



Universidade Regional do Cariri – URCA
Centro de Ciências Biológicas e da Saúde – CCBS
Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e
Recursos Naturais - PPGDR



EDNALVA DA SILVA SANTOS

**TAXONOMIA DE LAGARTOS FÓSSEIS (REPTILIA: SQUAMATA) DA
FORMAÇÃO CRATO (GRUPO SANTANA), CRETÁCEO INFERIOR DA BACIA DO
ARARIPE, NORDESTE DO BRASIL**

CRATO, CE

2024

EDNALVA DA SILVA SANTOS

**TAXONOMIA DE LAGARTOS FÓSSEIS (REPTILIA: SQUAMATA) DA
FORMAÇÃO CRATO, CRETÁCEO INFERIOR DA BACIA DO ARARIPE,
NORDESTE DO BRASIL**

Dissertação apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Recursos Naturais da Universidade Regional do Cariri-URCA como pré-requisito para obtenção do título de Mestra.

Orientador(a): Dr. Antônio Álamô Feitosa Saraiva

Coorientador(a): Dr. Samuel Cardozo Ribeiro

CRATO, CE

2024

Ficha Catalográfica elaborada pelo autor através do sistema
de geração automático da Biblioteca Central da Universidade Regional do Cariri - URCA

Santos, Ednalva Da Silva

Opção II TAXONOMIA DE LAGARTOS FÓSSEIS (REPTILIA:
SQUAMATA) DA FORMAÇÃO CRATO (GRUPO SANTANA), CRETÁCEO
INFERIOR DA BACIA DO ARARIPE, NORDESTE DO BRASIL / Ednalva Da
Silva Santos, Crato-CE, 2024.

141p. il.

Dissertação. Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica e Recursos
Naturais da Universidade Regional do Cariri - URCA.

Orientador(a): Prof. Dr. Antônio Álamo Feitosa Sarniva

Coorientador(a): Prof. Dr. Samuel Cardozo Ribeiro

1. América do Sul, 2. Diversidade, 3. Morfologia, 4. Filogenia, 5. Luz e cor;
I. Título.

CDD: 576

EDNALVA DA SILVA SANTOS

TAXONOMIA DE LAGARTOS FÓSSEIS (REPTILIA: SQUAMATA) DA FORMAÇÃO CRATO, CRETÁCEO INFERIOR DA BACIA DO ARARIPE, NORDESTE DO BRASIL. Dissertação do Mestrado em Diversidade Biológica e Recursos Naturais apresentada à Universidade Regional do Cariri –URCA, para obtenção do título de Mestre(a) em Diversidade Biológica e Recursos Naturais.

APROVADA EM: 30 / 09 / 2024

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dr. Samuel Cardozo Ribeiro – Orientador

Universidade Regional do Cariri - URCA

Assinatura

Documento assinado digitalmente
 **SAMUEL CARDOZO RIBEIRO**
Data: 01/10/2024 12:55:38-0300
Verifique em <https://validar.itl.gov.br>

Profa. Dra. Joyce Celerino de Carvalho

Universidade de São Paulo - USP

Assinatura

Documento assinado digitalmente
 **JOYCE CELERINO DE CARVALHO**
Data: 16/10/2024 07:58:36-0300
Verifique em <https://validar.itl.gov.br>

Prof. Dr. Renan Alfredo Machado Bantim

Universidade Regional do Cariri - URCA

Assinatura

Documento assinado digitalmente
 **RENAN ALFREDO MACHADO BANTIM**
Data: 24/10/2024 14:39:28-0300
Verifique em <https://validar.itl.gov.br>

AGRADECIMENTOS

Ao PPGDR/URCA, por ser minha casa/mãe durante o período do curso. Pelo espaço, infraestrutura e recursos disponibilizados.

À CAPES pela concessão da bolsa que me permitiu permanecer no programa e desenvolver a pesquisa proposta.

Ao meu orientador Dr. Antônio Álamo Feitosa Saraiva por fornecer os materiais necessários para a realização deste estudo e pela orientação.

Ao meu coorientador Samuel Cardozo Ribeiro, por toda paciência, ensinamentos e parceria do início ao fim desta jornada. Durante a nossa convivência, nas orientações jamais me senti desamparada ou sozinha, sempre esteve aberto ao diálogo e disposto a fazer o necessário para solucionar os problemas que foram surgindo nesse percurso, com a maior calma e paciência diante da minha constante agitação. Sempre me incentivando e apostando todas as fichas de que eu conseguiria desenvolver bem, quando eu já não mais acreditava, sua confiança e apoio foram a minha maior motivação, especialmente na fase final. Sua humanidade me ensinou muito sobre o que de fato é orientar.

Agradeço também as instituições parceiras: O Museu de Paleontologia Plácido Cidade Nuvens (MPPCN) pela disponibilização do material utilizado neste estudo; o Museu Nacional (MN/UFRJ), nas pessoas de Alexander Kellner, Juliana Sayão e Marina Bento pela disponibilização de material para a análise, pelo espaço e parceria; Ao Laboratório de Tomografia Computadorizada de Raios X (LTC-RX) do Departamento de Energia Nuclear da Universidade Federal de Pernambuco (UFPE) pela contribuição com a análise do material. Ao Museu de História Natural do Ceará Prof. Dias da Rocha pelos materiais de lagartos atuais cedidos para as comparações anatômicas.

Ao Laboratório mais badalado da URCA, o LPU, que foi literalmente minha casa nos últimos dois anos. Quero agradecer especialmente aos meus colegas de trabalho/laboratório Elis Santana, Gustavo Gomes, Eugênio, David Renato, Francielma, Fernanda, Damares, Artur, Aline e Elane pela convivência, companhia e por dividir momentos de surtos e risos. Também agradeço aos professores e amigos Renan Bantim, Thatiany Batista e Naiara Cipriano pelas conversas e ensinamentos que muito contribuíram para a minha formação profissional.

Aos meus pais e irmãos, que sem entender muito bem do que se tratava sempre me forneceu apoio.

Aos meus colegas de mestrado pela convivência e ricas trocas que tivemos Palloma, Gabriel, Dayrine, Juliana, Carlos Martins e Elis (minha dupla).

A minha rede de apoio, meus amigos (Nanda, Soraia, Thiago Lima, Thiago Alexandre, Laura, Dandara, Mônica, Gabriel) como o nome já diz, pelo apoio, parceria, ajuda e principalmente companhia, por todo amparo e auxílio. Amo vocês. Em especial, meu irmão Edinardo que esteve comigo durante todo esse período, merecendo receber o título de mestre honorário. A Diego Teles, meu amigo, por todas as observações e contribuições nos manuscritos, assim como a parceria na Docência e os momentos de descontração.

Também aos meus amigos Esaú Vitor, Thiago Silva, Arielli e Tia Cris pela acolhida em suas residências nas fases de análise do material e também durante a participação de eventos, em que precisei viajar para outros estados.

E um agradecimento especial ao melhor paleoartista, João Eudes, meu bem, por todo companheirismo, incentivo e ajuda. Por nunca ter desistido de mim e nem permitido que eu desistisse. Seu apoio, consultoria nos desenhos e conversas relacionadas ao tem foram essenciais para a construção deste documento.

A todos, meu muito obrigada.

*Dedico este trabalho a minha Mainha, Maria
Raimunda.*

*A feminista dona de casa e empreendedora,
que sem ter muito acesso a teorias e
ensinamentos, sempre me ensinou sobre
determinação e liberdade.*

*“Se fosse fácil achar o caminho das pedras,
tantas pedras no caminho não seria ruim.”*

Humberto Gessinger

RESUMO

Fósseis de Squamata são raros no registro mundial sendo geralmente representados por fragmentos ósseos de crânios e mandíbulas, que dificultam estudos taxonômicos e filogenéticos. No Brasil, os lagartos fósseis da Bacia do Araripe trazem um panorama diferencial a esta situação preservacional, possuindo um excepcional estado de preservação, que inclui resquícios de tecidos moles como músculos e escamas. Desse modo, este trabalho visa revisar o Clado Squamata no continente Sul-americano; descrever uma nova metodologia para imageamento óptico de fósseis e realizar descrição de novos espécimes de lacertílios para a Formação Crato. A ocorrência de Squamata neste continente tem início no Cretáceo Inferior, sendo maior parte dos registros datados para o Cenozóico. Até o momento foram relatados 30 *taxa* de lagartos, recuperados em nove famílias; sete espécies de anfisbenas, sendo todas da família Amphisbaenidae e 50 espécies de serpentes, agrupadas em 10 famílias. *Tijubina pontei* representa é um lacertílio fóssil da Bacia do Araripe, representando um dos *taxa* com melhor preservação na América do Sul. Visando extrair mais informações morfológicas, foi aplicado a este espécime, uma metodologia experimental, com o uso de diferentes cores de iluminação e luz ultravioleta (UV), a partir da qual foi possível observar que quando iluminado com as cores vermelha e verde não houveram resultados significativos na visualização de estruturas quando comparadas as imagens obtidas com a cor branca, enquanto a cor azul e suas combinações evidenciaram nas imagens detalhes das escamas e da matriz rochosa, auxiliando na análise e interpretação dos fósseis. Nos materiais analisados identificamos um espécime e designamos como neótipo para *Calanguban alamoii*. O novo néotipo apresenta um conjunto de caracteres morfológicos cranianos e vertebrais, que permitiram a estabilização filogenética do taxon como um Borioteiioidea; adicionalmente, um outro lacertílio recentemente repatriado foi identificado com um frontal robusto e alongado, com tíbia e fíbula de tamanho subigual e clavículas anguladas antero-distalmente, denteção pleurodonte e unicúspide com estrias e falanges ungueais em formato falciforme e planas na base. Essas características distintivas o diferenciam dos outros lacertílios da região, classificando-o como um possível membro da família Paramacellodidae, representando o segundo registro dessa família na América do Sul.

Palavras-chave: América do Sul; Diversidade; Morfologia; Filogenia; Luz e cor.

ABSTRACT

Squamata fossils are rare in the global record, typically represented only by fragments of skulls and jaws, which complicates taxonomic and phylogenetic studies. In Brazil, however, the fossil lizards from the Bacia do Araripe provide a unique perspective on this preservation issue, featuring an exceptional state of preservation that includes remnants of soft tissues such as muscles and scales. This work aims to review the Squamata clade in South America; describe a new methodology for optical imaging of fossils; and provide descriptions of new lizard specimens from the Crato Formation. The occurrence of Squamata on this continent dates back to the Lower Cretaceous, with most records dating to the Cenozoic. To date, 30 lizard *taxa* have been reported, recovered from nine families; seven species of amphisbaenids, all within the family Amphisbaenidae; and 50 species of snakes, grouped into 10 families. One of these taxa is *Tijubina pontei*, a fossil lizard from the Bacia do Araripe. To extract more morphological information, an experimental methodology was applied to this specimen using different lighting colors and ultraviolet (UV) light. It was observed that illumination with red and green colors did not produce significant results in the visualization of structures compared to images obtained with white light, whereas blue light and its combinations revealed details of the scales and the rock matrix, aiding in the analysis and interpretation of fossils. Among the analyzed materials, we identified a specimen and designated it as the neotype for *Calanguban alamoii*. The new neotype exhibits a set of cranial and vertebral morphological characters that allowed for the taxon's phylogenetic stabilization as a Borioteiioidea. Additionally, another recently repatriated lizard was identified with a robust and elongated frontal bone, subequal-sized tibia and fibula, and anterodistally angled clavicles, pleurodont and unicuspid dentition with striae, and falciform ungual phalanges with a flattened base. These distinctive features differentiate it from other lizards in the region, classifying it as a possible member of the family Paramacellodidae, representing the second record of this family in South America.

Keywords: South America; Diversity; Morphology; Phylogeny; Light and color.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1. Um exemplo recente da árvore filogenética dos diapsidas de Simões et al. (2018), modificada por Simões; Pyron (2021) mostrando as relações internas de Squamata inferidos a partir da combinação de dados morfológicos e moleculares. Abreviaturas: Gek, Gekkota; Scin, Scincoidea; Serp, grupo total Serpentes.....	19
Figura 2. A, Número de trabalhos com descrição e análise de escamados fósseis no continente Sulamericano; B, Porcentagem de trabalhos analisados.....	25
Figura 3. Ocorrência dos grupos de Squamata no continente Sul-americano. A, registros dos grupos de lagartos e anfisbenas; B registros de serpentes ao longo da história geológica da América do Sul.....	27
Figura 4. Distribuição de Squamata fósseis do Cretáceo ao Quaternário na América do Sul. Fonte: Elaborado pela autora, 2024.....	28
Figura 5. A, crânio de <i>C. rionegrensis</i> (MPCN PV-002) em vista lateral (Quadros et al., 2018); B, dentário esquerdo de <i>C. pachysymphysealis</i> (FUP-PV 000018) em vista lingual (Carvalho & Santucci, 2024); C, mandíbula de <i>Tropidurus</i> sp. (MDJ R-005) (Hsiou et al., 2012); D, maxila de <i>N. sanfranciscanus</i> (IGC-P 0085) (Bittencourt et al., 2021); E, Crânio de <i>C. bicuspidatus</i> (PVL 4618-1) em vista lateral (Brizuela & Albino, 2017); F, dentário direito de Cnemidophorinae; G, vértebra caudal de <i>Tupinambis</i> sp. (Brizuela & Albino, 2017); H, holótipo de <i>T. ponteii</i> , fotografado pela autora; I, dentários de <i>Paradracaena</i> sp. (MUSM 935), (Pujos et al., 2009). Escala: A,C, 1cm; B,E, 2mm; D, 500µm; F, 1mm; G, 0,5mm; I, 2cm.....	31
Figura 6. A-B, Crânio associado a <i>Boiruna</i> cf. <i>maculata</i> (MLP 94-XII-10-1), (Scanferla et al., 2009); C, vértebras procélicas de <i>Titanoboa cerrejonensis</i> (UF/IGM1), (Head et al., 2009); D-E, vértebra de <i>Seismophis septentrionalis</i> em vista ventral e dorsal, respectivamente (Onary et al., 2017); F, seções vertebrais de <i>Dinilysia patagonica</i> (MCFPVP 517) (Trivino & Albino, 2015). Escala: A-B, 5mm; C, 10cm; D-E, 2mm; F, 10mm.....	37
Figura 7. Neótipo de <i>Calanguban alamoii</i> (MN 7875-V). A, Fotografia do comprimento total do corpo em vista dorsolateral na parte; B, contraparte; C, desenho do comprimento total do corpo em vista dorsal, representando a parte; e D, contraparte. Escala = 10 mm.....	61
Figura 8. Neótipo de <i>Calanguban alamoii</i> (MN 7875-V); A, fotografia do teto do crânio preservado em vista ventral em parte; B, fotografia da caixa craniana e da região palatina preservadas em vista dorsal na contraparte; C, desenho esquemático das estruturas cranianas preservadas em A; D, desenho esquemático do crânio em B. Atl, Atlas; Ax, Eixo; C, Coronoide; C.Am.Pr, Processo anteromedial do coronoide; C.Pv.Pr, Processo póstero-ventral do coronoide;	

D: Dentário; Icl, Interclavícula; J, Jugal; L, Lacrimal; M, Maxila; Opi, Otooccipital; P.St.P., processo parietal-supretemporal; Po, Pós-orbital; Pra, processo retro-articular; PrF, Pré-frontal; Pro, Pró-ótico; Ptg Pterigoide; San, Surangular Soc, Supraoccipital; Spl, esplenial Sq, Escamoso. Escala: 2mm.....63

Figura 9. Detalhes da anatomia do crânio de *C. alamo*i (MN 7875-V). A, Detalhes do teto do crânio em vista ventral; B. Detalhes da caixa craniana, região palatina e mandíbula direita em vista dorsal Atl, atlas; Ax, áxis; C, coronóide; C.am.Pr, processo anteromedial do coronóide; C.Pv.Pr, processo posteroventral do coronóide; D: dentário; F.M, forame mentual; Icl, interclavícula; Icl.Ant.Pr., processo anterior da interclavícula; Icl.Lat.Pr., processo lateral da interclavícula; J, jugal; L, lacrimal; M, maxila; Opi, oto-occipital; P.St.P, processo supratemporal-parietal; Po, pós-orbital; Pra, pré-articular; P.Fr, forame pineal; PrF, pré-frontal; Pro, pró-ótico; Ptg pterigoide; Q, quadrado; Q.Ce.Cd, côndilo cefálico quadrangular; Q.Pi., pilar quadrangular; Q.i, impressão do quadrado; San, surangular; Soc, supraoccipital; Spl, esplenial; Sq, squamosal. Sutura parietofrontal, indicada por seta preta e sutura frontal medial, indicada por seta branca. Escala: 0,5 mm.....65

Figura 10. Detalhes do esqueleto axial de *C. alamo*i (MN 7875-V). A, fotografia da região cervical, parte; B, desenho da região cervical; C, visualização do coracóide, contraparte; D, desenho do coracóide; E, fotografia da região dorsal e pélvica, parte; F, desenho esquemático da região dorsal e cintura pélvica; G, visualização da região pélvica na contraparte; H, desenho da região pélvica. Atl, Atlas; Ax, axis; V.Ca, vértebra caudal; Co, coracóide; V.C vértebra cervical; C.D, costela dorsal; Fe, Fêmur; Il, Ílio; Is, Ísquio; Pu, Púbis; Um, úmero; Zg, zigóteno. Escala: A, B, E e F 2mm; C, D, G e H, 1mm.67

Figura 11. Visualização dos septos de autotomia presentes nas vértebras caudais de *C. alamo*i (MN 7875-V). Escala: 0,5 mm.....68

Figura 12. Fotografia e desenho dos membros anteriores e posteriores de *C. alamo*i (MN 7875-V) vistos na parte. A, braço esquerdo; B, braço direito; C, desenho do braço direito; D, perna esquerda; E, perna direita; F, desenho da perna direita; G, desenho da perna direita. Fal, falange; Fi, fibula; Mc, metacarpo; Mt, metatarso; Ra, rádio; Ti, tíbia; Ul, ulna; Um, úmero.....68

Figura 13. Árvore derivada da análise de inferência bayesiana de dados moleculares e morfológicos combinados, indicando a colocação filogenética de *Calanguban alamo*i. Os números dos nós indicam probabilidades posteriores; as cores dos nós são proporcionais às probabilidades posteriores variando de vermelho (0,5) a azul (1,0). Anguif., Anguiformes; Boriot., Borioteiioidea; Gek., Gekkota; Mos., Mosasauria; Scinc., Scincoidea.....74

Figura 14. Localização e mapa geológico da Bacia do Araripe, com representação da coluna estratigráfica, enfatizando a Formação Crato. Fonte: Adaptado de Batista et al., 2019.....81

Figura 15. Afloramento da Formação Crato representada na Pedreira Três Irmãos, cidade de Nova Olinda. Fonte: Autora, 2024.....	81
Figura 16. Instrumentos utilizados na preparação e medição do material.....	84
Figura 17. A, C, visualização do espécime em vista ventral antes da preparação; B, D, visualização do espécime após a preparação mecânica. Escala: 1 cm.....	85
Figura 18. Microscópio Eletrônico de Varredura (MEV), adquirido com apoio da Financiadora de Estudos e Projetos (Finep). Fonte: URCA.....	86
Figura 19. A, visualização do tomógrafo Nikon XT H 225 ST; B, visualização da amostra. Fonte: Autora, 2024.....	87
Figura 20. Contraparte do MPSC 5369 através do Microtomógrafo durante a segmentação 3D.....	87
Figura 21. Espécime MPSC 5369 preservado em vista ventrolateral em parte (MPSC 5369 p) e contraparte (MPSC 5369 cp). Escala: 1cm.....	89
Figura 22. Fotografia e desenho esquemático do crânio em vista ventrolateral na parte MPSC 5369 p. An, angular; D.i, impressão do dentário; Ect, ectopterigóide; Esf, esfenóide; Es, Esquamosal; F, frontal; Mx, maxila; Na, nasal; P, parietal; Pa, palatino; PFr, Pré-frontal; Po, pós-frontal; Px, pré-maxila; Q, quadrado; Q.i, impressão do quadrado; San, surangular; Soc, Supraoccipital; V.C., vértebras cervicais de número 1, 2 e 3. Escala: 5mm.....	91
Figura 23. Visualização de elementos cranianos em vista ventral, impressão do dentário direito em vista labial e dentário esquerdo em vista lingual na contraparte do espécime MPSC 5369 cp. An, angular; Ar, articular; C.i, impressão do coronóide; D, dentário; De, dentes; Esp, esplenial; F.M, forame mandibular; J, jugal; Mx, Maxila; Pr.Pd.Ar, processo posterodorsal do articular; Pr.Pm.Ar, processo posteromedial do articular; Ptg, pterigóide; Px, pré-maxila; Q, quadrado; San, Surangular. Escala: 5mm.....	92
Figura 24. Detalhes do dentário preservado na contraparte em vista lingual do MPSC 5369 cp. A, fotografia da contraparte com ênfase na dentição; B, prateleira dental e indicação dos dentes da região anterior para a posterior; C-F, detalhes dos dentes observados com o MEV. c.l, cúspide labial; C.M., canal meckeliano; Esp, esplenial; el, estria lingual; LSd, lâmina subdental; m.lt.an., margem lateral anterior; m.lt.ps., margem lateral posterior. Escala: A, 5mm; B, 2mm; C-D, 800µm; E-F, 200 µm.....	94
Figura 25. Desenho esquemático de MPSC 5369. C.d, costela dorsal; Cl, clavícula; Co, coracóide; cv, centro vertebral; Fe, fêmur; Fi, fibula; Icl, interclavícula; Il, ílio; Mc, Metacarpo; Mt, metatarso; Pt, processo transversal; Pu, púbis; V.c, vértebra cervical; V.d, vértebra dorsal; V.cd, vértebra caudal; v.ds, vértebra disforme. Escala: 1cm.....	96

Figura 26. A, desenho esquemático do MPSC 5369; B, membro anterior esquerdo; C, mão esquerda, com ênfase nas falanges ungueais; D, pé esquerdo; E, elementos da cintura pélvica preservados na contraparte; F, vértebras caudais. Ca, carpo; Cal, calcâneo; C.d, costela dorsal; Fo, Forame obtuso; F.u, falange ungueal; Il, ílio; Is, ísquio; Mc, metacarpo; Mt, metatarso; P.oc, processo ócleano; Pt, processo transverso; Pu, púbis; Ra, rádio; Um, úmero; Ul, ulna; vd, vértebra disforme; V.s, vértebra sacral. Escala: A, 1cm; B, 5mm; C-F, 2mm.....	98
Figura 27. Mapa de distribuição da família Paramacellodidae no Cretáceo Inferior. Fonte: Modificado de Bittencourt et al., 2020.....	101
Figura 28. Construção da câmara escura e disposição das luzes.....	109
Figura 29. <i>Tijubina ponteii</i> com iluminação nas cores branco, vermelho, verde, azul e suas variações. Escala: 1 cm.....	110
Figura 30. Espectro visível da luz, evidenciando a sequência de cores vistas a olho nu, e círculo cromático destacando as cores primárias e suas combinações.	111
Figura 31. Detalhe das escamas cervicais e caudais observadas no estereomicroscópio Leica com o uso da cor azul. Escala: 1 mm.....	112
Figura 32. A) Visualização de <i>T. ponteii</i> na luz UV; B) <i>Tropidurus semitaeniatus</i> morto por afogamento em tanque de água doce.....	114

LISTAS DE TABELAS

Tabela 1: Cheklist de Squamata no continente Sulamericano.....	45
Tabela 2. Resultado das medições do Neótipo de <i>C. alamo</i> i.....	69
Tabela 3. Medidas corpóreas de MPSC 5369.....	99

LISTA DE ABREVIATURAS E SIGLAS

Fig	Figura
Fm	Formação
Indet.	Indeterminado
P	Parte
Cp	Contraparte
UV	Ultravioleta
CT	Tomografia Computadorizada
MEV	Microscópio Eletrônico de Varredura
LED	Diodo Emissor de Luz (Light-Emitting Diode)

SIGLAS INSTITUCIONAIS

MHNCE	Museu de História Natural do Ceará Prof. Dias da Rocha
MN	Museu Nacional/UFRJ
MPPCN	Museu de Paleontologia Plácido Cidade Nuvens
UFPE	Universidade Federal de Pernambuco
UFRJ	Universidade Federal do Rio de Janeiro
URCA	Universidade Regional do Cariri
UNIVERSIDADE DE PRINCETON	

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	19
CAPÍTULO 1 - CHECKLIST E DISTRIBUIÇÃO DE SQUAMATA NO CONTINENTE SUL-AMERICANO COM BASE NO REGISTRO FÓSSIL	22
1. INTRODUÇÃO	23
2. METODOLOGIA	24
3. RESULTADOS E DISCUSSÕES.....	24
3.1. Sauria ou “lagartos”.....	29
3.2. Amphisbaena.....	33
3.3. Ophidia.....	34
4. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	38
5. REFERÊNCIAS.....	38
CAPÍTULO 2 - NEÓTIPO E REAVALIAÇÃO DAS RELAÇÕES FILOGENÉTICAS DO LAGARTO FÓSSIL CALANGUBAN ALAMOI DA FORMAÇÃO CRATO (CRETÁCEO INFERIOR, BRASIL)	55
1. INTRODUÇÃO.....	56
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	57
2.1. Material.....	57
2.2. Dados filogenéticos, morfológicos e moleculares.....	58
2.3. Análises filogenéticas.....	58
3. RESULTADOS.....	59
4. DISCUSSÕES.....	71
4.1. Taxonomia.....	71
4.2. Relações filogenéticas e implicações para o registo fóssil de lagartos Borioteiioidea.....	72
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	75
6. REFERÊNCIAS.....	75
CAPÍTULO 3- DE VOLTA PRO MEU ACONCHEGO: DESCRIÇÃO DE NOVA ESPÉCIE DE LAGARTO FÓSSIL REPATRIADO AO CARIRI CEARENSE.....	80
1. INTRODUÇÃO.....	81
2. MATERIAL E MÉTODO.....	83
2.1. Material.....	83
2.2. Preparação mecânica.....	83
2.3. Fotografia e imagens.....	84
2.4. Microtomografia computadorizada.....	86

2.5. Análise e descrição.....	87
3. RESULTADOS.....	88
4. DISCUSSÕES.....	99
4.1.Comparações anatômicas.....	99
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	102
6. REFERÊNCIAS.....	102
CAPÍTULO 4 - DADOS ADICIONAIS DE <i>Tijubina pontei</i> Bonfim Junior & Marques 1997 A PARTIR DE UMA NOVA METODOLOGIA PARA IMAGEAMENTO ÓPTICO APLICADA A FÓSSEIS.....	
1. INTRODUÇÃO.....	108
2. METODOLOGIA.....	109
3. RESULTADOS E DISCUSSÕES.....	110
3.1. Novos dados morfológicos.....	112
3.2. Aspectos tafonômicos.....	113
4. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	114
5. REFERÊNCIAS.....	115
APENDICES.....	117

Com poucas exceções, os Squamata são animais de pequeno porte e seu esqueleto é muito frágil, tais características exigem dependência de um ambiente deposicional adequado para sua preservação. Muitos fósseis são representados por partes isoladas, como vértebras e ossos mandibulares, geralmente muito fragmentados, dificultando atribuições taxonômicas precisas, estudos morfológicos, evolutivos e cladísticos (Evans, 2003; Hsiou, 2007; Quadros, 2015).

Os registros de lagartos fósseis no Gondwana são considerados escassos e fragmentados, em especial no Mesozóico Sul-americano, sendo representados por poucos lagartos oriundos principalmente do Brasil e duas serpentes argentinas (Estes & Prince, 1973; Evans, 2003; Candeiro, 2007; Nava & Martinelli, 2011; Bittencourt *et al.* 2020; Carvalho & Santucci, 2024). No Brasil, os registros são do Sudeste, na Bacia de Bauru, e no Nordeste, na Bacia do Araripe.

Na Bacia Sedimentar do Araripe, até o momento, foram descritas quatro espécies de Squamata para a Formação Crato: *Tijubina pontei* Bonfim-Júnior & Marques 1997, *Olindalacerta brasiliensis* Evans & Yabumoto 1998, *Calanguban alamo*i Simões, Caldwell & Kellner 2015 e *Tetrapodophis amplexus* Martill, Tischlinger & Longrich 2015, sendo classificados como lagartos e um dolichossaurídeo, respectivamente (Bonfim-Júnior & Marques 1997; Evans & Yabumoto, 1998; Simões, 2012; Simões, Caldwell & Kellner, 2015; Martill, Tischlinger & Longrich, 2015; Caldwell *et al.*, 2021).

Levando em consideração a falta de registros fósseis deste grupo em outras regiões do Gondwana, os registros do Brasil, especialmente do Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe, possuem grande significado para compreender a origem e evolução do grupo neste continente. Portanto, este trabalho tem como objetivo: 1) contribuir para a ampliação e atualização de informações sobre o grupo supracitado; 2) descrever dados adicionais para a espécie *T. pontei*, a partir do uso de uma nova metodologia; e 3) analisar e descrever dois espécimes de Squamata fóssil para a Formação Crato.

A presente dissertação está organizada em capítulos, a saber o Capítulo 1 trata-se de uma revisão de literatura intitulado “Checklist e distribuição de Squamata no continente Sul-americano com base no registro fóssil”; Os capítulos 2 e 3 são voltados para a descrição de novos espécimes, sendo o Capítulo 2 intitulado “Neótipo e reavaliação das relações filogenéticas do lagarto fóssil *Calanguban alamo*i da Formação Crato (Cretáceo Inferior, Brasil; e o Capítulo 3, “De volta pro meu aconchego: descrição de uma nova espécie de lagarto fóssil repatriado ao Cariri cearense, trata-se da descrição de uma nova espécie de lagarto para a Formação Crato (Grupo Santana), Cretáceo Inferior da Bacia do Araripe; e por fim, o Capítulo

4 “Dados adicionais de *Tijubina pontei* Bonfim Junior & Marques 1997 a partir de uma nova metodologia para imageamento óptico aplicada a fósseis”.

CAPÍTULO 1

CHECKLIST E DISTRIBUIÇÃO DE SQUAMATA NO CONTINENTE SULAMERICANO COM BASE NO REGISTRO FÓSSIL

RESUMO

Squamata é uma Ordem de vertebrados que inclui “lagartos”, serpentes e anfisbenas, sendo um grupo com grande diversidade ecológica e morfológica. Sua distribuição inclui desde regiões tropicais e subtropicais a regiões áridas e frias, evidenciando grande flexibilidade adaptativa. No registro fóssil, sua distribuição é irregular ao longo do tempo geológico, especialmente no Mesozóico, quando provavelmente se originou e diversificou. Para a América do Sul, tal registro é escasso e fragmentado, sendo boa parte do material encontrado e descrito a partir de fragmentos dentários, mandíbulas e vértebras. A partir deste cenário, este estudo objetivou realizar um checklist do registro fóssil de Squamata no continente Sul-americano, para delinear o panorama do processo de distribuição geográfica dos grupos ao longo do tempo geológico. O levantamento dos dados ocorreu através das principais bases de dados disponíveis *on line*, com os descritores “Squamata; fóssil; América do Sul e os países deste continente; lagartos; anfisbenas; serpentes”. Foram analisados 99 trabalhos, publicados entre 1890 e os dias atuais. Os dados foram disponibilizados em uma tabela e representados em gráficos e mapas de distribuição de acordo com os períodos e contextos geológicos das suas respectivas ocorrências. Dos grupos estudados, os ‘lagartos’ representam a maior parte das pesquisas (48%), tendo o registro de 30 *taxa*, alocados em 11 famílias com registros que iniciam-se no Cretáceo Inferior e se estendem até o Pleistoceno. Por sua vez, as serpentes equivalem a 44% das pesquisas, tendo 50 espécies registradas, distribuídas em oito famílias, com registros do Cretáceo Superior até o Pleistoceno. Contrastando com os grupos já mencionados, as anfisbenas correspondem a 8% dos estudos, possuem descrição de sete espécies, todas da Família Amphisbaenidae, seus registros se dão no Plioceno, Pleistoceno e Holoceno. Devido a formação de grupos de estudos voltados para a fauna de Squamata, a maior parte dos estudos na América do Sul estão concentrados na Argentina e Brasil, correspondendo sobretudo ao Cretáceo e Quaternário. Novos esforços amostrais e pesquisas direcionadas aos aspectos morfológicos e paleoambientais poderão ajudar a entender melhor as variações na composição faunística e o processo de irradiação do grupo no continente.

Palavras-chave: Diversidade fóssil; Lepidosauria; Lacertilia; Ophidia; Região Neotropical;

1. INTRODUÇÃO

O Clado Lepidosauria engloba todos os diapsídeos não arcossauromorfos, sendo composto pela Ordem Squamata e Rhynchocephalia ou Sphenodontia (Hickman et al., 2013). Esta última possui apenas um representante vivo, *Sphenodon punctatus*, um tuatara endêmico da Nova Zelândia (Gauthier et al., 1988; 2012; Pough et al., 1998; 2008; Conrad, 2008).

A Ordem Squamata, que inclui os “lagartos”, serpentes e anfisbenas viventes e fósseis, é um grupo muito diversificado quanto a sua ecologia e morfologia. Apesar de serem vistos como grupos distintos, os integrantes desses *taxa* são filogeneticamente semelhantes, uma vez que representam linhagens especializadas de lagartos (Conrad, 2008; Pough et al., 2008).

Atualmente, são conhecidas aproximadamente 11.549 espécies de Squamata classificados em 92 famílias, sendo a maioria pertencente à subordem Sauria, ou “lagartos”, com 7.310 espécies; as demais subordens Ophidia e Amphisbaenia possuem 4.038 e 201 espécies, respectivamente (Uetz et al., 2024). A distribuição deste grupo vai desde regiões tropicais e subtropicais a regiões áridas e frias, evidenciando grande flexibilidade ecológica, fisiológica e comportamental (Zug et al., 2001).

No registro fóssil, apresentam-se de forma irregular ao longo do tempo geológico, especialmente no Mesozóico durante os períodos Triássico e Jurássico, quando provavelmente se originaram e tiveram o seu primeiro evento de diversificação (Evans & Jones, 2010; Simões et al., 2017, 2018). Entretanto, tal registro é consideravelmente abundante e diverso na região que corresponde a Laurásia (Gao & Norell, 1998; 2000; Nydam et al., 2000; Nydam & Cifelli, 2002; Conrad & Norell, 2007; Evans & Wang, 2010; DeMar Jr et al., 2017; Martinelli et al., 2021).

Portanto, o registro fóssil de Squamata na América do Sul é escasso e fragmentado em comparação com outras localidades, sendo boa parte do material encontrado e descrito a partir de fragmentos dentários e mandíbulas, no caso de lagartos, e vértebras, no caso de serpentes (Evans, 2003; Candeiro, 2007). Argentina e Brasil possuem a maioria dos registros deste grupo, com o registro principalmente de serpentes e lagartos já extintos no Cretáceo e grupos atuais no Cenozóico (Estes & Prince, 1973; Nava & Martinelli, 2011; Albino & Brizuela, 2014; Simões et al., 2017; Hsiou et al., 2018; Bittencourt et al., 2020).

Pelo exposto, este capítulo tem como objetivo apresentar um checklist do Clado Squamata no continente Sul-americano com base no registro fóssil, visando entender melhor o processo de distribuição geográfica dos grupos ao longo do tempo geológico.

2. METODOLOGIA

O presente checklist foi construído a partir da revisão de Albino & Brizuela (2014), adicionando todos os novos dados disponíveis na literatura científica até meados de 2024. Os trabalhos analisados possuem um recorte temporal do ano 1800 até o ano recorrente.

Para tanto, foi realizado um levantamento de produções científicas nas principais bases de dados eletrônicas disponíveis: Scientific Electronic Library Online (Scielo), Google Acadêmico, Scopus, Medline (Pubmed), Web of Science, Portal de periódicos da CAPES, e quando necessário, livros e capítulos de livros e páginas de revistas relacionadas ao tema na América do Sul, foram analisadas a fim de aumentar a acurácia no levantamento dos dados. Para marcar um padrão na busca *on line*, elegemos os seguintes descritores (Squamata; fóssil; América do Sul e os países deste continente, lagartos, anfisbenas, serpentes), nos idiomas mais comuns observados na literatura científica: português, inglês e espanhol.

Após a busca, os trabalhos passaram por uma triagem e, posteriormente, foram analisados. Os dados obtidos foram representados em gráficos e mapas de distribuição de acordo com os períodos e contextos geológicos das ocorrências e disponibilizados na Tabela 1, contendo informações quanto à classificação, material, localização e referência de cada táxon.

Para a construção do mapa, os dados de localização foram retirados dos trabalhos de referência, considerando as coordenadas disponibilizadas ou a coordenada da localidade de acordo com o software freeware Google Earth. Os dados foram organizados em planilhas no Excel, e a posteriori foram processados no Software Qgis.

3. RESULTADOS E DISCUSSÕES

As pesquisas relacionadas à Squamata fósseis no continente tiveram início a partir do ano de 1890 (Marsh, 1892; Estes & Prince, 1973; Sullivan & Estes, 1997; Hsiou *et al.*, 2010; Camolez & Zaher, 2010; Albino & Brizuela, 2014; Simões *et al.*, 2017; Carvalho & Santucci, 2023). Desta forma, foram analisados 99 trabalhos publicados a partir desta data até o ano recorrente (2024), conforme pode ser visualizado na figura 2a. É possível constatar que o número de publicações relacionadas ao grupo vem crescendo, especialmente após os anos 2000, sugerindo maior valorização do conhecimento científico e melhoria nas técnicas de coleta e análise de fósseis e aumento de novos grupos de estudo.

Quanto aos grupos estudados, os lagartos representam a maior parte das pesquisas, 49% (Fig. 2b), tendo até o momento o registro de nove famílias e 30 *taxa*. A família Teiidae é demonstrada como a mais abundante e comum no registro fóssil, ocorrendo desde o período Cretáceo.

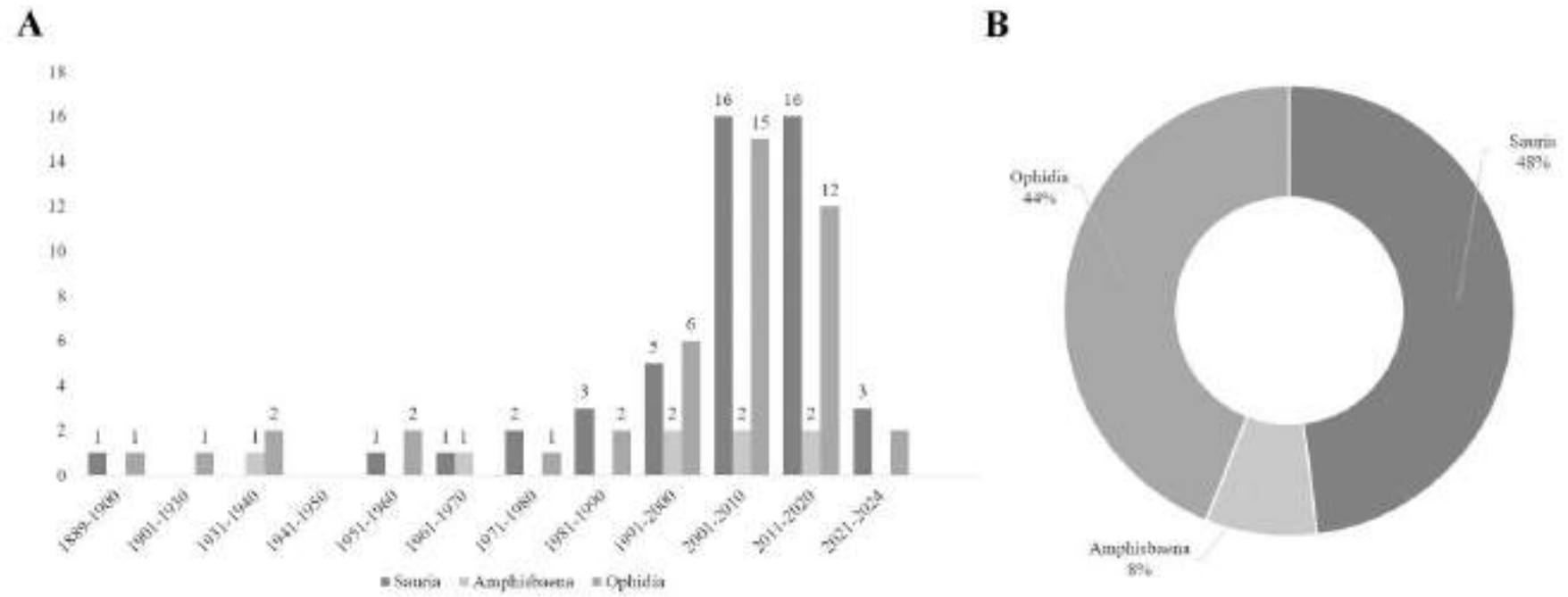


Figura 2. A, Número de trabalhos com descrição e análise de escamados fósseis no continente Sulamericano; B, Porcentagem de trabalhos analisados.

As anfisbenas correspondem a 8% e possuem descrição de sete espécies, todas posicionadas na Família Amphisbaenidae. E as serpentes equivalem a 43% das pesquisas, com o registro de 10 famílias e 50 espécies. As famílias mais representadas são Boidae, Colubridae e Madtsoiidae, respectivamente.

Estes dados foram discutidos em tópicos separando os grupos em Sauria, Amphisbaenia e Ophidia e estão disponibilizados na Tabela 1, ao final deste capítulo (Material suplementar).

Em relação à distribuição geográfica, os primeiros registros de lagartos documentados para o Brasil surgiram no início no período Cretáceo, com a ocorrência do Clado Borioteoidea e as famílias Paramacellodidae e Priscagamidae, já extintas neste continente. As demais famílias registradas (Anguidae, Gekkonidae, Iguanidae, Liolaemidae, Leiosauridae, Polychrotidae, Teiidae e Tropiduridae) possuem ampla distribuição atual (Nava & Martinelli, 2011; Simões *et al.*, 2017; Brizuela & Albino, 2017; Quadros *et al.*, 2018; Bittencourt *et al.*, 2021), (Figura 3).

Quanto às serpentes, os primeiros registros são da Patagônia Argentina, irradiando para outras regiões sul-americanas (Hsiou *et al.*, 2010; Triviño & Albino, 2015; Garberoglio *et al.*, 2019; Facchini *et al.*, 2020). Nove grupos foram registrados. As famílias Dinilysiidae e Mattsoidae com registro a partir do Cretáceo Superior foram extintas ao final do Cretáceo e ao final do Eoceno, respectivamente. Outros dois grupos, Anilioiidae e Scolecophida com registro a partir do Cretáceo Superior, e as demais famílias documentadas para outros períodos (Boidae, Colubridae, Diapsida, Elapidae e Viperidae) mantêm representantes até os dias atuais.

As amphisbaenas foram encontradas a partir do Plioceno, estendendo o registro com poucas localidades e representantes no Quaternário (Hans & Monter, 1998; Torres & Montero, 1998; Scanferla *et al.*, 2006; Angolin & Jofre, 2011; Camolez & Zaher, 2010).

Muitos gêneros e famílias preservados no registro fóssil mantêm sua distribuição atual nas regiões de registro. Conforme Estes (1970), o surgimento da maioria dos gêneros recentes deve ter ocorrido, no mínimo, no Oligoceno, com muitas famílias atuais tendo representantes já no Cretáceo. As ocorrências e distribuição do registro fóssil de Squamata na América do Sul podem ser observadas no mapa abaixo (Figura 4).

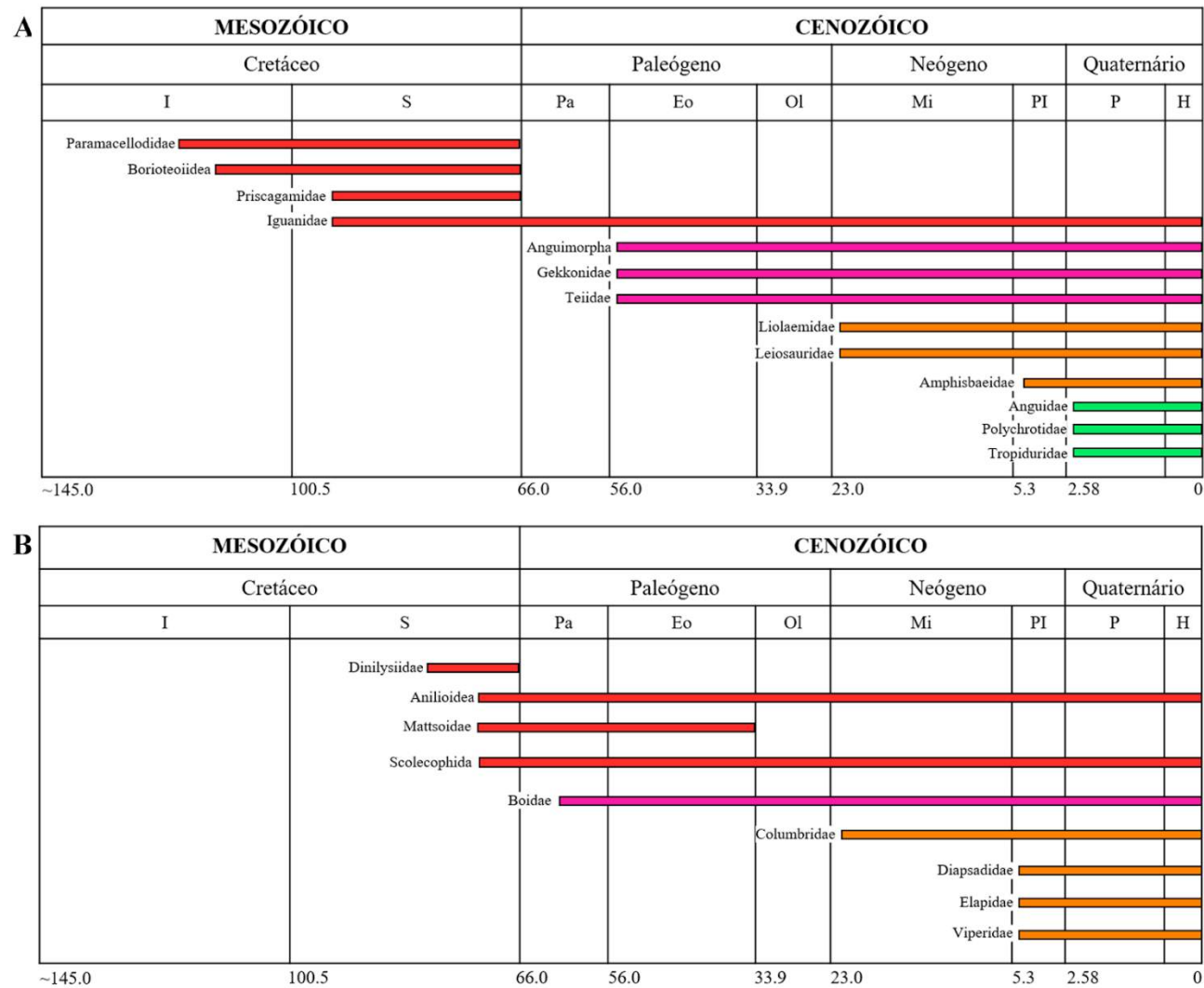


Figura 3. Ocorrência dos grupos de Squamata no continente Sul-americano. A, registros dos grupos de lagartos e anfisbenas; B registros de serpentes ao longo da história geológica da América do Sul.

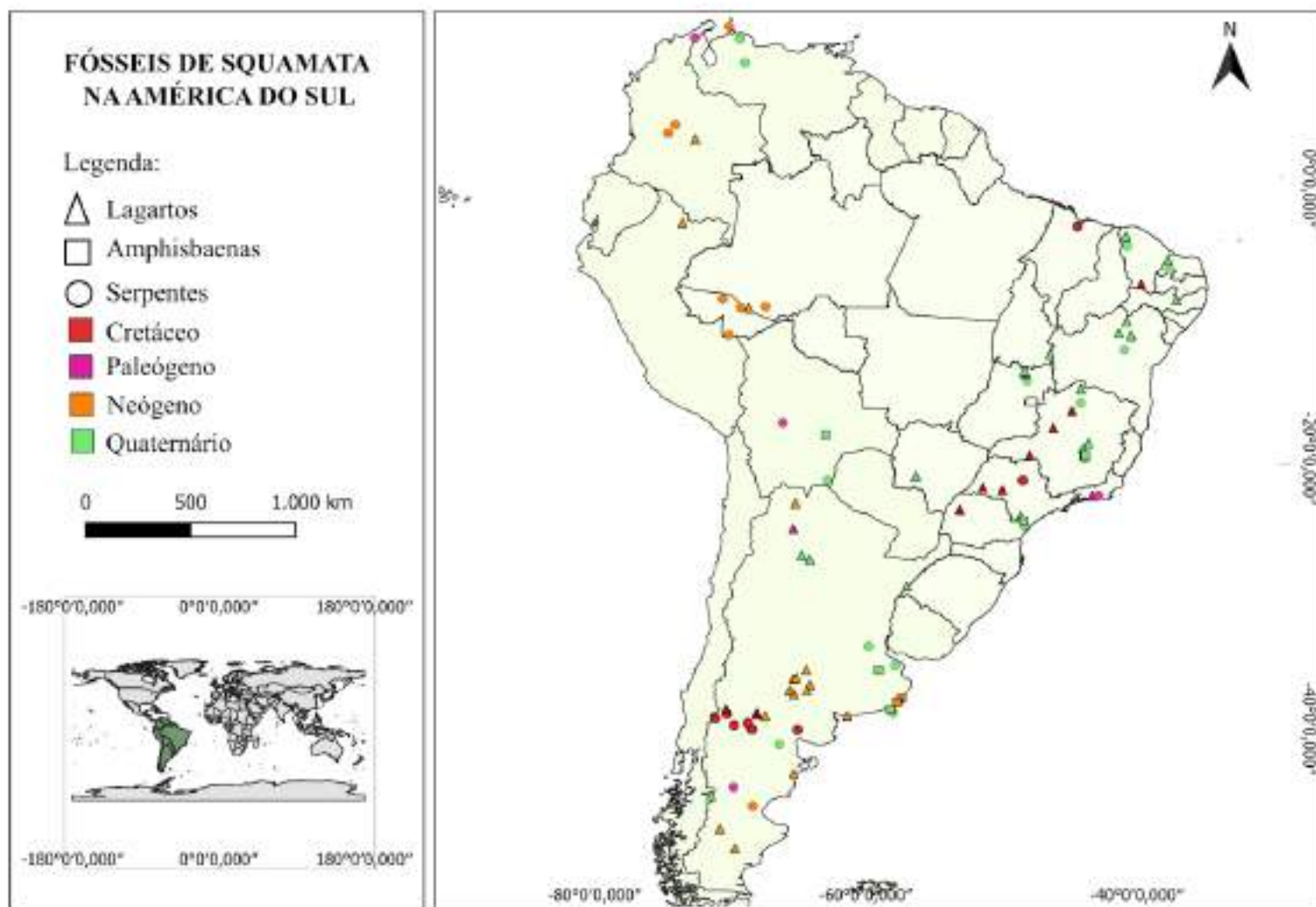


Figura 4. Distribuição de Squamata fósseis do Cretáceo ao Quaternário na América do Sul. Fonte: Elaborado pela autora, 2024.

3.1. Sauria ou “Lagartos”

O registro de lagartos fósseis, conforme já mencionado, é incompleto e raro. Na América do Sul, estão documentados, principalmente para o Brasil e Argentina, espécies a partir do Período Cretáceo até o período mais recente.

3.1.1. Brasil

Os registros mais antigos da América do Sul são oriundos do Cretáceo Inferior da Bacia Sanfranciscana. Para esta bacia, com idade Valanginiana, foi descrito a espécie *Neokotus sanfranciscanus*, pertencente à extinta família Paramacellodidae, com registro em todos os continentes (Bittencourt *et al.*, 2020); nesta mesma localidade, com idade Aptiana, foi recentemente descrito o lagarto *Cryptobicuspidon pachysymphysealis*, pertencente ao extinto clado Borioteiioidea ou Polyglyphanodontia, sendo o segundo registro deste grupo para o Gondwana, um indício de que o grupo se originou no hemisfério sul e, ao longo do Cretáceo, migrou para a Laurásia, onde se diversificou (Carvalho & Santucci, 2023).

Na Bacia do Araripe, com idade Aptiana, temos a maioria dos registros de lagartos brasileiros, sendo oriundos do calcário laminado da Formação Crato. Para esta unidade geológica, temos descritos até o momento três espécies de lagartos: *T. pontei* Bonfim Júnior & Marques, 1997, *O. brasiliensis* Evans & Yabumoto, 1998 e *C. alamo* Simões *et al.*, 2014. Todos esses registros apresentam relação filogenética incerta devido aos espécimes serem imaturos, apesar de bem preservados, dificultando assim a classificação (Bonfim Junior & Marques, 1997; Evans & Yabumoto, 1998; Simões *et al.*, 2012; 2015ab; 2017; Bantim, 2021).

Os registros do Cretáceo Superior são da Bacia de Bauru: *Gueragama sulamericana* Simões *et al.*, 2015, classificado como um iguanídeo acrodonta basal, recuperado próximo à família Priscagamidae (Turoniano-Campaniano), Fm Goiô-Erê, grupo Caiuá (Simões *et al.*, 2015b); *Brasiliguana prudentis* Nava & Martinelli, 2011, um iguanídeo pleurodonte da Formação Adamantina (Turoniano-Santoriano) (Nava & Martinelli, 2011) e um Squamata não identificado (Candeiro *et al.*, 2009) na mesma unidade geológica. Também na Fm. Marília (Maastrichtiano) há o registro de *Pristiguana brasiliensis* Estes & Prince, 1973, citado inicialmente como um lagarto de características intermediárias entre Teiidae e Iguanidae, no entanto, uma nova reavaliação considerou que este seria mais próximo de iguanídeos (Estes & Prince, 1973; Albino & Brizuela, 2014).

Após os registros fósseis do Período Cretáceo, seguem algumas lacunas temporais com escassez de registros entre os demais períodos em todo o continente, reaparecendo a partir do Mioceno e mantendo constância nos registros até o período mais recente do Cenozoico.

No Eoceno brasileiro, os registros se iniciam na Bacia do Itaboraí, Rio de Janeiro, com a catalogação das famílias Gekkonidae, Teiidae e Iguanidae (Estes, 1970). Posteriormente, Carvalho (2001), com base em 84 exemplares resultou na recuperação das taxa: Iguania, Scincomorpha e Anguimorpha *incertae sedis* e representantes da família Gekkonidae. Estes trabalhos representam as ocorrências mais antigas de Anguimorpha e Gekkonidae no continente (Estes, 1970; Carvalho, 2001). Todos os táxons recuperados nesta análise são pertencentes a grupos que mantêm representantes na fauna atual. Devido a fragilidade do material, não foi possível agrupar os espécimes em espécies ou gêneros recentes, sugerindo que a fauna de lagartos no Eoceno era distinta da atual.

Atualmente a Amazônia representa um dos domínios fitogeográficos mais biodiversos do mundo, com uma interessante e variada composição de espécies e habitats. Em relação a pré-história da biodiversidade amazônica, o território brasileiro também se destaca com o registro de diversos grupos de animais vertebrados, como mamíferos (Marivaux *et al.*, 2023) e répteis, a exemplo, os maiores crocodilomorfos já registrados (Figueredo, 2021), e também diversa e interessante fauna de Squamata que variam de cobras Colubridae e Boidae a lagartos como o *Paradracaena* sp. (Hsiou & Albino, 2009; Hsiou, 2009; 2010).

Um estudo geral referente ao material de Squamatas do quaternário brasileiro foi realizado por Camolez & Zaher (2010), neste estudo foram constatados 11 *taxa* representados pelas famílias Teiidae, Tropiduridae, Leiosauridae, Polychrotidae, Anguidae, tal como Iguania e Lacertilia. Os materiais eram provenientes dos estados de Bahia, Goiás, Minas Gerais e São Paulo. Foram identificados *Ameiva ameiva* Linnaeus, 1758, *Tupinambis* sp., Teiidae indet., Iguania indet. e Lacertilia indet. para todos os estados e *Ameivula ocellifera* (*Cnemidophorus ocellifer*) Spix, 1825 para o estado da Bahia. *Tropidurus* sp. e *Polychrus* sp. nos estados de Minas Gerais e Bahia, *Diploglossus* cf. *fasciatus* Gray, 1831 para a localidade de Ponta da Flecha em São Paulo e cf. *Enyalius* para Minas Gerais.

No Nordeste do Brasil, Holoceno Inferior, o gênero *Tropidurus* sp., pertencente à família Tropiduridae, foi registrado no Lajedo de Soledade, onde aflora a Fm. Jandaíra da Bacia Potiguar, estado do Rio Grande do Norte (Lomba, 2023), no Sítio Alcobaça, no estado de Pernambuco, e na Caverna do Urso Fóssil, em Ubajara, estado do Ceará. Foram registrados também *Ameiva* sp. e *Tupinambis* sp. para as últimas localidades mencionadas e registrado vértebras pertencentes a Teídeos *incertae sedis* na Fm. Jandaíra, estado do Rio Grande do Norte.

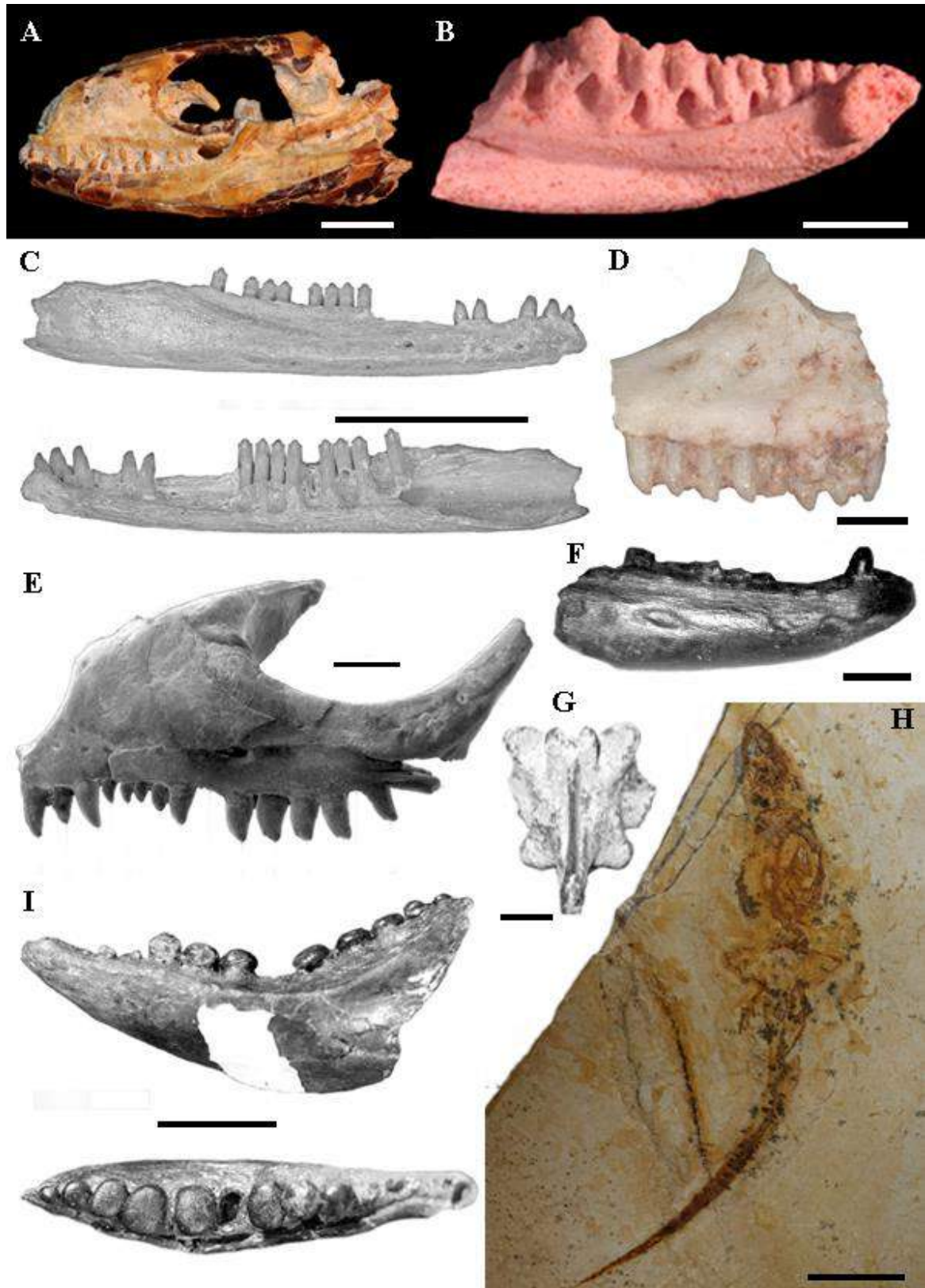


Figura 5. A, crânio de *C. rionegrensis* (MPCN PV-002) em vista lateral (Quadros et al., 2018); B, dentário esquerdo de *C. pachysymphysealis* (FUP-PV 000018) em vista lingual (Carvalho & Santucci, 2024); C, mandíbula de *Tropidurus* sp. (MDJ R-005) (Hsiou et al., 2012); D, maxila de *N. sanfranciscanus* (IGC-P 0085) (Bittencourt et al., 2021); E, Crânio de *C. bicuspidatus* (PVL 4618-1) em vista lateral (Brizuela & Albino, 2017); F, dentário direito de Cnemidophorinae; G, vértebra caudal de *Tupinambis* sp. (Brizuela & Albino, 2017); H, holótipo de *T. ponteii*, fotografado pela autora; I, dentários de *Paradracaena* sp. (MUSM 935), (Pujos et al., 2009). Escala: A,C, 1cm; B,E, 2mm; D, 500µm; F, 1mm; G, 0,5mm; I, 2cm.

3.1.2. Argentina

Já no Cretáceo Superior, os registros são da Patagônia Argentina: um iguanídeo indeterminado na Formação Candeleros e um Scincomorpha indet. na Formação Anacleto e o pequeno lagarto *Paleochelco occultato*, recuperado como um Polyglyphanodontideo, originário da Fm. Bajo de la Carpa, província de Neuquén (Apesteguía, 2005; Albino, 2007; Daza *et al.*, 2012; Martinelli, Agnolin & Ezcurra, 2021).

No noroeste da Patagônia Argentina, restos associados a lagartos e serpentes foram encontrados na Fm. Lumbrera, sendo atribuídos a Teiidae, Tupinambinae (Donadyo, 1985; Albino, 1993). Tais restos foram analisados e descritos como uma nova espécie, *Lumbrerasaurus scagliai* (Sullivan & Estes 1997; Brizuela, 2010; Brizuela & Albino, 2015). A presença de Tupinambinae no início do Eoceno sugere que a divergência das subfamílias Teiinae e Tupinambinae já havia ocorrido. Dados moleculares indicam que a divergência ocorreu no Paleoceno (Guigliano *et al.*, 2007).

No período Neógeno, são identificados iguanídeos e teídeos como sendo os primeiros representantes de gêneros existentes, já estabelecidos em ecossistemas atuais da Patagônia. Os gêneros *Pristidactylus*, *Liolaemus* e *Tupinambis* evidenciam a importante diversificação dos clados Iguania e Teiidae em ambos os lados da Cordilheira dos Andes (Albino & Brizuela, 1996; 2008; 2014; Brizuela & Albino, 2004).

Já no extremo sul da Argentina, Ameghino (1889) descreveu três espécies de iguanídeos do gênero *Erichosaurus*, atualmente consideradas inválidas, sendo referidos apenas como Iguanidae indet. (Fernicola & Albino, 2012). Há também o registro de *Tupinambis* sp. e *Crocodylurus* sp. na localidade (Albino & Montalvo, 2006; Albino, 2006; 2008).

Kraglievich & Reig (1954) relatam a presença de uma maxila de *Tupinambis* entre o final do Mioceno e o início do Plioceno argentino, atribuídos posteriormente a *T. merianae* por Donadyo (1983; 1984). Ambrosetti (1890) descreveu o gênero *Propodinema*, com as espécies *P. oligocena* e *P. paranaensis*, posteriormente atribuídas a *Tupinambis* sp. (Brizuela & Albino, 2012a). Também no Plioceno, *Uquiasaurus heptanodonta* Daza *et al.*, 2012 foi documentada, e, de acordo com a filogenia proposta, a espécie é considerada basal para os Tropidurinae existentes: os atuais Liolaemini, Tropidurini e Liocephalus. Dentre estes, *U. heptanodonta* é morfologicamente mais semelhante a *Liolaemus* (Daza *et al.*, 2012).

Os teídeos são comumente registrados em depósitos do Cenozóico do continente Sul-americano. No Mioceno Inferior da Argentina, foi recuperado e descrito o lagarto *Callopistes rionegrensis* (Quadros, Chafraat & Zaher, 2018), estendendo a distribuição do gênero para a Patagônia. Anteriormente, o gênero havia sido registrado na Costa Atlântica da região

Pampeana, com a espécie *C. bicuspidatus* (Chani, 1976; Brizuela & Albino, 2017). Atualmente, o gênero tem duas espécies existentes *C. musculatus* e *C. flavipuncatus*, com distribuição transandina, ocorrendo no Chile, Peru e Equador (Chani, 1976; Brizuela & Albino, 2008; Albino *et al.*, 2017; Brizuela, 2010; Quadros, Chafraat & Zaher, 2018). No entanto, as condições paleoambientais do período indicam que as espécies extintas exploravam condições ambientais diferentes, especialmente em relação a umidade e disponibilidade de água.

No Pleistoceno argentino, foram identificados *Liolaemus* sp. e *Homodonta* sp. das famílias Liolaemidae e Gekkonidae, respectivamente (Agnolin & Jofré, 2011). E no brasileiro, da família Teiidae, *Tupinambis* sp. em Tocantins, Norte do país (Hsiou *et al.*, 2016) e *T. uruguaianiensis* na Formação Touro Passo, no Rio Grande do Sul (Hsiou *et al.*, 2007).

3.1.3. Chile, Colômbia e Peru

Na Colômbia, foram identificados iguanídeos indet. e teiídeos descritos como *Tupinambis* sp. e *Paradracaena colombiana* (Estes, 1961), registrado também na Amazônia peruana (Pujos *et al.*, 2009).

Ao final do Pleistoceno Chileno na localidade de Baño Nuevo, Aysén, foi constatado a presença de *Liolaemus* cf. *lineomaculatus* (Núñez, Stafford & Frassinetti, 2005). Após os estudos anatômicos comparativos, os autores definiram que os achados apresentaram estreita relação com a espécie atual, indicando que estaria presente desde o Pleistoceno.

3.2. Amphisbaenia

Estudos envolvendo anfisbenídeos são, de um modo geral, escassos e representam sempre um menor número quando comparados aos demais escamados. Em relação a estudos paleontológicos, apenas sete trabalhos se referem a este grupo.

O primeiro registro de anfisbenídeos para a América do Sul é datado para o Plioceno argentino, tratando-se de estruturas pós-cranianas atribuídas a *Amphisbaenia* sp. (Brizuela & Albino, 2012). Posteriormente, em meados do Pleistoceno, um pedaço de coluna descrito como lagarto por Rusconi em 1937 foi reavaliado e classificado como *Amphisbaenia marelli* por Torres & Montero (1998). Este material teve sua validade questionada por Scanferla *et al.* 2009 e precisa de reavaliação. Outras duas espécies foram registradas para este período, sendo elas *Anops kingii* (Scanferla *et al.*, 2006) e *Amphisbaena heterozonata* (Agnolin & Jofre, 2011).

Na Bolívia, há o registro de *Leposternon* sp. por Hoffstetter (1968), que carece de uma análise mais detalhada. No Brasil, para o Pleistoceno, destaca-se a ocorrência de *Amphisbaena braestrupi* e *A. laurenti* (Gans & Montero, 1998) e, para o Holoceno, há registro de *Leposternon*

sp. em Iporanga, São Paulo, e restos indeterminados de anfisbenídeos em São Paulo e Minas Gerais (Camolez & Zaher, 2010).

3.3. Ophidia

As cobras são uma linhagem diversa e altamente modificada de lagartos com um registro fóssil longo, mas esparsa, começando na metade do Jurássico Superior (Caldwell *et al.*, 2015). Na América do Sul, o registro de serpentes tem início no Cretáceo Superior, estendendo-se a Colômbia, Bolívia e Brasil.

3.3.1 Brasil

No Brasil, há apenas dois registros de serpentes no Período Cretáceo, sendo elas *Seismophis septentrionalis*, que representa a serpente mais antiga conhecida do Brasil, com ocorrência na Fm Alcântara, Bacia de São Luís-Grajaú, estado do Maranhão no Nordeste do Brasil (Hsiou *et al.*, 2014) e *Boipeva tayasuensis* na Fm. Adamantina, Bacia de Bauru, sendo considerada a maior serpente de hábitos fossoriais do grupo Scolecophida (Facchini *et al.*, 2020), quando comparada aos seus representantes atuais.

No entanto, o Cenozóico está bem representado nas rochas Sul Americanas, com registros em todos os períodos. No Paleoceno, há registros de serpentes para a Bolívia, sendo *Kataria anisodonta* a única estudada e classificada na família Diapsidae (Scanferla *et al.*, 2013). Os demais registros se referem a Anilioide indet., Boídeos indet., Madtsoid indet. e Tropidiophid indet, que carecem de novas análises e classificações (Muizon *et al.*, 1983; Rage, 1991). Na Colômbia, a maior serpente já encontrada habitava as florestas tropicais da América do Sul. *Titanoboa cerrojonensis* é pertencente à família Boidae, a mesma das jibóias e sucuris, e foi descrita a partir de centenas de vértebras pertencentes a vinte e oito (28) indivíduos em diferentes estágios ontogenéticos (Head *et al.*, 2009).

O Eoceno do Itaboraí registra uma grande diversidade de serpentes: a cobra anilioide *Hoffstetterela brasiliensis* (Rage, 1998; Gomez *et al.*, 2008); a Madtsoidae, descrita como *Madtsoid camposi* (Rage, 1998); e boídeos colocados inicialmente como *incertis sedis* (Albino, 1990; Rage, 2001; 2008) e posteriormente identificados como *Hechtophis austrinicus*, *Waincophis pressulus* e *W. cameratus* (Rage, 2001), *Itaboraiophis depressus* e *Paulacoutophis perplexus* (Rage, 2008). Também, foram descritos para esta localidade as espécies *Dunniphis* sp., *Coniophis precedens*, *Paraungaliophis princei* e *Corallus priscus*, sendo este o mais antigo registro do gênero *Corallus* (Hecht, 1959; Marsh, 1892; Rage, 2001; 2008).

Na Amazônia brasileira, nos estados do Acre e Amazônia, foram recuperados fósseis de serpentes Boidae e Colubridae, avaliados como *Eunectes* sp., *Epicrates* sp., *W.* sp., e colubrídeos indet. (Hsiou *et al.*, 2009; 2010; Hsiou & Albino, 2009).

No período de transição entre o Pleistoceno e o Holoceno do Quaternário brasileiro, foram descritos para o estado do Rio grande do Norte Boidae *incertae sedis*, *Epicrates* sp. e Viperidae da espécie *Crotalus durissus* (Lomba, 2023; Lomba *et al.*, 2024). No Ceará, também foram identificadas as espécies *Epicrates* sp. e *C. durissus* (Hsiou *et al.*, 2012); além dos registros realizados por Camolez & Zaher (2010) a partir do levantamento e identificação da fauna quaternária de Squamata, resultando na identificação de cinco famílias de serpentes Boidae, Colubridae, Dipsadidae, Viperidae e Elapidae. Foram identificados *Eunectes* sp., *E. murinus*, *Boa constrictor*, *Corallus* cf. *hortulanus* e *Epicrates cenchria*, todas da família Boidae; *Mastigodryas* cf. *bifossatus*, *Chironius* sp., *Spilotes* cf. *sulphureus* e *Tantilla* sp., pertencentes à família Colubridae; *Helicops* gr. *leopardinus* e *Philodryas* sp., da família Dipsadidae; os Viperídeos *Bothrops* sp. e *C. durissus*, *Micrurus* sp. e *M. corallinus*, da família Elapidae, representando o primeiro registro da família na América do Sul.

3.3.2. Argentina

De acordo com os dados da literatura, sabe-se que sete espécies de serpentes compõe a fauna da Patagônia Argentina, na Bacia de Rio Negro. A serpente *Najash rionegrina* Apesteguía & Zaher 2006 representa uma linhagem basal descrita a partir de elementos cranianos, pós-cranianos e sacro com membros posteriores quase completos (Apesteguía & Zaher 2006; Zaher 2009). Posteriormente, Garberoglio *et al.*, (2019) descreveu oito novos crânios e três pós-crânios atribuindo-os ao gênero *Najash* sp.

Tais registros fazem da *Najash* o táxon de cobra fóssil do mesozóico mais conhecido, seguido de perto por material semelhante e em diferentes estágios ontogenéticos da espécie *Dinilysia patagonica* Smith-Woodward 1901, sendo um pouco mais jovem, mas geograficamente próxima, com registros que vão do Santoniano ao início do Campaniano. Quanto à sua classificação, está recuperada na família Dinilysiidae, como grupo irmão de Alethinophidia, apresentando hábitos semiaquáticos ou fossoriais e tamanho aproximado de dois metros. Seus registros indicam que a diversificação deste grupo pode ter ocorrido no Gondwana (Smith-Woodward, 1901; Estes *et al.*, 1970; Caldwell & Albino, 2003; Albino *et al.*, 2007; 2011; 2014; Zaher & Scanferla, 2012; Scanferla & Bhullar, 2014; Triviño *et al.*, 2018).

Há ainda nesta unidade geológica, o registro de serpentes Madtsoiidae que ocorrem do início do Maastrichiano ao Eoceno, com vértebras isoladas e fragmentadas. Este material foi

atribuído a três gêneros e quatro espécies. *Alamitophis argentinus*, *A. elongatus*, *Patagoniophis parvus* e *Rionegrophis madtsoides* (Albino *et al.*, 1980; 1994). A família Anilioidea também foi registrada com a espécie *Australophis aniloides*, uma cobra fossorial de aproximadamente um metro (Gomez *et al.*, 2008). Já no Eoceno patagônico, a ocorrência do gênero *Madtsoid* são representados principalmente por vértebras de *M. bai*, alocados na família Madtsoiidae (Simpson, 1933; 1935; Hofstetter, 1959; Albino, 1993). Tais registros estão restritos a depósitos que correspondem ao Riochian (início do Eoceno) e Casamayoran (metade e final do Eoceno).

Outro grande gênero de Boidae é representado pela espécie *Chubutophis grandis*, serpente de aproximadamente 10 metros, e *W. australis*, restritas ao Casamayoran (Hofstetter, 1959; Albino, 1987; 1993; 2011a). A presença de serpentes de grande porte na época e nesta região evidencia um clima mais quente e úmido, característico de florestas tropicais (Albino & Brizuela, 2014). Outras vértebras de grandes serpentes da região patagônica indicam fortes semelhanças entre a *Titanoboa* do Paleoceno e a *Chubutophis* do Eoceno, sugerindo relações estreitas entre ambos os gêneros, além de estarem mais próximos de *Boa constrictor* que qualquer outro gênero de Boine (Albino, 2012).

Durante o Mioceno houve, nesta região, o registro dos gêneros de boídeos *Waincophis* e *Gaimanophis* e colubrídeos indeterminados (Albino *et al.*, 1996; 2008; Brizuela & Albino, 2004). O registro de Boídeos nos períodos acima mencionados em territórios que hoje correspondem a Argentina, Bolívia e Brasil sugere que o grupo teve sua diversificação no Paleogeno (Albino & Carlini, 2008; Albino *et al.*, 2011; 2016). O registro de serpentes de grande porte e associações de fósseis de squamata com mamíferos sugerem paleoambientes significativamente mais quentes, evidenciando a existência de florestas tropicais na atual região Patagônica.

No Pleistoceno, os registros evidenciam mudança faunística em relação à atual. A espécie de Boidae, *Boa constrictor*, não ocorre onde hoje é a região mesopotâmica. Além das espécies *Bothrops alternatus* (Viperidae), *Clelia* sp., *Lystrophis*, *Philodryas* e *Boiruna* cf. *maculata* (Colubridae), registrados fora da distribuição atual (Albino, 1999; 2001; Scanferla, 2006; Scanferla, Cenizo & los Reyes, 2005; Scanferla, Agnolin & Boglino, 2009).

3.3.3. Colômbia, Peru e Venezuela

Na Colômbia, há o registro de ocorrência de *Colombophis portai*, *Eunectes* e colubrídeos indet., registrados também na Amazônia Peruana e Venezuela, descritos inicialmente como Boinae indet., o qual foi posteriormente reavaliado e considerado como cf.

Eunectes (Hsiou & Albino, 2009). Além de Boídeos, foi registrado o colubrídeo *Synophis* cf. *bicolor* para a Colômbia e um viperídeo indeterminado na Venezuela (Head *et al.*, 2006).

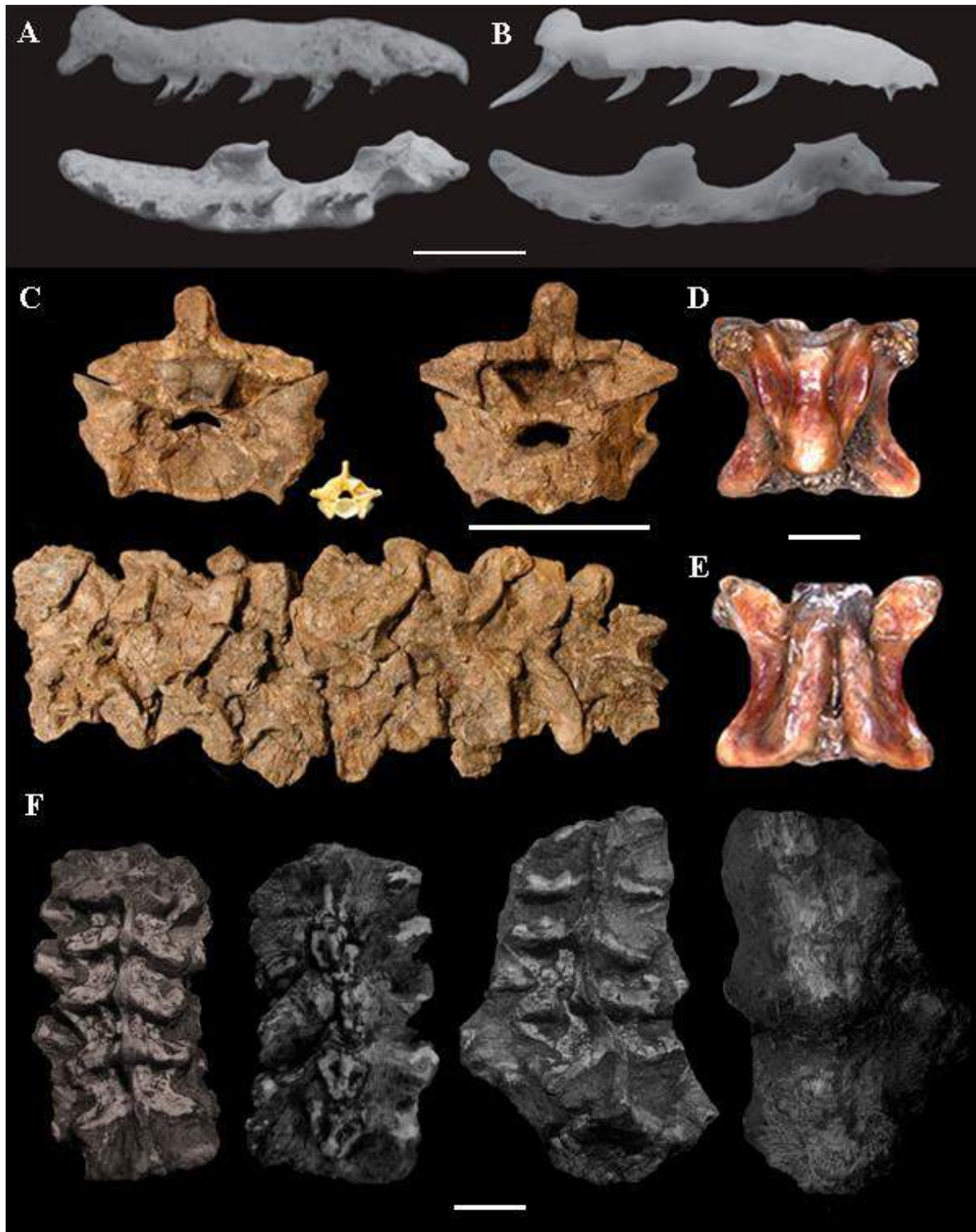


Figura 6. A-B, Crânio associado a *Boiruna* cf. *maculata* (MLP 94-XII-10-1), (Scanferla *et al.*, 2009); C, vértebras procélicas de *Titanoboa cerrejonensis* (UF/IGM1), (Head *et al.*, 2009); D-E, vértebra de *Seismophis septentrionalis* em vista ventral e dorsal, respectivamente (Onary *et al.*, 2017); F, seções vertebrais de *Dinilysia patagonica* (MCFPVP 517) (Trivino & Albino, 2015). Escala: A-B, 5mm; C, 10cm; D-E, 2mm; F, 10mm.

4. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Considerando outras regiões do mundo, a fauna de Squamata fóssil é considerada escassa na América do Sul. No entanto, à medida que os trabalhos de campo e grupos de pesquisa aumentam, consequentemente crescem o número de pesquisas e o nível de conhecimento acerca da irradiação do grupo neste continente. A maioria dos estudos com este grupo estão concentrados na Argentina e no Brasil, correspondendo principalmente ao Cretáceo e ao Quaternário.

A maior parte dos *taxa* são registrados a partir do Mioceno. Dessa forma, o número de registros no Cretáceo são menores, correspondendo a *taxa* de grupos/famílias extintas ou sem ocorrência para a localidade atual. Enquanto que as ocorrências mais recentes são de grupos semelhantes à fauna atual das regiões mencionadas, evidenciando o estabelecimento de alguns desses táxons (ver Tabela 1). Analisar e comparar o registro fóssil de diferentes períodos da América do Sul, permite conhecer a variação da composição faunística no continente, além de que sua interpretação auxilia a desvendar os paleoambientes e as possíveis alterações climáticas do continente ao longo do tempo.

Em suma, fatores como a raridade do registro fóssil do grupo e as condições de preservação dos materiais, encontrado na maioria das vezes como elemento isolado, dificultam o processo de identificação e posicionamento filogenético, sendo necessário investigações laboriosas e extenso conhecimento quanto a osteologia de táxons vivos, sendo, portanto, um esforço essencial para atribuições taxonômicas e sistemáticas mais precisas e robustas. Por fim, vale salientar que se faz necessário maior esforço amostral e pesquisas direcionadas à aspectos morfológicos e paleoambientais para elucidar o processo de irradiação do grupo no continente.

5. REFERÊNCIAS

- Agnolin F. L, Jofre G. 2011. Nuevos registros de Squamata (Reptilia) para el Pleistoceno superior del Norte de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Pap Avulsos Zool* 51:49–58.
- Albino A. M, Brizuela S, Montalvo C. I. 2006. New Tupinambis remains from the Late Miocene of Argentina and a review of the South American Miocene teiids. *J Herpetol* 40:206–213.
- Albino A. M, Montalvo C. I. 2006. Snakes from the Cerro Azul Formation (Upper Miocene), central Argentina, with a review of fossil viperids from South America. *J Vert Paleontol* 26:581–587.
- Albino A. M. 1987. Un nuevo Boidae (Reptilia: Serpentes) del Eoceno temprano de la provincia del Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 24:61–66.

- Albino A. M. 1990. Las serpientes de São José de Itaboraí (Edad Itaboraiense, Paleoceno medio), Brasil. *Ameghiniana* 27:337–342
- Albino A. M. 1993. Snakes from the late Paleocene and early Eocene of Patagonia (Argentina): paleoecology and coevolution with mammals. *Hist Biol* 7:51–69.
- Albino A. M. 1994. Una nueva serpiente (Reptilia) del Cretácico tardío de Patagonia. *Pesquisas* 21:58–63.
- Albino A. M. 1999. Serpientes del sitio arqueológico Cueva Tixi (Pleistoceno tardío—Holoceno), provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ameghiniana* 36:269–273.
- Albino A. M. 2001. Reptiles. In: Mazzanti D, Quintana CA, editors. *Cueva Tixi: cazadores y recolectores de las Sierras de Tandilia Oriental. 1. Geología, Paleontología y Zooarqueología*. Mar del Plata: Publicación Especial 1 del Laboratorio de Arqueología de la Universidad Nacional de Mar del Plata. P 65–74.
- Albino A. M. 2007. Lepidosauromorpha. In: Gasparini Z, Salgado L, Coria RA, editors. *Patagonian mesozoic reptiles*. Indiana: Indiana University Press. P 87–115.
- Albino A. M. 2008. Lagartos iguanios del Colhuehuapense (Mioceno temprano) de Gaiman (provincia del Chubut, Argentina). *Ameghiniana* 45:775–782.
- Albino A. M. 2011b. Morfología vertebral de *Boa constrictor* (Serpentes: Boidae) y la validez del género mioceno *Pseudoeupicrates* Auffenberg, (1923). *Ameghiniana* 48:53–62.
- Albino A. M. 2012. First snake record from the Sarmiento Formation at La Gran Hondonada (Chubut Province, Argentina). *Ameghiniana* 49:230–235.
- 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*, 30^a: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.
- Ameghino F. 1889. Contribución al conocimiento de los mamíferos fósiles de la República Argentina. *Actas Acad Nac Cienc Córdoba* 6:1–1027.
- Apesteguía S, Zaher H. 2006. A Cretaceous terrestrial snake with robust hindlimbs and a sacrum. *Nature* 440:1037–1040.
- Bittencourt, J. S., Simões, T. R.; Caldwell, M. W.; Langer, M. C. Discovery of the oldest South American fossil lizard illustrates the cosmopolitanism of early South American squamates. *Communications Biology*, v. 3, p. 201-212, 2020.

- Bonfim, F., avilla, L. S. Phylogenetic position of *Tijubina pontei* Bonfim & Marques, 1997 (Lepidosauria, Squamata), a basal lizard from the Squamata Formation, Lower Cretaceous of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Northbrook, v. 22, n. 3, p. 37-A-38^a, sept. 2002, supplement.
- Bonfim-Júnior F. C.; Marques R. B. Um novo lagarto do Cretáceo do Brasil (Lepidosauria, Squamata – Formação Santana, Aptiano da Bacia do Araripe). 20. *Anu Inst Geocienc*, 1997. 215-232.
- Brizuela S, Albino A. M. 2004. The earliest Tupinambis teiid from South America and its palaeoenvironmental significance. *J Herpetol* 38:113–119.
- Brizuela, S., & Albino, A. (2011). A Scincomorpha lizard from the Campanian of Patagonia. *Cretaceous Research*, 32(6), 781–785. Doi:10.1016/j.cretres.2011.05.00
- Brizuela S, Albino A. M. 2012b. Los reptiles escamosos del Plioceno de la costa Atlántica entre Mar del Plata y Miramar, Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Rev Mus Argent Cienc Nat* ns 14: 47–56.
- Brizuela, S. & Albino, A. 2004. The earliest Tupinambis teiid from South America and its palaeoenvironmental significance. *Journal of Herpetology*, 38(1):113-119.
- Caldwell, M. W., Albino, A. M. Exceptionally preserved skeletons of the Cretaceous *Dinilysia patagonica* Woodward, 1901. *J. Vertebr. Paleontol.* 22, 861–866 (2003).
- Caldwell, M. W., Nydam, R. L., Placi, A., Apesteguía, S. The oldest known snakes from the Middle Jurassic-Lower Cretaceous provide insight on snake evolution. *Nat. Commun.* 6, 5996 (2015).
- Camolez, T., & Zaher, H. (2010). Levantamento, identificação e descrição da fauna de Squamata do Quaternário brasileiro (Lepidosauria) . *Arquivos De Zoologia*, 41(1), 1-96. <https://doi.org/10.11606/issn.2176-7793.v41i1p1-96>
- Candeiro, C. R. A. Paleogeographic distribution of the terrestrial squamate reptiles from the Cretaceous of Brasil. *Biosciences Journal*, Uberlandia. V. 23, n. 1, p. 65-74, Jan./Mar. 2007.
- Carvalho, A. B. Estudo Taxonômico dos “lagartos” fósseis (LEPIDOSAURIA: SQUAMATA) da Bacia de São José de Itaboraí (PALEOCENO), estado do Rio de Janeiro. Rio de Janeiro. UFRJ, Museu Nacional, 2001.
- Chaney. D. S. 1989. Hand-held mechanical preparation tools, In: Feldman, R. M.; Chapman, R. E. & Hannibal. J. T. (Eds.) *Paleotechniques*. The Paleontological Society. P. 186-203, (Special Publication, 4).
- Conrad, J. L. 2008. Phylogeny and systematics of Squamata (Reptilia) based on morphology. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 310:1–182. Cretaceous lizard species from Brazil, and the phylogenetic position of the oldest known South American squamates. *Journal of Systematic Palaeontology* 13:601–614.

Daza JD, Abdala V, Arias JS, Garcia-Lopez D, Ortiz P. 2012. Cladistic analysis of Iguania and a fossil lizard from the late Pliocene of northwestern Argentina. *J Herpetol* 46:104–119

Estes R. 1961. Miocene lizards from Colombia, South America. *Breviora* 143:1–11

Estes, R., Frazzetta, T. H., Williams, E. E. Studies on the fossil snake *Dinilysia patagonica* Smith Woodward: Part I. Cranial morphology. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 140, 25–74 (1970).

Estes, R.; Price, L. I. Iguanid lizard from the Upper Cretaceous of Brazil. *Science*, Washington, v. 180, n. 23, p. 748-751, June 1973.

Evans, S. E.; Yabumoto, Y. A lizard from the Early Cretaceous Crato Formation, Araripe Basin, Brasil. *Neus Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatsefte*, Stuttgart, v. 1198, n. 6, p. 349-364, Abr. 1998.

Fachini, T. S., Onary, S., Palci, A., Lee, M. S. Y., Bronzati, M., Hsiou, A. S. Cretaceous Blindsnake From Brazil Fills Major Gap In Snake Evolution. *iScience*, 1-40. Doi: <https://doi.org/10.101/j.isci.2020.101834>

Fernicola JC, Albino AM. 2012. Amphibians and squamate reptiles from the Santa Cruz formation (late Early Miocene), Santa Cruz Province, Argentina: paleoenvironmental and paleobiological considerations. In: Vizcaino SF, Kay RF, Bargo MS, editors. *Early miocene paleobiology in Patagonia: high-latitude paleocommunities of the Santa Cruz Formation*. Cambridge: Cambridge University Press. P 129–137.

Figueiredo, R. G. Crocodilianos fósseis do Brasil. In: Barreto-Lima, A. F.; Santos, M. R. de D.; Nóbrega, Y. C. (Ed.). *Tratado de Crocodilianos do Brasil*. 1ª. ed. Vitória: Editora Instituto Marcos Daniel, 2021. P. cap. 1, p. 27-59. Disponível em: <<http://www.imd.org.br>>. Acesso em:

Gans C, Montero R. 1998. Two new fossil amphisbaenids (Reptilia: Squamata) from the Pleistocene of Lagoa Santa (Minas Gerais, Brazil). *Steenstrupia* 24:9–22.

Gao K, Fox R. C. 1996. Taxonomy and evolution of Late Cretaceous lizards (Reptilia: Squamata) from western Canada. *Bull Carnegie Mus Nat Hist* 33:1–107

Garberogilo, F. F., Apesteguía, S., Simões, T. R., Placi, A., Gómez, R. O., Nydam, R. L., Larsson, H. C. E., Lee, M. S. Y., Caldwell, M. W. New skulls and skeletons of the Cretaceous legged snake *Najash*, and the evolution of the modern snake body plan. *Sci. Adv.* 5, eaax5833 (2019).

Gomez R. O, Baez A. M, Rougier G. W. 2008. An anilioid snake from the Upper Cretaceous of northern Patagonia. *Cretaceous Res* 29: 481–488.

Head J. J, Bloch J. I, Hastings A. K, Bourque J. R, Cadena E. A, Herrera F. A, Polly P. D, Jaramillo C. A. 2009. Giant boid snake from the Palaeocene neotropics reveals hotter past equatorial temperatures. *Nature* 457:715–717.

HISOU, A. S. 2007. A new Teiidae species (Squamata, Scincomorpha) from Late Pleistocene of Rio Grande do Sul State, Brazil. *Rev Bras de Paleontologia*, 10(3):181-194.

- Hoffstetter R. 1959. Un dentaire de Madtsoia (serpent geant du Paleocene de Patagonie). *Bull Mus Nat Hist Nat* 31:379–986.
- Hsiou A, Albino A. M, Ferigolo J. 2009. First lizard remains (Teiidae) from the Miocene of Brazil (Solimões Formation). *Rev Bras Paleontol* 12:225–230.
- Hsiou A, Albino A. M, Ferigolo J. 2010. Reappraisal of the south American Miocene snakes of the genus *Colombophis*, with description of a new species. *Acta Palaeontol Pol* 55:365–379.
- Hsiou A, Albino A. M. 2009. Presence of the genus *Eunectes* (Serpentes, Boidae) in the Neogene of southwestern Amazonia, Brazil. *J Herpetol* 43:612–619.
- Hsiou A, Albino A. M. 2010. New snake remains from the Miocene of northern South America. *Herpetol J* 20:249–259.
- Hsiou A, de Oliveira P. V, Ximenes C. L, Viana M. S. S. 2012. Lizards and snakes (Lepidosauria, squamata) from the late quaternary of the state of Ceara in northeastern Brazil. *J Cave Karst Stud* 74:262–270.
- Kraglievich L. J, Reig O. A. 1954. Un nuevo procionido del Plioceno de Las Playas (Provincia de Cordoba). *Rev Asoc Geol Arg* 9:210–231.
- Marivaux, L., Negri, F. R., Antoine, P. O., Stutz, N. S., Condamine, F. L., Kerber, L., Pujos, F., Ventura Santos, R. Alvim, A. M. V. Hsiou, A. S., Bissaro, M. C. Jr, Adami-Rodrigues, K., Ribeiro, A. M. An eosimiid primate of South Asian affinities in the Paleogene of Western Amazonia and the origin of New World monkeys. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2023 Jul 11;120(28):e2301338120. Doi: 10.1073/pnas.2301338120.
- Marsh, O.C. (1892). “Notice of new reptiles from the Laramie formation”. *American Journal of Science*. 43 (257): 449. Bibcode:1892AmJS...43..449M. doi:10.2475/ajs.s3-43.257.449
- Muizon C, Gayet M, Lavenu A, Marshall L. G, Sige B, Villarroel C. 1983. Late cretaceous vertebrates, including mammals, from Tiupampa, South Central Bolivia. *Geobios* 16:747–753.
- Nava, W. R. & Martinelli, A. G. 2011. A new squamate lizard from the Upper Cretaceous vertebrates, including mammals, from Tiupampa, Southcentral Bolivia. *Geobios*, 16(6):747-753.
- Núñez, Herman, Thomas W. Stafford Jr, and Daniel Frassinetti. “Primer registro de fósiles de *Liolaemus* en Chile (Reptilia, Sauria).” *Dirección De Bibliotecas Archivos Y Museos* (2005).
- Onary et al. (2018), Fossil snakes (Squamata, Serpentes) from the tar pits of Venezuela: taxonomic, palaeoenvironmental, and palaeobiogeographical implications for the North of South America during the Cenozoic/Quaternary boundary. *PeerJ* 6:e5402; DOI 10.7717/peerj.5402
- Pough, F. H. 2008. *A vida dos vertebrados*. São Paulo, Editora Atheneu, 684p
- Pujos F, Albino AM, Baby P, Goyout JL. 2009. Presence of the extinct lizards *Paradracaena* (Teiidae) in the middle Miocene of the Peruvian Amazon. *J Vert Paleontol* 29:594–598.

- Quadros, A. B., Chafraat, P. Zaher, H. (2018) A new teiid lizard of the genus *Callopiastes* Gravenhorst, 1838 (Squamata, Teiidae), from the Lower Miocene of Argentina, *Journal of Vertebrate Paleontology*, 38:4, (1)-(18), DOI: 10.1080/02724634.2018.1484754
- Rage J-C. 1991. Squamate reptiles from the early paleocene of the Tiupampa area (Santa Lucia Formation), Bolivia. *Rev Tec YPF* 12:503–508.
- Rage, J.C. 1998. Fossil snakes from the Paleocene of São José de Itaboraí, Brazil. Part I. *Madtsoiidae*, *Aniliidae*. *Palaeovertebrata*, 27(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.
- Rage J.-C., 2008. Fossil snakes from the Palaeocene of São José de Itaboraí, Brazil Part III. *Ungaliophiinae*, *Booids incertae sedis*, and *Caenophidia*. Summary, update and discussion of the snake fauna from the locality. *Palaeovertebrata* 36 (1-4): 37-73. Doi: 10.18563/pv.36.1-4.37-73
- Rusconi C. 1937. La presencia de lagartijas en el piso Ensenadense. *Bol Pal* 9:6–7.
- Scanferla, C. A., Montero, R., Agnolin, F. L. (2006). The First Fossil Record of *Amphisbaena heterozonata* From The Late Pleistocene of Buenos Aires Province, Argentina. *South American Journal of Herpetology*, 1(2), 138–142. Doi:10.2994/1808-9798(2006)1[138:TFFROA]2.0.CO;2
- Scanferla C. A, Agnolin F. L, Voglino D. 2009. *Boiruna* cf. *B. maculata* (Ophidia: Colubroides) from the early to middle Pleistocene of South America, and the effects of Pleistocene extinctions on South American reptiles. *S Am J Herpetol* 4:259–267
- Scanferla A, Zaher H, Novas F. E, de Muizon C, Cespedes R. 2013. A new snake skull from the paleocene of Bolivia sheds light on the evolution of macrostomatans. *PloS One* 8:e57583.
- Scanferla, C. A., Bhullar, S. Postnatal development of the skull of *Dinilysia patagonica* (Squamata-Stem Serpentes). *Anat. Rec.* 297, 560–573 (2014).
- Simões, T. R. 2012. Redescription of *Tijubina ponteii*, an Early Cretaceous lizard (Reptilia; Squamata) from the Crato Formation of Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 84:79–93.
- Simões, T. R., M.W. Caldwell, & Kellner, A. W. A. 2015^a. A new Early lizard (Reptilia; Squamata) from the Crato Formation of Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 84:79–93.
- Simpson G. G. 1933. A new fossil snake from the Notostylops beds of Patagonia. *Bull Am Mus Nat Hist* 67:1–22.
- Simpson G. G. 1935. Early and middle tertiary geology of the Gai man Region, Chubut, Argentina. *Am Mus Novit* 775:1–29.

Smith K. T. 2009. Eocene lizards of the Clade Geiseltaliellus from Messel and Geiseltal, Germany, and the early radiation of Iguanidae (Reptilia: Squamata). *Bull Yale Peabody Mus* 50:219–306.

Smith–Woodward A. S. 1901. On some extinct reptiles from Patagonia of the genera *Miolania*, *Dinilysia* and *Genyodectes*. *Proc Zool Soc* (1901):169–184.

Sullivan R. M, Estes R. 1997. *Paradracaena colombiana* (Estes, (1961)) new genus (Squamata, Teiidae): a reassessment of the Tupinambinae from the Miocene Honda Group of Colombia. In: Kay RF, Madden RH, Cifelli RL, Flynn JJ, editors. *Vertebrate paleontology in neotropics*. Washington DC: Smithsonian Institution Press. P 100–112.

Torres, S. & R. Montero. 1998. *Leiosaurus marellii* Rusconi 1937 is a South American Amphisbaenid. *Journal of Herpetology*, 32(4):602-604

Triviño, L. M., A. M. Albino, A. M., Dozo, M. T., Williams, J. D. First natural endocranial cast of a fossil snake (Cretaceous of Patagonia, Argentina). *Anat. Rec.* 301, 9–20 (2018).

Uetz, P., Freed, P, Aguilar, R., Reyes, F. & Hošek, J. (eds.) (20243) *The Reptile Database*, <http://www.reptile-database.org>, accessed [28/08/2023].

Zaher, H, Scanferla, CA (2012) The skull of the Upper Cretaceous snake *Dinilysia patagonica* Smith-Woodward, 1901, and its phylogenetic position revisited. *Zool. J. Linnean Soc.* 164, 194–238.

Zug GR, Vitt LJ, Caldwell JP. 2001. *Herpetology, an introductory biology of amphibians and reptiles*. San Diego CA: Academic Press.

Tabela 1: Cheklist de Squamata no continente Sulamericano.

Classificação	Material	Período/Idade	Fm./Bacia/Local	Referência
Sauria				
Anguimorpha	Aguimorpha Indet.	Eoceno Inferior	Bacia do Itaboraí, Rio de Janeiro, Brasil	Carvalho, 2001.
Borioteioiidea	<i>Cryptobicuspidon pachysymphysaelis</i> (FUP-Pv 000018)	Cretáceo inferior Aptiano	– Fm. Quiricó, Bacia Sanfranciscana, Campo Azul – MG	Carvalho & Santucci, 2023
	<i>Paleochelco occultato</i> (MACN PV N 120)	Cretáceo Superior	Fm. Bajo de la Carpa, Província de Neuquén, Argentina	Martinelli, Agnolin & Ezcurra, 2021
	<i>Calanguban alamoii</i> (MN 7234-V)	Cretáceo inferior Aptiano	– Fm. Crato, Bacia do Araripe, Nova Olinda – CE	Simões et al., 2014; 2017; Este estudo, 2024.
Diploglossidae	<i>Diploglossus fasciculatus</i>	cf. Quaternário	São Paulo – Brasil	Camolez & Zaher
Gekkonidae	<i>Homodonta</i> sp.	Pleistoceno	Província de Buenos Aires, Argentina	Agnolin & Jofré, 2011.
	Gekkonidae indet.	Eoceno Inferior	Bacia do Itaboraí, Rio de Janeiro, Brasil	Carvalho, 2001.
Iguanidae	<i>Brasiliguana prudentes</i> (MN 7230V)	Cretáceo Superior	Fm. Adamantina, Bacia Bauru, Presidente Prudente – SP	Nava & Martinelli, 2011.
	<i>Uquiasaurus heptanodonta</i> (PVL 6389)	Plioceno	Argentina	Daza et al., 2012.
	Iguanidae indet.	Cretáceo Superior	Fm. Candeleros, Patagônia Argentina	Apesteguía (2005), Albino (2007) e Daza et al., (2012)
	Iguanidae indet.	Eoceno Inferior	Bacia do Itaboraí, Rio de Janeiro, Brasil	Carvalho, 2001.
	Iguanidae indet.	Mioceno	Fm. Santa Cruz, extremo sul da Argentina	Ameghino, 1889; Fernícola & Albino, 2012

	Iguanidae indet.	Mioceno	Colômbia	Estes, 1961.
	Iguanidae indet.	Paleoceno	Criadero del Loro, Bolívia	Rage, 1991
Leiosauridae	<i>Pristidactylus</i> sp.	Neogeno	Patagônia Argentina	Albino e Brizuela, 1996; 2008; 2014; Brizuela e Albino, 2004
	<i>Enyalius</i> sp.	Quaternário	Minas Gerais – Brasil	Camolez e Zaher, 2010.
Liolaemidae	<i>Liolaemus</i> sp.	Neogeno	Patagônia Argentina	Albino e Brizuela, 1996; 2008; 2014; Brizuela e Albino, 2004.
		Pleistoceno	Província de Buenos Aires, Argentina	Agnolin e Jofré, 2011.
	<i>L. cf. lineomaculatus</i>	Pleistoceno	Baño Nuevo, Aisén, Chile	Núñez, Stafford, Frassinetti, 2005.
Paramacellodidae	<i>Neokotus sanfranciscanus</i> (IGCP0085)	Cretáceo inferior – Valanginiano, 132 m.a.	Fm. Quiricó, Bacia Sanfranciscana, João Pinheiro – MG	Bittencourt et al 2020.
Polychrotidae	<i>Polychrus</i> sp.	Quaternário	Bahia e Minas Gerais – Brasil	Camolez e Zaher, 2010.
Posição incerta	<i>Tijubina pontei</i> (MPSC V 010)	Cretáceo inferior – Aptiano	Fm. Crato, Bacia do Araripe, Nova Olinda – CE	Bonfim Junior e Marques, 1997. Simões et al., 2012; 2014;
	<i>Olindalacerta brasiliensis</i> (KMNH VP 400 001)	Cretáceo inferior – Aptiano	Fm. Crato, Bacia do Araripe, Nova Olinda – CE	Evans e Yabumoto, 1998.
	<i>Pristiguana brasiliensis</i>	Cretáceo superior	Fm. Marília, Bacia Bauru, Uberaba – MG	Estes e Prince, 1973.
	Squamata indet.	Cretáceo Superior, Turoniano/Santoniano	Fm. Adamantina, Bacia Bauru,	Candeiro 2009.
		Quaternário	Minas Gerais, São Paulo – Brasil	Camolez e Zaher, 2010.
Priscagamidae	<i>Gueragama sulamericana</i> (CP.V 2187)	Cretáceo Superior, Turoniano/campaniano	Fm. Goiô-Erê, Bacia Bauru, Cruzeiro do	Simões et al. 2015.

			Oeste/PR	
Scincomorpha	Scincomorpha indet.	Cretáceo Superior	Fm. Anacleto, Patagônia Argentina	Apesteguía, 2005; Albino 2007; Brizuela et al., 2011 e Daza et al., 2012.
Teiidae	<i>Ameiva ameiva</i>	Quaternário	Bahia, Goiás, Minas Gerais e São Paulo – Brasil	Camolez e Zaher, 2010.
	<i>Ameiva</i> sp.	Holoceno	Caverna do Urso fóssil, Ubajara, Ceará; Pernambuco – Brasil	Hsiou et al., 2012; Ferreira et al., 2012.
	<i>Cnemidophorus ocellifer</i>	Quaternário	Bahia – Brasil	Camolez e Zaher, 2010.
	<i>Callopistes rionegrensis</i> (MPCN PV 002)	Mioceno	Patagônia Argentina	Quadros, Chafrat e Zaher, 2018.
	<i>C. bicuspidatus</i>	Mioceno Inferior	Costa Atlântica da região Pampeana	Chani, 1976; Brizuela e Albino, 2017.
	<i>Crocodilurus</i> sp.	Pleistoceno Superior	Extremo sul da Argentina	Albino e Montalvo, 2006; Albino, 2006; 2008b
	<i>Lumbrerasaurus scagliai</i>	Eoceno	Fm. Lumbrera, Patagônia Argentina	Donadyo, 1985; Albino, 1993; Sullivan e Estes 1997; Brizuela e Albino, 2015.
	<i>Paradracaena colombiana</i>	Mioceno	Colômbia, Peru.	Estes, 1961; Pujos et al., 2009.
	<i>Paradracaena</i> sp. (UFABC PV 3272; 2344)	Mioceno	Fm. Talismã, Solimões – AC	Hsiou e Albino, 2009; Hsiou, 2009; 2010.
	<i>Tupinambis</i> sp.	Neogeno	Patagônia Argentina	Albino e Brizuela, 1996; 2008; 2014; Brizuela e Albino, 2004
		Neogeno	Extremo sul da Argentina	Albino e Montalvo, 2006; Albino, 2006; 2008b
		Mioceno – Pleistoceno	Colômbia Cinco Saltos, Argentina	Estes, 1961. Brizuela e Albino 2012; Albino, Gaudioso, 2018.

	(UNIRIO NM 0002 e 0003)	Pleistoceno	Tocantins, Brasil	Hsiou et al., 2016.
		Quaternário	Bahia, Goiás, Minas Gerais e São Paulo, Pernambuco – Brasil	Camoleze Zaher, 2010; Ferreira et al., 2012.
	<i>T. merianae</i>	Mioceno-Plioceno	Argentina	Kraglievich e Reig, 1954; Donadyo, 1983; 1984.
	<i>T. uruguaiensis</i> (MCN 2184)	Pleistoceno Superior	Fm. Touro Passo, Rio Grande do Sul, Brasil	Hsiou, 2007.
	Teiidae indet.	Eoceno Inferior	Bacia do Itaboraí, Rio de Janeiro, Brasil	Carvalho, 2001.
		Pleistoceno Superior - Holoceno	Fm. Jandaíra, Bacia Potiguar, Rio Grande do Norte, Brasil	Lomba, 2023.
Tropiduridae	<i>Tropidurus</i> sp.	Quaternário	Bahia e Minas Gerais – Brasil	Camolez e Zaher, 2010.
		Pleistoceno Superior - Holoceno	Fm. Jandaíra, Bacia Potiguar, Rio Grande do Norte, Brasil	Lomba, 2023.
		Holoceno	Caverna do Urso fóssil, Ubajara, Ceará; Pernambuco – Brasil	Hsiou et al., 2012; Ferreira et al., 2012.
Amphisbaenia				
Amphisbaenidae	<i>Amphisbaenia</i> sp.	Plioceno	Argentina	Brizuela e Albino 2012
	<i>Amphisbaenia marelli</i>	Plioceno	Argentina	Rusconi, 1937; Torres e Montero, 1998.
	<i>Amphisbaena braestrupi</i>	Pleistoceno	Brasil	Gans e Montero, 1998.
	<i>Amphisbaena laurenti</i>	Pleistoceno	Brasil	Gans e Montero, 1998.
	<i>Amphisbaena heterozonata</i>	Pleistoceno	Argentina	Scanferla et al., 2006
	<i>Anops kingii</i>	Pleistoceno	Argentina	Agolin e Jofre, 2011.

	<i>Leposternon</i> sp.	Pleistoceno Holoceno	Bolívia Iporanga, São Paulo – Brasil	Hoffstetter, 1968. Camolez e Zaher, 2010.
Ophidia				
Anilioidea	<i>Australophis aniloides</i>	Maastrichiano – Eoceno	Bacia de Rio Negro, Patagônia Argentina	Gomez et al., 2008
	<i>Hoffstetterela brasiliensis</i>	Eoceno	Bacia de Itaboraí, Rio de Janeiro – Brasil	Rage, 1998; Gomez et al., 2008.
Anillidae	<i>Colombophis portai</i>	Mioceno Mioceno	Acre, Brasil Colômbia e Urumaco – Venezuela	Hoffstetter e Rage, 1977. Hsiou e Albino, 2009; Head, 2006.
	<i>C. spinosus</i>	Mioceno	Fm. Talismã, Acre/ BR	Hsiou, 2010.
	Aniliidae indet.	Paleoceno	Bolívia	Rage, 1991.
Boiidae	<i>Titanoboa cerrojonensis</i>	Paleoceno	Colômbia	Head et al., 2009
	<i>Hechtophis austrinus</i>	Eoceno	Bacia de Itaboraí, Rio de Janeiro – Brasil	Rage, 2001.
	<i>Itaboraiphis depressus</i>	Eoceno	Bacia de Itaboraí, Rio de Janeiro – Brasil	Rage, 2008.
	<i>Paulacoutophis perplexus</i>	Eoceno	Bacia de Itaboraí, Rio de Janeiro – Brasil	Rage, 2008.
	<i>Waincophis pressulus</i>	Eoceno	Bacia de Itaboraí, Rio de Janeiro – Brasil	Rage, 2001
	<i>W. cameratus</i>	Eoceno	Bacia de Itaboraí, Rio de Janeiro – Brasil	Rage, 2001
	<i>W. australis</i>	Eoceno	Patagônia Argentina	Hoffstetter, 1959; Albino, 1987; 1993; 2011 ^a
	<i>W. sp.</i>	Mioceno	Amazônia, Acre – Brasil	Hsiou et al., 2009; 2010; Hsiou e Albino, 2009.
	<i>Corallus priscus</i>	Eoceno	Bacia de Itaboraí, Rio de Janeiro – Brasil	Rage, 2001

<i>Corallus hortulanus</i>	Quaternário	Serra das Mesas, Goiás; Januária, Minas Gerais; Ubajara, Ceará – Brasil	Camolez e Zaher, 2010; Sousa et al., 2017.
<i>Coralus</i> sp.	Plioceno- Pleistoceno	Venezuela	Onary, Rincón, Hsiou, 2017.
<i>Chubutophis grandis</i>	Eoceno	Patagônia Argentina	Hoffstetter, 1959; Albino, 1987; 1993; 2011 ^a
<i>Gaimanophis</i> sp.	Mioceno	Patagônia Argentina	Albino, 1996; 2008; Brizuela e Albino, 2004.
<i>Eunectes</i> sp.	Mioceno	Colômbia, Peru, Venezuela e Brasil	Hsiou e Albino, 2009.
	Quaternário	Bonito, Mato Grosso do Sul – Brasil	Camolez e Zaher, 2010.
<i>Eunectes murinus</i>	Quaternário	Morro dos Chapéus, Bahia – Brasil	Camolez e Zaher, 2010.
<i>Epicrates</i> sp.	Pleistoceno Superior	Venezuela	Onary, Ricón, Hsiou, 2018.
	Mioceno	Amazônia, Acre – Brasil	Hsiou et al., 2009; 2010; Hsiou e Albino, 2009.
	Quaternário	Caverna do Urso fóssil, Ubajara, Ceará – Brasil	Hsiou et al., 2012; Sousa et al., 2017.
	Pleistoceno Superior - Holoceno	Fm. Jandaíra, Bacia Potiguar, Rio Grande do Norte, Brasil	Lomba, 2023; Lomba et al., 2024.
<i>E. cenchia</i>	Quaternário	Matozinhos e Januária, Minas Gerais – Brasil	Camolez e Zaher, 2010.
<i>Boa constrictor</i>	Pleistoceno	Argentina	Albino, 1999; 2001; Scanferla, 2006; Scanferla, Cenizo e los Reyes, 2005; Scanferla, Agnolin e Boglino, 2009

		Quaternário		Serra da Mesa, Goiás; Morro do Chapéu, Bahia; Matozinhos, Minas Gerais – Brasil	Camolez e Zaher, 2010.
	Boidae indet.	Paleoceno Pleistoceno Holoceno	Superior	- Tiupampa, Bolívia Fm. Jandaíra, Bacia Potiguar, Rio Grande do Norte, Brasil	Rage, 1991. Lomba, 2023; Lomba et al., 2024.
Colubridae	<i>Cellia sp.</i>	Pleistoceno		Argentina	Albino, 1999; 2001; Scanferla, 2006; Scanferla, Cenizo e los Reyes, 2005; Scanferla, Agnolin e Voglino, 2009
	<i>Lystrophis sp.</i>	Pleistoceno		Argentina	Albino, 1999; 2001; Scanferla, 2006; Scanferla, Cenizo e los Reyes, 2005; Scanferla, Agnolin e Voglino, 2009
	<i>Philodryas sp.</i>	Pleistoceno		Argentina	Albino, 1999; 2001; Scanferla, 2006; Scanferla, Cenizo e los Reyes, 2005; Scanferla, Agnolin e Voglino, 2009
		Quaternário		Matozinhos, Minas Gerais – Brasil	Camolez e Zaher, 2010.
	<i>Boiruna cf. maculata</i>	Pleistoceno		Argentina	Albino, 1999; 2001; Scanferla, 2006; Scanferla, Cenizo e los Reyes, 2005; Scanferla, Agnolin e Voglino, 2009
	<i>Synophis cff. Bicolor</i>	Pleistoceno		Colômbia e Venezuela	Head et al., 2006

	<i>Mastigodryas bifossatus</i>	cf. Quaternário	Morro do Chapéu, Bahia; Serra da Mesa, Goiás; Matozinhos, Minas Gerais – Brasil	Camolez e Zaher, 2010.
	<i>Chironius</i> sp.	Quaternário	Matozinhos, Minas Gerais – Brasil	Camolez e Zaher, 2010.
	<i>Spilotes</i> cf. <i>sulphureus</i>	Quaternário	Matozinhos, Minas Gerais – Brasil	Camoleze Zaher, 2010.
	<i>Tantilla</i> sp.	Quaternário	Iporanga, São Paulo – Brasil	Camolez e Zaher, 2010.
	<i>Helicops</i> cf. <i>leopardinus</i>	Quaternário	Matozinhos, Minas Gerais – Brasil	Camolez e Zaher, 2010.
	Colubridae indet.	Quaternário	Matozinhos, Minas Gerais; Iporanga, São Paulo; Ubajara, Ceará – Brasil	Camolez e Zaher, 2010. Sousa et al., 2017.
		Pleistoceno	Venezuela	Onary, Ricón, Hsiou, 2017.
	Pseudoboini indet.	Quaternário	Matozinhos, Minas Gerais; Iporanga, São Paulo – Brasil	Camolez e Zaher, 2010.
	Xenodontinae indet.	Quaternário	Matozinhos, Minas Gerais – Brasil	Camoleze Zaher, 2010.
	Dipsadinae indet.	Quaternário	Matozinhos, Minas Gerais – Brasil	Camoleze Zaher, 2010.
	Alethiophidia indet.	Quaternário	Matozinhos, Minas Gerais – Brasil	Camoleze Zaher, 2010.
Diapsadidae	<i>Kataria anisodonta</i>	Paleoceno	Bolívia	Scanferla et al., 2013
Dinilysiidae	<i>Dinilysia patagonica</i>	Santoniano Maastrichiano	– Bacia de Rio Negro, Patagônia Argentina	Smith-Woodward 1901; Zaher e Scanferla, 2012.
Elapidae	<i>Micrurus corallinus</i>	Quaternário	Iporanga, São Paulo – Brasil.	Camolez e Zaher, 2010.

	<i>Micrurus sp.</i>	Plioceno-Pleistoceno	Venezuela	Onary, Ricón e Hsiou, 2017.
Madtsoiidae	<i>Alamitophis argentinus</i>	Campaniano – Maastrichtiano	Bacia de Rio Negro, Patagônia Argentina	Albino et al., 1980; 1994.
	<i>A. elongatus</i>	Campaniano – Maastrichtiano	Bacia de Rio Negro, Patagônia Argentina	Albino et al., 1980; 1994.
	<i>Patagoniophis parvus</i>	Campaniano - Maastrichtiano	Bacia de Rio Negro, Patagônia Argentina	Albino et al., 1980; 1994.
	<i>Rionegrophis madtsoides</i>	Campaniano – Maastrichtiano	Bacia de Rio Negro, Patagônia Argentina	Albino et al., 1980; 1994.
	<i>Madtsoid camposi</i>	Eoceno	Bacia de Itaboraí, Rio de Janeiro – Brasil	Rage, 1998.
	<i>Madtsoid bai</i>	Eoceno	Patagônia Argentina	Simpson, 1933; 1935; Hofstetter, 1959; Albino, 1993.
Posição incerta	<i>Najash rionegrina</i>	Cenomaniano-Turoniano	Bacia de Rio Negro, Patagônia Argentina	Apesteguía e Zaher 2006; Zaher 2009; Garberogilo et al., 2019.
	<i>Najash sp.</i> (MPCA 500)			
	<i>Coniophis precedens</i>	Eoceno	Bacia de Itaboraí, Rio de Janeiro – Brasil	Marsh, 1892
	<i>Seismophis septentrionalis</i>	Albiano-Cenomaniano	Fm. Alcântara, Bacia de São João-Grajaú, Maranhão – Brasil	Hsiou et al., 2014.
Scolecophidia	<i>Boipeva tayasuensis</i>	Cretáceo Superior	Fm. Adamantina, Bacia Bauru, São Paulo – Brasil	Fachini et al., 2020.
Viperidae	<i>Bothrops alternatus</i>	Pleistoceno	Argentina	Albino, 1999; 2001; Scanferla, 2006; Scanferla, Cenizo e los Reyes, 2005; Scanferla, Agnolin e Boglino, 2009

<i>Bothrops</i> sp.	Quaternário		Serra da Mesa, Matozinho e Januária, Minas Gerais – Brasil	Camolez e Zaher, 2010;
	Quaternário		Província de Buenos Aires, Argentina	Scanferla e Nenda, 2005.
<i>Crotalus durissus</i>	Quaternário		Morro do Chapéu, Bahia; Matozinhos, Minas Gerais; Ubajara, Ceará – Brasil – Brasil	Camolez e Zaher, 2010; Hsiou et al., 2012; Sousa et al., 2017.
	Pleistoceno Superior	-	Fm. Jandaíra, Bacia Potiguar, Rio Grande do Norte, Brasil	Lomba, 2023; Lomba et al., 2024.
Viperidae indet	Quaternário		Caverna do Urso fóssil, Ubajara, Ceará – Brasil	Sousa et al., 2017;
	Plioceno-Pleistoceno		Venezuela	Head, 2006; Onary, Ricón e Hsiou, 2017.
			Nuapua, Bolívia	Hoffstetter, 1968.

Fonte: Autora, 2024.

CAPÍTULO 2

UM NEÓTIPO E REAVALIAÇÃO DAS RELAÇÕES FILOGENÉTICAS DO LAGARTO FÓSSIL CALANGUBAN ALAMOI DA FORMAÇÃO CRATO (CRETÁCEO INFERIOR, BRASIL)

RESUMO:

A Ordem Squamata apresenta uma grande diversidade biológica. Devido a vieses de amostragem, o Sul global ainda detém apenas uma pequena fração de todas as espécies de lagartos descritas do Mesozoico. Entre estes, a maioria dos registros do Gondwana vem do Brasil, especificamente do Sudeste, Bacia Bauru, e do Nordeste, Bacia Araripe. Na Bacia do Araripe, no Cretáceo Inferior (Aptiano), a fauna de Squamata é originária do calcário laminado da Formação Crato, com três espécies de lagartos descritas até o momento: *Tijubina pontei*, *Olindalacerta brasiliensis*, e *Calanguban alamo*i, cada uma conhecida apenas a partir do holótipo. O holótipo de *C. alamo*i (MN 7234-V) estava depositado na Coleção Paleontológica do Museu Nacional (MN) e foi destruído durante um grande incêndio em 2 de setembro de 2018. Aqui, apresentamos a descrição de um novo espécime de lagarto e o designamos como o Neótipo de *C. alamo*i. O espécime está depositado na coleção paleontológica do Museu Nacional, catalogado como parte e contraparte (MN 7875-V), número de tombo provisório. O espécime inclui elementos cranianos, vértebras cervicais, pré-sacrais e caudais, membros anteriores desarticulados e membros posteriores articulados com a cintura pélvica. O espécime possui pós-orbital e esquamossais finos e longos, pterigóides retos e robustos na porção anterior; sua margem parietal é côncava; as vértebras são procelosas com centros vertebrais alongados e arcos neurais altos; os membros são curtos e próximos ao corpo com dimensões semelhantes entre os membros anteriores e posteriores; as penúltimas falanges são mais alongadas e as falanges ungueais possuem bases largas com ápices formando um ângulo pronunciado típico de animais escansorias. Esta combinação de características permite que o novo exemplar seja atribuído a *Calanguban alamo*i, mantendo o estatuto taxonômico da espécie.

Palavras-chave: Morfologia, Diversidade Mesozóica, Borioteiioidea, Gondwana.

1. INTRODUÇÃO

Os Squamata (lagartos, serpentes e anfisbenas) exibem uma ampla diversidade ecológica e morfológica em todo o mundo entre seus representantes existentes, com mais de 11.549 espécies classificadas em 92 famílias (Uetz *et al.*, 2024). O registro fóssil também é extenso, com mais de 800 espécies fósseis descritas encontradas em todos os continentes, incluindo a Antártida, com os seus fósseis mais antigos datados de 242 Ma (Simões *et al.*, 2018) e estimativas de tempo de divergência que sugerem uma origem para o grupo total Squamata imediatamente após a extinção do final do Permiano, por volta de 250 Ma (Simões *et al.*, 2020; Simões & Pyron, 2021).

No entanto, o registro fóssil de Squamata (lagartos) é bastante irregular durante grande parte do Mesozóico e com a maioria dos fósseis concentrados em algumas localidades de excepcional diversidade fóssil, como no Cretáceo Superior da Mongólia (Woolley *et al.*, 2024). Também tem havido um esforço de investigação historicamente assimétrico no sentido de estudar pequenos vertebrados fósseis entre o Norte global e o Sul global. Em combinação, esses vieses resultaram em uma compreensão consideravelmente mais abundante e diversificada da taxonomia e evolução dos Squamata mesozoicos na região correspondente à Laurásia.

Em contraste, no Gondwana, especialmente no Mesozóico da América do Sul, seu registro é substancialmente mais incompleto e mais raro, representando apenas uma pequena fração do número total de Squamata mesozóicos descritos em todo o mundo (Evans 2003; Simões *et al.*, 2017). Dentre estes, a maioria dos lagartos não ofídicos do Mesozóico da América do Sul foi encontrada no Brasil, principalmente na última década - nove espécies descritas e válidas (Simões *et al.*, 2015a; Simões *et al.*, 2015b; Simões *et al.*, 2017; Bittencourt *et al.*, 2020; Caldwell *et al.*, 2021; de Carvalho & Santucci, 2023) - com uma única espécie não ofídica conhecida da Argentina (Martinelli *et al.*, 2021).

A localidade com maior diversidade taxonômica de Squamata não ofídicos da América do Sul - em todo o Gondwana - é a Bacia do Araripe, no Nordeste do Brasil, onde quatro espécies de Squamata foram descritas a partir dos calcários laminados da Formação Crato (Aptiano, Cretáceo Inferior). Estas são representadas por três espécies de afinidades filogenéticas ambíguas - *Tijubina ponteii* Bonfim Júnior & Marques, 1997 (Simões, 2012), *Olindalacerta brasiliensis* Evans & Yabumoto, 1998 e *Calanguban alamoii* Simões, Caldwell & Kellner 2015 - além de *Tetrapodophis amplexus* Martill *et al.*, 2015, inicialmente descrito como uma serpente-tronco (Martill *et al.*, 2015) e posteriormente reavaliado como um mosassauro primitivo, intimamente relacionado aos dolichosaurídeos (Caldwell *et al.*, 2021; Brownstein *et al.*, 2023). Embora estes representem o lagarto fóssil mais bem preservado do

Mesozoico de Gondwana - e alguns dos mais antigos - cada um desses táxons é conhecido apenas a partir de seus holótipos, que são todos ontogeneticamente imaturos e faltam caracteres diagnósticos críticos de seu crânio, o que historicamente tem impedido uma hipótese filogenética estável para esses táxons (Bonfim Júnior & Marques, 1997; Evans & Yabumoto, 1998; Simões, 2012; Simões *et al.*, 2015a; Simões *et al.*, 2017; Bantim, 2021).

Entre os lagartos da Formação Crato, *C. alamoï* é caracterizado por uma cauda alongada, vértebras procélicas com arcos neurais altos, membros anteriores e posteriores de tamanho semelhante e proporcionalmente curtos, apresentando também adaptações autopodiais para a escansorialidade - e.g., falanges ungueais altas nas suas bases e penúltimas falanges alongadas (Simões *et al.*, 2015a). Infelizmente, o holótipo de *C. alamoï* (MN 7234-V) foi destruído em um grande incêndio em 2 de setembro de 2018, que impactou parte significativa da Coleção Paleontológica do Museu Nacional do Brasil/Universidade Federal do Rio de Janeiro (MN/UFRJ). Durante sua reconstrução, o MN/UFRJ recebeu uma doação que incluía grande quantidade de fósseis da Bacia do Araripe, com significativa diversidade de plantas, artrópodes, anfíbios, pterossauros e um exemplar de lagarto.

Aqui apresentamos a descrição deste novo espécime de lagarto, que identificamos como um novo espécime *C. alamoï*, e o designamos como um neótipo para esta espécie. É importante ressaltar que o novo espécime fornece novos dados anatômicos importantes que, além dos dados do holótipo perdido, expandem substancialmente o conhecimento anatômico dessa espécie e fornecem uma hipótese estável para sua colocação filogenética e, portanto, para entender melhor a evolução inicial dos escamados na América do Sul.

2. MATERIAL E MÉTODO

2.1. Material

O material utilizado para este estudo faz parte de uma doação internacional para a reconstrução do MN, estando depositado na Coleção de Paleovertebrados do Museu Nacional (MN - UFRJ) sob o número de tombo MN 7875-V.

Para a análise do espécime, foi realizada uma preparação mecânica para revelar estruturas anatômicas recobertas pela rocha matriz, sempre priorizando a preservação do maior número possível de estruturas do espécime investigado. Para isso, foram empregadas as metodologias propostas por Palmer (1989), Kellner (1995) e Silva & Kellner (2006), que envolvem o uso de vários tipos de ponteiras, agulhas e pincéis para a remoção da rocha matriz.

O espécime aqui descrito foi observado e fotografado utilizando um estereomicroscópio Carl Zeiss Discovery V8-44036-9000. Para as medidas morfométricas, considerando o pequeno

tamanho da amostra, as medidas foram tomadas digitalmente utilizando o software Image J® (Schneider, Rasband & Eliceiri, 2012), sendo obtidas imagens de alta resolução para proporcionar maior precisão. Os cálculos das proporções corporais seguiram Berman *et al.*, (2000) e Simões *et al.*, (2017).

2.2. Dados filogenéticos, morfológicos e moleculares

Testamos as relações filogenéticas de *C. alamoï* entre os Squamata com base nas informações fornecidas pelo neótipo, combinadas com informações do holótipo (Simões *et al.*, 2015a). Utilizamos o conjunto combinado de dados morfológicos e moleculares mais recentemente publicado em Brownstein *et al.*, (2023). Este conjunto de dados representa a última iteração do conjunto de dados de Simões *et al.*, (2018), posteriormente expandido para incluir mais táxons e caracteres por vários estudos - por exemplo, (Garberoglio *et al.*, 2019; Bittencourt *et al.*, 2020; Simões *et al.*, 2020; Sobral *et al.*, 2020; Caldwell *et al.*, 2021; Ford *et al.*, 2021; Griffiths *et al.*, 2021; Martínez *et al.*, 2021; Tałanda *et al.*, 2022).

É importante ressaltar que, nesta última iteração deste conjunto de dados, várias correções de pontuações taxonômicas e revisões de caracteres foram realizadas, adaptando-o também para funcionar como um conjunto de dados específico para Squamata com uma ampla amostragem de grupos externos, incluindo esfenodontes, lepidossauros-tronco e primeiros arcossauiromorfos.

O conjunto de dados, incluindo *Calanguban alamoï*, são 102 táxons pontuados para 325 caracteres morfológicos discretos e 16 loci moleculares diretos de marcadores nucleares e mitocondriais para todas as espécies existentes.

2.3. Análises filogenéticas

As análises filogenéticas foram efetuadas apenas para os dados morfológicos, utilizando a máxima parcimônia e a inferência bayesiana, e para o conjunto de dados de evidências combinadas, utilizamos a inferência bayesiana, tal como detalhado abaixo.

2.3.1. Parcimônia máxima. Todas as análises de máxima parcimônia (MP) foram realizadas em T.N.T v. 1.5 (Goloboff & Catalano, 2016). As pesquisas foram realizadas utilizando uma combinação de múltiplos algoritmos de Pesquisa de Novas Tecnologias, nomeadamente rondas sucessivas de Ratchet (1.000 iterações), Pesquisa Sectorial (1.000 rondas) e Fusão de Árvores (1.000 rondas) sobre 1.000 árvores iniciais obtidas com sequências de adição aleatória (RAS).

2.3.2. Inferência Bayesiana. A análise bayesiana do conjunto de dados morfológicos foi realizada no MrBayes v. 3.2.7a (Ronquist *et al.*, 2012; Zhang *et al.*, 2016), usando o cluster Della na Universidade de Princeton. Utilizamos o modelo de substituição Mkv + gama (Lewis, 2001) (Mk com correção de viés de determinação) para a partição morfológica. A partição molecular do conjunto de dados de evidências combinadas foi analisada sob o modelo GTR + gama e subdividida em quatro partições, seguindo as análises anteriores de particionamento e teste de modelo para este conjunto de dados (Simões *et al.*, 2020; Caldwell *et al.*, 2021; Brownstein *et al.*, 2023).

A análise apenas da morfologia foi executada com 35 milhões de gerações, 4 execuções com 6 cadeias, temperatura = 0,01, 50% de burn-in e frequência de amostragem a cada 1.000 gerações. A análise de provas combinadas utilizou parâmetros semelhantes, mas foi efetuada em 40 milhões de gerações.

A estacionariedade foi avaliada usando medidas padrão, como o desvio padrão médio de frequências divididas (ASDSF <0,05) e fatores de redução de escala potencial (PSRF $\approx$ 1 para todos os parâmetros). Os valores do tamanho efetivo da amostra (ESS) foram avaliados usando Tracer v.1.6 (Rambaut *et al.*, 2014), atingindo >200 para todos os parâmetros. Nossas árvores de resumo relatadas foram calculadas com procedimentos de árvore de saída padrão disponíveis no MrBayes: a árvore de consenso da regra da maioria (MRC) e a árvore máxima compatível (MCT).

3. RESULTADOS

Sistemática paleontológica

Reptilia Linnaeus, 1758

Lepidosauria Haeckel, 1866

Squamata Oppel, 1811

Borioteiioidea Nydam *et al.*, 2007

Calanguban Simões, Caldwell & Kellner, 2015

*Calanguban alamo*i Simões, Caldwell & Kellner, 2015

Neótipo. Parte e contraparte sob os números de tombo MN 7875-V, depositados na Coleção de Paleovertebrados do Museu Nacional - MN/UFRJ, representando uma doação de uma coleção particular na Alemanha para a reconstrução do acervo do Museu.

Localidade-tipo. Dada a procedência da amostra, não há informações quanto a localização geográfica e/ou nível estratigráfico.

Diagnose atualizada. De acordo com Simões, Caldwell & Kellner (2014), *Calanguban alamo* pode ser distinguido de outras espécies de 'lagartos' pela seguinte combinação de caracteres observáveis: 1) metade anterior dos pterigóides robusta e reta; 2) jugal separado do escamoso pelo pós-orbital, com um ramo pós-orbital bem desenvolvido; 3) pós-frontal pequeno com margem lateral convexa e forte curvatura posterior; 4) pós-orbital delgado e extremamente alongado estendendo-se por mais de três quartos do arco supratemporal; 5) esquamosal alongado e delgado estendendo-se anteriormente pela maior parte da barra supratemporal; 6) parietais grandes com margem posterior aproximadamente transversal e sem processos posteromediais pronunciados, as margens parietais ântero-laterais têm frontais subjacentes ao frontal e as margens parietais laterais são fortemente emarginadas; 7) supratemporal com processos parietais curtos e delgados na face dorsal e bases amplamente separadas 8) clavículas delgadas e retas próximo-ventralmente e muito anguladas pós-distalmente (em forma de foice); 9) penúltimas falanges alongadas em relação às anteriores; 10) costelas dorsais não alongadas e uniformemente delgadas; 11) vértebras procélicas com arcos neurais dorsais tão altos como os seus centros; 12) elevado número de vértebras caudais: mais de 70 vértebras caudais.

Aqui acrescentamos os seguintes caracteres: 13) processo supratemporal posterolateral pronunciado; 14) frontal bem desenvolvido com curvatura anteromedial sinuosamente convexa; 15) membros anteriores e posteriores iguais em comprimento, largura e robustez, considerados curtos em relação ao corpo; 16) falanges ungueais recurvadas com base robusta e ápice pontiagudo.

Descrição

O neótipo é representado por parte e contraparte (MN 7875-V). A parte principal preserva o teto do crânio em vista ventral, a porção dentária da mandíbula esquerda em vista lateral e partes do esqueleto axial, cinturas e membros também em vista ventral. A contraparte preserva a caixa craniana em vista dorsal, os quadrados e a porção pós-dentária da mandíbula esquerda em vista medial e partes do esqueleto axial, cinturas e membros também em vista dorsal.

Apresenta um corpo alongado e esguio, medindo 62,71 mm de comprimento total e 45,90 mm de comprimento rostricloacal (~focinho-pelve) (Fig. 7). São também visíveis impressões de escamas dorsais ao longo do corpo na parte e contraparte (Fig. 7a e 7b).

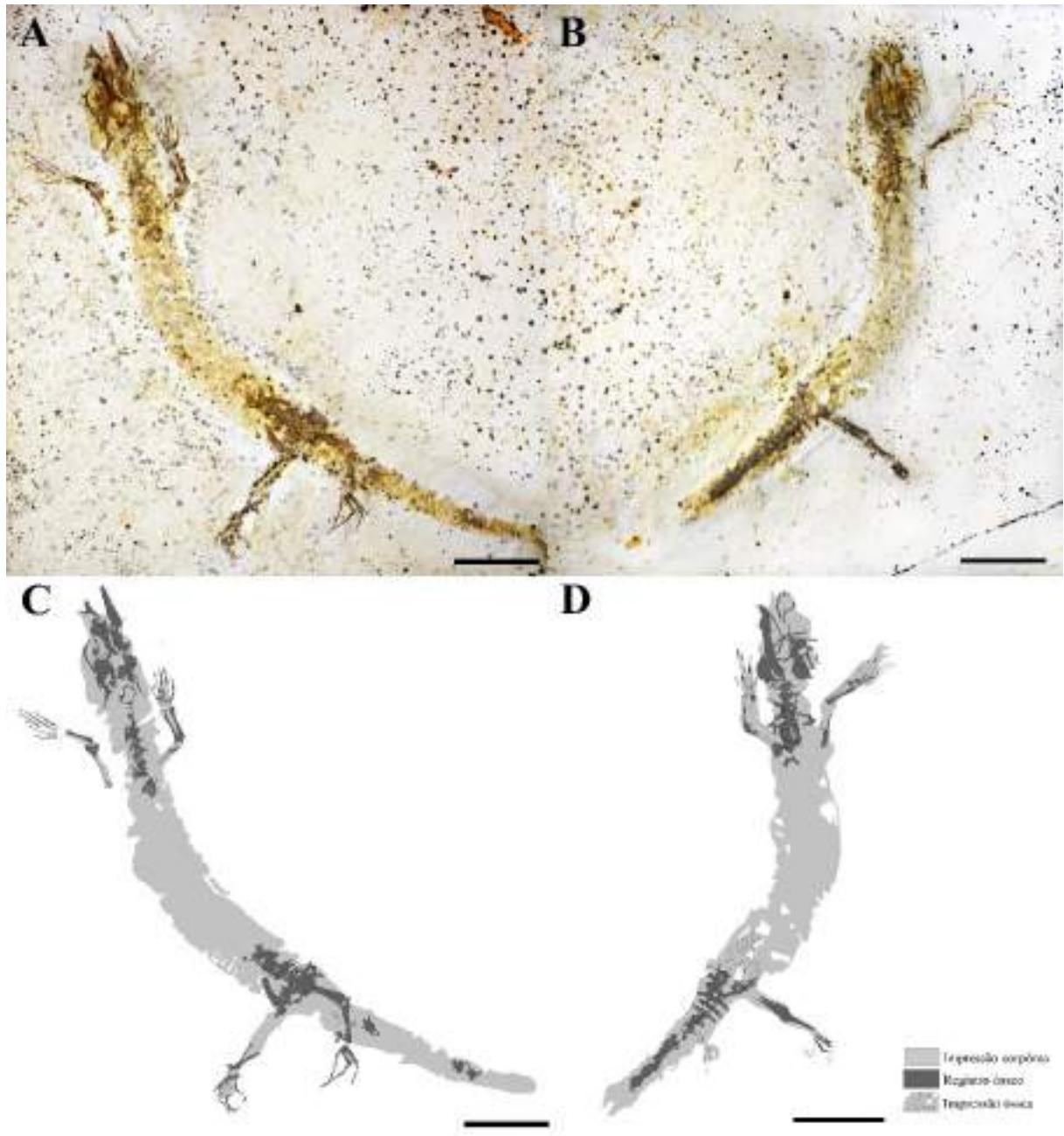


Figura 7. Neótipo de *Calanguban alamoï* (MN 7875-V). A, Fotografia do comprimento total do corpo em vista dorsolateral na parte; B, contraparte; C, desenho do comprimento total do corpo em vista dorsal, representando a parte; e D, contraparte. Escala = 10 mm.

O espécime não apresenta fusão de ossos cranianos, como os frontais e parietais; os espaços que indicam as suturas destes ossos sugerem ossificação incompleta; não há vestígios da patela ulnar e os ossos do carpo e do tarso são raros e não estão preservados; a preservação dos metacarpos e metatarsos e a falta de ossificação das epífises umeral e femoral indicam que o espécime tem ossificação incompleta, representando assim um indivíduo imaturo (Evans, 2008).

Crânio. Não se conservam vestígios das pré-maxilas, maxilas, nasais ou septomaxilas para além de impressões da maxila direita na contraparte do espécime (Fig. 9b). O elemento mais anterior preservado do crânio é o pré-frontal direito, que é relativamente grande e contribui para a margem anterodorsal da órbita, delimitando a margem anterolateral do frontal em vista ventral (Fig. 8a, 8b e 9a). A contraparte preserva impressões do pré-frontal direito, e um outro elemento imediatamente localizado ventralmente que é muito provavelmente o lacrimal (embora não possamos excluir a possibilidade de serem restos da margem orbital da maxila direita). O jugal direito é preservado em vista medial. Tem forma de "j" e carece de um processo posteroventral.

Ambos os processos suborbitais e pós-orbitais são bem desenvolvidos, como na maioria dos escamados, ao contrário do que acontece em alguns gekkotans ou anguiformes. Na contraparte do material é possível ver sua impressão delineando a margem ventral da órbita (Fig. 9b).

O pós-frontal não pôde ser identificado, mas no holótipo estava preservado e não fundido com o pós-orbital, e bifurcado medialmente. Por outro lado, ambos os pós-orbitais estão preservados no neótipo. Os pós-orbitais são elementos estreitos e delgados que conectam o jugal ao escamoso e contribuem para a margem posterior da órbita e a margem anterior da fenestra supratemporal. A extensão mais posterior do pós-orbital esquerdo está bem preservada, indicando que se estendia por cerca de um terço do comprimento da barra supratemporal (Fig. 9a), como também observado no holótipo agora perdido de *Calanguban* (Simões *et al.*, 2015a).

Ambos os esquamosais estão preservados, conectando-se anteriormente à margem lateral do posterior e do pós-orbital, e posteriormente, contactando com o processo supratemporal parietal. O esquamosal direito está fragmentado, porém, é possível observar sua impressão junto ao processo supratemporal parietal; o elemento esquerdo está mais bem preservado, indicando sua forma alongada e delgada, observada na maioria dos escamados não-ofídicos. Sua extremidade mais posterior não está preservada no neótipo, mas estava bem preservada no holótipo de *Calanguban* (Simões *et al.*, 2015a), que apresentava um processo dorsal, como comumente observado entre teiídeos e alguns iguanídeos.

A barra supratemporal no novo espécime é aparentemente curva medialmente, enquanto que sua forma no holótipo *Calanguban* era aparentemente reta anteroposteriormente (Simões *et al.*, 2015a). Dado o grau substancial de deformação de ambos os espécimes, não podemos descartar distorção tafonômica em um ou ambos, entretanto, sugerimos cautela na interpretação desta característica. A região supratemporal está mal preservada no neótipo, pelo qual não é possível identificar um osso supratemporal separado, mas este era visível no holótipo claramente distinto (Simões *et al.*, 2015a).

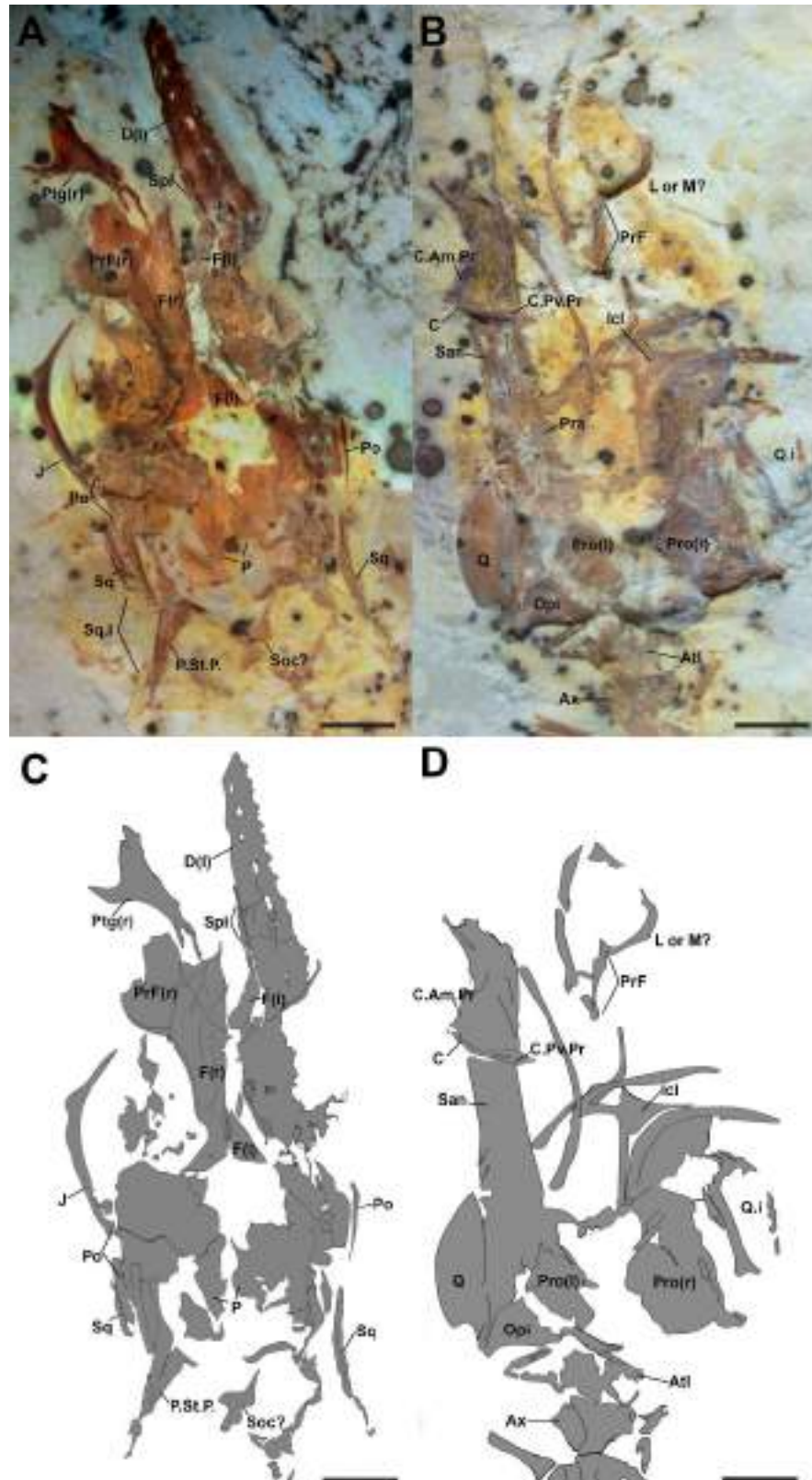


Figura 8. Neótipo de *Calanguban alamoï* (MN 7875-V); A, fotografia do teto do crânio preservado em vista ventral em parte; B, fotografia da caixa craniana e da região palatina preservadas em vista dorsal na contraparte; C, desenho esquemático das estruturas cranianas preservadas em A; D, desenho esquemático do crânio em B. Atl, atlas; Ax, axis; C, Coronoide; C.Am.Pr, processo anteromedial do coronoide; C.Pv.Pr, processo pósterio-ventral do coronoide; D: dentário; Icl, interclavícula; J, jugal; L, lacrimal; M, maxila; Opi, otooccipital; P.St.P., processo parietal-supretemporal; Po, pós-orbital; Pra, processo retro-articular; PrF, pré-frontal; Pro, pro-ótico; Ptg pterigoide; San, surangular Soc, supraoccipital; Spl, esplenial Sq, escamosal. Escala: 2 mm.

As frontais são emparelhadas e relativamente constrictas entre as órbitas, com uma contribuição substancial para a margem medial das órbitas. Como observado em vista ventral (Fig. 9a), as pós-frontais têm um processo suborbital moderadamente desenvolvido, que está quebrado e erodido, embora parte do processo suborbital esquerdo esteja preservado na contraparte em vista dorsal (Fig. 9b). A sutura frontoparietal está mal preservada, mas é muito provável que seja quase reta. A forma geral e a configuração das frontais correspondem à condição no holótipo de *Calanguban*.

Os parietais são pareados e suas suturas mediais são claramente visíveis, com um forame pineal relativamente grande inteiramente confinado entre eles (Fig. 8a e Fig. 9a); características que não puderam ser observadas no holótipo de *Calanguban*. No entanto, é sabido que os parietais podem permanecer separados até relativamente tarde na ontogenia dos escamados (Maisano, 2002; Bell, Evans & Maisano, 2003) e com variação intraespecífica substancial, que também foi detectada em lagartos fósseis (Simões *et al.*, 2016), portanto, não podemos excluir a possibilidade de fusão destes elementos em indivíduos esqueleticamente maduros. Os processos supratemporais parietais são bem desenvolvidos, sendo distalmente alongados e contactando com a extremidade posterior do esquamosal (e muito provavelmente supratemporal), dirigidos posterolateralmente, como no holótipo de *Calanguban*. A margem posterior do holótipo e do neótipo está mal preservada, dessa forma, não é possível determinar a presença de um processo posteromedial ou de uma fossa nugal.

A forma da mesa parietal não é clara no novo espécime dado o estado de preservação, embora com base no holótipo seja mais provável que as margens parietais laterais fossem retas a côncavas (Simões *et al.*, 2015a). No entanto, a forma parietal é altamente plástica sobre a ontogenia e também é aceitável considerando o dimorfismo sexual em escamados existentes e fósseis (Maisano, 2002; Bells, Evans & Maisano, 2003; Simões *et al.*, 2016), impedindo uma compreensão clara da sua forma em *Calanguban*.

Os quadrados estão preservados no espécime homólogo (Fig. 9b), com ambos os elementos colapsados anteriormente, e assim com as suas margens anteriores embutidas na matriz e as suas margens posteriores expostas. O quadrado esquerdo é o mais bem preservado, apresentando um pilar posterior robusto e uma concha de quadrado bem desenvolvida, que é achatada. O côndilo cefálico é alargado, mas está coberto pela mandíbula esquerda. O pilar do quadrado e côndilo cefálico robustos também foram observados no holótipo de *Calanguban* (Simões *et al.*, 2015a) - uma característica comumente observada em lacertoides e mosassaurianos. A margem ventral (voltada posteriormente) apresenta côndilos robustos para a articulação com a mandíbula.

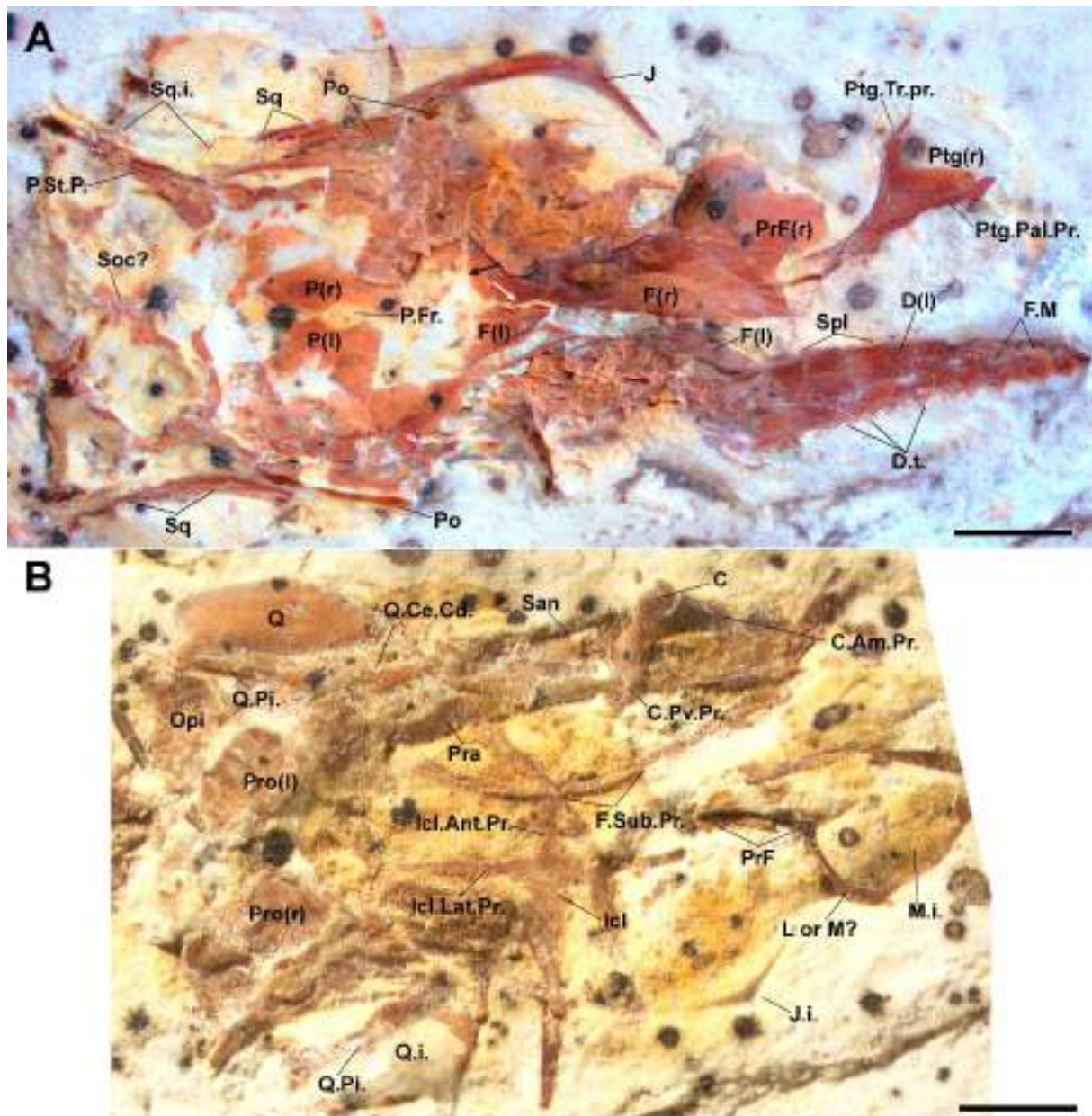


Figura 9. Detalhes da anatomia do crânio de *C. alamoï* MN7875-V. **A.** Detalhes do teto do crânio em vista ventral. **B.** Detalhes da caixa craniana, região palatina e mandíbula direita em vista dorsal. Atl, atlas; Ax, áxis; C, coronóide; C.am.Pr, processo anteromedial do coronóide; C.Pv.Pr, processo posteroventral do coronóide; D: dentário; F.M, forame mental; F.Sub.Pr, processo subfrontal; Icl, interclavícula; Icl.Ant.Pr., processo anterior da interclavícula; Icl.Lat.Pr., processo lateral da interclavícula; J, jugal; L, lacrimal; M, maxila; Opi, oto-occipital; P.St.P, processo supratemporal-parietal; Po, pós-orbital; Pra, pré-articular; P.Fr, forame pineal; PrF, pré-frontal; Pro, pró-ótico; Ptg pterigoide; Q, quadrado; Q.Ce.Cd, côndilo cefálico quadrangular; Q.Pi., pilar quadrangular; Q.i, impressão do quadrado; San, surangular; Soc, supraoccipital; Spl, esplenial; Sq, squamosal. Sutura parietofrontal, indicada por seta preta e sutura frontal medial, indicada por seta branca. Escala: 0,5 mm.

O pterigóide direito é observado junto ao pré-frontal direito, desarticulado e deslocado anteriormente. Possui um processo transversal moderadamente desenvolvido, com uma aba rasa no processo transversal e sem dentes pterigóides. Não são visíveis vestígios dos palatinos ou dos vômeres.

A caixa craniana está mal preservada, com restos possivelmente do supraoccipital observados em parte (Fig. 9a) e a superfície dorsal de ambos os pro-óticos e otooccipital na contraparte (Fig. 9b).

Mandíbula. O dentário esquerdo está preservado em vista lateral (Fig. 8a, Fig. 8c e Fig. 9a). Possui pelo menos quatro forames mentonianos, três dos quais são bem definidos. Detalhes da margem medial estão ocultos na matriz, mas a porção ventral do (esplenial) está deslocada ventralmente e é visível apenas ventralmente ao dentário, indicando que o canal de Meckel deve estar aberto medialmente, pelo menos na metade posterior do dentário. Não são visíveis detalhes dos processos coronóide ou surangular.

O espécime apresenta 10 dentes preservados, inseridos na mandíbula e/ou implantados, com forma e altura semelhantes, com ápices cônicos; no entanto, devido ao estado de conservação, não é possível identificar a estrutura de implantação dentária, nem mais pormenores sobre a forma do dente e o modo de substituição.

A porção pós-dentária da mandíbula esquerda está preservada na contraparte (Fig. 9b). O processo coronoide dorsal é bem desenvolvido e se estende bem acima da margem dorsal do dentário. O processo anteromedial é bem desenvolvido, assim como o processo posteroventral; a ocorrência de um processo posterodorsal não pôde ser determinada com certeza.

O surangular e o pré-articular são visíveis imediatamente a seguir ao coronoide, formando as margens da fossa adutora da mandíbula. No entanto, não são detectáveis quaisquer outros caracteres diagnósticos.

Esqueleto axial. A maioria das vértebras dorsais não estão preservadas, nem deixaram impressões na matriz, mas preservou sete cervicais, quatro pré-sacrais posteriores e 12 caudais, que revelam informações importantes que o ligam ao holótipo de *Calanguban* (Simões *et al.*, 2015a), além de fornecer novos dados filogenéticos afirmativos (Fig. 10).

O atlas está articulado com a região occipital e os arcos neurais do atlas estão expostos dorsalmente; no entanto, o processo transversal não pôde ser identificado nem o côndilo occipital ao qual o atlas estaria articulado. O axis articula-se com o atlas e as outras vértebras cervicais, faltando os arcos neurais e expondo o pleurocentro em vista dorsal (ver Fig. 10a, Fig. 10b). São visíveis pequenas costelas perto do atlas e do axis, mas estas parecem estar deslocadas e muito provavelmente não estavam ligadas a nenhum dos elementos. Não foi possível detectar pormenores relativos aos intercentros cervicais.

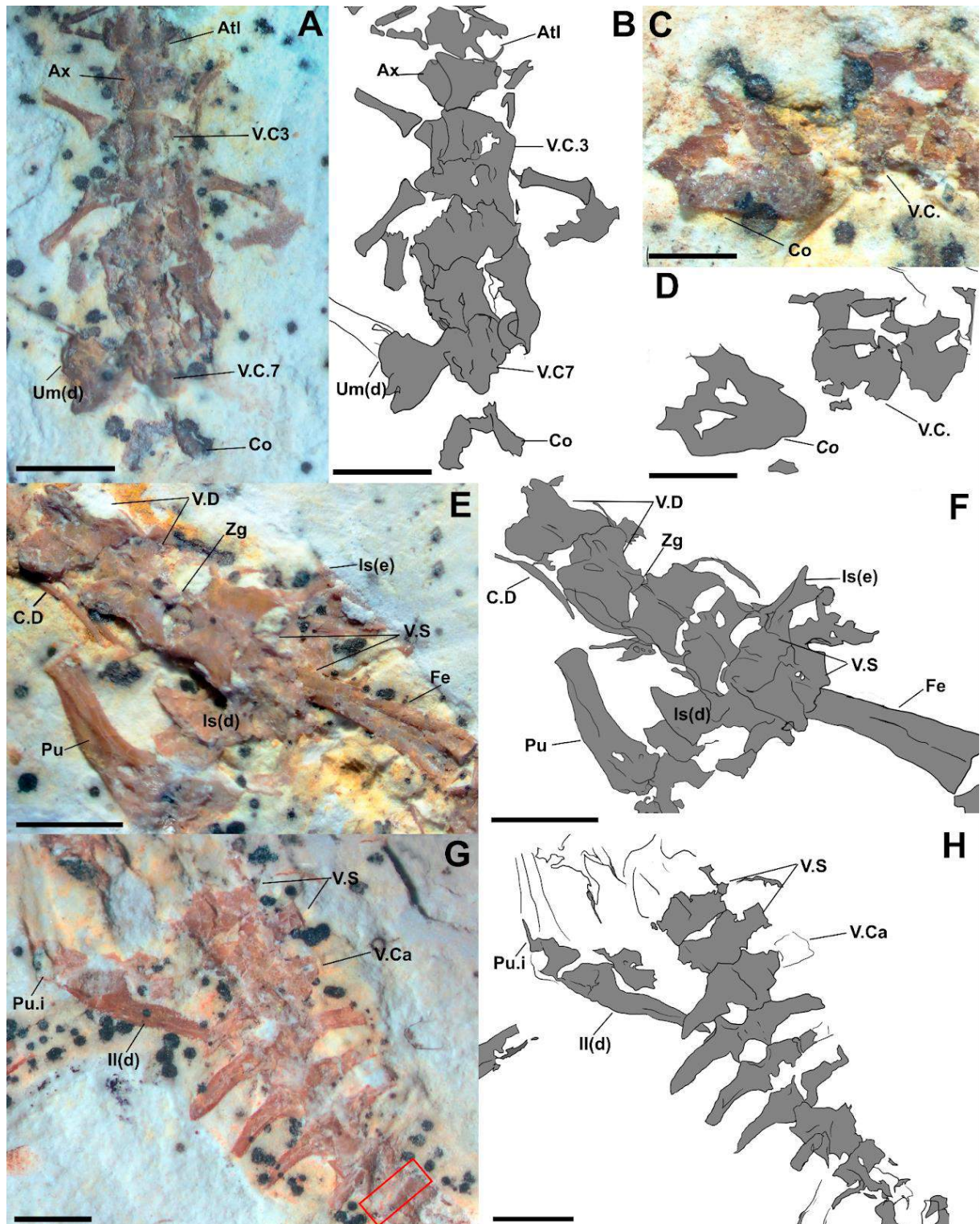


Figura 10: Detalhes do esqueleto axial de *C. alamoï* (MN 7875-V). A, fotografia da região cervical, parte; B, desenho da região cervical; C, visualização do coracóide, contraparte; D, desenho do coracóide; E, fotografia da região dorsal e pélvica, parte; F, desenho esquemático da região dorsal e cintura pélvica; G, visualização da região pélvica na contraparte; H, desenho da região pélvica. Atl, atlas; Ax, axis; V.Ca, vértebra caudal; Co, coracóide; V.C vértebra cervical; C.D, costela dorsal; Fe, fêmur; Il, ílio; Is, ísquio; Pu, púbis; Um, úmero; Zg, zigósfeno. Escala: A, B, E e F 2 mm; C, D, G e H, 1 mm.

As cervicais posteriores estão preservadas em vista ventral e apresentam uma quilha médio-ventral e côndilos posteriores e anteriores são claramente visíveis, esclarecendo a natureza procélica do vertebrado em *Calanguban*. Os arcos neurais e as espinhas neurais das cervicais estão preservados na contraparte, indicando que os arcos neurais eram altos na região cervical.

As dorsais mais posteriores estão articuladas com a cintura pélvica e são, sobretudo, visíveis no aspecto dorsal (Fig. 10e, 10f). Um espaço entre duas delas permite observar a articulação entre as pré e pós-zigapófises, que são minimamente proeminentes, tornando as extremidades brevemente côncavas. Além disso, esse espaço revela a presença de processos articulares acessórios dos arcos neurais (zigósferos), até então desconhecidos em *Calanguban*. Os zigósferos são bem desenvolvidos e voltados ventrolateralmente, como na maioria dos teiídeos e serpentes.

Observam-se dois sacrais ligados aos elementos pélvicos, sendo o segundo sacral bastante robusto e sem bifurcação distal de nenhuma das costelas sacrais. As espinhas neurais no sacro posterior eram muito reduzidas e dirigidas posterodorsalmente. Perto das dorsais posteriores são visíveis três costelas desarticuladas, duas à direita e uma à esquerda; a cabeça da primeira costela visível forma um pescoço sutil, tornando esta região mais robusta, enquanto o corpo das costelas é uniformemente delgado. As costelas dorsais estendem-se pelo menos até ao nível da penúltima dorsal.

As vértebras caudais anteriores são também procélicas, apresentando centros e arcos neurais alongados e altos. Os seus processos transversos são robustos e fundidos com os pleurocentros. Um septo de autotomia está presente na área onde há a divisão de vértebras no pleurocentro de um dos caudais anteriores (Fig. 10g, Fig. 11), o que corrige a interpretação anterior de *C. alamoí* como tendo caudais não autótomos por Simões *et al.* (2015a).

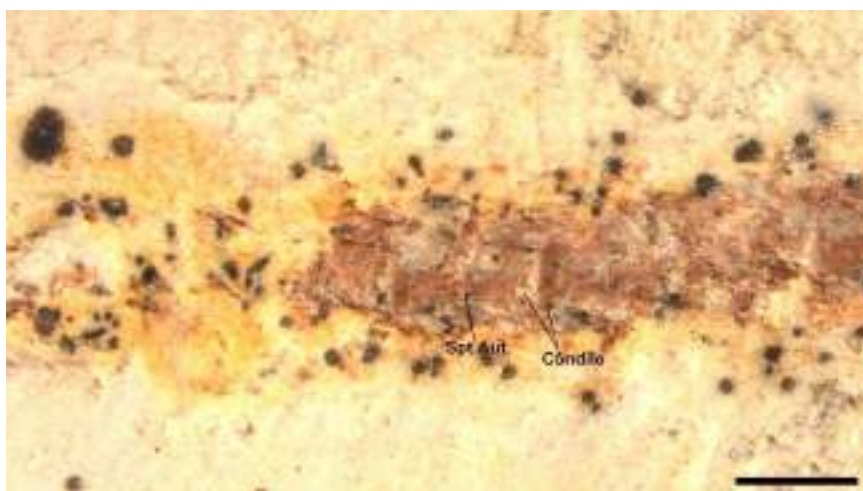


Figura 11: Visualização dos septos de autotomia presentes nas vértebras caudais de *C. alamoí*. Escala: 0,5 mm.

Esqueleto apendicular. O espécime mostra má preservação da cintura peitoral. O coracóide está fragmentado e exibe sinais de ossificação incompleta, indicando a imaturidade esquelética do espécime (Fig. 10c, d), o que também foi o caso no holótipo de *Calanguban* (Simões *et al.*, 2015a). A interclavícula está bem preservada e deslocada para a área do crânio, apresentando processos anterior, lateral e posterior bem desenvolvidos. As clavículas não puderam ser identificadas, mas no holótipo apresentavam formato de foice (Simões *et al.*, 2015a).

Os elementos da cintura pélvica também não estão completamente fundidos. O ílio tem uma lâmina posterior robusta e alongada, com a margem acetabular exposta. O eixo do púbis é ligeiramente angulado e estreita-se ventromedialmente, com uma diáfise brevemente côncava para articular-se com o ílio. O forame obturador é observado na haste do púbis perto da sua extremidade proximal. O ísquio é visível em ambos os lados; no entanto, a sua fragmentação limita uma descrição mais pormenorizada (ver Fig. 10e e 10f).

As proporções dos membros seguiram Berman *et al.* (2000) e Simões *et al.* (2017). A razão entre os tamanhos dos membros anteriores e posteriores (MAP) em relação ao corpo, considerando o comprimento rostricloacal (CRC), indica que os membros são de tamanho igual ou quase igual e são curtos em relação ao corpo ($MAP/CRC=0,22$), sendo muito semelhante ao do holótipo de *Calanguban* ($MAP/CRC=0,27$); em comparação, o espécime estudado e o holótipo apresentam pouca variação em relação ao tamanho dos membros anteriores e posteriores (0.94), os valores de referência podem ser consultados na Tabela 2.

Tabela 2. Resultado das medições do Neótipo de *C. alamoii*.

CRC	Úmero	Rádio/ ulna	Mão	4º dedo	Fêmur	Tíbia/ fíbula	Pé	4º dedo
45.90	4.97	4.69	6.37	5.32	5.73	5.47	4.72	4.65

Parte de ambos os úmeros estão preservados, especificamente a cabeça do úmero esquerdo e partes da extremidade distal do elemento direito (Fig. 12a, 12b). A extremidade distal do úmero está preservada em vista dorsal e não apresenta um sulco ou forame ectepicondilar claramente preservado (embora não possamos excluir a sua presença).

O rádio e a ulna são semelhantes em comprimento, mas têm larguras diferentes, sendo o rádio ligeiramente mais fino (Fig. 12b, 12c). Os processos do olecrano e do coronoide que articulam a ulna ao úmero não estavam completamente mineralizados e fundidos à haste do cúbito, pelo que não deixavam uma impressão clara na matriz. Os elementos mesopodiais dos membros anteriores são pouco ossificados, com um único mesopodial não identificado

preservado no membro anterior direito (Fig. 12b), indicando que a ossificação mesopodial foi incompleta. A fórmula falangeana do espécime é 2:3:4:5:3, com variações de tamanho entre os metacarpos e os dígitos. A penúltima falange é mais longa que as anteriores, as ungueais são altas em suas bases e afunilam acentuadamente nas extremidades, com formas levemente irregulares, como no holótipo de *Calanguban* (Simões *et al.*, 2015a).

Os membros posteriores estão articulados com a cintura pélvica, de tamanho semelhante ao dos membros anteriores; o membro posterior direito está melhor preservado, mostrando o fêmur, a tíbia, a impressão da fíbula, alguns ossos do tarso, os metatarsos e as falanges dos dígitos I, II, IV e V (Fig. 12d, 12g). O fêmur é pouco ossificado, sendo semelhante em comprimento e largura à tíbia, enquanto a fíbula é mais estreito do que a tíbia. A fórmula falangeana para os dígitos posteriores é 2:3:?:4:3 e difere da dos membros anteriores.

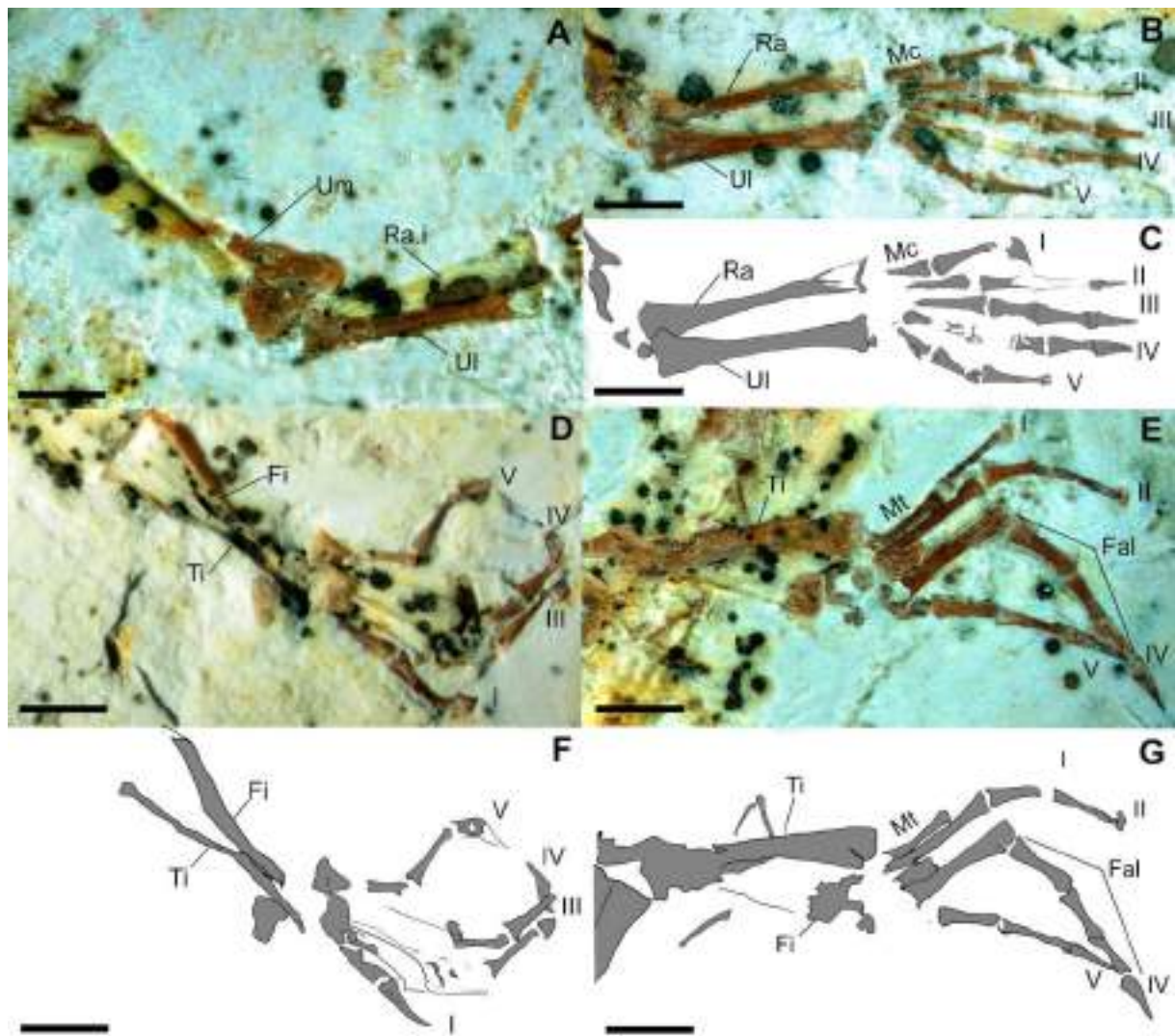


Figura 12: Fotografia e desenho dos membros anteriores e posteriores de *C. alamo* MN 7875-V vistos na parte. A, braço esquerdo; B, braço direito; C, desenho do braço direito; D, perna esquerda; E, perna direita; F, desenho da perna direita; G, desenho da perna direita. Fal, falange; Fi, fíbula; Mc, metacarpo; Mt, metatarso; Ra, rádio; Ti, tíbia; UI, ulna; Um, úmero. Escala: 2 mm.

4. DISCUSSÃO

4.1. Taxonomia

C. alamo (MN7875-V) difere do 'lagarto' *T. pontei* por possuir um ramo posterodorsal proeminente, onde o coronóide apresenta uma ligeira elevação em relação ao dentário, com extremidades posteriores ligeiramente pontiagudas. Em contraste, em *T. pontei*, o ramo posterodorsal (coronóide) que define o surangular e o angular não é visível (Simões, 2012).

O dentário de *T. pontei* se estende posteriormente em vista lateral, sem um processo póstero-ventral visível, e possui apenas uma sutura dorsoventral irregular separando o angular (Simões, 2012). Em *O. brasiliensis* não há vestígios do coronóide, mas as suturas que separam o articular, o angular e o surangular são bem definidas e visíveis (Evans & Yabumoto, 1998). Neste exemplar (MN7875-V), só é possível distinguir o coronóide do ramo mandibular, não sendo observadas suturas nesta região, provavelmente devido a processos tafonômicos.

A espécie *T. pontei* possui um jugal robusto e reto, sem angulação, enquanto que em *C. alamo*, apesar da deformação, este osso é relativamente angulado (Simões, 2012; Simões, Caldwell & Kellner, 2015). No espécime descrito, o jugal é angulado com extremidades afiladas e um ligeiro processo na região anterior.

O neótipo possui um frontal robusto e alongado, apresentando alargamento na porção posterior e visível estreitamento na porção mediana. Essa curva sinuosa e contínua também é observada em *C. alamo* (Simões, Caldwell & Kellner, 2015).

Quando comparado com *O. brasiliensis*, podemos destacar as diferenças: em *O. brasiliensis*, o quadrado é estreito e ligeiramente alongado; as costelas são afiladas distalmente; os centros vertebrais são curtos e colunares (Evans & Yabumoto, 1998). Em MN7875-V, o quadrado é robusto e de forma ovoide; as costelas preservadas, embora poucas, são uniformemente finas ao longo de seu comprimento; seus centros vertebrais e arcos neurais são altos.

Após examinarmos imagens do material tipo e a descrição de *C. alamo* (Simões, Caldwell & Kellner, 2015), verificamos que os membros anteriores e posteriores apresentam pouca diferença de tamanho, sendo os membros posteriores mais longos que os anteriores. No entanto, como a diferença é mínima, ambos podem ser considerados subiguais em tamanho, comprimento e largura, sendo considerados curtos em relação ao corpo. Esta característica, que assemelha o espécime aqui analisado a (MN 7875-V) e *C. alamo*, o diferencia de *T. pontei* e *O. brasiliensis*, é a proporção entre os membros anteriores e posteriores. Em *T. pontei* e *O. brasiliensis*, os membros posteriores são relativamente maiores que os anteriores e, portanto, considerados longos em relação ao corpo (Evans & Yabumoto, 1998; Simões, 2012).

Em relação aos membros, embora *T. pontei* apresente uma diferença significativa de tamanho entre os membros anterior e posterior, a tíbia e a fíbula são de tamanho e largura semelhantes, uma característica também observada em MN 7875-V. A fórmula das falanges do membro anterior também é diferente: em *T. pontei*, as falanges são 2:3:3:4?:?, visivelmente alongadas e em menor número em relação ao espécime analisado, que apresenta uma fórmula de 2:3:4:5:3, sendo que apenas a penúltima falange é mais alongada que as demais.

Após reavaliação das imagens referentes ao holótipo (MN 7234-V), descrito com dentes anteriores cônicos com ápices pontiagudos, observou-se que devido a processos tafonômicos associados ao espécime, os dentes do indivíduo não são avaliáveis, como é o caso do espécime aqui descrito. Portanto, para esta comparação, a característica deve ser desconsiderada.

Em relação às vértebras caudais de *C. alamoï*, consideradas não-autotômicas por Simões, Caldwell & Kellner 2015, também consideramos que essa impressão pode ter sido causada pela má preservação do material descrito.

O espécime aqui descrito assemelha-se a *C. alamoï* por possuir pós-orbital, e escamosais finos e alongados, pterigoides robustos e retos em sua porção anterior; toda a sua margem parietal é côncava, como no holótipo (MN 7234-V). Ambos os exemplares possuem vértebras procélicas com centros vertebrais alongados e arcos neurais altos; os membros são curtos e próximos ao corpo com dimensões semelhantes entre os membros anteriores e posteriores; as penúltimas falanges são mais alongadas e as falanges ungueais possuem bases largas com ápices formando um ângulo pronunciado típico de animais escansoriais.

4.2. Relações filogenéticas e implicações para o registo fóssil de lagartos Borioteiioidea

Os resultados de nossas análises filogenéticas usando máxima parcimônia e inferência bayesiana recuperam *Calanguban* como um Squamata borioteiioide, que por sua vez é encontrado dentro de Teiioidea (Fig. 13; Apêndice 1, Fig. 1-3), com suporte moderado.

O espécime apresenta características típicas de Teiioidea e Borioteiioidea, como: esquamosal com processo dorsal (ch. 49), comumente encontrado em Teiideos e alguns iguanídeos, zigosfenos direcionados ventrolateralmente (ch.240 e 241), geralmente bem desenvolvidos em Teiideos e serpentes (Apêndice 1).

Além de outras características apresentadas por *C. alamoï*, que o separa de Teiioidea e aproxima de Borioteiioidea, como a presença de frontais separados (ch. 62), fusionados em Teiideos e iguanianos; presença de forame pineal (ch.68), também ausente em Teiioideos; e presença de uma flange no processo transversal do pterigóide (ch. 102), no entanto, essa flange em *C. alamoï* é bem reduzida destacando-se em outro Borioteiioideos.

Diferentemente de investigações anteriores sobre as relações filogenéticas de *C. alamoï* e outros lagartos da Formação Crato, que resultaram em perda de resolução topológica devido à sua inclusão e comportamento como táxons desonestos (Simões *et al.*, 2015a), pela primeira vez encontramos uma hipótese filogenética estável para *C. alamoï*, com implicações diretas na origem dos escamados sul-americanos.

A maioria dos Squamata mesozoicos anteriores encontrados na América do Sul são representados por membros de clados totalmente extintos, como paramacelodídeos (Bittencourt *et al.*, 2020) e mosassaurídeos (Caldwell *et al.*, 2021), ou clados existentes, mas que não estão mais presentes na América do Sul hoje, como os acrodontes (Simões *et al.*, 2015b). Descobertas recentes também sugeriram a presença de borioteiídeos na América do Sul, embora com base em material mais fragmentário (Carvalho & Santucci, 2023; Martinelli *et al.*, 2021). Nossos resultados, além dos acima, apoiam ainda mais a ideia de uma fauna de squamatas sul-americana do Cretáceo muito semelhante em relação a composição de nível familiar de outras faunas de Squamata ao redor do mundo na época, e altamente distinta de sua composição moderna e altamente endêmica, esta última provavelmente surgindo posteriormente durante o Paleogeno, conforme proposto por Bittencourt *et al.*, (2020).

Borioteiioidea (Nydam *et al.*, 2007) é um grupo extinto de lagartos conhecidos apenas para o Período Cretáceo, sendo em sua maior parte descritos a partir de material fragmentário, como ossos cranianos desarticulados e dentes isolados. Sua distribuição foi relatada para a América do Norte (e.g., Nydam *et al.*, 2007; 2010; Simões *et al.*, 2016), Europa (e.g., Folie & Codrea, 2005; Makadi, 2006, 2013), Ásia (e.g., Evans & Manabe, 2008; Mo *et al.*, 2010), África (e.g., Vullo & Rage, 2018) e recentemente para a América do Sul (e.g., Martinelli *et al.*, 2021; Carvalho & Santucci, 2023).

Borioteiioidea é considerado como um Clado irmão de Teiioidea, conhecido apenas nas Américas (Nydam *et al.*, 2007; Conrad *et al.*, 2008). Os registros mais antigos do grupo no Gondwana são brasileiros, todos do Cretáceo Inferior (Aptiano). *Cryptobicuspidon pachysymphysealis* Carvalho & Santucci, 2023, Formação Quiricó, Bacia Sanfranciscana, e *Calanguban alamoï* Simões *et al.*, 2015, recentemente recuperado, proveniente da Formação Crato, Bacia do Araripe. No Cretáceo Superior, os registros Gondwânicos são *Bucuspidon hogreli* em depósitos do Albiano-Cenomaniano, Formação Ifezouane, no Marrocos (Vullo & Rage, 2018) e, na América do Sul, *Paleochelco occultato* Martinelli *et al.*, 2021, Formação Bajo de la Carpa, Bacia de Neuquén, Santoniano (Martinelli *et al.*, 2021).

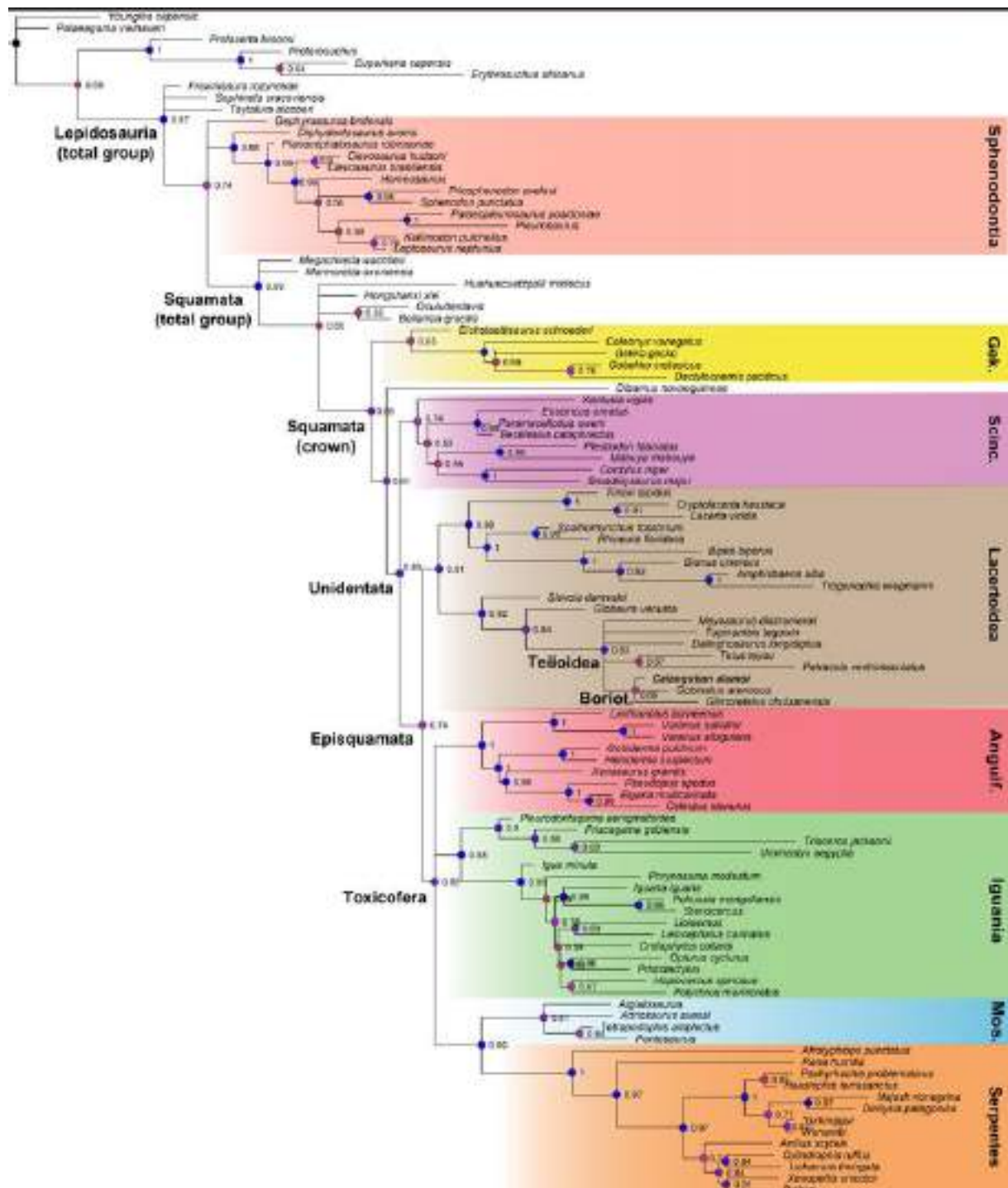


Figura 13. Árvore derivada da análise de inferência bayesiana de dados moleculares e morfológicos combinados, indicando a colocação filogenética de *Calanguban alamoii*. Os números dos nós indicam probabilidades posteriores; as cores dos nós são proporcionais às probabilidades posteriores variando de vermelho (0,5) a azul (1,0). Anguif., Anguiformes; Borioteiioidea; Gek., Gekkota; Mos., Mosasauria; Scinc., Scincoidea.

Sendo os registros de Borioteiioidea do Gondwana mais antigos do que os da América do Norte, e Laurásia, de forma geral. Nesse sentido, a ocorrência deste e de outros grupos de lagartos, como Iguanídeos, Priscagamídeos e Paramellodídeos no Gondwana, reforçam que as primeiras faunas de Squamata da América do Sul estavam bem integradas com as faunas de

outras partes do mundo (Simões *et al.*, 2015a; Simões *et al.*, 2015b; Martinelli *et al.*, 2021; Carvalho & Santucci, 2023).

Devido a ocorrência do grupo anteriormente registrado apenas na África, Europa e América do Norte, autores levantaram e defenderam a hipótese de que os teiioideos sul-americanos eram membros sobreviventes tardios de uma migração do Cretáceo de teiioideos da América do Norte para a América do Sul (Savage, 1966; Presch, 1974; Estes, 1983b; Estes & Báez, 1985; Nydam *et al.*, 2007; Giugliano *et al.*, 2007). No entanto, os recentes registros de Borioteiioideos em depósitos do Aptiano e Santoniano da América do Sul sugerem que a rota de colonização deste grupo pode ter ocorrido de outra forma. Esses registros Gondwânicos reforçam a hipótese levantada por Carvalho & Santucci (2023) de que o grupo teria se originado no Hemisfério Sul e migrado para a América do Norte e Europa.

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

A descrição do neótipo de *Calanguban alamo*i permite manter o status taxonômico da espécie e fornece uma contribuição significativa para o entendimento da diversidade de lagartos do Cretáceo Inferior na Bacia do Araripe. O neótipo, depositado na coleção paleontológica do Museu Nacional, possui detalhes cruciais sobre a morfologia craniana e vertebral de *C. alamo*i, além de evidências sobre suas características adaptativas, como os membros curtos e as falanges ungueais especializadas. Este estudo destaca a importância da Bacia do Araripe na compreensão do surgimento e irradiação de Squamata no Gondwana durante o Mesozóico.

6. REFERÊNCIAS

- Assine, ML (2007). Bacia do Araripe. *Boletim de Geociências*. 15 (2). Petrobras, 371-389.
- Bantim, RAM (2021). Lagartos. In: *Guia de fósseis da Bacia do Araripe* (Saraiva, AAF, Lima, FJ, Barros, OA, Bantim, RAM, Ed.). GBL.
- Bell CJ, Evans SE & Maisano JA (2003). The skull of the gymnophthalmid lizard *Neusticurus ecpleopus* (Reptilia: Squamata). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 139:283-304. <https://doi.org/10.1046/j.1096-3642.2003.00077.x>
- Berman, DS, Reis, RR, Scott, D, Henrici, AC, Sumida, SS, Martens, T (2000). Early Permian bipedal reptile. *Science* 290, 969–972. <https://doi.org/10.1126/science.290.5493.969>
- Bittencourt JS, Simões TR, Caldwell MW & Langer MC (2020). Discovery of the oldest South American fossil lizard illustrates the cosmopolitanism of early South American squamates. *Communications Biology* 3: 201. <https://doi.org/10.1038/s42003-020-0926-0>

- Bonfim-Júnior FC & Marques RB (1997). Um novo lagarto do Cretáceo do Brasil (Lepidosauria, Squamata - Formação Santana, Aptiano da Bacia do Araripe). 20. *Anuário do Instituto de Geociências*, (20)223-240. https://doi.org/10.11137/1997_0_233-340
- Brownstein CD, Simões TR, Caldwell MW, Lee MS, Meyer DL, Scarpetta SG (2023). The affinities of the Late Triassic *Cryptorhynchon* and the age of crown squamates. *Royal Society Open Science* 10: 230968. <https://doi.org/10.1098/rsos.230968>
- Caldwell MW, Simões TR, Palci A, Garberoglio FF, Reisz RR, Lee MSY, Nydam RL (2021). *Tetrapodophis amplexus* is not a snake: re-assessment of the osteology, phylogeny and functional morphology of an Early Cretaceous dolichosaurid lizard. *Journal of Systematic Palaeontology* 19: 893-952. <https://doi.org/10.1080/14772019.2021.1983044>
- Carvalho JC & Santucci RM (2023). A new fossil Squamata from the Quiricó Formation (Lower Cretaceous), Sanfranciscana Basin, Minas Gerais, Brazil. *Cretaceous Research*: 105717. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2023.105717>
- Conrad, JL (2008). Phylogeny and systematics of Squamata (Reptilia) based on morphology. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 310:1–182. <https://doi.org/10.1206/310.1>
- Estes, R. & Báez, AM (1985). Herpetofaunas of North and South America during the Late Cretaceous and Cenozoic: evidence for interchange? In: *The Great American Biotic Interchange* (F.G. Stehli & S.D. Webb. Eds.), Plenum Press, New York, USA.
- Evans, S & Barnadillo, J (1997). Early Cretaceous lizards from Las Hoyas, Spain. *Zoological Journal of the Linnean Society* 119:23–49.
- Evans, S & Yabumoto, Y (1998). A lizard from the Early Cretaceous Crato Formation, Araripe Basin, Brazil. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte, Stuttgart*, v. 1198, n. 6, p. 349-364. <https://doi.org/10.1127/njgpm/1998/1998/349>
- Evans, S (2008). The skull of lizards and tuatara. *Biology of the Reptilia*, (20) 978-0-916984-76-2
- Evans, SE & Manabe, M (2008). An early herbivorous lizard from the Lower Cretaceous of Japan. *Palaeontology* 51, 487e498. <https://doi.org/10.1111/j.1475-4983.2008.00759>
- Evans, S & Jones, MH (2010). The origin, early history and diversification of Lepidosauromorph reptiles. Pp. 27–44 in S. Bandyopadhyay (ed.) *New Aspects of Mesozoic Biodiversity*. Springer Publ., Germany.
- Folie, A & Codrea, V (2005). New lissamphibians and squamates from the Maas trichtian of Hațeg Basin, Romania. *Acta Palaeontologica Polonica* 50, 57e71.
- Ford DP, Evans SE, Choiniere JN, Fernandez V, Benson RBJ (2021). A reassessment of the enigmatic diapsid *Paliguana whitei* and the early history of Lepidosauromorpha. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 288: 20211084. <https://doi.org/10.1098/rspb.2021.1084>.

Garberoglio FF, Apesteguía S, Simões TR, Palci A, Gómez RO, Nydam RL, Larsson HCE, Lee MSY, Caldwell MW (2019). New skulls and skeletons of the Cretaceous legged snake *Najash*, and the evolution of the modern snake body plan. *Science Advances* 5: eaax5833. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aax5833>.

Goloboff PA & Catalano SA (2016). TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics* 32: 221-238. <https://doi.org/10.1111/cla.12160>

Griffiths EF, Ford DP, Benson RBJ, Evans SE (2021). New information on the Jurassic lepidosauromorph *Marmoretta oxoniensis*. *Papers in Palaeontology* n/a. <https://doi.org/10.1002/spp2.1400>

Giugliano, LG, Garcia Collevatti, R & Colli, GR (2007). Molecular dating and phylogenetic relationships among Teiidae (Squamata) inferred by molecular and morphological data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 45: 168-179. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.05.017>

Haeckel, E (1866). *Generelle Morphologie der Organismen. Band 2: Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Organismen.* George Reimer, Berlin

Kellner, AWA (1995). Técnica de preparação para tetrápodes fósseis preservados nas rochas calcárias. *A terra em revista*, 1(0):24-31

Lewis PO (2001). A Likelihood Approach to Estimating Phylogeny from Discrete Morphological Character Data. *Systematic Biology* 50: 913-925. <https://doi.org/10.1080/106351501753462876>

Linnaeus, CV (1758). *Systema naturae per regna tria naturae: secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Holmiae, Impensis Direct. Laurentii Salvii, 1758 1759.*

Maisano JA (2002). Terminal fusions of skeletal elements as indicators of maturity in squamates. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22:268-275.

Makadi, L (2006). Bicuspidon aff. hatzegiensis (Squamata: Scincomorpha: Teiidae) from the Upper Cretaceous Csehanya Formation (Hungary Bakony Mts). *Acta Geologica Hungarica* 49, 373e385. <https://doi.org/10.1556/AGeol.49.2006.4.5>

Makadi, L (2013). A new polyglyphanodontine lizard (Squamata: Borioteiioidea) from the Late Cretaceous Iharkut locality (Santonian, Hungary). *Cretaceous Research* 46, 166e176. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2013.08.001>

Martill DM, Tischlinger H & Longrich NR (2015). A four-legged snake from the Early Cretaceous of Gondwana. *Science* 349: 416-419. <https://doi.org/10.1126/science.aaa9208>

Martinelli AG, Agnolin F & Ezcurra MD (2021). Unexpected new lizard from the Late Cretaceous of southern South America sheds light on Gondwanan squamate diversity. *Rev. Mus. Argentino Cienc. Nat.*, 23: 57-80.

Martínez RN, Simões TR, Sobral G, Apesteguía S (2021). A Triassic stem lepidosaur illuminates the origin of lizard-like reptiles. *Nature* 597: 235–238. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03834-3>

Mo, JY, Xu, X & Evans, SE (2010). The evolution of the lepidosaurian lower temporal bar: new perspectives from the Late Cretaceous of South China. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 277, 331e336. <https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0030>

Nydam, RL, Eaton, JG & Sankey, J (2007). New taxa of transversely-toothed lizards (Squamata: Scincomorpha) and new information on the evolutionary history of “Teiids”. *Journal of Paleontology* 81, 538e549.

Nydam, RL, Caldwell, MW & Fanti, F (2010). Borioteiioidean lizard skulls from Kle skun Hill (Wapiti Formation; Upper Campanian), west-central Alberta, Canada. *Journal of Vertebrate Paleontology* (30) 1090e1099. <https://doi.org/10.1080/02724634.2010.483539>

Oppel, M (1811). Die Ordnungen, Familien, und Gattungen der Reptilien als Prodrom einer Naturgeschichte derselben. J. Lindauer, München, 86 pp

Palmer, AR (1989). Techniques for mechanical extraction of smaller fossil. In: Feldman, RM, Chapman, RE, Hannibal JT. (Eds.) *Paleotechniques. The Paleontological Society*. p. 208- 212, (Special Publication, 4).

Rambaut A, Suchard MA, Xie D, Drummond AJ (2014). Tracer v1.6.

Ronquist F, Klopstein S, Vilhelmsen L, Schulmeister S, Murray DL, Rasnitsyn AP (2012). A total-evidence approach to dating with fossils, applied to the early radiation of the Hymenoptera. *Systematic Biology* 61: 973-999. <https://doi.org/10.1093/sysbio/sys058>

Savage, JM (1966). The origins and history of the Central American herpetofauna. *Copeia* 1966(4): 719-766.

Schneider, CA, Rasband, WS & Eliceiri, KW (2012). NIH Image to ImageJ: 25 anos de análise de imagens. *Métodos da Natureza*, 9 (7), 671–675. <https://doi.org/10.1038/nmeth.2089>

Silva, HP & Kellner, AWA (2006). A combinação de técnicas na preparação de vertebrados fósseis: o exemplo de *Thalassodromeus sethi* (Pterosauria, Tapejaridae). In: *Paleontologia de Vertebrados: Grandes Temas e Contribuições Científicas*. (Gallo, V, Brito, PM, Silva, HMA, Figueiredo, FJ. Interciência, Ed.)

Simões, TR (2012). Redescription of *Tijubina pontei*, an Early Cretaceous lizard (Reptilia; Squamata) from the Crato Formation of Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 84:79–93. <https://doi.org/10.1590/S0001-37652012000100008>

Simões TR, Caldwell MW & Kellner AWA (2015a). A new Early Cretaceous lizard species from Brazil, and the phylogenetic position of the oldest known South American squamates. *Journal of Systematic Palaeontology* 13(7)601-614. <https://doi.org/10.1080/14772019.2014.947342>

Simões TR, Wilner E, Caldwell MW, Weinschütz LC, Kellner AWA (2015b). A stem acrodontan lizard in the Cretaceous of Brazil revises early lizard evolution in Gondwana. *Nature Communications* 6: 9149. <https://doi.org/10.1038/ncomms9149>.

Simões, TR, Caldwell, MW, Weinschütz, LC, Wilner, E, Kellner, AWA (2017). Mesozoic Lizards from Brazil and Their Role in Early Squamate Evolution in South America. *Journal of Herpetology*, 51(3):307-315. <https://doi.org/10.1670/16-007>

Simões TR, Caldwell MW, Tałanda M, Bernardi M, Palci A, Vernygora O, Bernardini F, Mancini L, Nydam RL (2018). The origin of squamates revealed by a Middle Triassic lizard from the Italian Alps. *Nature* 557: 706-709. <https://doi.org/10.1038/s41586-018-0093-3>

Simões TR, Vernygora OV, Caldwell MW, Pierce SE (2020). Megaevolutionary dynamics and the timing of evolutionary innovation in reptiles. *Nature Communications* 11: 3322. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-17190-9>

Simões, TR & Pyron, RA (2021). The Squamate tree of life. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 163(2):47-95. <https://doi.org/10.3099/0027-4100-163.2.47>

Sobral G, Simões TR, Schoch RR (2020). A tiny new Middle Triassic stem-lepidosauromorph from Germany: implications for the early evolution of lepidosauromorphs and the Vellberg fauna. *Scientific Reports* 10: 2273. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-58883-x>

Tałanda M, Fernandez V, Panciroli E, Evans SE, Benson RJ (2022). Synchrotron tomography of a stem lizard elucidates early squamate anatomy. *Nature* 611: 99-104. <https://doi.org/10.1038/s41586-022-05332-6>

Uetz, P, Freed, P, Aguilar, R, Reyes, F, Hošek, J (eds.) (2023). The Reptile Database, <http://www.reptile-database.org>, accessed [23/07/2024].

Valença, LMM, Neumann, VH, Mabesoone, JM (2003). An overview on Calloviane Cenomanian intracratonic basins of northeast Brazil: onshore stratigraphic record of the opening of the southern Atlantic. *Geological Acta*, 1: 261–275

Vullo, R & Rage, JC (2018). The first Gondwanan borioteioid lizard and the mid Cretaceous dispersal event between North America and Africa. *The Science of Nature* 105, 61. <https://doi.org/10.1007/s00114-018-1588-3>

Woolley CH, Bottjer DJ, Corsetti FA, Smith ND (2024). Quantifying the effects of exceptional fossil preservation on the global availability of phylogenetic data in deep time. *PLoS ONE* 19: e0297637. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0297637>

Zhang C, Stadler T, Klopstein S, Heath TA, Ronquist F (2016). Total-Evidence Dating under the Fossilized Birth–Death Process. *Systematic Biology* 65: 228-249. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syv080>

CAPÍTULO 3

DE VOLTA PRO MEU ACONCHEGO: DESCRIÇÃO DE NOVA ESPÉCIE DE LAGARTO FÓSSIL REPATRIADO AO CARIRI CEARENSE

RESUMO

O registro fóssil de Squamata proveniente da Bacia do Araripe está restrito aos calcários laminados da Formação Crato, que representa um dos mais conhecidos depósitos *Fossil-lagerstätten* pela preservação excepcional e a abundância do registro fossilífero. Essa notável preservação, combinada a falta de valorização patrimonial por parte da população e das autoridades municipais, são os principais fatores relacionados ao tráfico de fósseis. No Brasil, desde 1942, os fósseis são considerados bens da União, e os sítios paleontológicos são classificados como patrimônio cultural do país. Nas últimas duas décadas, a discussão sobre a proteção dos fósseis brasileiros ganhou destaque internacional, resultando na repatriação de diversos exemplares valiosos. Este capítulo tem como objetivo descrever uma nova espécie de lagarto recentemente repatriada. Para a análise e descrição do material fóssil, foram empregadas técnicas avançadas, incluindo Microscopia Eletrônica de Varredura e Microtomografia Computadorizada. A nova espécie apresenta características distintas, como um frontal robusto e alongado, tíbia e fíbula de tamanho semelhante, clavículas anguladas antero-distalmente, dentição pleurodonte e unicúspide com estrias, e falanges ungueais em formato falciforme com base plana. Essas características a diferenciam dos demais lacertílios encontrados na localidade, classificando-a como um possível membro da família Paramacellodidae. Este representa o segundo registro conhecido desta família na América do Sul, enriquecendo ainda mais o conhecimento sobre a fauna da região.

Palavras-chave: Dentes estriados; Paramacellodidae; Fauna de Squamata; Taxonomia.

1. INTRODUÇÃO

O registro fóssil de Squamata proveniente da Bacia do Araripe está restrito aos calcários laminados da Formação Crato, com coloração que varia entre cinza a creme (Maisey, 1991; Neumann *et al.*, 2003), conhecida popularmente como Pedra Cariri (Fig. 14 e Fig. 15); esta unidade estratigráfica, representa um dos mais conhecidos depósitos *Fossil-lagerstätten* do mundo. Nela, o registro fóssil é abundante e diversificado, já foram registrados plantas, fungos, animais invertebrados como: insetos, crustáceos e aracnídeos e vertebrados, como peixes e uma ampla diversidade de tetrápodes com preservação excepcional (Maisey, 1991; Martill *et al.*, 2007).

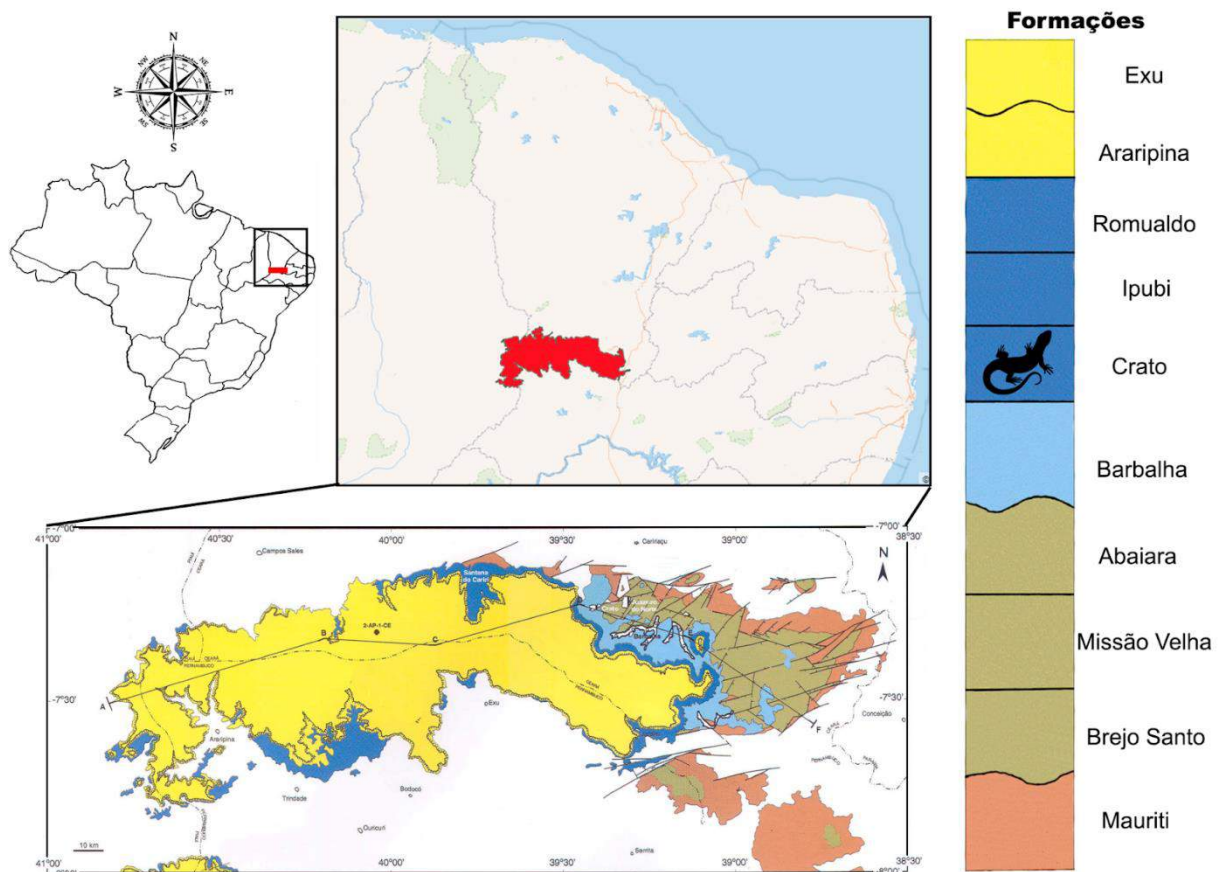


Figura 14: Localização e mapa geológico da Bacia do Araripe, com representação da coluna estratigráfica, enfatizando a Formação Crato. Fonte: Adaptado de Batista *et al.*, 2019.

Por ser um ambiente de sedimentação de baixa energia e ausência de atuação de decompositores, favoreceu a preservação de alguns espécimes de Squamata. Até o momento, foram descritas quatro espécies deste clado, o dolícosaurídeo *Tetrapodophis amplexus* Martill, Tischlinger & Longrich 2015, e três ‘lacertoides’: *Tijubina pontei* Bonfim-Júnior & Marques 1997, *Olindalacerta brasiliensis* Evans & Yabumoto, 1998 e *Calanguban alamo*i Simões, Caldwell & Kellner 2015. Considerando o registro deste grupo na América do Sul, estes são

considerados os mais completos, com registro de tecido mole, impressão de escamas e corpo articulado (Bonfim-Júnior & Marques 1997; Evans & Yabumoto, 1998; Simões *et al.*, 2012; 2015; Martill, Tischlinger & Longrich 2015).



Figura 15: Afloramento da Formação Crato representada na Pedreira Três Irmãos, cidade de Nova Olinda.

A excepcionalidade e a abundância do registro fóssil nesta unidade geológica, associado a desvalorização patrimonial por parte da população e das gestões municipais, são os principais fatores relacionados ao tráfico de fósseis. Constantemente, são encontrados sites internacionais de venda e leilões ilegais de fósseis dessa formação. No Brasil, os fósseis são considerados bens da União (Decreto-Lei Nº 4.146/1942), sendo os sítios paleontológicos tidos como patrimônio cultural do país, conforme a Constituição Federal de 1988 (Brasil, 1988).

Apesar da legislação de proteção aos fósseis brasileiros estarem em vigor desde 1942 (Decreto-Lei Nº 4.146/1942), inúmeros espécimes ainda são coletados irregularmente, exportados e vendidos em lojas especializadas estrangeiras e/ou são destinados a museus ou coleções particulares, principalmente no Norte Global (Gibney, 2014; Cisneros et al., 2022a,b). Além do esvaziamento cultural e científico associados a essa problemática, a descrição de espécies/espécimes a partir do tráfico de fósseis evidencia grande perda de dados tafonômicos, estratigráficos e geográficos.

Nas duas últimas décadas, a discussão sobre as ações envolvendo os fósseis brasileiros teve grande repercussão mundial. A luta da comunidade científica brasileira pela defesa e proteção do patrimônio fossilífero tem ganhado destaque e apoio da população geral através da mídia e das redes sociais. Este ‘engajamento’, oportuniza uma série de denúncias quanto a essa problemática, possibilitando impulsionar os processos investigativos de localização do material fóssil e a repatriação de fósseis para o Brasil. Fósseis como o “*Ubirajara jubatus*” e o holótipo de *Cretapalpus vittari* Downen & Selden, 2021 são exemplos de repatriações que ganharam destaque na mídia mundial.

Em dezembro de 2023, um grande volume de fósseis foi repatriado. Nesta ação, 998 fósseis dos mais distintos grupos de seres vivos retornaram ao seu território de origem, a área de abrangência da Bacia do Araripe. Neste capítulo, apresentamos a descrição morfológica de uma nova espécie de lagarto repatriado nesta operação.

2. MATERIAL E MÉTODO

2.1. Material

O material está depositado na Coleção Paleontológica do Museu de Paleontologia Plácido Cidade Nuvens - MPPCN/URCA, sob o número de tombo MPSC 5369p e MPSC 5369cp. Trata-se de um novo espécime de lagarto da Formação Crato, Grupo Santana. Vale destacar que, devido a procedência do material, não há conhecimento sobre a localização geográfica, assim como não há dados sobre o nível estratigráfico do qual a amostra foi retirado.

2.2. Preparação mecânica

Para a preparação do espécime, foram priorizadas técnicas de preparação mecânica, na qual, foram utilizados diferentes tipos de ponteiras, martelos, agulhas e pincéis para a remoção da rocha matriz (Fig. 16). Após a preparação, as partes mais frágeis do material foram tratadas com resina paraloid a 2% (Paraloid B-72), diluída em acetona, favorecendo a proteção do fóssil, aumentando a resistência e impedindo a quebra do material. Esta etapa foi realizada de acordo com as metodologias propostas por Chaney (1989), Kellner (1995), May *et al.* (1994), Palmer (1989), Silva & Kellner (2006) e Sohl (1989). A visualização do espécime antes e depois desse processo pode ser observado na Fig. 17.



Figura 16. Instrumentos utilizados na preparação e medição do material.

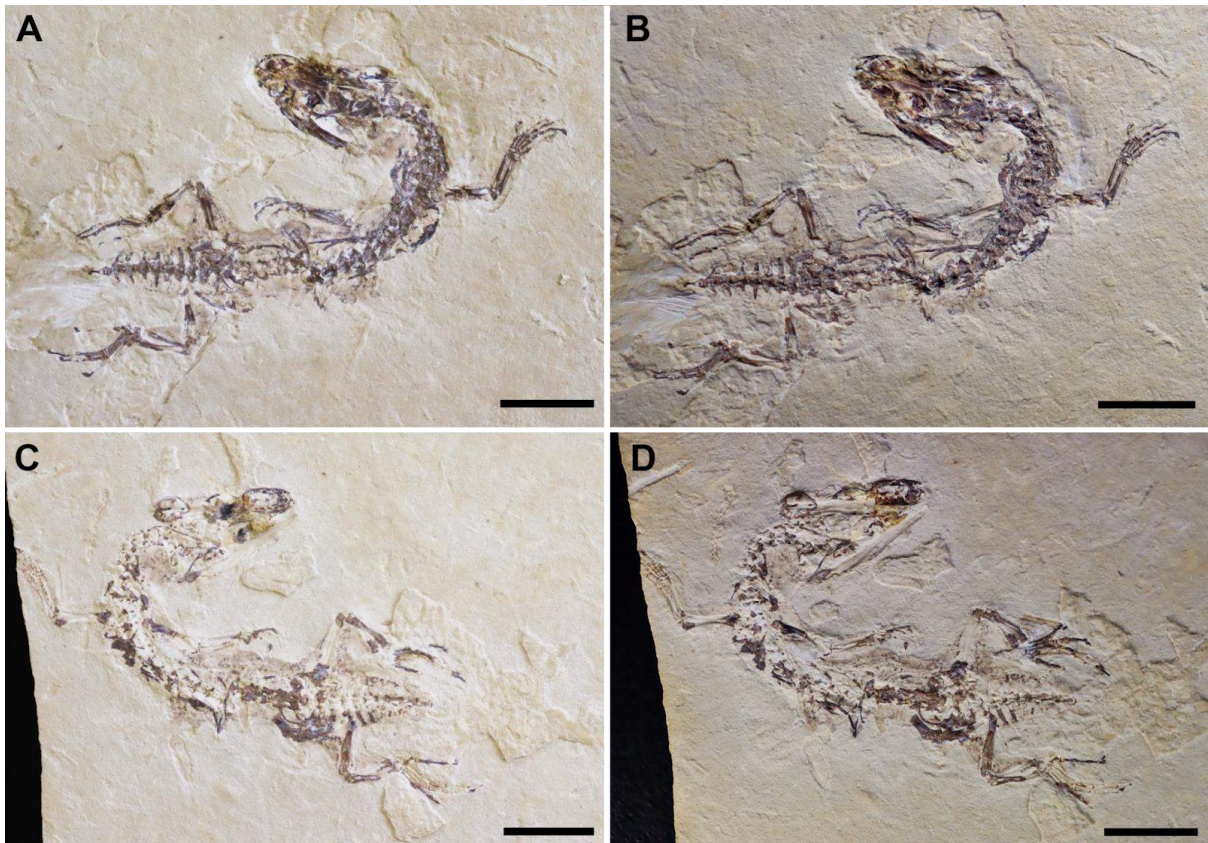


Figura 17. A, C, visualização do espécime (MPSC 5369) em vista ventral antes da preparação; B, D, visualização do espécime após a preparação mecânica. Escala: 1 cm.

2.3. Fotografia e imagens

O espécime aqui descrito foi observado sob um estereomicroscópio Leica EZ4 para visualização de caracteres morfológicos diagnósticos essenciais e obtenção de imagens para possíveis publicações; as imagens também foram obtidas com a utilização da máquina fotográfica Cannon EOS Rebel SL 3 Premium, a partir do emprego de diferentes lentes.

Imagens de alta resolução de estruturas dentárias foram obtidas através do Microscópio Eletrônico de Varredura (MEV), SU3500 (Hitachi, Tóquio, Japão) pertence a Universidade Regional do Cariri (URCA) (Fig. 18). Os fósseis foram fixados em stubs de alumínio com fita de carbono. As imagens dos fósseis foram adquiridas em baixo vácuo, com uma pressão na câmara do microscópio de 100 Pa, utilizando um detector de elétrons retroespalhados (BSE-3D) e uma tensão de aceleração do feixe de elétrons de 20 kV.



Figura 18. Microscópio Eletrônico de Varredura (MEV), adquirido com apoio da Financiadora de Estudos e Projetos (Finep). Fonte: URCA

2.4. Microtomografia Computadorizada

A microtomografia computadorizada foi realizada em um microtomógrafo Nikon XT H 225 ST no Laboratório de Tomografia Computadorizada de Raios X (LTC-RX) do Departamento de Energia Nuclear da Universidade Federal de Pernambuco (UFPE). Para análise de micro-CT, foram utilizadas uma tensão de aceleração de 125 kV e uma corrente de 130 μ A para o feixe de raios X, um filtro de alumínio de 1,0 mm e um tamanho efetivo de pixel de 25 μ m. Modelos digitais tridimensionais da amostra foram gerados, processados e visualizados usando o software CT Pro 3D e VGStudio Max 2.2 (Fig. 19; Apêndice 2).

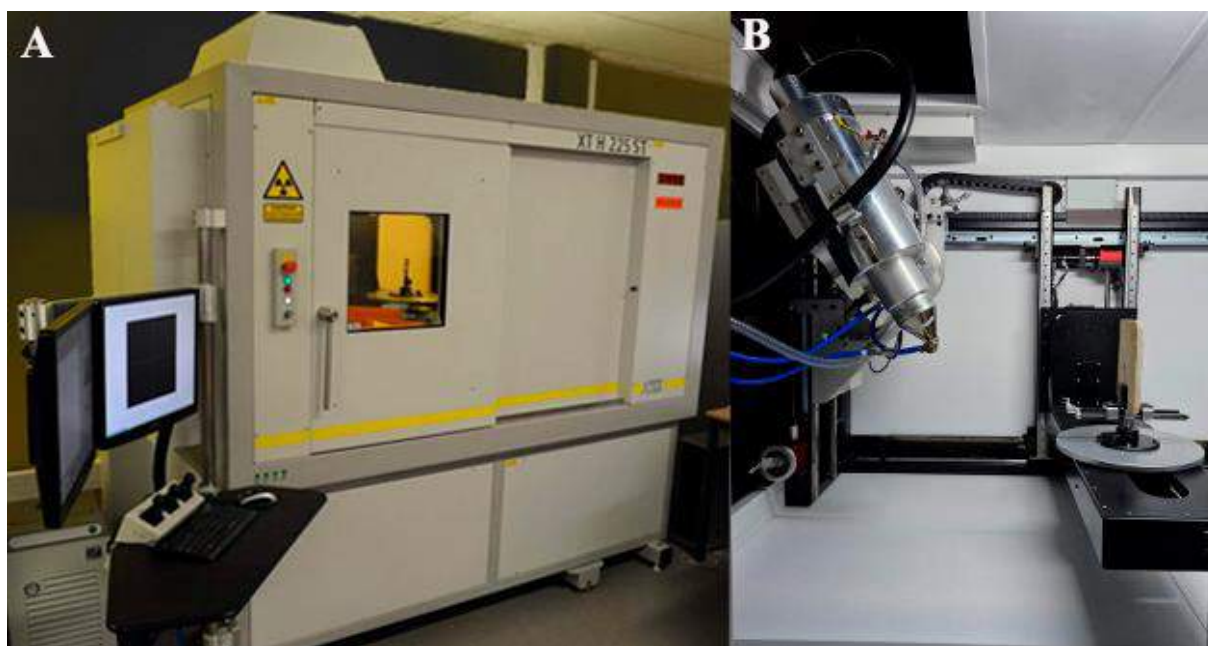


Figura 19. A, visualização do tomógrafo Nikon XT H 225 ST; B, visualização da amostra. Fonte: Autora, 2024.

No entanto, a condição de preservação e o tamanho da amostra dificultaram um escaneamento com melhor precisão, não sendo efetivo para a obtenção de imagens tridimensionais da espécie, durante a segmentação para a obtenção das imagens, o fóssil foi removido junto à rocha matriz (Fig. 20). Tal fato ocorre devido a composição do calcário acinzentado e o tipo de fossilização da amostra não apresentando assim, resultados significativos para a descrição do material. Destacamos que o uso dessa técnica em fósseis dessa formação é algo recente e a técnica ainda precisa ser melhor avaliada quanto ao tipo de amostra.



Figura 20. Contraparte do MPSC 5369 através do Microtomógrafo durante a segmentação 3D.

2.5. Análise e descrição

Considerando o pequeno tamanho da amostra, as medições foram feitas digitalmente utilizando imagens de alta resolução, que proporcionam maior precisão com uso do Software Image J® (Schneider, Rasband e Eliceiri, 2012). Em seguida, foram realizadas comparações com outros espécimes já descritos, em coleções e estudos científicos publicados, levando em consideração a literatura atual do clado Squamata. Também, foram utilizadas imagens de tomografia computadorizada disponíveis no banco de dados online DigiMorph® (<https://digimorph.org>) a fim de compreender melhor as características morfológicas preservadas no espécime. A descrição do material seguiu as terminologias osteológicas de Conrad (2008) e Gauthier et al. (2012).

3. RESULTADOS

Sistemática Paleontológica

Reptilia Linnaeus, 1758

Lepidosauria Haeckel, 1866

Squamata Oppel, 1811

Paramacellodidae Estes, 1983

Novo gênero

Nova espécie

Material. Espécime repatriado da França em dezembro de 2023, tratando-se de parte e contraparte depositados no MPPCN, sob o número de tombo MPSC 5396p e MPSC 5369cp.

Localidade tipo. Nova Olinda, Ceará, Brasil; Formação Crato, Grupo Santana, Bacia do Araripe; Aptiano, Cretáceo Inferior (Valença et al. 2003; Assine et al. 2007).

Diagnose. O espécime 02 MPSC 5396 difere dos demais lagartos por possuir frontal robusto e alongado, o fêmur apresenta-se maior que a fíbula, membros anteriores e posteriores com pequena variação de comprimento; clavículas anguladas anterodistalmente, angular e o surangular compridos e alongados; coronóide reduzido e articular irregular; os ramos do pterigóide são alongados e estreitos, divergindo na lateral do eixo medial; dentes pleurodontes unicúspides brevemente espaçados e com pequenas estrias; alvéolos dentários profundos; ungueais robusta com o ápice falciforme e base plana.

Descrição. O espécime é representado por parte (MPSC 5396 p) e contraparte (MPSC 5369 cp), (Fig. 20). Encontra-se preservado em placas de calcário acinzentado da Formação Crato, medindo 60.21mm de comprimento total, e 48.88mm equivalente ao comprimento rostro-cloacal (focinho-pelve). Estão preservados elementos do teto e do interior craniano, dentários em vista labial e lingual, algumas costelas, parte da cintura escapular e pélvica, quase todas as vértebras cervicais, torácicas, dorsais, sacrais e caudais e membros articulados.

O espécime apresenta ossificação quase completa dos ossos longos, carpo, metacarpo, tarso e metatarso. No entanto, observa-se que as suturas cranianas estão abertas, apresentando os frontais não fundidos, pelas características mencionadas, o consideramos como um jovem adulto, uma vez que na maioria dos representantes do clado, ao atingir a maturidade sexual, os indivíduos apresentam o processo de ossificação completo, exibindo frontais fundidos,

inviabilizando a visão das suturas, enquanto a sutura “parietal-frontal” se torna mais evidente (Maisano et al., 2002; Evans, 2008).



Figura 21. Espécime MPSC 5369 preservado em vista ventrolateral em parte (MPSC 5369 p) e contraparte (MPSC 5369 cp). Escala: 1cm.

Crânio. A porção anterior do crânio preserva fragmentos ósseos que podem ser observados na vista ventrolateral, enquanto a posterior e medial do crânio preserva a maioria dos ossos do teto e interior craniano. Devido aos processos tafonômicos, alguns ossos encontram-se fragmentados e/ou desarticulados e foram movidos da posição original, dificultando o processo de identificação.

Na extremidade anterior, pode ser observado um pequeno fragmento da pré-maxila e um fragmento da margem da maxila direita. O nasal direito está articulado ao frontal e possui formato semelhante a um 'J', apresentando sinuosa curva que alarga a extensão anterior direita e apresenta formato alongado na porção posterior. Os nasais apresentam na porção posterior os processos frontais, enquanto na anterior, é possível observar o processo nasal associado à pré-maxila (Fig. 22 a, b).

Na porção medial do crânio, é possível observar fragmentos do palato, próximo à região medial do frontal e unido ao ectopterigóide; este, por sua vez, conecta-se aos elementos do palato, assim como do teto craniano, como o jugal e o pré-frontal. O epiterigóide é visto parcialmente, apresentando um formato de barra na região anterior (Fig. 22 a, b).

O par de pterigóides formam a parte posterior do palato e encontram-se preservados na contraparte. Ambos incompletos, apresentam-se na porção posterior do crânio, divergem lateralmente em relação ao eixo medial, exibindo um formato alongado e fino (Fig. 23 a, b).

Os frontais estão unidos e bem preservados ventralmente, exibindo o processo de fechamento da sutura frontal. Unidos, possuem um formato robusto e alongado, apresentando alargamento em sua porção posterior, onde se juntaria ao parietal e visível estreitamento na porção média, formando uma curva sinuosa e contínua (Fig. 22 a, b).

Sob vista ventral, os frontais são pareados, seu corpo robusto possui breve estreitamento na porção medial, formando uma curva sinuosa e contínua, que delimitaria a margem superior da órbita. Nas extremidades posteriores, os frontais se alargam, sugerindo que o parietal apresentasse também alargamento nas extremidades posteriores. Uma breve linha separa o frontal direito do esquerdo, ao qual acreditamos que seria fusionado no adulto (Fig. 22 a, b).

A margem anterior do parietal pode ser observada logo após o frontal. A margem anterior direita está bem próxima à margem posterior direita do frontal, enquanto a margem posterior apresenta-se mais afastada, evidenciando a sutura parieto-frontal. Devido à fragmentação e à sobreposição de ossos internos da porção medial do crânio, não é possível descrever o parietal com mais detalhes.

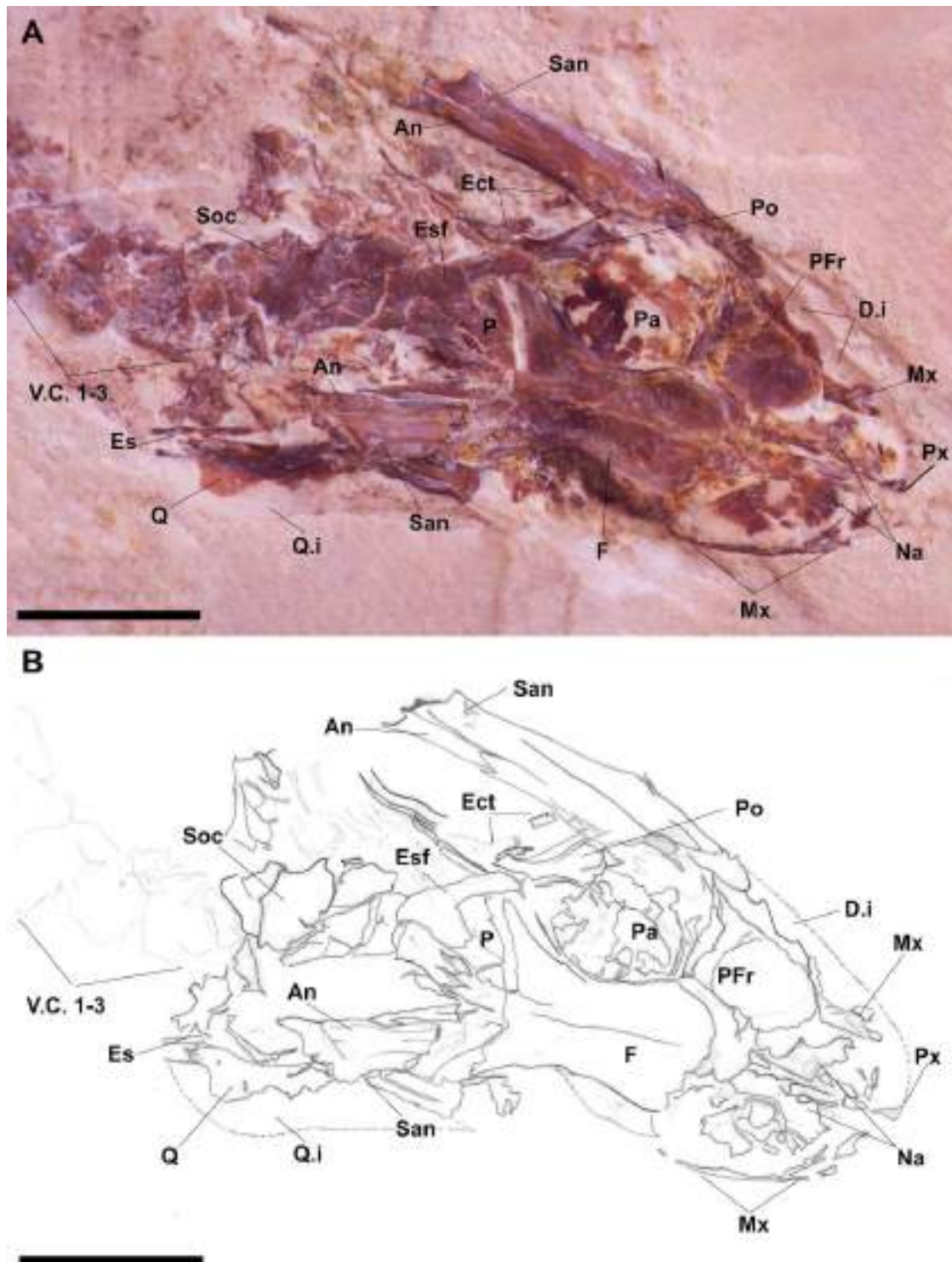


Figura 22. Fotografia e desenho esquemático do crânio em vista ventrolateral na parte MPSC 5369 p. An, angular; D.i, impressão do dentário; Ect, ectopterigóide; Esf, esfenóide; Es, Esquamosal; F, frontal; Mx, maxila; Na, nasal; P, parietal; Pa, palatino; PFr, Pré-frontal; Po, pós-frontal; Px, pré-maxila; Q, quadrado; Q.i, impressão do quadrado; San, surangular; Soc, Supraoccipital; V.C., vértebras cervicais de número 1, 2 e 3. Escala: 5mm

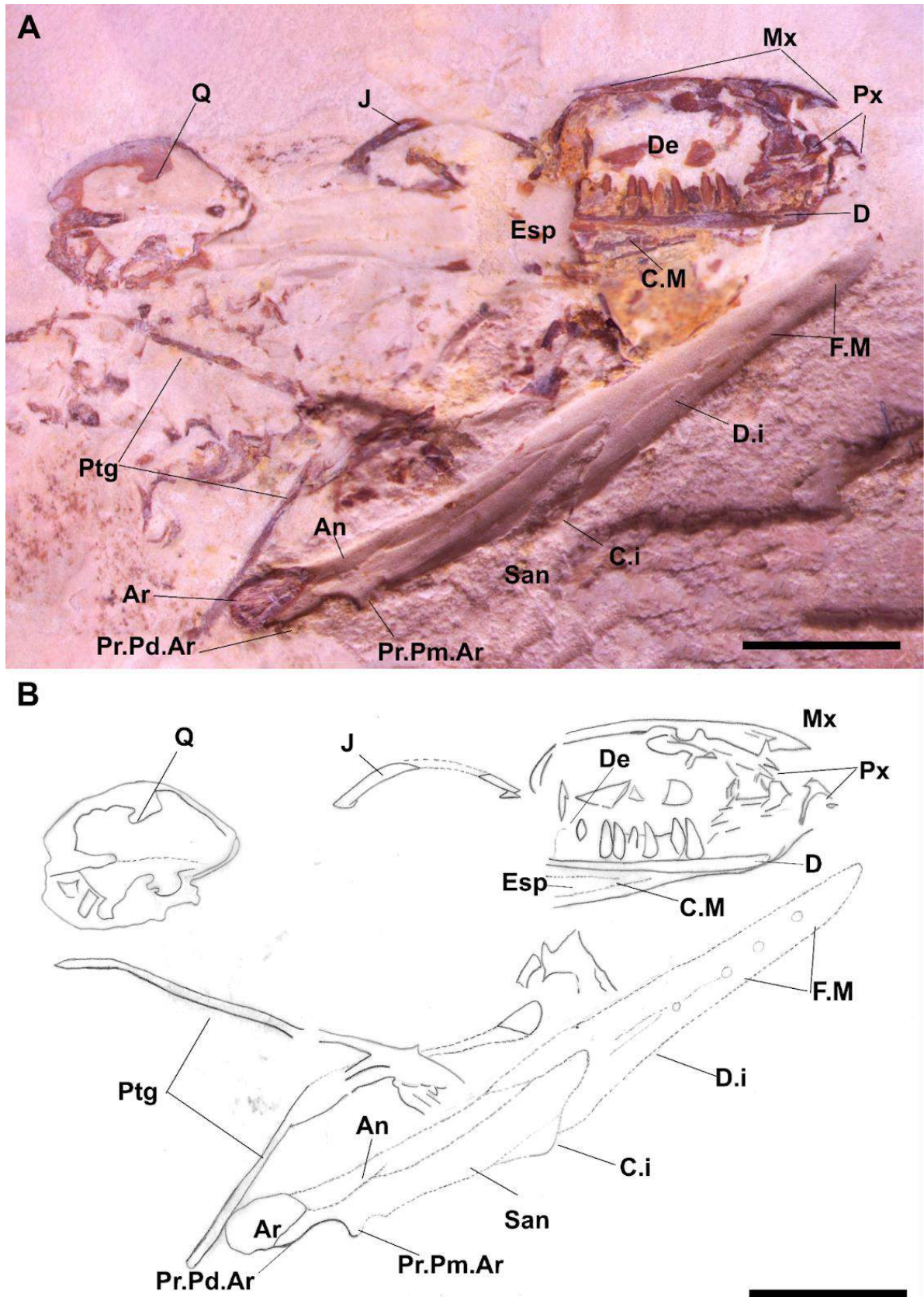


Figura 23. Visualização de elementos cranianos em vista ventral, impressão do dentário direito em vista labial e dentário esquerdo em vista lingual na contraparte do espécime MPSC 5369 cp. An, angular; Ar, articular; C.i, impressão do coronóide; D, dentário; De, dentes; Esp, esplanial; F.M, forame mandibular; J, jugal; Mx, Maxila; Pr.Pd.Ar, processo posterodorsal do articular; Pr.Pm.Ar, processo posteromedial do articular; Ptg, pterigóide; Px, pré-maxila; Q, quadrado; San, surangular. Escala: 5mm.

Seu pré-frontal é robusto, articula-se ao frontal pela margem pósterio-superior, apresentando processo frontal posterior brevemente rompido com margem levemente curva. A porção lateral superior articula-se levemente com o nasal. O pós-frontal possui inclinação na porção anterior com relativa angulação. Apesar de fragmentado, é possível notar que este apresentava maior extensão anterior. O jugal esquerdo está preservado na contraparte, apresenta formato alongado e curvo, mantendo a impressão da parte faltante (Fig. 22a, 22b).

O esquamosal é reto e alongado, mantendo-se ao lado do quadrado. O quadrado direito está parcialmente preservado na parte, enquanto na contraparte preserva a impressão na matriz rochosa (Fig. 22a, 22b; 23a e 23b). Apresenta superfície côncava e contornos irregulares, situando-se posterolateralmente ao crânio, sua visão ventral permite observar uma região condilar para articulação com a mandíbula.

O Supraoccipital é observado na porção posterior do crânio, é robusto e apresenta bordas ornamentadas, com uma aguda proeminência na região posterior-caudal. O esfenóide possui robustez semelhante, apresentando prolongamentos nas extremidades anteriores, com formato de forquilha.

Mandíbulas. A região mandibular encontra-se parcialmente preservada na contraparte; mantendo a impressão das partes não preservadas, garantindo as informações anatômicas. O MPSC 5369 apresenta a mandíbula esquerda preservada parcialmente sob vista lingual e a impressão da direita em vista labial (Fig. 23 e Fig. 24).

Os dentários, formam a maior parte da metade anterior da mandíbula. Na contraparte, a parte anterior da mandíbula está preservada em vista lingual. Nota-se a parede interna do dentário, o esplênial fragmentado e breve visão da abertura do canal de Meckel. Em sua borda dorsal, apresenta uma lâmina subdental em formato de calha, robusta na porção anterior, diminuindo suavemente a robustez posteriormente. Nela, onde estão inseridos os dentes do espécime. Estão preservados sete dentes, inseridos no canal alveolar inferior relativamente profundo, onde se alojam as raízes dentárias, representando mais da metade do tamanho total dos dentes.

Os dentes e as coroas dentárias são homodontes, colunares, com formato cônico, brevemente espaçados e fortemente pleurodontes. Seus ápices estendem-se ligeiramente à porção lateral, com leve angulação, nota-se estrias linguais no corpo do dente, a partir de uma inspeção mais detalhada com o uso de MEV. Nenhum dente de substituição foi visto (Fig. 24 b-f).

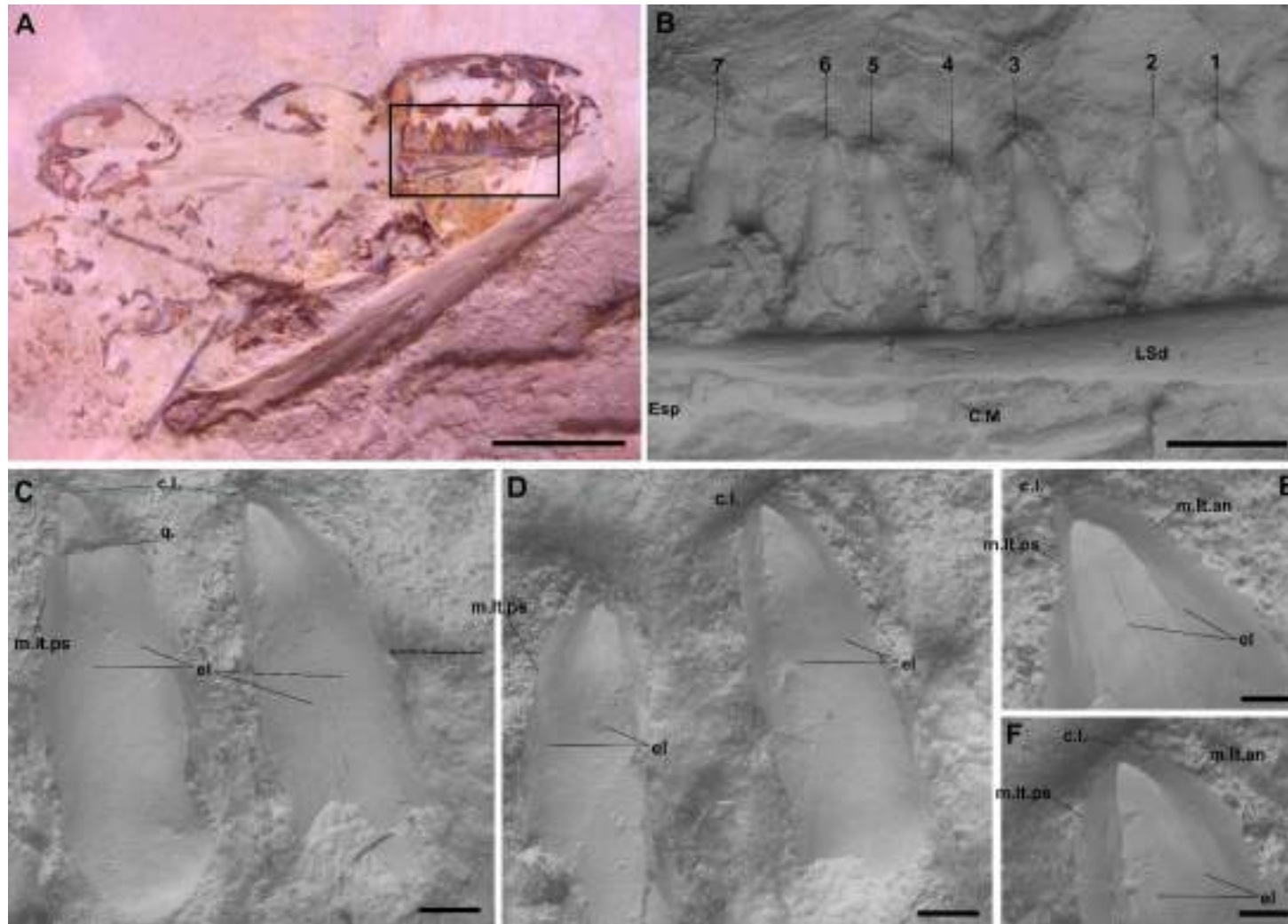


Figura 24. Detalhes do dentário preservado na contraparte em vista lingual do MPSC 5369 cp. A, fotografia da contraparte com ênfase na dentição; B, prateleira dental e indicação dos dentes da região anterior para a posterior; C-F, detalhes dos dentes observados com o MEV. c.l., cúspide labial; C.M., canal meckeliano; Esp, esplenial; el, estria lingual; LSd, lâmina subdental; m.lt.an., margem lateral anterior; m.lt.ps., margem lateral posterior. Escala: A, 5mm; B, 2mm; C-D, 800µm; E-F, 200 µm.

A impressão da mandíbula direita, mostra que o dentário tem contato sutural com o coronóide, o surangular e o angular na porção labial-medial e com o esplenial na face posterior-medial, apresentando um sulco entre eles. O dentário apresenta sua extremidade anterior arredondada, sugerindo que a sínfise dos ramos mandibulares não seria muito rígida. A região anterior da face lateral apresenta quatro forames mentonianos (Fig. 24).

O surangular e o pré-articular são visíveis imediatamente a seguir ao coronóide, formando as margens da fossa adutora da mandíbula. O surangular e o angular são alongados e com tamanho semelhante, estando localizados na região posterior da mandíbula. O coronóide é presente, porém com tamanho reduzido, observado como uma pequena elevação convexa em relação ao dentário e ao surangular. O articular apresenta forma irregular, na extremidade posterior da mandíbula, são visíveis o processo posterodorsal do articular e o posteromedial. Com exceção do dentário, articula-se com os demais ossos presentes no ramo mandibular.

Esqueleto axial. Estão preservadas 21 vértebras pré-sacrais, duas sacrais e nove caudais, todas de natureza procélica. As cervicais, preservadas em vista ventral, apresentam à esquerda leve quilha medio-ventral e côndilos posteriores e anteriores brevemente visíveis. Possuem formato robusto, côncava na porção anterior e convexas na porção distal posterior, devido a posição e a condição de preservação do material, os processos dessas vértebras são visualizados brevemente somente do lado esquerdo. As vértebras torácicas não puderam ser visualizadas totalmente, uma vez que está recoberta pelos elementos da cintura escapular e algumas costelas.

As vértebras dorsais são alargadas na porção superior, suas extremidades são acentuadamente côncavas para o encaixe de outras vértebras, na porção inferior, são mais afinadas e convexas, mantendo o mesmo padrão até a cintura pélvica. As dorsais mais posteriores estão articuladas com a cintura pélvica e são sobretudo visíveis em vista ventral. Apresentam centros vertebrais e arcos neurais altos, sendo a região anterior mais elevada que a posterior, nelas, são observados breves processos do lado direito (Fig. 25). As vértebras dorsais articulam-se às costelas alongadas e finas, exibindo o diâmetro regular (Fig. 25, Fig. 26e). Não há espaço entre as vértebras, portanto, não foi possível observar elementos de articulação entre as pré e pós-zigapófises, como observado em *C. alamoii*.

Perto das dorsais mediais, são visíveis 11 costelas, quatro delas desarticuladas (Fig. 25); observa-se que a cabeça presente nas costelas tem sutil proeminência, tornando esta região levemente robusta, enquanto o corpo das costelas é uniformemente delgado.

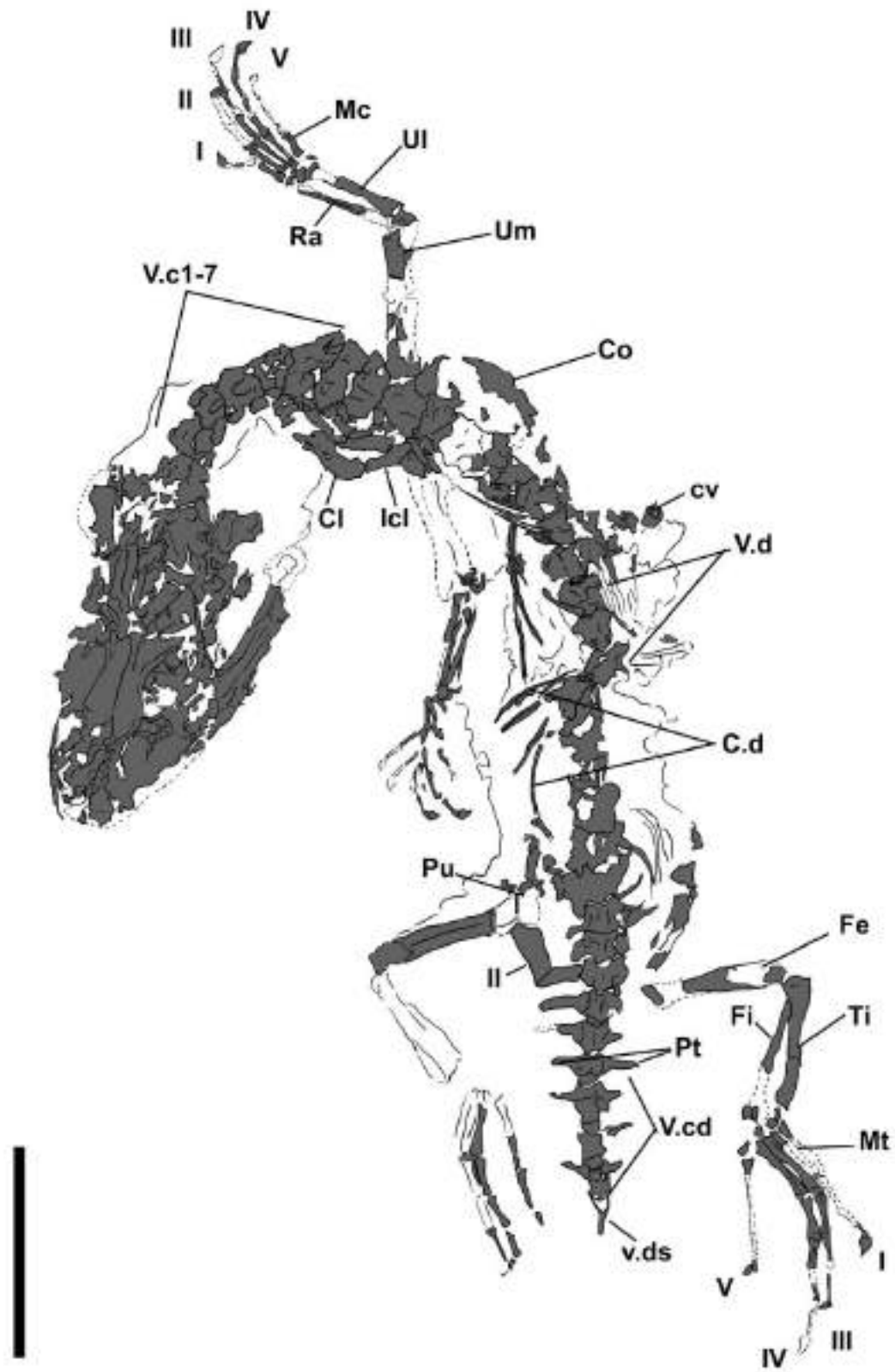


Figura 25. Desenho esquemático de MPSC 5369. C.d, costela dorsal; Cl, clavícula; Co, coracóide; cv, centro vertebral; Fe, fêmur; Fi, fíbula; Icl, interclavícula; Il, ílio; Mc, Metacarpo; Mt, metatarso; Pt, processo transverso; Pu, púbus; V.c, vértebra cervical; V.d, vértebra dorsal; V.cd, vértebra caudal; v.ds, vértebra disforme. Escala: 1cm.

As vértebras sacrais são fundidas e formam o assoalho pélvico, não são detectáveis quaisquer outras características de diagnósticos devido ao estado de preservação (Fig. 25 e Fig. 26). São preservadas no material nove vértebras caudais, procélicas com processos transversos robustos, centros e arcos neurais alongados e altos. Um septo de autotomia está presente na penúltima caudal; a oitava e última vértebra apresenta um formato disforme e alongado, encerrando a cauda de forma abrupta; tal formato sugere que o espécime pode ter realizado autotomia em vida e estava em processo de regeneração (Fig. 26f).

Esqueleto apendicular. Estão preservados elementos da cintura escapular e pélvica. Na porção escapular, podem ser observados a clavícula esquerda, breve extensão da interclavícula e parte da escápula coracóide. A clavícula apresenta base interior convexa e corpo alongado, com extremidade afilada; parte da escápula coracóide e da interclavícula estão fragmentados, exibindo sinais de ossificação incompleta e de má preservação; encontram-se desarticulados, abaixo do úmero direito, mostrando formato alongado e delgado.

Os elementos da cintura pélvica também não estão completamente fundidos, assim como observado em *C. alamoii*. O ílio tem na porção posterior maior robustez, enquanto na anterior apresenta-se alongado e delgado. O púbis é ligeiramente angulado ventromedialmente, possui tamanho menor que o ílio e maior robustez, sua extremidade anterior exhibe formato côncavo para articulação com ílio. Próximo a região de articulação, um forame obturador é observado, esses elementos podem ser observados melhor na contraparte (Fig. 25 e Fig. 26e).

Parte de ambos os úmeros estão preservados, especificamente a cabeça do úmero esquerdo e partes da extremidade distal do elemento esquerdo, com epífise proeminente (Fig. 26b). Rádio e ulna possuem o mesmo tamanho e apresentam diáfises pouco convexas e epífise pouco côncavas. Os elementos mesopodiais dos membros anteriores estão bem preservados, com apenas dois mesopodiais não identificados no membro anterior direito. Estão preservados alguns ossos do carpo. Os dígitos e metacarpos possuem variação de tamanho, sendo os metacarpos II e III maiores que os demais (Fig. 26c). O fêmur é pouco ossificado, têm formato mais robusto na extremidade distal com diáfise brevemente côncava. A tíbia e fíbula apresentam tamanhos subiguais, sendo a tíbia mais larga e ligeiramente curva na porção ventral. O membro posterior esquerdo está melhor preservado e articulado a cintura pélvica, enquanto o direito está desarticulado, porém próximo, exhibe melhor preservação dos elementos epipodiais, onde podemos observar o calcâneo (Fig. 26d).

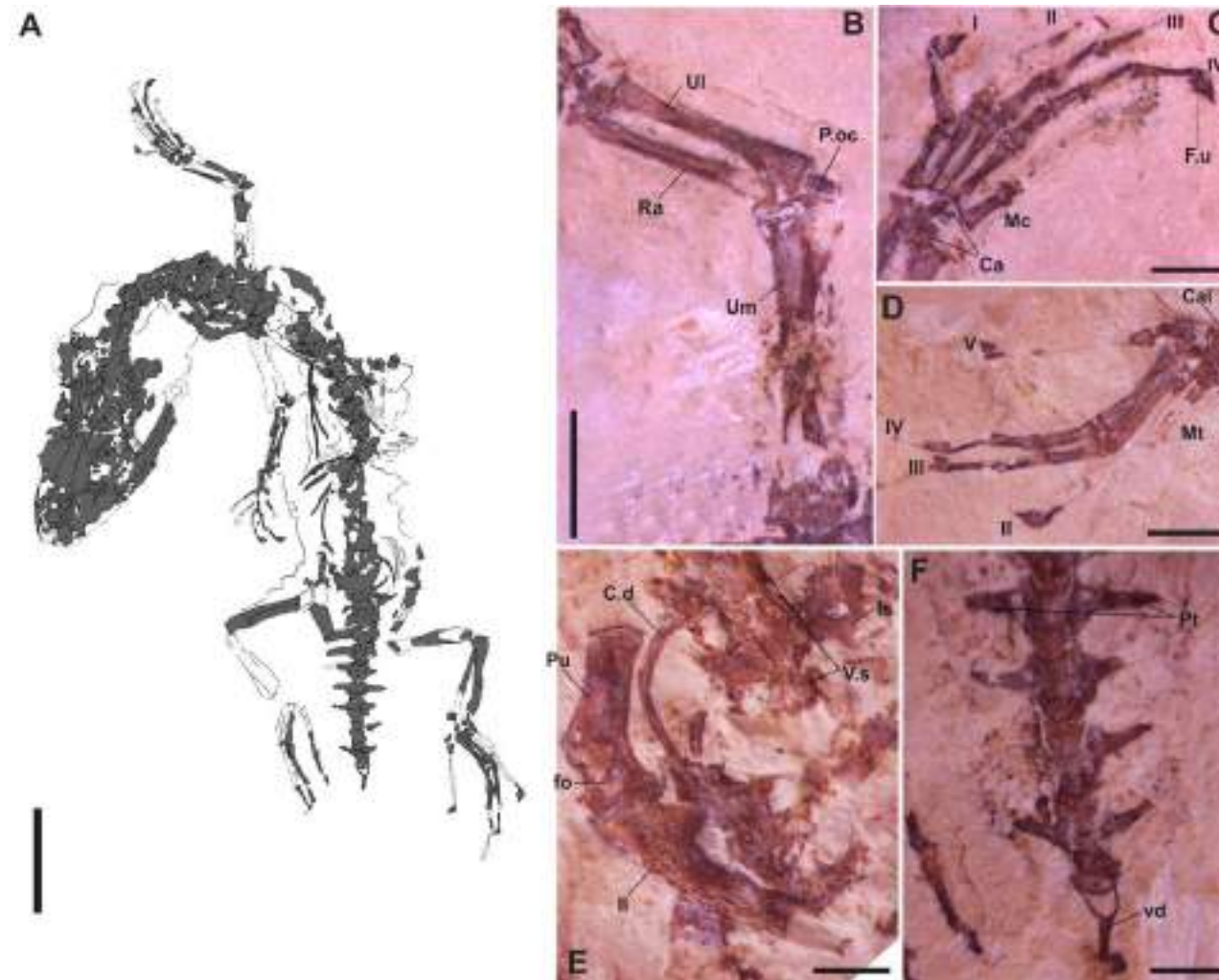


Figura 26. A, desenho esquemático do MPSC 5369; B, membro anterior esquerdo; C, mão esquerda, com ênfase nas falanges ungueais; D, pé esquerdo; E, elementos da cintura pélvica preservados na contraparte; F, vértebras caudais. Ca, carpo; Cal, calcâneo; C.d, costela dorsal; Fo, Forame obtuso; F.u, falange ungueal; Il, ílio; Is, ísqüio; Mc, metacarpo; Mt, metatarso; P.oc, processo ócleano; Pt, processo transversos; Pu, púbis; Ra, rádio; Um, úmero; UI, ulna; vd, vértebra disforme; V.s, vértebra sacral. Escala: A, 1cm; B, 5mm; C-F, 2mm.

Para avaliar as proporções dos membros, seguimos Berman et al. (2000) e Simões et al. (2017). A razão entre os tamanhos dos membros anteriores e posteriores (MAP) em relação ao corpo, considerando o comprimento rostrocloacal (CRC), indica que os membros anteriores (0,19) e posteriores (0,22) são considerados curtos em relação ao comprimento do corpo (CRC) e apresentam pequena variação entre eles (Tabela 3).

Tabela 3. Medidas corpóreas de MPSC 5369.

CRC	Úmer o	Rádio/u lna	Mão	4º dedo	Fêmur	Tíbia/ fíbula	Pé	4º dedo
48.88	4.72	4.07	5.54	4.15	5.90	4.8	7.94	5.24

A fórmula falangeana dos membros anteriores e posteriores é igual, correspondendo a 2:3:4:5:3, onde o III e IV dedo são mais alongados que os demais, possuindo tamanho igual ou subigual às falanges do membro posterior. A penúltima falange tem tamanho semelhante às anteriores; as ungueais são altas, robustas e planas em suas bases e afunilam acentuadamente nas extremidades, com formas falciformes, apresentam crista mediana na faceta proximal para articulação com a falange distal, observada também em *Neokotus sanfranciscanus* Bittencourt, Simões Caldwell & Langer, 2020 (Bittencourt *et al.*, 2020).

4. DISCUSSÕES

4.1. Comparações anatômicas

No espécime 02 MPSC 5396, o frontal é robusto e alongado, apresentando alargamento em sua porção posterior e visível estreitamento na porção média, sua curva sinuosa e contínua, também observado é observada em *C. alamoï*, nesta localidade (Simões et al. 2015). No entanto, em *C. alamoï* o osso frontal é pareado, mas não apresenta sinal de fusão, sua região posterior é estreita e emarginada, já no MPSC 5369, não descartamos a probabilidade de fusão e sua região posterior possui maior alargamento que a porção anterior. *C. alamoï* também apresenta processos parieto-supratemporal alongados e delgados e osso esquamosal mais robusto, que não são observados em MPSC 5369. *C. alamoï* apresenta pós-frontal delgado e alongado, enquanto o MPSC 5369 apresenta pós-frontal mais robusto com anteriormente angulado para a formação da extremidade posterior da órbita.

Em relação a dentição, MPSC 5369 possui dentes homodontes, pleurodontes, com formato cônicos e unicúspide, com breves estrias no seu comprimento, sua lâmina subdental é

tem robustez que levemente se suaviza posteriormente, enquanto *T. ponteii* apresenta dentes pleurodontes cônicos sem cúspide ou coroa acessória e dentário estreito (Simões, 2012).

As clavículas do espécime MPSC 5396 são levemente anguladas antero-distalmente, enquanto *T. ponteii* têm as clavículas levemente anguladas próximo-medialmente conectando-se a interclavícula (Simões, 2012) e em *C. alamoii* elas são retas, delgadas e com angulação acentuada póstero-distalmente, exibindo um formato falciforme (Simões et al., 2015).

MPSC 5396 têm membros anteriores e posteriores com pequena variação de comprimento, suas falanges apresentam tamanho semelhante; a fórmula falangeana é 2:3:4:5:3, e corresponde à mesma para membros anteriores e posteriores. Já *C. alamoii*, têm os membros anteriores e posteriores de comprimento igual ou subigual, sua fórmula falangeana para membros anteriores é 2:3:4:5:3 e 2:3:?:4:3 para membros posteriores, as penúltimas falanges são maiores que as anteriores (Simões et al., 2015; Este estudo). Diferindo de ambos, *T. ponteii* e *O. brasiliensis* apresentam membros posteriores bem maiores que os anteriores (Evans & Yabumoto, 1997; Bonfim Júnior & Marques, 1998; Simões, 2012). A fórmula falangeana dos membros em *T. ponteii* é 2:3:3:4?:? para membros anteriores, suas falanges são alongadas e em menor quantidade, que as das demais espécies, Tabela 4.

Quanto às ungueais, o espécime MPSC 5396 tem as suas planas na base e com formato falciforme, característica observada em *Neokotus sanfranciscanus* (Bittencourt et al., 2020), no entanto, nos demais squamata da Bacia do Araripe, as ungueais são diferentes, apresentando formatos irregulares.

O tipo de dentição observado em MPSC 5369, com dentes de bases bem expandidas no vestíbulo lingual enquanto os ápices não são expandidos, levemente angulados, unicúspide com a presença de estrias são características observadas em mesossaurídeos e de alguns lagartos (Herrera-Flores, Stubbs & Benton, 2021), especialmente associados a lagartos da extinta família Paramacellodídeos (Wick & Schiller, 2020). Sugerimos que esta espécie teria sua alimentação baseada em pequenos animais, provavelmente insetos.

As falanges ungueais altas, robustas e planas em suas bases, que afunilam acentuadamente nas extremidades, são comumente associadas a Paramacellodídeos (Bittencourt et al., 2020; Wick & Schiller, 2020), o formato falciformes presente no espécime é observada também no Paramacellodídeo brasileiro *N. sanfranciscanus* Bittencourt, Simões Caldwell & Langer, 2020 (Bittencourt et al., 2020).

Descobertas anteriores mostraram que os paramacellodídeos eram uma linhagem de lagartos bastante difundida geograficamente (Fig. 27), ocorrendo no Jurássico Superior da América do Norte, Europa, África, Ásia Central e Oriental (China) (Evans & Chure, 1998;

Hecht & Hecht, 1984; Waldman & Evans, 1994; Braschinski, 1999) e no Cretáceo Inferior da Europa, África e Ásia Central e Oriental (Japão e Mongólia) (Richter, 1994; Hoffstetter, 1967; evans et al., 1998; Averianov, 2019), sendo a primeira linguagem de Squamata fósseis a alcançar distribuição cosmopolita com ocorrências em regiões bastante díspares da Laurásia e Gondwana entre o Jurássico Superior e o Cretáceo Inferior (Bittencourt et al., 2020).



Figura 27. Mapa de distribuição da família Paramacellodidae no Cretáceo Inferior. Os quadrados vermelhos representam as ocorrências já relatadas na literatura e o quadrado branco o novo registro. Fonte: Modificado de Bittencourt et al., 2020.

Esta família reúne sete gêneros atualmente reconhecidos como válidos (Evans & Chure, 1998; Bittencourt et al., 2020): *Paramacellodus* Hoffstetter, 1967, *Pseudosaurillus* Hoffstetter, 1967, *Becklesius* Estes, 1983, *Sharovisaurus* Hecht & Hecht, 1984, *Mimobecklesisaurus* Li, 1985, *Atokasaurus* Nydam and Cifelli, 2002 e *Neokotus* Bittencourt et al. 2020.

O espécime MPSC 5369 difere do gênero europeu *Becklesius* e do Reino Unidense *Saurillus* por apresentar dentes menos robustos que os gêneros mencionados, e breve espaçamento entre eles, também não foram identificados forames neurovasculares na parte lingual da mandíbula (Estes, 1983; Hoffstetter, 1967; Richter, 1994).

Os gêneros *Atakasaurus*, *Becklesius* e *Paramacellodus* possuem dentes com formato semelhante a um cinzel (Bittencourt et al., 2020) e cúspide lingual acessória. Os dentes do espécime MPSC 5369, unicúspide, brevemente angulados e com breves estrias em seu comprimento, o diferencia dos gêneros acima mencionados.

Neokotus é caracterizado por possuir parte posterior do dentário dorsoventralmente curta e com um sulco dentário estreito, crista ventral dentária muito robusta na extremidade posterior do canal meckeliano e dentes cônicos e relativamente estreitos em vista medial com coroas dentárias côncavas lingualmente sem cúspides linguais acessórias e vértebras dorsais com uma crista medioventral fortemente desenvolvida; falanges ungueais com base plana e expandida lateralmente (Bittencourt et al., 2020).

As imagens de MEV sugerem que o esplenial de MPSC 5369 era alargado em comparação com *Neokotus*. A dentição também é um fator que diferencia ambos os espécimes, assim como as ungueais que são mais recurvadas em MPSC 5369, as maxilas, apesar de muito fragmentadas, não apresentavam sinais de fusão como em *Neokotus*. Outra característica é o púbis relativamente largo com grande forame obturador presente em *Neokotus*, enquanto em MPSC 5369 este forame é visto reduzido.

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

As características anatômicas do espécime MPSC 5369 indicam que ele pertence à família Paramacellodidae, mas suas particularidades não se encaixam em nenhum dos gêneros atualmente reconhecidos dentro dessa família. Isso torna imprescindível a criação de um novo gênero e espécie para acomodar suas características únicas.

Este registro representa o segundo exemplo conhecido da família Paramacellodidae na América do Sul e data do Cretáceo Inferior. Além disso, reforça a hipótese de que as faunas do Sul Global durante o Cretáceo estavam integradas com outras regiões do planeta em períodos geológicos antigos. Esse estudo contribui para o conhecimento da biodiversidade do passado e ajuda a validar as teorias sobre a dispersão e a integração das faunas mesozoicas.

6. REFERÊNCIAS

- Alifanov, VR. (2019). "Lizards of the Families Eoxantidae, Ardeosauridae, Globauridae, and Paramacellodidae (Scincomorpha) from the Aptian-Albian of Mongolia". *Paleontological Journal*. **53** (1): 74–88. <https://doi:10.1134/S0031030119010039>. S2CID 181824832.
- Assine, ML. (1992) Análise estratigráfica da Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira de Geociências*, v. 22, n. 3, p. 289-300.
- Assine, ML. (2007). Bacia do Araripe. *Boletim de Geociências*. 15 (2). Petrobras, 371-389.
- Bantim, RAM. (2021). Lagartos. In: *Guia de fósseis da Bacia do Araripe*. Saraiva, A. A. F; Lima, F. J.; Barros, O. A.; Bantim, R. A. M. GBL, p. 289-295

Bonfim-Júnior FC, Marques RB (1997). Um novo lagarto do Cretáceo do Brasil (Lepidosauria, Squamata - Formação Santana, Aptiano da Bacia do Araripe). *Anuário do Instituto Geociências*. 215-232

Bonfim-Júnior FC, Rocha-Barbosa, O (2006). A Paleoautoecologia de *Tijubina ponteii* Bonfim-Júnior & Marques, 1997 (Lepidosauria, Squamata Basal da Formação Santana, Aptiano da Bacia do Araripe, Cretáceo Inferior do Nordeste do Brasil). *Anuário do Instituto Geociências*, 215-232

Bonfim-Júnior, F, Avilla, LS (2002). Phylogenetic position of *Tijubina ponteii* Bonfim & Marques, 1997 (Lepidosauria, Squamata), a basal lizard from the Squamata Formation, Lower Cretaceous of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Northbrook, v. 22, n. 3, p. 37-A-38A.

Brito Neves, BBA (1990). Bacia do Araripe no contexto geotectônico regional. In: Simpósio sobre a Bacia do Araripe e Bacias Interiores do Nordeste, 1., Crato. Atas... Crato: DNPM/SBP/SBG. p. 21–33.

Caldwell MW, Simões TR, Palci A, Garberoglio FF, Reisz RR, Lee MSY, Nydam RL (2021). *Tetrapodophis amplexus* is not a snake: re-assessment of the osteology, phylogeny and functional morphology of an Early Cretaceous dolichosaurid lizard. *Journal of Systematic Palaeontology* 19: 893-952. <https://doi.org/10.1080/14772019.2021.1983044>

Carvalho JC & Santucci RM (2023). A new fossil Squamata from the Quiricó Formation (Lower Cretaceous), Sanfranciscana Basin, Minas Gerais, Brazil. *Cretaceous Research*: 105717. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2023.105717>

Carvalho, MSS, Santos, MECM (2005) Histórico das pesquisas paleontológicas na Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil. *Anuário do Instituto de Geociências* (Rio de Janeiro), v. 28-1, p. 15-34.

Chaney, DS (1989). Hand-held mechanical preparation tools, In: Feldman, R. M.; Chapman, R. E. & Hannibal. J. T. (Eds.) *Paleotechniques. The Paleontological Society*. P. 186-203, (Special Publication, 4).

Cisneros, JC, Ghilardi, AM, Raja, NB, Stewens, PP (2022a). The moral and legal imperative to return illegally exported fossils. *Nature Ecology & Evolution*, 6(1), Artigo 1. <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01588-9>

Cisneros, JC, Raja, NB, Ghilardi, AM, Dunne, EM, Pinheiro, FL, Regalado Fernández, OR, Sales, MAF, Rodríguez-de la Rosa, RA, Miranda-Martínez, AY, González-Mora, S, Bantim, RAM., de Lima, FJ., & Pardo, JD. (2022b). Digging deeper into colonial palaeontological practices in modern day Mexico and Brazil. *Royal Society Open Science*, 9(3), 210898. <https://doi.org/10.1098/rsos.210898>

Constituição da República Federativa do Brasil (1988). https://www.planalto.gov.br/ccivil_03/constituicao/constituicao.htm

Conrad, JL (2008). Phylogeny and systematics of Squamata (Reptilia) based on morphology. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 310:1–182.

Custódio, MA (2017). Arquitetura estratigráfica da formação Romualdo, pós-rifte da Bacia do Araripe, Brasil. Dissertação de mestrado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2017.

Decreto-Lei n. 4.146, de 4 de março de 1942., 4.146 (1942). <https://legis.senado.leg.br/norma/529232/publicacao/15710236>

DigiMorph. Org. C2002-2012. Digital Morphology: A National Science Foundation Digital Library at the University of Texas at Austin [internet]. Austin, Texas, The Hight-Resolution X-Ray Computer Tomography Facility at the University of Texas at Austn. Disponível em: <https://digimorph.org/>.

Estes R. (1983), Encyclopedia of Paleoherpertology. Sauria, terrestria. Amphisbaenia, Stuttgart.

Evans SE & Chure DC (1998). "Paramacellodid lizard skulls from the Jurassic Morrison Formation at Dinosaur national monument, Utah," *J. Vert. Paleontol.*, 18, 99 - 114

Evans, SE & Yabumoto, YA. (1998) lizard from the Early Cretaceous Crato Formation, Araripe Basin, Brasil. *Neus Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatsefte*, Stuttgart, v. 1198, n. 6, p. 349-364.

Evans, SE, Jones, MEH & Matsumoto, R. (2012). "A new lizard skull from the Purbeck Limestone Group (Lower Cretaceous) of England". *Bulletin de la Société Géologique de France*. **183** (6): 517–524. doi:10.2113/gssgfbull.183.6.517.

Fambrini, GL, Lemos, DR, JR, ST, Araújo, JT, Silva-Filho, WF, Sousa, BYC, Neumann, VHML. (2011). Estratigrafia, Arquitetura Depositional e Faciologia da Formação Missão Velha (Neojurássico-Eocretáceo) na Área-Tipo, Bacia do Araripe, Nordeste do Brasil: Exemplo de Sedimentação de Estágio de Início de Rifte a Clímax de Rifte. *Revista do Instituto de Geociências*, 11 (2): 55–87.

Gibney, E. (2014). Brazil clamps down on illegal fossil trade. *Nature*, 507(7490), Artigo 7490. <https://doi.org/10.1038/507020a>

Goloboff, P, Farris, S. & Nixon, K. (2000). TNT (Tree analysis using New Tecnology) (BETA). Version 1.1. Published by the authors, Tucumán, Argentina.

Hecht M. K. and Hecht B. M. (1984), "A new lizard from Jurassic deposits of Middle Asia," *Paleontol. Zh.*, 3, 135-138 [in Russian].

Herrera-Flores JA, Stubbs TL, Benton MJ. 2021 Ecomorphological diversification of squamates in the Cretaceous. *R. Soc. Open Sci.* 8: 201961. <https://doi.org/10.1098/rsos.201961>

Hoffstetter R. (1967), "Coup d'oeil les sauriens (= la certiliens) des couches de Purbeck (Jurassique superieur d'Angleterre)," *Colloq. Int. Centre Nat. Rech. Scient.*, 163, 349 -371

Kellner, A. W. A. Técnica de preparação para tetrápodes fósseis preservados nas rochas calcárias. *A terra em revista*, 1(0):24-31,1955.

Kellner, A. W. A.; Saraiva, A. Á. F. Fósseis da Chapada do Araripe: Uma odisseia no cretáceo. p. 160, 2019.

Lima, F. J. Taxonomia e posicionamento estratigráfico de vegetais fósseis da Formação Romualdo, cretáceo inferior da Bacia do Araripe. Dissertação (Mestrado). Universidade Federal de Pernambuco, 2013.

Maddison, W. P.; Maddison, D. R. Mesquite: A modular system for evolutionary analysis, v.2. 2008. p. 75.

Maisey, J. G. Santana Fossils: An Illustrated Atlas. T.F.C. Publications, Neptune, 1991. 459p., Martill, D. M.; Bechly, G.; Loveridge, R. F. The Crato Fossil Beds of Brazil, Window into an Ancient World. Cambridge University Press, Cambridge, xvi + 625 pp, 2007.

Neumann, V. H., Borrego, A.G., Cabrera, L., Dino, R. Organic matter composition and distribution through the Aptian – Albian lacustrine sequences of the Araripe Basin, northeastern Brazil. *Int J Coal Geol*, v. 54, p. 21-40. 2003.

Nydam, RL & Cifelli, RL Lagartos das formações de chifres e trevos do Cretáceo Inferior (Aptian Albian). *J. Vert. Paleontol.* 22, 286-298 (2002).

Palmer, A. R. 1989. Techniques for mechanical extraction of smaller fossil. In: Feldman, R. M.; Chapman, R. E. & Hannibal, J. T. (Eds.) *Paleotechniques*. The Paleontological Society. p. 208-212, (Special Publication, 4).

Presch, W. (1980). Evolutionary History of the South American Microteiid Lizards (Teiidae: Gymnophthalminae). *Copeia*, 1980(1), 36. doi:10.2307/1444132

Richter A. (1994), "Lacertilia aus der Untern Kreide von Una und Galve (Spanien) und Anoual (Marokko)," *Berliner Geowiss. Abh.*, 14, 1 - 147.

Saraiva, A. A. F.; Hessel, M. H.; Guerra, N. C.; Fara, E. Concreções calcárias da Formação Santana, Bacia do Araripe: uma proposta de classificação. *Estudos Geológicos [UFPE]*, vol. 17, n. 1, p. 40-57, 2007.

Schneider, CA, Rasband, WS e Eliceiri, KW (2012). NIH Image to ImageJ: 25 anos de análise de imagens. *Métodos da Natureza*, 9 (7), 671–675. doi:10.1038/nmeth.2089

Silva, H.P.; Kellner, A.W.A, A combinação de técnicas na preparação de vertebrados fósseis: o exemplo de *Thalassodromeus sethi* (Pterosauria, Tapejaridae). In: *Paleontologia de Vertebrados: Grandes Temas e Contribuições Científicas*. Editores: GALLO, V; BRITO, P.M.; SILVA, H.M.A.; FIGUEIREDO, F.J. Interciência, p. 293-301, 2006.

Simões, T. R. 2012. Redescription of *Tijubina ponteii*, an Early Cretaceous lizard (Reptilia; Squamata) from the Crato Formation of Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 84:79–93.

Simões, T. R., M.W. Caldwell, & Kellner, A. W. A. 2015^a. A new Early lizard (Reptilia; Squamata) from the Crato Formation of Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 84:79–93.

Sohl, N. F. 1989. Mechanical extraction of fossil: extraction by hammers chisels and picks. In: Feldman, R. M.; Chapman, R. E. & Hannibal, J. T. (Eds.) *Paleotechniques*. The Paleontological Society. P. 204- 207, (Special Publication, 4).

Valença, L. M. M., Neumann, V. H. e Mabelsoone, J. M. 2003. An overview on Calloviane Cenomanian intracratonic basins of northeast Brazil: onshore stratigraphic record of the opening of the southern Atlantic. *Geological Acta*, 1: 261–275

CAPÍTULO 4

DADOS ADICIONAIS DE *Tijubina ponteii* Bonfim Junior & Marques 1997 A PARTIR DE UMA NOVA METODOLOGIA PARA IMAGEAMENTO ÓPTICO APLICADA A FÓSSEIS

RESUMO:

Fósseis de Squamata são raros no registro mundial sendo geralmente representados por fragmentos ósseos de crânios e mandíbulas, que dificultam estudos taxonômicos e filogenéticos. No Brasil, os lagartos fósseis da Bacia do Araripe trazem um panorama diferencial a esta situação preservacional, possuindo um excepcional estado de preservação, que inclui resquícios de tecidos moles como músculos e escamas. Apesar disso, a análise dessas estruturas é um tanto desafiadora, uma vez que se trata de estruturas muito pequenas e de difícil visualização. Aqui apresentamos os estudos preliminares de uma nova metodologia para captura e análise de imagens de fósseis de Squamata, utilizando luzes de LED com diferentes cores e intensidades. Para os testes, foi construída uma câmara escura com materiais de fácil acesso, contendo uma abertura na parte superior para acoplar uma câmera fotográfica. As luzes de LED foram uniformemente dispostas na câmara a fim de iluminar de maneira homogênea a superfície das amostras. Para avaliar a metodologia, foi utilizado o holótipo de *Tijubina ponteii* (MPSC-V010). Foram testadas as cores primárias puras: vermelha, verde e azul, bem como suas combinações conforme disponíveis na fita LED. A iluminação com cores mais próximas do vermelho e verde não proporcionaram resultados aparentes para visualização de estruturas quando comparadas as imagens obtidas com a cor branca, enquanto a cor azul e suas combinações evidenciaram nas imagens destalhes das escamas, por exemplo. Dessa forma, foi satisfatório a observação da morfologia das escamas ventrais na região cervical e na base da cauda. As escamas cervicais apresentam formato romboide, dispostas de forma adjacentes; na região ventral, as escamas, descritas como únicas e largas, são visíveis na luz azul e rosa, destacando as ranhuras que as subdividem. Essas características também são observadas na região caudal, onde as escamas estão dispostas em fileiras regulares longitudinais e transversais, em algumas regiões quadrangulares, formando anéis que provavelmente se estendiam até a região dorsal. A disposição das escamas na região ventral e caudal do *T. ponteii* se assemelham às de lagartos atuais da Família Teiidae, enquanto as da região cervical, a disposição não apresenta padrão de nenhuma família de lagartos atualmente conhecida.

Palavras-chave: Squamata fósseis; Luz e cor; Morfologia; Tafonomia

1. INTRODUÇÃO

Tijubina ponteii Bonfim Júnior e Marques 1997 é uma espécie de lagarto proveniente da Formação Crato, Bacia Sedimentar do Araripe, datado para o período Aptiano (Bonfim Junior e Marques, 1997). Apesar de ser originalmente descrito como um adulto, sua redescrição e estudos posteriores constataram que *T. ponteii* possui um conjunto de caracteres associados a lagartos esqueleticamente imaturos, como a calcificação incompleta das regiões epifisárias (Simões et al. 2012; 2014).

O espécime possui tecidos moles e moldes de escamas na região cervical-ventral, torácica e na cauda. Nos primeiros trabalhos publicados, as escamas foram analisadas e descritas como semelhantes às escamas de teídeos, família de lagartos atuais com distribuição nas Américas atuais (Bonfim Junior e Marques, 1997; Bonfim Júnior e Ávila, 2002; Bonfim Júnior e Rocha-Barbosa, 2006). No entanto, em sua redescrição, em nova análise, Simões et al. (2012) afirmaram que discorda e afirma que as escamas impressas em *T. ponteii* nestas regiões não apresentam padrões, descrevendo-as como sendo classificadas apenas como escamas rombóides na região cervical e escamas anulares na região torácica e caudal.

Em relação a classificação, *T. ponteii*, por representar um indivíduo imaturo e com poucas características diagnósticas, ainda apresenta posição incerta, em algumas análises filogenéticas, o táxon, juntamente com o lagarto *Olindalacerta brasiliensis*, da mesma localidade, foram posicionados como um Scleroglossa basal, alocados no grupo Scleroglossa+Polyphyphodontia (Simões et al., 2015; 2021), no entanto, estudos posteriores sugerem melhor avaliação (Martinelli et al., 2021).

A maioria dos estudos sobre lagartos fósseis emprega uma metodologia convencional que combina a análise visual (morfológica) com o auxílio de lupas binoculares e a comparação com descrições presentes na literatura especializada. Embora técnicas mais avançadas, como Tomografia Computadorizada (CT) (Brownstein et al., 2022; Carvalho & Santucci, 2023) e Microscópio Eletrônico de Varredura (MEV) (Bittencourt et al., 2020; Sobral et al., 2021), ofereçam um detalhamento maior das estruturas internas e superficiais dos fósseis, o acesso a esses equipamentos é limitado em muitas instituições.

O uso de luz ultravioleta (UV), é comum para identificar a presença de tecidos fosfatizados (Cartwright et al. 2007; Simões et al., 2015; Silva et al., 2022), mas a escolha da metodologia de imageamento varia de acordo com o estado de preservação do fóssil e os objetivos da pesquisa. Apesar do potencial de outras técnicas de imageamento, como a fotografia de alta resolução com diferentes tipos de iluminação, a aplicação dessa metodologia em estudo de Squamata fósseis ainda é pouco explorada.

Neste capítulo, apresentamos estudos preliminares de uma nova metodologia de imageamento aplicada a fósseis de Squamata. A técnica consiste na utilização de luzes LED com diferentes comprimentos de onda para capturar imagens dos fósseis e revelar detalhes morfológicos que podem não ser evidentes em condições de iluminação convencional. Como caso de estudo, utilizamos a espécie *T. pontei*, escolhida por suas características morfológicas únicas e por sua importância para o entendimento da evolução de lagartos.

2. METODOLOGIA

Neste estudo, apresentamos uma nova metodologia para a análise de imagens ópticas de um fóssil de Squamata. Para isso, construímos uma câmara escura com materiais de fácil acesso, utilizando uma caixa de papelão e tinta preta fosca. Na câmara, foram instaladas luzes LED com diferentes cores (vermelho, verde, azul, amarelo, laranja, violeta e rosa) e intensidades, além de uma fonte de luz UV, a escolha dessas cores foi baseada em estudos prévios (Costa et al., 2008; Oliveira et al., 2024).

Uma câmera fotográfica foi posicionada acima da amostra a uma distância fixa, permitindo a captura de imagens sob diferentes condições de iluminação. As luzes LED foram dispostas na câmara, a fim de iluminar de maneira homogênea a superfície da amostra. Na parte superior, foram adicionados dois soquetes para inserir luz ultravioleta (UV) (Fig. 27). Para avaliar a metodologia, utilizamos o holótipo de *Tijubina pontei* (MPSC-V010). As imagens capturadas foram processadas utilizando o software (*Adobe Photoshop*), com o objetivo de realçar os detalhes morfológicos revelados por cada comprimento de onda.



Figura 28. Construção da câmara escura e disposição das luzes.

3. RESULTADOS E DISCUSSÕES

A análise das imagens obtidas a partir da nova metodologia representa uma etapa crucial para o entendimento dos materiais fossilizados. O emprego de luzes LED e UV permite revelar detalhes morfológicos que podem passar despercebidos sob iluminação branca, como microestruturas e padrões de preservação, por exemplo. Ao comparar as imagens obtidas sob diferentes comprimentos de onda, é possível facilitar a interpretação de informações acerca do fóssil. No entanto, é importante ressaltar que a interpretação das imagens requer o uso de softwares de edição de imagens e um conhecimento prévio das características do fóssil e de seus processos de fossilização.

Na Figura 28, a análise comparativa das imagens obtidas sob diferentes condições de iluminação, temos um painel com as imagens do fóssil capturadas na luz em luz (a) branca, (b) vermelha, (c) verde, (d) azul, (e) amarelo, (f) laranja, (g) violeta e (h) rosa, revela que a luz azul foi a mais eficaz para visualizar as escamas do fóssil, como demonstrado na Figura 28d.

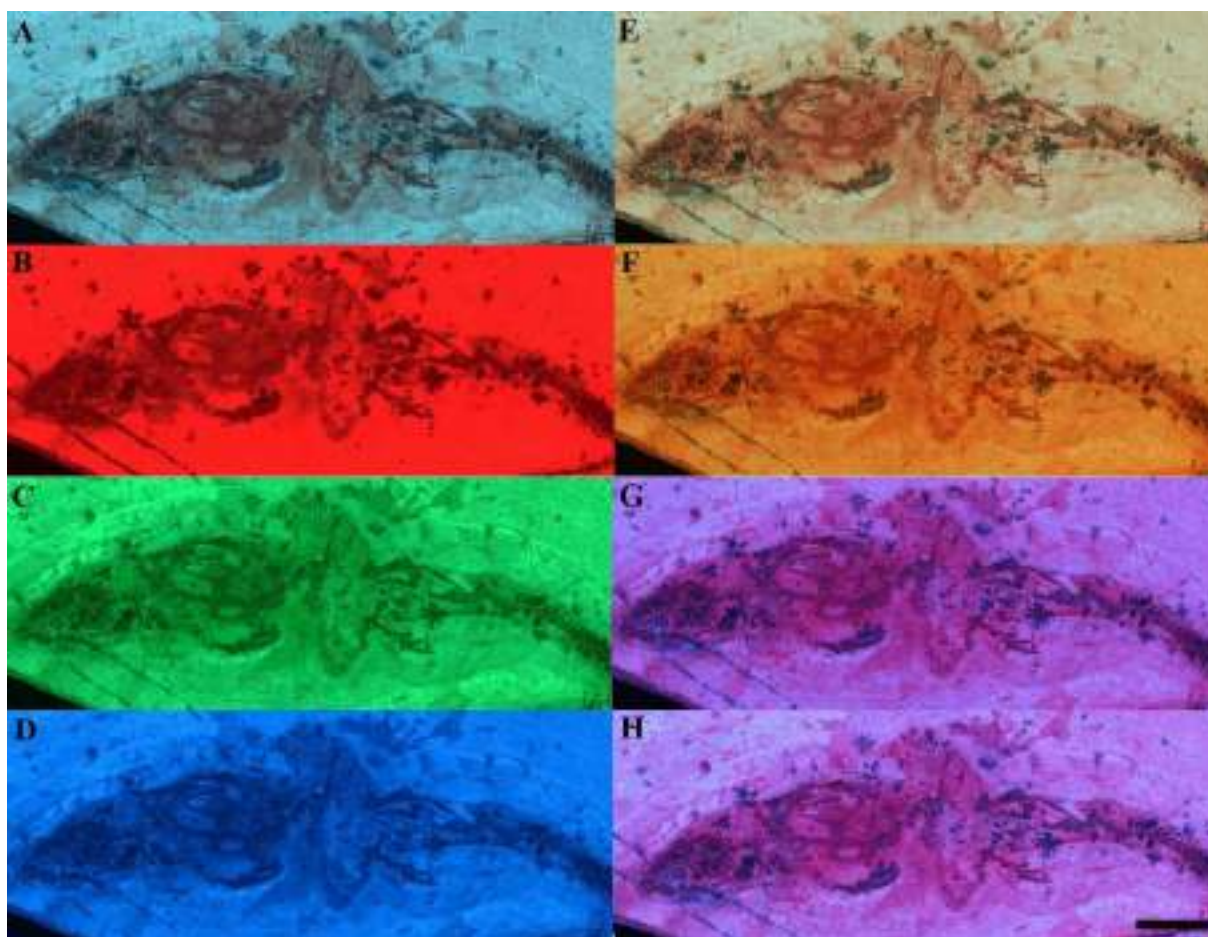


Figura 29: *Tjubina ponteii* com iluminação nas cores branco, vermelho, verde, azul e suas variações. Escala: 1 cm.

A nitidez e o contraste das escamas são significativamente maiores quando comparados às imagens obtidas sob luz branca, vermelha e verde (Figs. 28a, 28b e 28c), respectivamente).

A luz violeta e a luz rosa, que é uma combinação de vermelho e azul, também revelaram as escamas, embora com menor nitidez, ver Figura 28(f) e (h), respectivamente. A maior eficácia da luz azul pode estar relacionada aos fenômenos ópticos de absorção e reflexão. A luz azul ao penetrar no espécime fóssil pode estar interagindo com pigmentos ou minerais que apresentam esta coloração que estão presentes nas escamas, melhorando na imagem o contraste entre as escamas e a matriz.

Como já mencionado anteriormente, o *Tijubina pontei* é uma espécie de lagarto da Formação Crato, preservado no calcário creme, rocha sedimentar com tonalidades de amarelo e branco) (Maisey, 1991; Neumann et al. 2002; 2003; Lima, 2013). A cor da rocha, juntamente com a composição mineralógica do fóssil, influencia substancialmente a quantidade e a qualidade da luz refletida em diferentes comprimentos de onda. De acordo com os princípios da óptica, a luz incidente sobre um objeto é parcialmente absorvida e parcialmente refletida (Fig. 29). A luz refletida depende das características do material, como a presença de pigmentos ou minerais (Nassau, 2011).

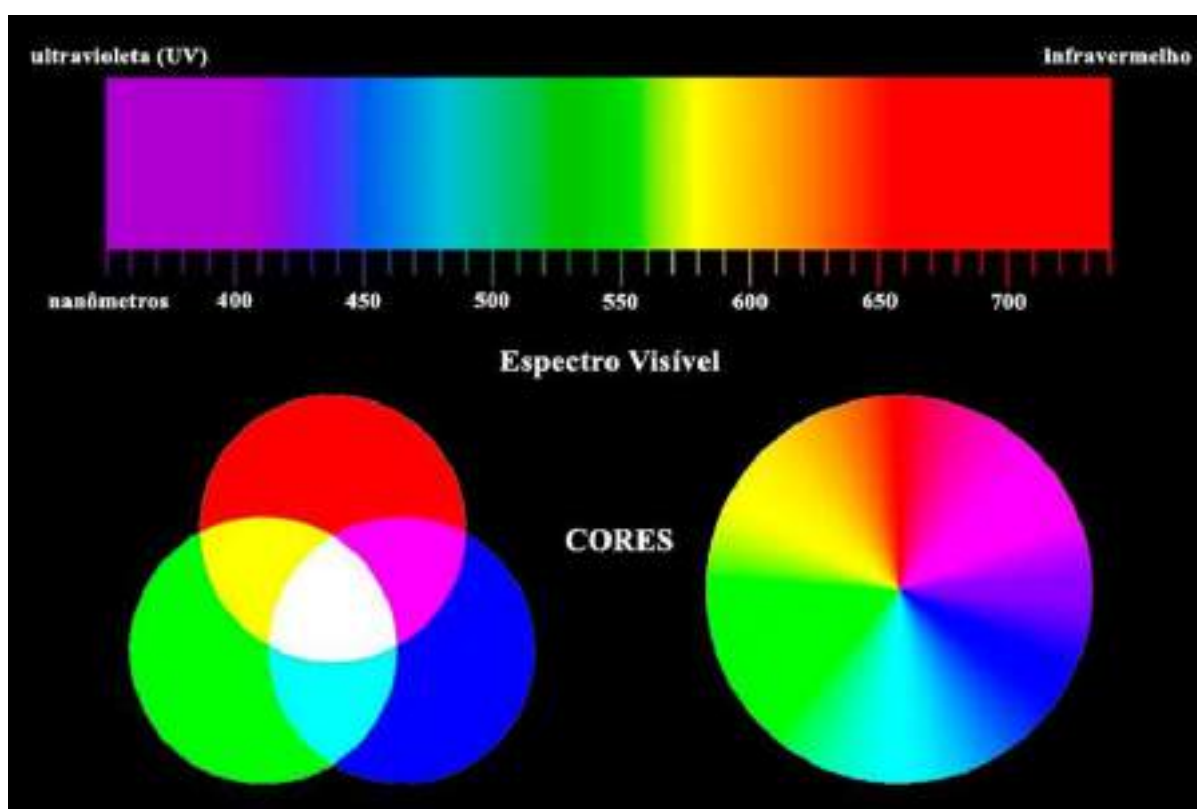


Figura 30: Espectro visível da luz, evidenciando a sequência de cores vistas a olho nu, e círculo cromático destacando as cores primárias e suas combinações.

Desse modo, a matriz rochosa, predominantemente amarelo-esbranquiçado, tende a refletir a cor da luz incidente. No entanto, o fóssil, podemos observar que a matriz reflete a cor da luz utilizada em sua iluminação, que são branco, vermelho, verde, azul, amarelo, laranja,

violeta e rosa, ver Figura 28 (a-h). Contudo, na impressão do fóssil a ausência específica das cores puras, vermelho, verde e azul são visualizadas nas imagens em tons escuros delimitando o contorno do fóssil, ver Figura 28 (b), (c) e (d), respectivamente. Nas imagens capturadas nas luzes de cor amarelo e laranja podemos observar detalhes dos ossos do corpo do lagarto, bem como a distribuição de dendritos de manganês ao longo da matriz rochosa devido à ausência dessas cores.

Dessa forma, foi satisfatória a observação da morfologia das escamas ventrais na região cervical e na base da cauda, a partir da reflexão da cor azul e suas variações (rosa e violeta) (Fig. 30).

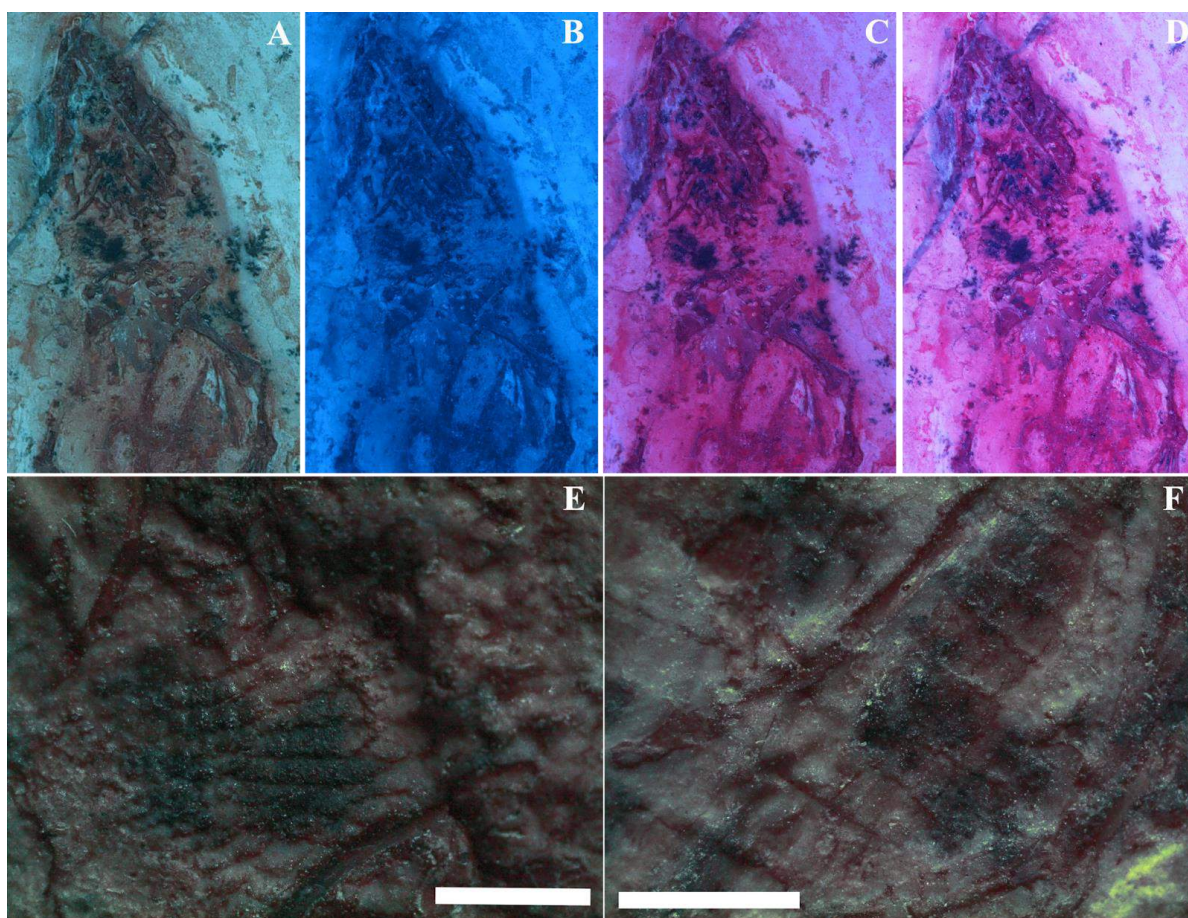


Figura 31: Detalhe das escamas cervicais e caudais observadas no estereomicroscópio Leica com o uso da cor azul. Escala: 1 mm.

3.1. Novos dados morfológicos

As escamas cervicais de *T. pontei*, apresentam formato rombóide, dispostas de forma adjacente; na região ventral, as escamas, antes descritas como únicas e largas, quando observadas na luz azul e rosa, destacam ranhuras que as subdividem. Essas características também são observadas na região caudal, onde as escamas estão dispostas em fileiras regulares

longitudinais e transversais, em algumas regiões quadrangulares, formando anéis que provavelmente se estendiam até a região dorsal (Fig. 30).

A disposição das escamas na região ventral e caudal do *T. ponteii* se assemelham às de lagartos atuais da Família Teiidae, enquanto nas escamas da região cervical, a disposição não apresenta padrão semelhante à de nenhuma família de lagartos com ocorrência atual na região.

3.2. Aspectos tafonômicos

A luz ultravioleta revelou que o holótipo de *Tijubina* MPSC V-010 possui poucas regiões com indícios de tecido fosfatizado, pois as áreas que reagiram ao uso da luz, foram alguns ossos.

Elementos da cintura escapular como as clavículas, interclavículas e escápula coracóide e ossos do assoalho pélvico, assim como regiões dos membros anteriores e posteriores puderam ser observados em tons dourados, indicando a presença de tecido fosfatizado nessas regiões. As regiões sugeridas como tecido mole, onde estão as escamas não apresentaram reações quando realizado o teste, indicando que em *T. ponteii* essas áreas correspondem apenas a impressão das escamas.

Foi observado também através do uso da luz UV o deslocamento lateral de pequenas ondas da matriz calcária (Fig. 31a). Tal aspecto lembra a sedimentação registrada nas rochas “varvitos” encontrados no Parque Varvitos em Itu, São Paulo, na qual fragmentos de rocha como seixos caem sobre os materiais finos em processo de sedimentação, causando deformação e exibindo pequenas ondulações nas lâminas de sedimento (Rocha-Campos & Santos, 2000)

Na matriz rochosa em que *T. ponteii* encontra-se fossilizado, evidencia-se o deslocamento lateral do sedimento do limo que se encontrava no fundo do paleolago. Tal observação nos leva a sugerir que o lagarto *T. ponteii* provavelmente caiu no paleolago com vida ou foi soterrado imediatamente após a morte, uma vez que o fóssil encontra-se articulado, com sinal de pouco ou nenhum transporte. A posição de repouso dos membros anteriores e posteriores reforçam essa hipótese. *Tropidurus* que se afogam em tanques com água doce, apresentam a mesma postura (Fig. 31b.).

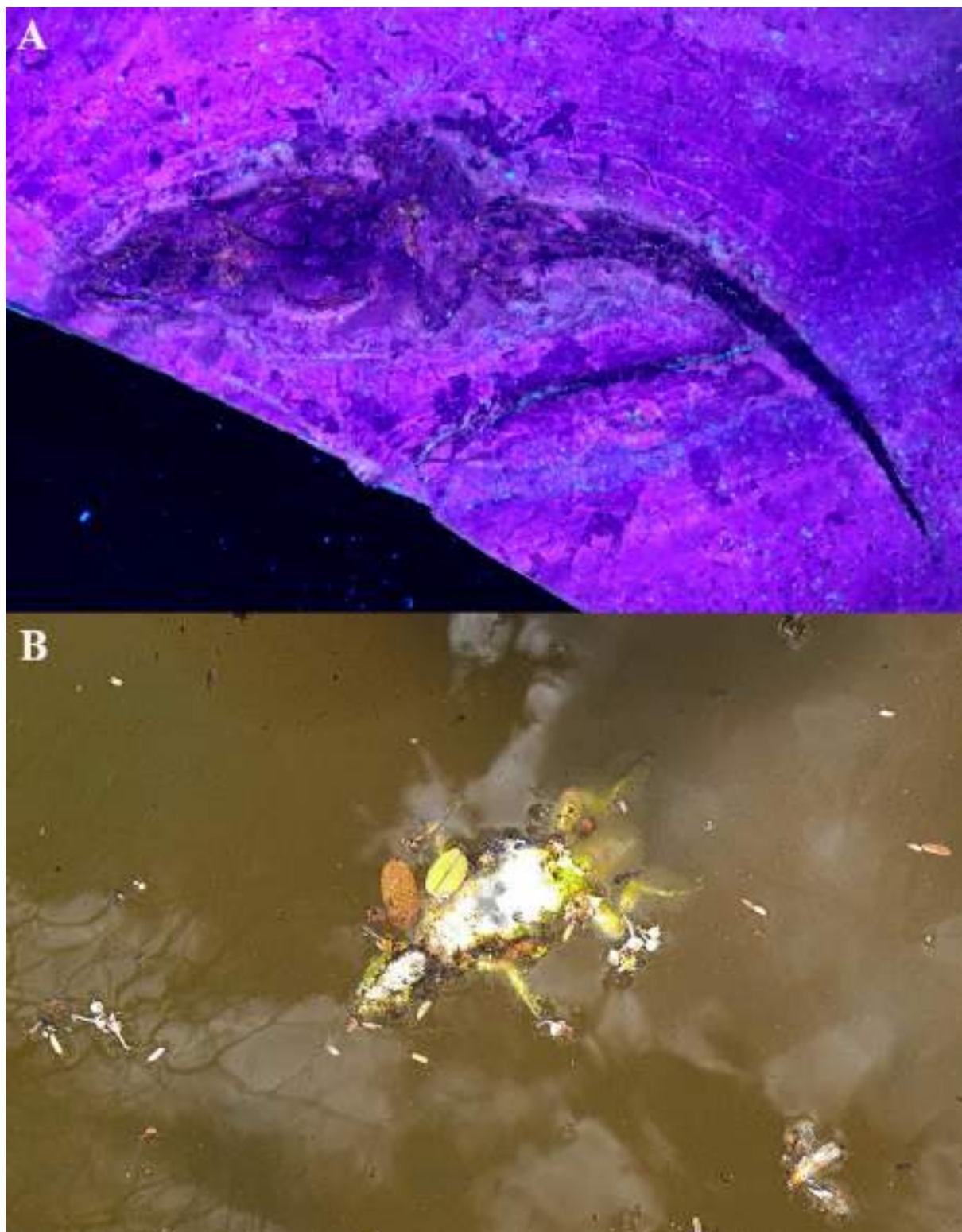


Figura 32: A) Visualização de *T. ponteii* na luz UV; B) *Tropidurus semitaeniatus* morto por afogamento em tanque de água doce.

4. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Considerando os resultados obtidos, concluímos que a iluminação com as cores vermelha e verde não proporcionaram resultados aparentes na visualização de estruturas quando comparadas as imagens obtidas com a cor branca, enquanto a cor azul e suas combinações

evidenciaram nas imagens detalhes das escamas, por exemplo. Portanto, o emprego das luzes de LED e UV na captura das imagens pode auxiliar na valorização das informações visuais existentes, quando comparadas às imagens obtidas sob luz branca, facilitando assim a interpretação dos fósseis.

É válido salientar que esta metodologia experimental está em desenvolvimento, e posteriormente será aplicada em outros fósseis de Squamata da Formação Crato.

5. REFERÊNCIAS

- Bonfim-Júnior FC & Marques RB (1997). Um novo lagarto do Cretáceo do Brasil (Lepidosauria, Squamata - Formação Santana, Aptiano da Bacia do Araripe). 20. Anu Inst Geocienc, 1997. 215-232
- Bonfim-Júnior, FC, Avilla, LS (2002). Phylogenetic position of *Tijubina ponteii* Bonfim & Marques, 1997 (Lepidosauria, Squamata), a basal lizard from the Squamata Formation, Lower Cretaceous of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Northbrook, v. 22, n. 3, p. 37-A-38A.
- Bonfim-Júnior FC, Rocha-Barbosa, O (2006). A Paleoautoecologia de *Tijubina ponteii* Bonfim-Júnior & Marques, 1997 (Lepidosauria, Squamata Basal da Formação Santana, Aptiano da Bacia do Araripe, Cretáceo Inferior do Nordeste do Brasil).
- Cartwright P, Halgedahl SL, Hendricks JR., Jarrard RD, Marques AC, Collins AG, Lieberman BS. (2007). Exceptionally preserved jellyfishes from the Middle Cambrian. *PLoS ONE* 2: e1121.
- Costa et al., (2008). Caixa de cores para o estudo de mistura de luzes coloridas. *Física na Escola*, v. 9, n. 2. disponível em: <https://www1.fisica.org.br/fne/phocadownload/Vol09-Num2/a081.pdf>
- Lima, FJ (2013) Taxonomia e posicionamento estratigráfico de vegetais fósseis da Formação Romualdo, cretáceo inferior da Bacia do Araripe. Dissertação (Mestrado). Universidade Federal de Pernambuco.
- Maisey, JG (1991). *Santana Fossils: An Illustrated Atlas*. T.F.C. Publications, Neptune, 1991. 459p.,
- Nassau, K (2001). *The Physics and Chemistry of Color: The Fifteen Causes of Color*, 2nd Edition, by Kurt Nassau, pp. 496. ISBN 0-471-39106-9. Wiley-VCH, July 2001., 496
- Neumann, VHML, Cabrera, L, Mabesoone, JM, Valença, LMM, Silva, AL. (2002). Ambiente sedimentar e facies da seqüência lacustre aptiana-albiana da bacia do Araripe, NE do Brasil. In: 6º Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil e 2º Simpósio sobre el Cretácico de América del Sur, Rio Claro. Anais... Rio Claro, UNESP, p 37–51.

Neumann, V. H., Borrego, A.G., Cabrera, L., Dino, R (2003) Organic matter composition and distribution through the Aptian – Albian lacustrine sequences of the Araripe Basin, northeastern Brazil. *Int J Coal Geol*, v. 54, p. 21-40.

Rocha-Campos, AC & Santos, PR (2000) Ação geológica do gelo. IN: TEIXEIRA, W. et al. *Decifrando a Terra*. São Paulo, Oficina de Textos, 568p. Il. p. 215-246. il.

Silva, JL, Gallo, V, Bantim, RAM, Lima, FJ, Oliveira, GR, Batista, TA, Santos Filho, EB, Saraiva, AAF. (2022). Presence of the Aspidorhynchidae in the Early Cretaceous of the Araripe Basin. <https://doi.org/10.1080/08912963.2022.2088366>, v. 1, p. 1-11, 2022.

Simões, TR (2012). Redescription of *Tijubina pontei*, an Early Cretaceous lizard (Reptilia; Squamata) from the Crato Formation of Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 84:79–93.

Simões, TR, Caldwell, MW & Kellner, AWA (2015^a). A New Early lizard (Reptilia; Squamata) from the Crato Formation of Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 84:79–93.

Simões, TR, Pyron, RA. (2021). The Squamate tree of life. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 163(2):47-95. <https://doi.org/10.3099/0027-4100-163.2.47>

APÊNDICE 1 - Figuras suplementares do capítulo 2:

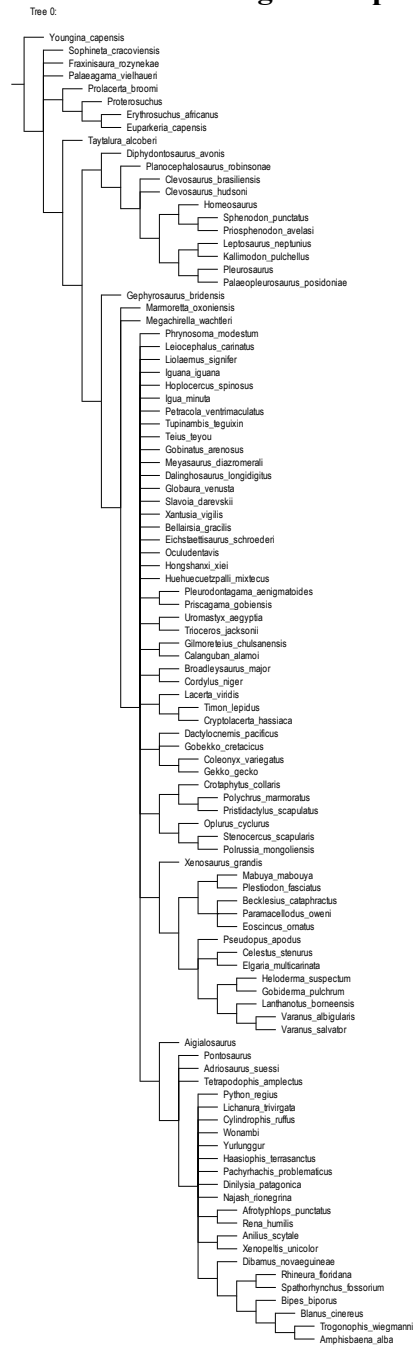


Fig. S1. Maximum parsimony analysis of morphological data using all 102 taxa. Strict consensus tree calculated from 1,242 most parsimonious trees of 1,718 steps each using equal weights maximum parsimony.

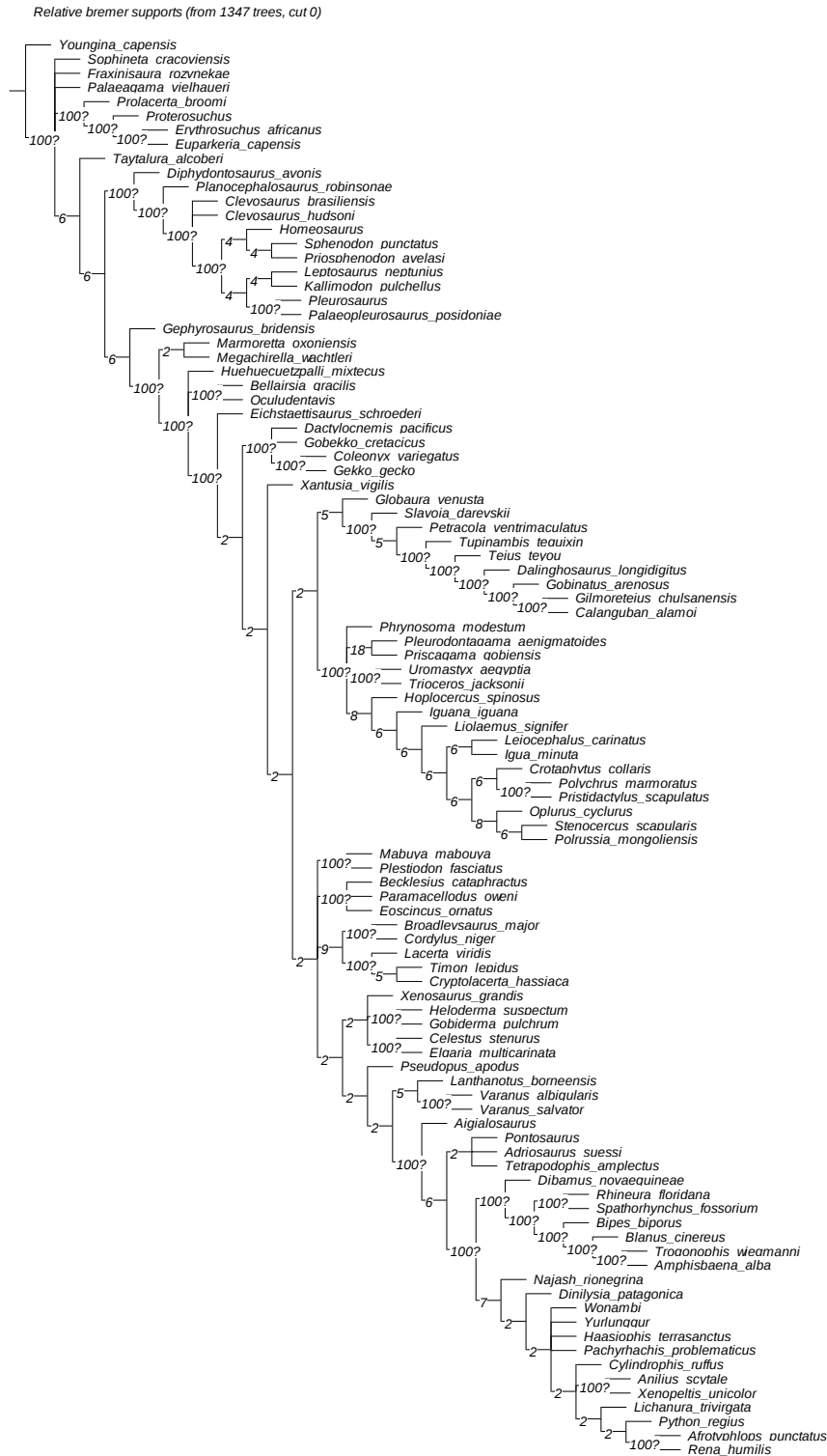


Fig. S2. Maximum parsimony analysis of morphological data after removing 2 rogue taxa (total = 100 taxa). Strict consensus tree calculated from 501 most parsimonious trees of 1699 steps each using equal weights maximum parsimony after removal of two taxa that behaved as rogue taxa for this dataset and analysis (*Hongshanxi xiei* and *Meyasaurus diazromerali*). Node values indicate relative Bremer supports



Fig. S3. Bayesian inference analysis of morphological data only using all 102 taxa. Majority rule consensus tree. Node values indicate posterior probabilities.

APÊNDICE 2 – Characters list (2023)

Character references indicate the first usage of such characters in any of the data matrices compiled by us. They do not refer to when the character was first mentioned in the literature, only to its actual first usage for a cladistic purpose.

AN03 (Apesteguia & Novas 2003); B85 (Benton 1985); Bi20 (Bittencourt *et al.* 2020); CoN06 (Conrad & Norell 2006); Co08 (Conrad 2008); D98 (Dilkes 1998); DBC93 (de Braga & Carroll 1993); DBR96 (de Braga & Reisz 1996); DBR97 (de Braga & Rieppel 1997); E88 (Estes *et al.* 1988); Ev88 (Evans 1988); Ev90 (Evans 1990); Ez16 (Ezcurra 2016); G88a (Gauthier *et al.* 1988c); G88b (Gauthier *et al.* 1988b); G12 (Gauthier *et al.* 2012); GN98 (Gao & Norell 1998); Gr21 (Griffiths *et al.* 2021); J94 (Juul 1994); K03 (Kearney 2003); LC00 (Lee & Caldwell 2000); LS02 (Lee & Scanlon 2002); Lee97 (Lee 1997a); Lee98 (Lee 1998); Lo12 (Longrich *et al.* 2012); LR95 (Laurin & Reisz 1995); M80 (Moody 1980); Mo99 (Motani 1999); MS04 (Modesto & Sues 2004); N11 (Nesbitt 2011); P86 (Pregill *et al.* 1986); PR88 (Presch 1988); R94 (Rieppel 1994); RZ00 (Rieppel & Zaher 2000); RD03 (Reisz & Dilkes 2003); S18 (Simões *et al.* 2018); Sm09 (Smith 2009).

Cranium

Premaxillae:

1. Premaxillae, fusion: unfused (0)/ fused (1) (B85, Ch. Y1).
2. Premaxillae, nasal process: present (0)/ absent (1) (B85, Ch. Y1).
3. Premaxillae, posterodorsal process: absent (0)/ present (1) (Ev88, Ch. G1—modified).
4. Premaxillae, dentition: present (0)/ absent medially only (1)/ entirely absent (2) (DBR97, Ch. 3—modified).
5. Premaxillae, dentigerous beak: absent (0) / present (1) (S18).
6. Premaxillae, ventral bony beak: absent (0)/ present (1) (D98, Ch. 6 – modified).
7. Premaxillae, incisive process: absent (0)/ present (1) (Co08, Ch. 14—modified).
8. Premaxillae, ventral surface, premaxillary foramina: absent (0)/ present (1) (G12m Ch. 8—modified).
9. Premaxillae, vomerine medial flange: absent (0)/ present (1) (Pr88, Ch. 40—modified).

Septomaxillae

10. Septomaxillae, position: on skull surface (0)/ within nasal capsule (1) (G88a, Ch.3).
11. Septomaxillae, shape, anteriorly: flat (0)/ convex dorsally (1)/ convex ventrally (2)/ laterally compressed (3) (E88, Ch. 41 – modified).
12. Septomaxillae, midline crest, dorsal projection: absent (0)/ present (1) (E88, Ch. 40; Fig. in G12, Ch. 205).

Maxillae

13. Maxillae, contact, with premaxilla: syndesmotoc (0)/ sutural (1) (Lee97, Ch. 7; Fig. in G12, Ch. 9).
14. Maxilla-premaxilla fenestra, ventrally: absent (0)/ present (1) (G12, Ch. 5, Fig. Ch. 5 therein).
15. Maxillae, anterior superior alveolar foramen: absent (0)/ present (1) (LR95, Ch. 21).

16. Maxillae, nasal process: absent (0)/ present (1) (LR95, Ch. 19).
17. Maxillae, posterior emargination, between nasal and orbital processes: absent (0)/ present (1) (S18).
18. Maxillae, antorbital fossa: absent (0)/ present (1) (G88a, Ch.32).
19. Maxillae, premaxillary process: present (0)/ absent (1) (S18).
20. Maxillae, premaxillary process, groove, on dorsal surface: absent (0)/ present (1) (SM09, Ch. 7; Fig. in G12, Ch. 112).

Nasals

21. Nasals, fusion: paired (0)/ fused (1) (P86, Ch. 1).
22. Nasals, ventrolateral process: absent (0)/ present (1) (G12, Ch. 22, Fig. Ch. 22 therein).
23. Nasals, ventrolateral process, position, relative to maxillary nasal process: posteriorly (0)/ anteriorly (1)/ dorsally (2) (S18).
24. Nasals, foramina: absent (0)/ present (1) (S18).
25. Nasals, ventromedial crest: absent (0)/ present (1) (G12, Ch. 21, Fig. Ch. 21 therein).

Lacrimal

26. Lacrimal: present (0)/ absent (1) (E88, Ch. 28)
27. Lacrimal, position, relative to prefrontal lateral margin: ventral (0)/ anterior (1)/ posterior (2) (B85, Ch. B1).
28. Lacrimal duct, foramen, division: single (0)/ double (1) (P86, Ch. 22—modified).
29. Lacrimal duct, posterior opening on skull surface, position: posteriorly (0)/ laterally (1) (RD03, Ch. 19 - modified).
30. Lacrimal, shape, curved anteriorly: absent (0)/ present (1) (S18).

Prefrontals

31. Prefrontals, ornamentation on external surface: absent (0)/ rugosities (1)/ tubercles (2)/ pits (3) (L98, Ch. 17 - modified).
32. Prefrontal crest: absent (0)/ present (1) (G12, Ch. 130, Fig. Ch. 130 therein).

Supraorbital (palpebral) bones

33. Supraorbital bones: absent (0)/ present (1) (E88, Ch. 36).

Jugals

34. Jugals: present (0)/ absent (1) (Lee98, Ch. 12).
35. Jugals, posteroventral process: absent (0)/ present (1) (Ev88, Ch. O5).
36. Jugals, posteroventral process, posterior contact: to quadratojugal-quadrato: absent (0)/ present (1) (N11, Ch. 70)

Quadratojugals

37. Quadratojugals: present (0)/ absent (1)/ (G88b, Ch. 12).
38. Quadratojugals, anterior extension: present (0)/ absent (1) (G88b, Ch. 9).
39. Quadratojugal foramen: absent (0)/ present (1) (Re-conceptualized).

Postorbitals

- 40. Postorbitals: present (0)/ absent (1) (G88a, Ch. 12).
- 41. Postorbitals, fusion to postfrontal: unfused (0)/ fused (1) (E88, Ch. 14).
- 42. Postorbitals, dorsal process: absent (0)/ present (1) (S18).
- 43. Postorbitals, ventral process: absent (0)/ present (1) (S18).
- 44. Postorbitals, dorsal concavity: absent (0)/ present (1) (AN03, Ch. 13).

Squamosals

- 45. Squamosals: present (0)/ absent (1) (E88, Ch. 33)
- 46. Squamosals, anteroventral process: absent (0)/ present (1) (Ev88, Ch. L4 - modified).
- 47. Squamosals, posterior process: absent (0)/ present (1) (S18).
- 48. Squamosals, dorsal process: absent (0)/ present (1) (E88, Ch. 34 - modified).
- 49. Squamosal, dorsal process, contact type, with skull roof: sutural (0)/ buttering (1) (Gr21, Ch. 52).
- 50. Squamosals, anterior margin, bifid facet for postorbital: absent (0)/ present (1) (S18).

Postfrontals

- 51. Postfrontals: present (0)/ absent (1) (B85, Ch. Y2—modified).
- 52. Postfrontals, distal process: present (0)/ absent (1) (S18).
- 53. Postfrontals, distal process, division: single (0)/ double (1) (G12, Ch. 64).
- 54. Postfrontals, medial margin, position, relative to parietal: ventral (0)/ dorsal (1)/ lateral (2)/ anterior (3) (G12, Ch. 65 – modified).
- 55. Postfrontals, parietal process: absent (0)/ present (1) (E88, Ch. 13—modified).
- 56. Postfrontals, medial forking: absent (0)/ present (1) (E88, Ch. 13).

Supratemporals

- 57. Supratemporals: absent (0)/ present (1) (B85, Ch. J3).

Tabulars

- 58. Tabulars: present (0)/ absent (1) (B85, Ch. C4).

Postparietals

- 59. Postparietals: present (0)/ absent (1) (G88b, Ch. 5).
- 60. Postparietals, number: single (0)/ paired (1) (Ev88, Ch. D3).

Frontals

- 61. Frontals, fusion to each other: unfused (0)/ fused (1) (B85, Ch. Y1).
- 62. Frontals, parietal tabs: absent (0)/ present (1) (E88, Ch. 10).
- 63. Frontals, subolfactory processes: absent (0)/ present (1) (G12, Ch. 38—modified, Fig. Ch. 38 therein).
- 64. Frontals, subolfactory processes, fusion to each other: absent (0)/ present (1) (P86, Ch. 7 – modified). L*.
- 65. Frontals, orbitonasal projection: absent (0)/ present (1) (S18).

Parietals

66. Parietals, fusion: unfused (0)/ fused (1) (B85, Ch. Y1).
 67. Pineal foramen: present (0)/ absent (1) (B85, Ch. K2).
 68. Parietals, supratemporal process: absent (0)/ present (1) (LC00, Ch. 46—modified).
 69. Parietals, ornamentation: absent (0)/ rugosities (1)/ tubercles (2)/ pits (3) (LR95, Ch. 38—modified).
 70. Parietals, lateral frill: absent (0)/ present (1) (S18).
 71. Parietals, frontal tabs of parietal: absent (0)/ present (1) (E88, Ch. 22).
 72. Parietals, nuchal fossa: absent (0)/ present (1) (G12, Ch. 94—modified, Fig. Ch. 94 therein).
 73. Parietals, nuchal fossa, roofing by parietal posterior flange: unroofed (0)/ roofed (1) (CoN06, Ch. 47; Fig. in G12, Ch. 94(1 and 2)). L*.
 74. Parietals, ventral side, parietal fossa: present (0)/ absent (1) (CoN06, Ch. 46; Fig. 33 in Co08).
 75. Parietals, ventral side, parietal fossa, posterior margin: open (crests extend posterolaterally) (0)/ closed (crests meet at midline) (1) (CoN06, Ch. 46—modified).
 76. Parietals, posteromedial (= postparietal) process: absent (0)/ present (1) (G12, Ch. 95, Fig. Ch. 95 therein).
 77. Parietals, posteromedial (= postparietal) process, division: single (0)/ bifid (1) (G12, Ch. 97—modified, Fig. Ch. 97 therein). L*.
 78. Parietals, parietal table, shape: margins ventrally directed, sagittal crest present (0)/ margins ventrally directed, without sagittal crest (1)/ margins laterally directed (2) (Lee98, Ch. 35 and G88a, Ch.19).
 79. Parietals, dorsal surface, parasagittal crests: absent (0)/ present (1) (S18).
- Remarks: In some reptiles, parasagittal crests occur on the lateral margins of the parietal(s), such as in choristoderes and *Placodus*. The development of these crests might reflect a greater development of the adductor musculature rather than the position of the adductor musculature and the overall shape of the parietal lateral margins (accounted for in the previous character).
80. Parietals, crista cranii parietalis, epipterygoid process: absent (0)/ present (1) (E88, Ch. 23 – modified; Fig. in G12, Ch. 108).

Palate

Vomers

81. Vomers, fusion: unfused (0)/ fused (1) (G88a, Ch.43 – modified).
82. Vomers, teeth: absent (0)/ present (1) (G88a, Ch. 120).
83. Vomers, anterior premaxillary process: absent (0)/ present (1) (S18).
84. Vomers, lateral expansion: absent (0)/ present (1) (Ev90, Ch. 8; Fig. in G12, Ch. 214).
85. Vomers, ventral surface, midline crest (=longitudinal ridge): absent (0)/ present (1) (G12, Ch. 222 – modified; Fig. in Ch. 222 therein).
86. Vomers, ventral surface, lateral crest (=longitudinal ridge): absent (0)/ present (1) (G12, Ch. 222 – modified; Fig. in Ch. 222 therein).
87. Vomers, ventral foramina, in each vomerine element: present (0)/ absent (1) (G12, Ch. 229—modified, Fig. in Ch. 229 therein).
88. Vomers, shape in cross-section: flat (0)/ convex ventrally (1) (S18).

89. Vomers, posteroventral process (=descending tubercle): absent (0)/ present (1) (G12, Ch. 228—modified, Fig. in Ch. 228 therein).

Palatines

- 90. Palatines, teeth: absent (0)/ present (1) (E88, Ch. 82).
- 91. Palatines, ascending process: absent (0)/ present (1) (G88a, Ch. 45).
- 92. Palatines, dorsomedially directed process: absent (0)/ present (1) (Lee97, Ch. 59).
- 93. Palatines, ventral surface, sulcus choanalis: absent (0)/ present (1) (G88b, Ch. 60 – modified).
- 94. Palatines, infraorbital foramen: present (0)/ absent (1) (S18).
- 95. Palatine foramen: absent (0)/ present (1) (G12, Ch. 246, Fig. in Ch. 246 therein).
- 96. Palatines, maxillary process, ventral aspect: absent (0)/ present (1) (G12, Ch. 239, Fig. in Ch. 239 therein).
- 97. Palatines, subchoanal shelf: absent (0)/ present (1) (G12, Ch. 251—modified, Fig. in Ch. 251 therein).

Pterygoids

- 98. Pterygoids, teeth: absent (0)/ present (1) (E88, Ch. 83).
- 99. Pterygoids, anteromedial processes, anterior end division: single (0)/ bifurcate (1) (Wu96, Ch. 93—modified).
- 100. Pterygoids, transverse processes: absent (0)/ present (1) (S18).
- 101. Pterygoids, transverse processes, flange: absent (0)/ present (1) (G12, Ch. 266, Fig. in Ch. 266 therein).
- 102. Pterygoids, transverse process, teeth: absent (0)/ present (1) (G88a, Ch. 123).
- 103. Pterygoids, main body, concave in ventral aspect: absent (0)/ present (1) (S18).
- 104. Pterygoids, arcuate flange: absent (0)/ present (1) (LR95, Ch. 42).
- 105. Pterygoids, quadrate rami, posterolateral excavation: absent (0)/ present (1) (DBR96, Ch. 29).

Ectopterygoids

- 106. Ectopterygoids: absent (0)/ present (1) (G88a, Ch. 55).
- 107. Ectopterygoids, lateral process: absent (0)/ present (1) (G12, Ch. 283—modified, Fig. in Ch. 283 therein).

Palatoquadrate

Epipterygoid (= alisphenoid): processus ascedens of the palatoquadrate that gives origin to the ala temporalis. This process ossifies endochondrally into the epipterygoid bone in lepidosaurs and turtles and the alisphenoid bone in mammals (Gauthier et al. 1988b).

- 108. Epipterygoid: present (0)/ absent (1) (E88, Ch. 47).
- 109. Epipterygoid, base shape: base flared out (0)/ base columnar (1) (G88b, Ch. 28; Fig. in G12, Ch. 295).

Quadrates

- 110. Quadrates, articulating surface: flat (0)/ with condyles (1) (LR95, Ch. 65—modified).
- 111. Quadrate foramen: present (0)/ absent (1) (G88b, Ch. 21).

- 112. Quadrates, pterygoid process: present (0)/ absent (1) (G88b, Ch. 27—modified).
- 113. Quadrates, posterior emargination: absent (0)/ present (1) (B85, Ch. B6).
- 114. Quadrates, quadrate conch: absent (0)/ present (1) (B85, Ch. Y11).
- 115. Quadrates, suprapastapedial process: absent (0)/ present (1) (DBC93, Ch. 40).
- 116. Quadrates, cephalic condyle, notch for the squamosal: absent (0)/ present (1) (Ev88, Ch. L9 – modified).

Braincase

The fusion of braincase elements is especially important in the evolution of many groups of squamates that have special adaptations for burrowing, such as amphisbaenians and burrowing snakes. Despite the fact many distinct groups of squamates present “braincase fusion”, burrowing squamates show great variation in their degrees and particular modes of braincase fusion. Individual braincase components are fused differently across these taxa, and assessing these differences should provide a better indication of their phylogenetic histories than an overall assessment of “braincase fusion”. For instance, the fusion of the basioccipital to the basisphenoid occurs in some taxa (e.g. *Bipes*, *Blanus*, and *Priscagama*) regardless of the fusion of the basioccipital to other elements, such as the exoccipitals. Also, fusion of the basioccipital to the exoccipitals (but not to the basisphenoid) occurs in xantusiids. The opposite is also true, as some taxa (e.g. *Slavoia darevskii*) have fused the basioccipital to the basisphenoid, but there is no detectable fusion to the exoccipitals. Therefore, fusion of distinct braincase elements are coded under separate characters. It is expected that this more detailed analysis of braincase fusion may provide better ways to detect homoplasies in this set of processes that are so widely distributed among squamates and that may affect inferences of their phylogenetic relationships.

Nerves and vessels

- 117. Carotid foramina, entrance in braincase, position: lateral wall of braincase (0)/ ventral surface of braincase (1) (D98, Ch. 45).

Supraoccipital

- 118. Supraoccipital, lateral ascending processes: absent (0)/ present (1) (S18).
- 119. Supraoccipital, medial ascending process: absent (0)/ present (1) (RZ00, Ch. 232; Fig. in G12, Ch. 297).
- 120. Supraoccipital, fusion to exoccipitals: unfused (0)/ fused (1) (S18).
- 121. Supraoccipital, sagittal crest: absent (0)/ present (1) (LR95, Ch. 55).
- 122. Supraoccipital, lateral nuchal crest: absent (0)/ present (1) (G12, Ch. 300, Fig. in Ch. 300 therein).

Basioccipital

- 123. Basioccipital/basisphenoid, sphenoid tubercles: absent (0)/ present (1) (LR95, Ch. 63).
- 124. Sphenooccipital epiphyses: absent (0)/ present (1) (K03, Ch. 102; Fig. in G12, Ch. 340).
- 125. Basioccipital, fusion, to exoccipital: unfused (0)/ fused (1) (S18).
- 126. Basioccipital, fusion to basisphenoid: unfused (0)/ fused (1) (Lee93, Ch. A5).

127. Basioccipital, ventral aspect, shape, concavity: single (0)/ divided (1)/ absent (2) (S18).

Basisphenoid

128. Basisphenoid, Vidian canal: open (0)/ fully enclosed (1) (B85, Ch. Y14).

129. Basisphenoid, basipterygoid processes: present (0)/ absent (1) (G12, Ch. 332—modified, Fig. in Ch. 332 therein).

130. Basisphenoid, dorsum sellae: absent (0)/ present (1) (Ev88, Ch. J14).

131. Basisphenoid (or fused parabasisphenoid), ventral aspect, shape, concavity: single (0)/ divided (1)/ absent (2) (LR95, Ch. 50).

132. Basisphenoid, lateral depression: absent (0)/ present (1) (S18).

Prootics

133. Prootics, prootic crest: absent (0)/ present (1) (LC00, Ch. 78—modified).

Remarks: A prootic crest is common among squamates, although absent in *Dibamus* (Evans 2008).

134. Prootics, prootic crest, shape: crest (0)/ curved flange (1) (LC00, Ch. 78—modified; Fig. in G12, Ch. 310). L*.

135. Prootics, alar crest: absent (0)/ present (1) (E88, Ch. 49—modified; Fig. in G12, Ch. 305).

136. Prootics, supratrigeminal process: absent (0)/ present (1) (E88, Ch. 5; Fig. in G12, Ch. 306).

137. Prootics, anterior inferior process: present (0)/ absent (1) (D98, Ch. 48).

138. Prootics, lateral wall, facial foramen: absent (0)/ present (1) (L98, Ch. 68; Fig. in G12, ch. 313).

139. Prootics, lateral wall, facial foramen, division: single (0)/ double (1) (Lee97, Ch. 42; Fig. in G12, Ch. 313).

Parasphenoid

140. Parasphenoid, orbitosphenoid processes: absent (0)/ present (1) (S18).

Remarks: The orbitosphenoid processes of the parabasisphenoid in contact the orbitosphenoid in amphisbaenians.

Opisthotics

141. Opisthotics, crista interfenestralis: present (0)/ absent (1) (G12, Ch. 311, Fig. in Ch. 311 therein).

Exoccipitals

142. Exoccipitals, lateral flange: absent (0)/ present (1) (Lee93, Ch. A4).

143. Exoccipitals, fusion: unfused (0)/ to opisthotics only (1)/ to opisthotics and prootics (2) (G88a, Ch. 80 - modified).

144. Exoccipitals, occipital condyle process: absent (0)/ present (1) (G88a, Ch. 81 - modified).

145. Exoccipitals, crista tuberalis: absent (0)/ present (1) (G12, Ch.312—modified, Fig. in Ch. 311 therein).

146. Exoccipitals (or otoccipitals), contact to each other, medially: absent (0)/ present (1) (G12, Ch. 353, Fig. in Ch. 353 therein).

Stapes (= columella)

147. Stapes, stapedial foramen: present (0)/ absent (1) (B85, Ch. C5).

Laterosphenoid (= pleurosphenoid): endochondral ossification of the pila antotica (Gauthier et al. 1988b).

148. Laterosphenoids: absent (0)/ present (1) (B85, Ch. L4).

Remarks: Positioned anteriorly to the trigeminal notch on the prootic, forming a trigeminal foramen with the latter element.

Orbitosphenoid (= postoptic Cope 1892): Endochondral ossification of the bulk of the pila metoptica and part of the taenia parietalis, forming the posterior margin of the optic foramen. (Oelrich 1956).

149. Orbitosphenoids: absent (0)/ present (1) (Wu96, Ch. 86).

The orbitosphenoid is ossified in squamates, becoming enlarged and fused medially in most amphisbaenians.

150. Orbitosphenoids, fusion to each other: unfused (0)/ fused medially (1) (G12, Ch. 318, Fig. in Ch. 318 therein). L*.

Sphenethmoid: Ossified anterior extension of the interorbital septum. It can be Y or V shaped. When Y shaped, its ventral projection forms the interorbital septum. The sphenethmoid therefore has similar developmental origins to the pleurosphenoid, and it may enclose cranial nerves II if expanded ventrally, and a concavity or foramina for nerves III and IV when expanded posteriorly (Romer 1956a, p. 68; Holmes 1984). Oelrich (1956) calls the sphenethmoid bone an ossification of the interorbital septum, but we attain here to the nomenclature present in Romer (1956a).

151. Ossified sphenethmoid: present (0)/ absent (1) (DBR97, Ch. 70—modified).

152. Ossified sphenethmoid, shape: without orbital septum (0)/ with orbital septum also ossified (1) / only orbital septum (2) (DBR97, Ch. 70—modified).

Occurrence: An ossification of the sphenethmoid occurs within lepidosaurs, especially revealed by CT-scan data (e.g. Digimorph repository). However, the shape of the ossified element can be quite variable, including the absence (“V” shaped) or presence (“Y” shaped) of an orbital septum, or with only the orbital septum being ossified (“I” shaped).

Mandibles:

153. Anterior mylohyoidal foramen: absent (0)/ present (1) (G12, Ch. 379, Fig. in Ch. 353 therein).

154. Posterior mylohyoidal foramen: absent (0)/ present (1) (CoN06, Ch. 112).

155. Anterior inferior alveolar foramen: absent (0)/ present (1) (NEW) .

Dentaries

- 156. Dentaries, symphyseal area, shape: flat (0)/ convex (1) (Lee 1998, Ch. 110, Fig. in G12, Ch. 355).
- 157. Dentaries, anterior end, split by Meckelian canal: absent (0)/ present (1) (S18).
- 158. Dentaries, anterior end, symphyseal articular facet, position: on dorsal margin only (0)/ on dorsal and ventral margins (1)/ on ventral margin only (2) (Lo12, Ch. 612).
- 159. Dentaries, submental shelf: present (0)/ absent (1) (E88, Ch. 59).
- 160. Dentaries, dorsal margin, contact, with ventral margin in medial view: absent (0)/ present (1) (E88, Ch. 55—modified).
- 161. Dentaries, dorsal margin, fusion, with ventral margin in medial view: absent (0)/ present (1) (E88, Ch. 55—modified).
- 162. Dentaries, coronoid process: absent (0)/ present (1) (E88, Ch. 60—modified)..
- 163. Dentaries, coronoid process, dorsal expansion: absent (0)/ present (1) (E88, Ch. 60—modified).
- 164. Dentaries, coronoid process, division: single (0)/ double (1) (S18).
- 165. Dentaries, posteroventral process: absent (0)/ present (1) (G88b, Ch. 66—modified).

Splenials

- 166. Splenials: absent (0)/ present (1) (B85, Ch. Z12).
- 167. Splenials, fusion to dentary: unfused (0)/ fused (1) (G12, Ch. 374—modified, Fig. in Ch. 374 therein). L*.
- 168. Splenials, symphyseal process: absent (0) / present (1) (LR95, Ch. 80).
- 169. Splenials, anterior border, shape: rounded (0)/ notched (1)/ flat (2)/ tapering (3) (Lee93, Ch. D6 - modified).

Angulars

- 170. Angulars: present (0)/ absent (1) (E88, Ch. 72).
- 171. Angulars, anterior end, medial view, position relative to splenial: lateral (0)/ dorsal (1)/ ventral (2)/ posterior (3) (L97, Ch. 70—modified)

Surangulars

- 172. Surangulars, coronoid process: absent (0)/ present (1) (G88b, Ch. 69, Fig. in G12, Ch. 400).
- 173. Surangulars, lateral adductor crest: absent (0)/ present (1) (LR95, Ch. 73—modified, Fig. in G12, Ch. 399).
- 174. Surangulars, anterior surangular foramen: absent (0)/ present (1) (MS04, Ch.145).
- 175. Surangulars, posterior surangular foramen: absent (0)/ present (1) (MS04, Ch.146).
- 176. Surangulars, mandibular fenestra: absent (0)/ present (1) (D98, Ch. 76).

Articular

- 177. Articulars, lateral shelf: absent (0)/ present (1) (LR95, Ch. 78).
- 178. Articulars, fusion: unfused (0)/ to prearticular only (1)/ to prearticular + surangular only (2)/ to prearticular + surangular + angular only (3)/ to prearticular + surangular + angular + splenial (4) (B85, Ch. Y16).
- 179. Articulars, foramen chorda tympani: absent (0)/ present (1) (S18).

- 180. Articulars, retroarticular process: absent (0)/ present (1) (LR95, Ch. 76—modified).
- 181. Articulars, retroarticular process, dorsal fossa: absent (0)/ present (1) (E88, Ch. 74).
- 182. Articulars, retroarticular process, lateral notch: absent (0)/ present (1) (E88, Ch. 77, Fig. in G12, Ch. 409).
- 183. Articulars and prearticulars, medial process: absent (0)/ present (1) (E88, Ch. 73, modified as in Co08, Ch. 209) .
- 184. Articulars and prearticulars, medial process, prearticular crest: absent (0)/ present (1) (E88, Ch. 73—modified). L*.

Preatricular

- 185. Preatriculars, retroarticular process: absent (0)/ present (1) (LR95, Ch. 77 – modified).
- 186. Preatriculars, mandibular fossa: present (0)/ absent (1) (L97, Ch. 80—modified).

Coronoid:

- 187. Coronoids, dorsal process: absent (0)/ present (1) (B85, Ch. J7—modified, Fig. in G12, Ch. 386).
- 188. Coronoids, anterolateral (=labial) process: absent (0)/ present (1) (E88, Ch. 68—modified).
- 189. Coronoids, anteromedial process: present (0)/ absent (1) (LC00, Ch. 138, Fig. in G12, Ch. 391).
- 190. Coronoids, posterodorsomedial process: present (0)/ absent (1) (NEW)
- 191. Coronoid, posteroventromedial process: present (0)/ absent (1) (G12, Ch. 393, Fig. in Ch. 393 therein).

Dentition

- 192. Dentition, crown apical striations, labial side: absent (0)/ present (1) (Co08, Ch. 219).
 - 193. Dentition, mesiodistal serration: absent (0)/ present (1) (D98, Ch. 57).
 - 194. Posterior dentition, accessory cusps, mesiodistally oriented: absent (0)/ present (1) (S18).
 - 195. Posterior dentition, accessory cusps, labiolingually oriented: absent (0)/ present (1) (Lo12, Ch. 620).
 - 196. Posterior dentition, replacement teeth: absent (0)/ present (1) (P86, Ch. 26—modified).
 - 197. Posterior dentition, resorption pits: present (0)/ absent (1) (E88, Ch. 85, Fig. in G12, Ch. 431).
 - 198. Posterior dentition, replacement teeth, position in relation to functional teeth: lingual (0)/ posterolingual (1) (P86, Ch. 26 – modified).
 - 199. Posterior dentition, tooth shape, concave anteriorly: absent (0)/ present (1) (S18).
- Remarks: observed in some rhynchocephalians.
- 200. Posterior dentition, tooth shape, labiolingual expansion: absent (0)/expanded at tooth base only (1)/ expanded from base to apex (2) (Bi20, Ch. 348).
 - 201. Posterior dentition, crown apices, lingually concave: absent (0)/present (1) (Bi20, Ch. 349).
 - 202. Posterior dentary teeth, position, relative to dentary crista dorsalis (apex of labial wall) of dentary: lingual (0)/ apical (1)/ apicolingual (2) (G88, Ch. 75 – modified).

203. Posterior dentary teeth, ankylosis to crista dorsalis (apex of labial wall) of dentary: absent (0)/ present (1) (S18).
204. Posterior dentary teeth, delimitation by tooth bearing bone: by a labial wall only (0)/ by a three-sided socket (1)/ by a four-sided socket (2)/ by a lingual and labial wall only (3) (S18).
205. Posterior maxillary teeth, delimitation by tooth bearing bone: by a labial wall only (0)/ by a three-sided socket (1)/ by a four-sided socket (2)/ by a lingual and labial wall only (3) (S18).
206. Posterior dentary dentition, lingual and labial carinae: absent (0)/ present (1) (L97, Ch. 87).
207. Anterior dentary teeth, position relative to the jaw apical margin (dentary dorsal crest or maxillary ventral crest): lingual (0)/ apical (1)/ apicolingual (2) (G88b, Ch. 75 – modified).
208. Posterior maxillary teeth, posteromedial ridge: absent (0)/ present (1) (Ev88, Ch. K6).
209. Anterior maxillary teeth, alternating teeth series: absent (0)/ present (1) (S18).

Postcranium

Axial skeleton

Atlas and axis

210. Atlas, pleurocentrum, fusion to axis: unfused (0)/ fused (1) (G88a, Ch. 133).
211. Atlas, neural arches: separate (0)/ sutured to each other (1)/ sutured to axis neural spine (2) (S18).
212. Atlas, neural arches, postzygapophyses: absent (0)/ present (1) (Lee97, Ch. 106).
213. Atlas, ribs: present (0)/ absent (1) (DBR97, Ch. 102).
214. Axis, intercentrum: present (0)/ absent (1) (NEW; Fig. 35 (Hoffstetter & Gasc 1969)).
215. Axis, connectivity to intercentra: to intercentra 2 only (0)/ to intercentra 2 and 3 (1) (S18).
216. Axis, intercentrum, fusion to axial pleurocentrum: unfused (0)/ fused (1) (G88a, Ch. 131).
217. Axis, ribs: present (0)/ absent (1) (S18).

Postaxial vertebrae: Presacral/precloacal pleurocentra

218. Presacral pleurocentra, orientation of centrum: amphicoelous (0)/ procoelous (1)/ opisthocelous (2)/ platycoelous (3)/ amphiplatyan (4) (G88b, Ch.84—modified).
219. Presacral pleurocentra, notochord, persistent in adults: present (0)/ absent (1) (B85, Ch. C6; Fig. 34 (Hoffstetter & Gasc 1969)).
220. Presacral pleurocentra, midventral crest, cervical vertebrae: absent (0)/ present (1) (G88a, Ch. 139; Fig. 37 (Hoffstetter & Gasc 1969)).
221. Presacral pleurocentra, midventral crest, posterior dorsal vertebrae: absent (0)/ present (1) (Ev88, Ch. B2; Fig. 34 (Hoffstetter & Gasc 1969)).
222. Presacral pleurocentra, anterior centrodiapophyseal (or paradiapophyseal) lamina: absent (0)/ present (1) (Ez16, Ch. 315)

223. Anterior presacral pleurocentra, prezygodiapophyseal lamina: absent (0)/ present (1) (Ez16, Ch. 317)
224. Posterior presacral pleurocentra, precondylar constriction: absent (0)/ present (1) (E88, Ch. 94).
225. Posterior presacral pleurocentra, dorsal vertebrae, margo ventralis (= ventrolateral crest): absent (0)/ present (1) (NEW; Fig. 69 (Hoffstetter & Gasc 1969)).

Sacral vertebrae

226. Sacral vertebrae, number: zero (0)/ one (1)/ two (2)/ three (3)/ four (4) (G88a, Ch. 141 - modified).

Caudal vertebrae

227. Caudal vertebrae, autotomic septum: absent (0)/ present (1) (P86, Ch. 52; Fig. 52 (Hoffstetter & Gasc 1969))

Intercentra

228. Intercentra, on cervical vertebrae: absent (0)/ present (1) (G88a, Ch. 129).
229. Intercentra, on cervical vertebrae, position: intervertebral (0)/ on preceding centrum body (1)/ on following centrum body (2) (E88, Ch. 97 and 98—modified; Fig. 44 (Hoffstetter & Gasc 1969)). L*.
230. Intercentra, on dorsal vertebrae: absent (0)/ present (1) (B85, Ch. L5).
231. Intercentra, on anteriormost caudal: absent (0)/ present (1) (S18).
232. Intercentra, on anteriormost caudal, shape: wedge-like elements (0)/ modified into chevron elements (1) (S18).
233. Intercentra, on posterior caudals (chevron bones): present (0)/ absent (1) (S18).
234. Chevron bones, articulation: between pleurocentra (0)/ with pleurocentrum, on articular facets (1)/ with pleurocentrum, on haemapophyses (=pedicles) (2) (P86, Ch. 54—modified).
235. Chevron bones, fusion to pleurocentrum: unfused (0)/ fused (1) (Lee98, Ch. 184).
236. Chevron bones, distal fusion: separate elements (0)/ “V” shaped (1) / “Y” shaped (2)/ elliptically shaped (3) (S18).

Neural arch and neural spine

237. Neural arches, dorsal vertebrae, ventral bridge, posterior borders of neural arches: absent (0)/ present (1) (Lee93, Ch. D9).
238. Neural arches, prezygapophyses, presacral vertebrae, processes ventrolaterally on prezygapophyses: absent (0)/ present (1) (LS02, Ch. 200).
239. Neural arches, presacral vertebrae, zygosphenes: absent (0)/ present (1) (LC00, Ch. 186; Fig. 41 (Hoffstetter & Gasc 1969)).
240. Neural arches, presacral vertebrae, zygosphenes orientation: facing dorsolaterally (0)/ facing ventrolaterally (1) (LC00, Ch. 187; Fig. 41 (Hoffstetter & Gasc 1969)). L*.
241. Neural arches and pleurocentrum, diapophysis, anterior dorsal vertebrae, fusion to parapophysis: absent (0)/ present (1) (S18).

242. Neural arches, margo lateralis, posterior presacral vertebrae: absent (0)/ present (1) (NEW; Fig. 69 (Hoffstetter & Gasc 1969)).
243. Neural spine, cervical vertebrae, posterior notch: absent (0)/ present (1) (S18).
244. Neural spine, cervical vertebrae, apically, lateral expansion: absent (0)/ present (1) (N11, Ch. 191—modified).
245. Neural spine, dorsal vertebrae: present (0)/ absent (1) (LS02, Ch. 190—modified).
246. Neural spine, dorsal vertebrae, anterior midline process: absent (0)/ present (1)/ (B85, Ch. R2).
247. Neural spine, dorsal vertebrae, mammillary process: absent (0)/ present (1) (Ev88, Ch. B3 – modified).
248. Neural spine, dorsal vertebrae, apically, lateral expansion: absent (0)/ present (1) (N11, Ch. 197).

Presacral ribs

249. Presacral ribs, cervical ribs, anterior process: absent (0)/ present (1) (G88a, Ch. 143 - modified).
250. Presacral ribs, uncinat processes, anterior dorsals: absent (0)/ present (1) (G88a, Ch. L17).
251. Presacral ribs, anteroventral process at rib head (= pseudotuberculum): absent (0)/ present (1) (Lee98, Ch. 187, Fig. 43 (Hoffstetter & Gasc 1969)).
252. Presacral ribs, posterodorsal process at rib head (= pseudotuberculum): absent (0)/ present (1) (Lee98, Ch. 188, Fig. 43 (Hoffstetter & Gasc 1969)).
253. Posteriormost presacral vertebra, ribs: present (0)/ absent (1) (S18).
254. Posteriormost presacral vertebra, ribs articulation: ribs unfused (0)/ ribs fused (1) (D98, Ch. 137).
255. Sacral ribs, distal forking: absent (0)/ on first sacral rib only (1)/ on first and second sacral ribs (2)/ on second sacral rib only (3) (Lee98, Ch. 189 - modified).
256. Sacral/Cloacal ribs, fusion to pleurocentra: unfused (0)/ fused (1) (G88b, Ch. 87 - modified).
257. Anterior caudal ribs: absent (0)/ present (1) (S18).
258. Anterior caudal ribs, fusion to pleurocentra: unfused (0)/ fused (1) (G88b, Ch. 87 - modified).

Presternum (=sternum of most reptiles). Squamates have a presternum, a mesosternum and a xiphisternum. The main sternal plate, homologous to other reptile sterna, is formed by the presternum (Russell & Bauer 2008).

259. Presternum, mineralized: absent (0)/ present (1) (B85, Ch. R5; Fig. 1.2 (Russell & Bauer 2008)).

Xiphisternum

260. Xiphisternum: absent (0)/ present (1) (G88b, Ch. 90—modified; Fig. 1.2 (Russell & Bauer 2008)).

Poststernal inscripional ribs

261. Mineralized poststernal inscriptional ribs: absent (0)/ present (1) (E88, Ch. 110; Fig. 2 (Etheridge 1965)).

Apendicular skeleton

Pectoral girdle

Scapula

- 262. Scapula, supraglenoid foramen: absent (0)/ present (1) (LR95, Ch. 97).
- 263. Scapula, supraglenoid buttress: absent (0)/ present (1) (G88a, Ch. 147).
- 264. Scapula, scapula ray: absent (0)/ present (1) (E88, Ch. 111 – modified; Fig. 1.2 (Russell & Bauer 2008)).
- 265. Scapula, dorsal acromion process: absent (0)/ present (1) (S18).
- 266. Scapula, supracoracoidal acromion process: absent (0)/ present (1).
- 267. Scapula, posterior emargination: absent (0)/ present (1) (S18).
- 268. Scapula, anterior emargination: absent (0)/ present (1) (E88, Ch. 111).

Procoracoid. The squamate coracoid is homologous to the procoracoid (= anterior coracoid) of early deriving amniotes (Russell & Bauer 2008, p. 84) which bears the supracoracoid foramen.

- 269. Procoracoid, supracoracoid foramen: absent (0)/ notch (1)/ complete foramen (2) (R94, Ch. 71-modified; Fig. 1.2 (Russell & Bauer 2008)).
 - 270. Procoracoid, coracoid emargination: absent (0)/ anterior emargination (1)/ anterior and posterior emarginations (2) (P86, Ch. 56 and 57; Fig. 1.2, 1.3 and 1.5 (Russell & Bauer 2008)).
 - 271. Epicoracoids: absent (0)/ present (1) (NEW; Fig. 1.2 (Russell & Bauer 2008)).
- Remarks: Present as a calcified cartilage within lepidosaurs.

Clavicles. Considered homologous to the epiplastron of turtles (Gaffney 1990; Lyson *et al.* 2013; Rice *et al.* 2015; Rice *et al.* 2016).

- 272. Clavicles, secondary dorsal curvature anteriorly: absent (0)/ present (1) (E88, Ch. 116; Fig. in G12, Ch. 502).
- 273. Clavicles, proximoventral fenestration: absent (0)/ present (1) (LC00, Ch. 218—modified; Fig. in G12, Ch. 500).
- 274. Clavicles, posterior process: absent (0)/ present (1) (S18).
- 275. Clavicles, position (at point of contact), in relation to anterior margin of scapula: laterally (0)/ medially (1)/ anteriorly (2) (R94, Ch. 65 – modified).
- 276. Clavicles, position (at point of contact), in relation to anterior margin of the interclavicle: ventrally (0)/ dorsally (1)/ anteriorly (2) (R94, Ch. 62 and DBR96, Ch. 54).

Interclavicle: considered homologous to the entoplastron of turtles (Gaffney 1990; Lyson *et al.* 2013; Rice *et al.* 2015; Rice *et al.* 2016).

- 277. Interclavicle, anterior process: absent (0)/ present (1) (P86, Ch. 59).
- 278. Interclavicle, anterior margin, notching: absent (0)/ present (1) (D98, Ch. 97)
- 279. Interclavicle, posterior process: present (0)/ absent (1) (G88a, Ch. 156).

Pelvic girdle**Ilia**

- 280. Ilia, posterodorsal notch, on acetabular margin: absent (0)/ present (1) (S18).
- 281. Ilia, supraacetabular buttress: absent (0)/ present (1) (G88a, Ch. 179).
- 282. Ilia, anterior pubic process: absent (0)/ present (1) (B85, Ch. J12).
- 283. Ilia, anterior (=preacetabular) process: absent (0)/ present (1) (Lee97, Ch. 132; Fig. 1.14 (Russell & Bauer 2008)).

Pubes

- 284. Pubes, obturator foramen: absent (0)/ complete foramen (1)/ notch (2) (S18).
- 285. Pubes, pubic tubercle: absent (0)/ present (1) (B85, Ch. J11; Fig. 1.14 (Russell & Bauer 2008)).

Ischia

- 286. Ischia, anterior border, emargination: absent (0)/ present (1) (S18).
- 287. Ischia, ischiadic tuberosity: absent (0)/ present (1) (J94, Ch. 10—modified; Fig. 1.14 (Russell & Bauer 2008)).
- 288. Ischia, isquiadic neck: absent (0)/ present (1) (S18).
- 289. Ischia, facet, for hypoisquium: absent (0)/ present (1) (NEW; Fig. 1.14 (Russell & Bauer 2008)).

Anterior propodial (= stylopodial)**Humeri**

- 290. Humeri, ectepicondyle foramen: absent (0)/ groove (1)/ notch (2)/ complete foramen (3) (G88a, Ch. 162 and 163—modified).
- 291. Humeri, epicondyles: present (0)/ absent (1) (R94, Ch. 75).
- 292. Humeri, entepicondyle foramen: absent (0)/ opening dorsally only (1)/ opening ventrally only (2)/ fully open ventrally and dorsally (3) (B85, Ch. C9 - modified).
- 293. Humeri, expanded radial condyle (= capitulum): present (0)/ absent (1) (S18).
- 294. Humeri, pectoral process: present (0)/ absent (1) (DBC93, Ch. 107—modified; Fig. 163-165 (Romer 1956b)).
- 295. Humeri, shaft angulation: straight (0)/ angulate posteriorly (1) (R94, Ch. 74).
- 296. Humeri, secondary ossification of epiphyses: absent (0)/ present (1) (B85, Ch. X1—modified).

Anterior epipodials (= zeugopodials)**Radia**

- 297. Radia, distal epiphysis, styloid process: absent (0)/ present (1) (G88b, Ch. 99; Fig. 9 in G88b).

Ulnae

- 298. Ulnae, ossified olecranon process: present (0)/ absent (1) (B85, Ch. B11).
- 299. Ulnae, distal epiphysis, expansion: absent (0)/ present (1) (B85, Ch. X3; Fig. 9 in G88b).

300.

Anterior mesopodials (= carpals)

301. Perforating foramen, manus: absent (0)/ between ulnare and intermedium (1)/ between radiale and intermedium (2) (B85, Ch. C10 and DBR97, Ch. 131).

Intermedium

302. Intermedium: present (0)/ absent (1) (Ev88, Ch. E8).

Pisiform

303. Pisiform: absent (0)/ present (1) (Mo99, Ch. 67).

Palmar sesamoid

304. Palmar sesamoid: absent (0)/ present (1) (G12, Ch. 539, Fig. 539).

Distal carpal 1:

305. Distal carpal 1: present (0)/ absent (1) (G88b, Ch. 103; Fig. 4c and d in G88b).

Distal carpal 5

306. Distal carpal 5: present (0)/ absent (1) (S18).

Anterior metapodials (metacarpals)

Femora

307. Femora: present (0)/ absent (1) (G12, Ch. 548).

308. Femora, internal trochanter: present (0)/ absent (1) (G12, Ch. 550; Fig. 1.35 in (Russell & Bauer 2008)).

309. Femora, fourth trochanter: absent (0)/ present (1) (B85, Ch. I4).

310. Femora, intertrochanteric fossa: present (0)/ absent (1) (G88a, Ch. 184—modified; Fig. 1.35 in (Russell & Bauer 2008)).

Tibiae

311. Tibiae, distal epiphysis, notch: absent (0)/ present (1) (E88, Ch. 123—modified; Fig. 555 in G12).

Fibulae

312. Fibulae, articulation with femur, location: distal end of femur (0)/ lateral margin of distal end of femur (1) (G88, Ch. 124—modified).

Posterior mesopodials (= tarsals)

Astragalus

313. Astragalus and calcaneum: as totally separate elements (0)/ fused (1) (B85, Ch. X10).

314. Astragalus, shape, concave laterally: absent (0)/ present (1) (B85, Ch. C12-modified).

Calcaneum

315. Calcaneum, lateral tuber (or process) of the calcaneum: present (0)/ absent (1) (G88a, Ch. 198; Fig. 1.18 (Russell & Bauer 2008)).

316. Calcaneum, foramen for perforating artery, position: absent (0)/ between astragalus and calcaneum (1)/ between proximal ends of tibia and fibula (R94, Ch. 87).

Lateral centrale

317. Pedal lateral centrale: absent (0)/ present (1) (B85, Ch. X11; Fig. 8 in G88b).

Occurrence: The pedal lateral central is absent in lepidosaurs.

Distal tarsal 1 (Dt1)

318. Distal tarsal 1: present (0)/ absent (1) (B85, Ch. X12).

Distal tarsal 2 (Dt2)

319. Distal tarsal 2: present (0)/ absent (1) (Ev88, Ch. L20).

Distal tarsal 4 (Dt4)

320. Distal tarsal 4, proximal peg: present (0)/ absent (1) (Ev88, Ch. J1; Fig. 1.20 (Russell & Bauer 2008)).

Posterior metapodials (metatarsals)

Metatarsal 5 (Mt5)

321. Metatarsal 5, hooked: absent (0)/ present (1) (B85, Ch. C14; Fig. 1.20 (Russell & Bauer 2008)).

322. Metatarsal 5, plantar tubercle: absent (0)/ present (1) (DBR97, Ch. 156; Fig. 1.20 (Russell & Bauer 2008)).

Other ossifications

323. Gastralium: absent (0)/ present (1) (G88b, Ch. 136).

324. Dorsal trunk osteoderms: absent (0)/ present (1) (B85, Ch. K9).

325. Dorsal trunk osteoderms, imbrication: not imbricated (0)/ imbricated (1) (G12, Ch. 570).

APÊNDICE 3 – Dados do Equipamento e Softwares utilizados na Tomografia computadorizada

Equipamento	Tomógrafo Computadorizado de Raios X
Modelo	XT H 225 ST
Fabricante	Nikon Metrology
Resolução (tamanho efetivo do pixel)	5 μm - 90 μm
Fonte de Raios X	
Filamento	Tungstênio
Alvo	Reflexivo de Tungstênio
Diferença de Potencial Máxima	225 kV
Corrente Máxima	2.000 μA
Potência Máxima	225 W
Plataforma	
Capacidade de Massa Máxima	50 kg
Tamanho Máximo da Amostra	20 cm de diâmetro e 25 cm de altura
Sistema de Detecção	
Modelo	XRD 4343CT
Fabricante	Varex Imaging
Matriz de Detectores	2.880 x 2.880 pixels
Tamanho do Detector	150 μm
Softwares	
Software de Aquisição de Imagem	Inspect-X (XT 6.10)
Software de Reconstrução	CT Pro 3D (XT 6.10)
Software de Processamento	VGSTUDIO MAX (3.4.4)

Dados de Aquisição

Técnica	Microtomografia Computadorizada de Raios X
Quantidade de Amostras	2
Nome das Amostras	MPSC 5369 p, MPSC 5369 cp
Quantidade de Escaneamentos	4
Período de Aquisição	01/08/2024 a 02/08/2024
Período de Reconstrução	02/08/2024
Período de Processamento	02/08/2024
Resolução (tamanho efetivo do pixel)	60 µm
Magnificação Geométrica	6,00 vezes
Diferença de Potencial	130kV 125 kV
Corrente / Potência	95 µA / 12,35 W 90 µA / 12,25 W
Filtro Físico	Alumínio de 2,0 mm Alumínio de 1,0 mm
Passo Angular	0,08°
Frames por Projeção	1
Tempo de Integração por Projeção	500 ms
Quantidade de Projeções	4366
Quantidade de Slices (Imagens 2D)	200
Tamanho do Slice (Imagem 2D)	1000 x 1200 (P) 800 x 900 (CP)
Tempo de Preparação e Aquisição	90 minutos/amostra
Tempo de Reconstrução	60 minutos/amostra
Tempo de Processamento	X