Los dientes VIII y IX son similares a los anteriores pero de mayor tamaño, mientras que el diente IX presenta una ligera compresión lateral de su extremo apical. El diente X es robusto y comprimido lateralmente en su extremo apical. El contorno lateral muestra una pequeña prominencia mesial, que se interpreta como una incipiente cúspide. No se observan zonas de resorción en la dentición. Lingualmente, se observa que el dentario posee una sínfisis simple, seguida por el estante subdental, el cual en su extremo anterior presenta forma de silla de montar desdibujada y posteriormente es plano-convexo. La superficie de articulación del esplenial se infiere que alcanzaba la posición dentaria VII, de modo que puede interpretarse la hipertrofia de este hueso. Esta condición, relacionada con la amplia abertura del canal de Meckel, es típica de los Teiidae, pero además, la inexistencia de una constricción anterior de dicho canal permite identificarlo como un Teiidae Tupinambinae. Los septos interdentales disimulados por abundante depósito de cemento, pero aún distinguibles, es propio de Crocodilurus y Tupinambis. El tamaño y el patrón de distribución de tipos morfológicos dentales, con dientes anteriores unicuspidados, seguidos de dientes robustos agrandados, no comprimidos labiolingualmente, y en los que puede desarrollarse una breve cúspide mesial, se observa sólo en Tupinambis.

El ejemplar MACN Pv 17136 (Figs. 2 C-D) es una hemimandíbula con dentario, coronoides, suprangular, angular y esplenial articulados. El

dentario y el esplenial están completos, mientras que el coronoides, el suprangular y el angular se conservan parcialmente. El dentario es alto, carece de ornamentación y presenta cinco forámenes mentales, el último de los cuales está a la altura del diente IX. El proceso posterodorsal del dentario recibe labialmente al proceso anterolateral del coronoides, que alcanza el nivel de los dos últimos dientes. El borde posterior del dentario forma una profunda y amplia cuña entre el proceso posterodorsal y posteroventral, la cual recibe en vista lateral al suprangular y angular. El ápice de esta cuña alcanza la misma distancia que el extremo anterior del proceso anterolateral del coronoides. Lingualmente se observa el estante subdental que es plano; vertical y progresivamente disminuye su desarrollo dorsoventral hacia el extremo posterior, como en los teidos. El esplenial cubre el canal de Meckel, que está ampliamente abierto incluso hasta la sínfisis, sin restricción anterior, siendo característico de los Teiidae Tupinambinae. Es un hueso cuneiforme, profundo posteriormente y muy extendido anteriormente, llegando a la posición dentaria VI, de modo que queda expuesta una moderada abertura anterior del canal de Meckel. Lingualmente, el esplenial es plano, algo cóncavo anteriormente al foramen alveolar. Este último está ubicado a la altura del diente XII y se observa claramente, mientras que el foramen milohioideo anterior está cubierto de sedimento. El coronoides no conserva el proceso posteromedial. Se destaca el desarrollo del proceso dorsal y la marcada cresta labial. El proceso anteromedial es corto y delimita dorsoanteriormente a la fenestra subcoronoidea. El proceso posterolateral está reducido, cubriendo levemente al suprangular. Del suprangular y angular sólo se conservan sus extremos anteriores, que están encajados en la cuña del borde posterior del dentario. El suprangular ocupa la mayor parte de la misma, incluyendo el vértice. Labialmente, este hueso está algo excavado y conserva el foramen anterior. El angular está cubierto por el proceso posteroventral del dentario. Lingualmente, en posición casi ventral, se conserva el foramen milohiodeo posterior.

Los dientes no ocupan completamente el surco dental, de modo que, lingualmente, se observa un *sulcus dentalis* bien definido, entre la base de los dientes y la cresta del estante subdental. La serie dentaria está completa, con 18 posiciones dentarias funcionales. Los dientes son subpleurodontes como en todos los teidos. Entre los Teiidae Tupinambinae, la cantidad de cemento, que no cubre completamente los septos interden-

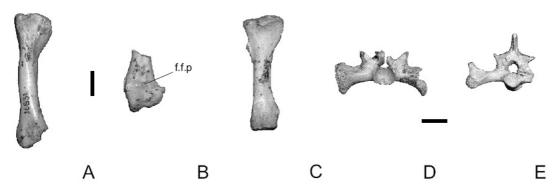


Fig. 3. Tupinambinae indeterminado A del Chapadmalalense superior de la localidad de Chapadmalal, provincia de Buenos Aires. A, MACN Pv16831-3 húmero izquierdo en vista dorsal; B, MACN Pv16831-4 fémur izquierdo en vista ventral; C, MACN Pv16831-5 tibia derecha en vista posterior; D, MACN Pv16831-1 vértebra sacra anterior en vista frontal; E, MACN Pv16831-2 vértebra sacra posterior vista frontal. Abreviaturas: f.f.p, foramen de la fosa poplítea. Escala 10 mm.

tales, es propia de Crocodilurus y Tupinambis. El primer diente conservado es el VI; es cónico y recto, aunque apicalmente está roto. Los dientes del VII-X son más robustos, principalmente en sus bases, pero apicalmente son cónicos, punzantes y curvados. El diente VIII es el más alto de la serie. El diente XI es robusto y recto. Los dientes siguientes son robustos y romos, sin cúspides diferenciadas y decrecen en altura en sentido cráneo-caudal. Los dientes XII al XV son de sección circular mientras que los más posteriores presentan compresión lateral, por lo que tienen sección oval. Lingualmente a las posiciones dentarias funcionales, se observa una serie de 17 zonas de resorción, profundas y excavadas en el cemento como es habitual en los teidos (y en los Borioteiioidea, Nydam et al., 2007). Solamente se conserva un diente en la zona de resorción XI. Es romo y su esmalte es estriado, con las estrías convergentes en el centro oclusal. Las características de los dientes agrandados de este espécimen son observadas sólo en Tupinambis de las especies T. duseni, T. merianae, T. rufescens y T. teguixin. La presencia solamente de dientes posteriores robustos y romos, y la ausencia de diente robustos cuspidados, sugieren que se trata de un individuo adulto (Brizuela & Albino, 2010). La serie dentaria del fósil presenta una LSDd = 42,14 mm que es algo mayor al valor mínimo correspondiente a la primer aparición de dientes posteriores romos (LSDd = 41, 69 mm) en la muestra comparativa utilizada de T. merianae (véase Brizuela & Albino, 2010).

Kraglievich (1947) sostiene que "T. onyxodon" (MACN Pv 17136) presenta diferencias con las especies actuales de Tupinambis y con las especies extintas descriptas por Rovereto (1914), y

que, dada la procedencia estratigráfica y cronológica distinta, amerita la nominación de una nueva especie. En particular, este autor considera la diferencia en el número de dientes del dentario como el carácter diagnóstico más importante. Sin embargo, el número de dientes del ejemplar MACN Pv 17136 se encuentra dentro del rango de variación observado en dentarios del género (13-21) e incluso de la especie T. merianae (13-18). Los restantes caracteres mencionados por Kraglievich (1947) en la diagnosis de la especie (mandíbula robusta y suavemente arqueada) son comunes con Tupinambis. Esto detalles ya fueron mencionados por Donadío (1983) quien atribuye el resto a la especie T. merianae. Sin embargo, el ejemplar no presenta caracteres diferenciales robustos respecto a las otras especies de Tupinambis con dientes posteriores romos, por lo cual debe ser considerado como Tupinambis

Género y especie indeterminados A (Fig. 3)

Material referido: MACN Pv 16831, elementos del esqueleto axial y apendicular que se interpreta que corresponden a un mismo individuo. Húmero izquierdo incompleto (MACN Pv 16831-3); extremo distal de fémur izquierdo (MACN Pv 16831-4); tibia derecha (MACN Pv 16831-5); vértebras sacras incompletas y desarticuladas (MACN Pv 16831-1/2).

Procedencia geográfica y estratigráfi- ca: Chapadmalal, provincia de Buenos Aires; "Formación" Chapadmalal, Chapadmalalense superior, Plioceno temprano-medio (Cione *et al.*, 2007).

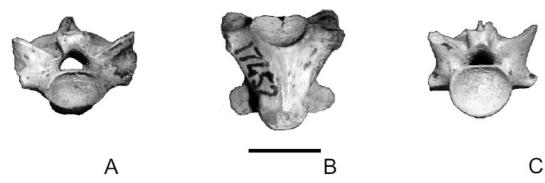


Fig. 4. Tupinambinae indeterminado B del Chapadmalalense superior de la localidad de Chapadmalal, provincia de Buenos Aires. A, MACN Pv 17452 vértebra dorsal en vista frontal; B, MACN Pv 16791 vértebra lumbar en vista ventral; C, MACN Pv 16815 vértebra caudal en vista frontal. Escala 10 mm

Descripción comparativa. Elhúmero izquierdo (MACN Pv 16831-3) es un hueso robusto y largo, distalmente roto y no conserva las epífisis (Fig. 3 A). Proximalmente se encuentra más desarrollado, y ventralmente la fosa coracobranquial está delimitada en la parte anterior por la cresta deltopectoral. La depresión sobre el área condilar está mal preservada, pero por su contorno se infiere que es circular. Se observa un débil proceso supinatorio. Krause (1990) sostiene que el área excavada sobre el extremo distal-ventral de la diapófisis del húmero es de contorno circular en "Ameiva", Callopistes, Dicrodon, Kentropyx y Tupinambis, mientras que en los restantes Teiidae es triangular. En la revisión del material de referencia se observa que estas diferencias son muy sutiles, y que no siempre se respeta la distribución planteada por Krause (1990). El foramen epicondilar del húmero es nítido en el ejemplar MACN Pv 16831-3 como en la mayoría de los Teiidae, excepto Dracaena (Krause, 1990).

Se conserva el extremo distal, diáfisis y epífisis de un fémur izquierdo (MACN Pv 16831-4) (Fig. 3 B). Ventralmente, en la fosa poplítea se observa el foramen homónimo. La epífisis se encuentra levemente desplazada pero completa, con los cóndilos anterior y posterior. El surco intercondilar es marcado, como en la mayoría de los Teiidae, contrastando con el débilmente definido observado en *Crocodilurus* y *Dracaena guianensis* (Krause, 1990).

La tibia derecha (MACN Pv 16831-5) se conserva completa (Fig. 3 C). La superficie de articulación proximal es ligeramente convexa, de contorno irregular, triangular, y de ápice posteriormente dirigido. Distalmente, sobre el borde posterior, se observa una segunda cresta (cresta innominada de Montero *et al.*, 2004). Medialmente, se desarrolla una nítida cresta cnemial como la presente

en Callopistes, Cnemidophorus, Crocodilurus, Teius y Tupinambis (Krause, 1990).

Se conservan las dos vértebras sacras. La vértebra MACN Pv 16831-1 corresponde a una sacra anterior, en la cual no se preserva la parte dorsal izquierda ni posterodorsal (Fig. 3 D), mientras que el ejemplar MACN Pv 16831-2 corresponde a la segunda vértebra sacra que no conserva el proceso transverso ni la prezigapófisis izquierda (Fig. 3 E). La región sacra de los Teiidae es morfológicamente homogénea (Veronese & Krause, 1997), con sutiles diferencia en el grado de fusión de los procesos transversos (pleurapófisis), que no pueden ser verificadas en todos los casos (observaciones personales) y, por consiguiente, no tienen relevancia sistemática.

Teniendo presente el tamaño de los restos y la variabilidad observada en los estados de carácter mencionados, el conjunto de elementos aquí descriptos y catalogados bajo el número MACN Pv 16831, no se diferencian de los homólogos en los Tupinambinae *Callopistes* y *Tupinambis*, ambos con registro pliocénico, siendo imposible distinguir entre ellos.

Género y especie indeterminados B (Fig. 4)

Material referido: MACN Pv 17452, vértebra dorsal; MACN Pv 16791, vértebra lumbar; MACN Pv 16815, vértebra caudal.

Procedencia geográfica y estratigráfica: Chapadmalal, provincia de Buenos Aires; "Formación" Chapadmalal, Chapadmalalense superior, Plioceno temprano-medio (Cione et al., 2007).

Descripción comparativa. Son vértebras procélicas, con articulación zigósfeno-zigantro desarrollada, zigósfeno profundo de borde ante-

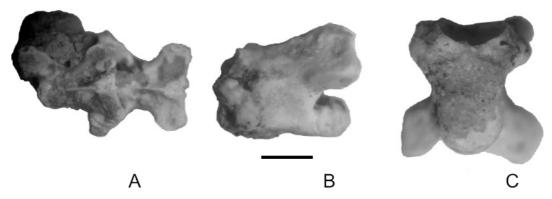


Fig. 5. Amphisbaenidae indeterminado (MACN Pv 6867) de la "Formación" Chapadmalal (Plioceno temprano - medio) aflorante en los acantilados costeros cercanos a Miramar. A, vértebras articuladas (MACN Pv 6867-1) en vista dorsal; B, C, vértebra MACN Pv 6867-3 en vista lateral (B) y ventral (C). Escala 1 mm.

rior bien escotado y ausencia de proceso prezigapofisiario. Estas características coexisten en los Teiidae. Las vértebras dorsal y lumbar (Figs. 4 A-B) presentan un centro vertebral cónico, posteriormente truncado, con cuello condilar marcado, y con cótilo y cóndilo ovales, que están transversalmente ensanchados e inclinados de modo que el cótilo se orienta anteroventralmente y el cóndilo lo hace posterodorsalmente. Ninguna de estas vértebras conserva la espina neural. La vértebra lumbar es muy similar a la vértebra dorsal, pero difiere en el menor desarrollo del proceso transverso derecho, que distalmente presenta una pequeña sinapófisis circular. La vértebra caudal (Fig. 4 C) no conserva la espina neural ni los extremos distales de los procesos transversos; tiene el centro vertebral cilíndrico, más estrecho en su parte media, con el cótilo y el cóndilo grandes y circulares, y los partes proximales de los procesos transversos comprimidas dorsoventralmente y bien desarrolladas anteroposteriormente.

Si bien existen diferencias en la columna vertebral de los diferentes géneros de Teiidae (Veronese & Krause, 1997), en la mayoría de los casos estas diferencias no pueden notarse sobre vértebras aisladas ya que es necesario conocer la ubicación absoluta de la vértebra dentro de la columna vertebral para compararla con su homóloga. No obstante, se hacen notar aquí dos aspectos que no han sido mencionados por otros autores y que pueden resultar significativos para determinaciones de material fósil. El canal neural reducido y de sección triangular en vista anterior de los Tupinambinae contrasta con el canal neural amplio y transversalmente oval, con una pequeña evaginación por debajo del zigósfeno, de los Teiinae. El otro aspecto corresponde a la cresta sagital del centro vertebral, que es poco desarrollada pero bien definida en los Teiinae, mientras que en los Tupinambinae, los bordes de la cresta no son tan nítidos. De esta manera, el arco neural triangular en vista anterior y la cresta subcentral débilmente desarrollada de los restos vertebrales precedentemente mencionados, así como sus dimensiones, indican afinidad con los Tupinambinae, aunque no pueden determinarse a niveles taxonómicos inferiores.

Scincomorpha Camp, 1923 Scincoidea Oppel, 1811 Scincophidia Conrad, 2008 Amphisbaenia Gray, 1841 Amphisbaenoidea Gray, 1865 Amphisbaenidae Gray, 1865 Amphisbaena Linnaeus, 1758

Amphisbaena sp. (Fig. 5)

Material referido: MACN Pv 6878, vértebras y costillas asociadas. Dos vértebras articuladas (MACN Pv 6878-1); dos vértebras articuladas pobremente conservadas (MACN Pv 6878-2); vértebra parcialmente conservada (MACN Pv 6878-3); varios fragmentos, mayoritariamente de costillas y, en menor medida, de vértebras (MACN Pv 6878-misceláneas).

Procedencia geográfica y estratigráfica: Acantilados costeros cercanos a la ciudad de Miramar, provincia de Buenos Aires (ficha MACN); "Formación" Chapadmalal, Chapadmalalense superior, Plioceno tempranomedio (Cione et al., 2007).

Descripción comparativa. Todas las vértebras son similares entre sí en cuanto a sus dimensiones y morfología. Se trata de vértebras

cortas, anchas y bajas, que no presentan articulación zigósfeno-zigantro, con cótilo y cóndilo deprimidos, sin cuello condilar, centro vertebral ventralmente aplanado, crestas subcentrales paralelas, presencia de proceso prezigapofisiario y espina neural reducida. Esta combinación de estados es característica de los Amphisbaenia (Hoffstetter & Gasc, 1969). La ausencia de hipoapófisis, hemapófisis y linfoapófisis indica que se trata de vértebras presacras. La superficie dorsal del arco neural es lisa y su borde posterior es ligeramente cóncavo como en los Amphisbaenoidea, que incluye a Amphisbaena y Anops; a diferencia de los Rhineuroidea, representados en Argentina por Leposternon, que tienen el arco longitudinalmente estriado y con el borde posterior denticulado (Kearney, 2003). Las vértebras se diferencian de *Anops* porque la longitud de los centros vertebrales varía entre 2,60-2,67 mm, mientras que los de este género son más cortos, lo cual está correlacionado con una menor longitud hocico-cloaca (Torres & Montero, 1998). Además, las vértebras troncales anteriores de Anops tienen espinas neurales más altas, marcadas y de mayor desarrollo anteroposterior a diferencia de Amphisbaena donde la espina neural es baja y pobremente definida. Aunque el género Amphisbaena incluye unas 70 especies (Gans, 2005) que, hasta el momento, no están diagnosticadas por sus vértebras y que tienen caracteres osteológicos muy homogéneos (Montero, com. pers. A. M. A.), sólo A. angustifrons y A. heterozonata están representadas en la fauna actual de la provincia de Buenos Aires, mientras que la extinta A. marelli se registra para el Ensenadense (Pleistoceno medio) de la misma (Torres & Montero, 1998). La condición de tamaño mencionada anteriormente permite distinguir los fósiles de las vértebras de A. heterozonata y A. alba, cuyos centros vertebrales son respectivamente más largos y cortos, mientras que las medidas de los fósiles se asemejan más a las dimensiones de A. bolivica, A. marellii y A. angustifrons (Torres & Montero, 1998). Según Torres & Montero (1998), las vértebras anchas y con arco neural relativamente alto, como en los fósiles, son diferentes a las más elongadas y con arco neural más deprimido de A. heterozonata y A. bolivica. También difieren de las vértebras de A. alba y A. fuliginosa en que éstas presentan procesos prezigapofisarios desarrollados y digitiformes (Torres & Montero, 1998), mientras que los fósiles los tienen más cortos. Las características vertebrales mencionadas son compatibles con las de la especie extinta A. marellii y la actual A.

angustifrons (Torres & Montero, 1998). Dichas especies sólo difieren en dos aspectos diagnósticos presentes en A. marellii: (1) una espina neural ancha y (2) espacios intervertebrales (en vista lateral) elongados dorsoventralmente (i.e. no circulares). El estado de conservación del material MACN Pv 6878 sólo permite evaluar el primero de los caracteres, observándose un espina neural similar a la descripta para A. marellii (Fig. 5 A). No obstante, debido a que la distinción de estas especies respecto a otras no se considera clara en cuanto a la morfología vertebral, el material del Plioceno bonaerense permanece indeterminado a nivel específico. Adicionalmente, y en el mismo sentido, es de notar que recientemente se ha puesto en duda la validez de A. marellii habiéndose sugerido que dicho material sería atribuible a A. bolivica (Scanferla et al., 2009).

DISCUSIÓN

El género de teido *Tupinambis* se registra en territorio argentino desde el Mioceno temprano de Patagonia (Brizuela & Albino, 2004), seguido por registros en el Mioceno temprano-medio (Brizuela & Albino, 2008) y Mioceno tardío (Albino et al., 2006). Estos últimos se encuentran en la región pampeana, donde Tupinambis vuelve a reconocerse en los Pisos/Edades Montehermosense (Mioceno tardío-Plioceno temprano) y Chapadmalalense inferior (Plioceno temprano) del sur de la provincia de Buenos Aires (Rovereto, 1914; Albino & Brizuela, 2009; Albino et al., 2009). Los fósiles de Tupinambis aquí descriptos son los únicos registrados para el Chapadmalalense superior (Plioceno temprano-medio) y Marplatense, subpiso Vorohuense (Plioceno medio) de esta provincia. Donadío (1983) hace referencia a "nuevos materiales fósiles de la Fm. Vorohué" dando a entender que se tratarían del género Tupinambis, pero lamentablemente no ofrece datos para localizarlos en ninguna colección en particular, de manera que debe considerarse como una referencia inválida. Luego de estos reiterados registros de Tupinambis en el Plioceno de Argentina, los hallazgos pleistocénicos muestran una amplia distribución geográfica del género en Bolivia, Brasil y Uruguay (Hoffstetter, 1963; Estes, 1983; Ubilla & Perea, 1999; Hsiou, 2007); sin embargo, la única cita para Argentina es la de la localidad de Villa Lugano, provincia Buenos Aires (Rusconi, 1937a: 193), pero se trata de un material que está perdido.

Con respecto al material de Amphisbaenia,

los restos del Chapadmalalense superior aquí descriptos corresponden, hasta el momento, al más antiguo registro del grupo en América del Sur (Albino, 1996; Torres & Montero 1998). En la región costera entre Mar del Plata y Miramar actualmente se encuentra representada A. angustifrons, aunque A. heterozonata también se encuentra en áreas cercanas, de manera que el reconocimiento de Amphisbaena sp. en el Plioceno es concordante con la distribución actual del género.

BIBLIOGRAFÍA

- Alberdi, M.T., G. Leone & E.P. Tonni. 1995. Evolución climática y biológica de los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental. Monografías del Museo Nacional de Madrid, 12: 1-423.
- Albino, A.M. 1989. Primer registro de Colubroidea (Reptilia: Serpentes) de Argentina (Edad Montehermosense s.l., Plioceno). Ameghiniana, 25(3): 281-287.
- Albino, A.M. 1992. Primer registro de un Boidea (Reptilia: Serpentes) en el Plioceno de la provincia de Buenos Aires. *Pesquisas* 10(1): 106-109.
- Albino, A.M. 1995. Descripción del más antiguo Viperidae (Serpentes) de América del Sur. *Stud. geol. salmant.* 31: 11-20.
- Albino, A.M. 1996. The South American fossil Squamata (Reptilia: Lepidosauria). *Münchner Geowiss. Abh.* A 30: 185-202.
- Albino, A.M. & S. Brizuela. 2009. Los reptiles escamosos de la provincia de Buenos Aires: la perspectiva paleontológica. Boletín del Centro 6, Actas de las Quintas Jornadas Paleontológicas Regionales: 1-21
- Albino, A.M. & C.A. Quintana. 1992. Los Colubridae (Reptilia: Serpentes) del Chapadmalalense (Plioceno tardío) y Uquiense (Plioceno tardío-Pleistoceno temprano?) de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ameghiniana* 29(2): 125-133.
- Albino, A.M., S. Brizuela & C.I. Montalvo. 2006. New Tupinambis remains from the Late Miocene of Argentina and a review of the South American Miocene teiids. J. Herpetol. 40(1): 206-213.
- Albino, A.M., R. Tomassini & S. Brizuela. 2009. Presencia del lagarto teido *Tupinambis* en la Formación Monte Hermoso de Farola Monte Hermoso, sur de la provincia de Buenos Aires (Argentina). *Ameghiniana* 46(1): 177-187.
- Ávila-Pires, T.C.S. 1995. Lizards of Brazilian Amazonia (Reptilia: Squamata). Zoologische Verhandelingen 299: 1-706.
- Báez, A.M. & Z. Gasparini. 1977. Orígenes y evolución de los anfibios y reptiles del Cenozoico de América del Sur. Acta Geol. Lilloana 14: 149-232.
- Brizuela, S. & A.M. Albino. 2004. The earliest *Tupinambis* teiid from South America and its palaeoenvironmental significance. *J. Herpetol.* 38(1):

- 113-119.
- Brizuela, S. & A.M. Albino. 2008. Re-evaluation of the type material of "Diasemosaurus occidentalis" Ameghino and "Dibolosodon typicus" Ameghino (Squamata: Teiidae) from the Miocene of Argentina. J. Vert. Paleont. 28(1): 253-257.
- Brizuela, S. & A.M. Albino. 2010. Variaciones dentarias en *Tupinambis merianae* (Squamata, Teiidae). *Cuad. herpetol.* 24(1): 5-16.
- Chani, J.M. 1976. Relaciones de un nuevo Teiidae (Lacertilia) fosil del Plioceno superior de Argentina - Callopistes Bicuspidatus n. sp. Rev. Inst. Miguel Lillo 1: 133-153.
- Cione, A.L. & E.P. Tonni. 1995. El estratotipo de los pisos Montehermosense y Chapadmalalense (Plioceno) del esquema cronológico sudamericano. Ameghiniana 32(4): 369-374.
- Cione, A.L., E.P. Tonni, S. Bargo, M. Bond, A.M. Candela, A.A. Carlini, C.M. Deschamps, M.T. Dozo, G. Esteban, F.J. Goin, C.I. Montalvo, N. Nasif, J.I. Noriega, E. Ortíz Jaureguizar, R. Pascual, J.L. Prado, M.A. Reguero, G.J. Scillato-Yané, L. Soibelzon, D.H. Verzi, E.C. Vieytes, S.F. Vizcaíno & M.G. Vucetich. 2007. Mamíferos continentales del Mioceno tardío a la actualidad en la Argentina: cincuenta años de estudios En: S. Archangelsky, T. Sánchez & E.P. Tonni (Eds.), Ameghiniana Pub. Esp. 11, 257-278.
- Conrad, J.L. 2008. Phylogeny and systematics of Squamata (Reptilia) based on morphology. Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 310: 1-128.
- Donadío, O.E. 1982. Restos de anfisbénidos fósiles de Argentina (Squamata, Amphisbaenidae) del Plioceno y Pleistoceno de la provincia de Buenos Aires. Circ. Inf. Asoc. Paleont. Arg. 10: 10.
- Donadío, O.E. 1983. Estado sistemático de los representantes fósiles del género *Tupinambis* en Argentina (Squamata, Sauria, Teiidae) y consideraciones paleoambientales. *Bol. Asoc. Herpetol. Arg.* 1(3): 8.
- Edmund, A.G. 1969. Dentition. En: C. Gans & T.S., Parsons (Eds.), Biology of the Reptilia, pp. 117-200, Academic Press, New York.
- Estes, R. 1983. Sauria terrestria, Amphisbaenia. En: P. Wellnhofer (Ed.), *Handbuch der Paläoherpetologie*, Part 10A, pp. 1-249, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Gans, C. 2005. Checklist and bibliography of the Amphisbaenia of the world. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 289: 1-130.
- Gasparini, Z., M.S. de la Fuente & O.E. Donadío. 1986. Los reptiles cenozoicos de la Argentina: implicancias paleoambientales y evolución biogeográfica. IVº Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Mendoza (2): 119-130.
- Hoffstetter, R. 1963. La faune pléistocéne de Tarija (Bolivie). Note préliminaire. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., Series 2*, 35(2): 195-203.
- Hoffstetter, R. & J.P. Gasc. 1969. Vertebrae and ribs in modern reptiles. En: C. Gans, A. Bellairs & T. Parsons (Eds.), *Biology of the Reptilia*, pp. 201-310, Academic Press, London and New York.
- Hsiou, A. 2007. A new Teiidae species (Squamata,

- Scincomorpha) from the late Pleistocene of Rio Grande do Sul State, Brazil. *Rev. Bras. Paleontol.* 10: 181-194.
- Kearney, M. 2003. Systematics of the Amphisbaenia (Lepidosauria: Squamata) based on morphological evidence from recent and fossil forms. *Herpetol.* Mon. 17: 1-74.
- Kraglievich, L.J. 1947. Presencia de lagartos del género Tupinambis en la fauna Pliocena Chapadmalalense. An. Soc. Cien. Arg. 143: 253-257.
- Krause, L. 1990. Morfologia e aspectos funcionais de esqueleto apendicular de macroteiídeos (Sauria, Scincomorpha, Teiidae). Bol. Inst. Biociéncias, UFRGS 47: 1-114.
- Nydam, R.L., J.G. Eaton & J. Sankey. 2007. New taxa of transversely-toothed lizards (Squamata: Scincomorpha) and new information on the evolutionary history of teiids. J. Vert. Paleont. 81(3): 538-549.
- Montero, R., V. Abdala, S. Moro & G. Gallardo. 2004. Atlas de *Tupinambis rufescens* (Squamata: Teiidae). Anatomía externa, osteología y bibliografía. *Cuad. herpetol.* 18(1): 17-32.
- Reig, O. 1958. Notas para una actualización del conocimiento de la fauna de la Formación Chapadmalal. II Amphiabia, Reptilia, Aves, Mammalia (Marsupialia, Didelphidae, Boriiyaenidae). Acta Geol. Lilloana 2: 255-283.
- Rovereto, C. 1914. Los estratos araucanos y sus fósiles. An. Mus. Nac. Hist. Nat. 25: 1-250.
- Rusconi, C. 1937a. Contribución al conocimiento de la

- ecología de la ciudad de Buenos Aires y sus alrededores y referencia de su fauna. Ac. Aca. Nac. Cs. Córdoba X: 177-384.
- Rusconi, C. 1937b. La presencia de lagartijas en el piso Ensenadense. *Bol. Paleontológico* 9: 6-7.
- Scanferla, C.A., F.L. Agnolin & D. Voglino. 2009. Boiruna cf. B. maculata (Ophidia: Colubroides) from the early to middle Pleistocene of South America, and the efects of Pleistocene extinctions on South American reptiles. SAJH 4(3), 259-267.
- Smith, J.B. & P. Dodson. 2003. A proposal for a standard terminology of anatomical notation and orientation in fossil vertebrate dentitions. *J. Vert. Paleont.* 23(1), 1-12.
- Torres, S.E. & R. Montero. 1998. *Leiosaurus marelli* Rusconi 1937, is a South American amphisbaenid. *J. Herpetol.* 32(4): 602-604.
- Ubilla, M. & D. Perea, 1999. Quaternary vertebrates of Uruguay: biostratigraphic, biogeographic and climatic overview. Quat. South Amer. Ant. Pen 12: 75-90
- Veronese, L.B. & L. Krause. 1997. Esqueleto pré-sacral e sacral dos lagartos teiídos (Squamata, Teiidae). Rev. Bras. Biol. 14(1): 15-34.
- Vidal, N. & S.B. Hedges. 2009. The molecular evolutionary tree of lizards, snakes, and amphisbaenians. *C. R. Biol.* 332: 129-139.
- Zaher, H. & O. Rieppel. 1999. Tooth implantation and replacement in squamates, with special reference to mosasaur lizards and snakes. American Museum Novitates 3271 (1999): 1-19.

Recibido: 11-III-2011 Aceptado: 7-V-2012