

Papéis Avulsos de Zoologia

Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo

Volume 55(23):323-333, 2015

www.mz.usp.br/publicacoes

www.revistas.usp.br/paz

www.scielo.br/paz

ISSN impresso: 0031-1049

ISSN on-line: 1807-0205

NUEVOS APORTES AL CONOCIMIENTO DE LA HERPETOFAUNA DE LA FORMACIÓN CERRO AZUL (MIOCENO SUPERIOR), PROVINCIA DE LA PAMPA, ARGENTINA

AGUSTÍN SCANFERLA¹

FEDERICO L. AGNOLÍN^{2,3}

ABSTRACT

New fossil specimens of amphibians and reptiles found in several localities of the Cerro Azul Formation (Upper Miocene) from La Pampa province are described. The new records include a fragmentary skull remain assigned to the frog genus Ceratophrys, carapace fragments of the tortoise genus Chelonoidis, vertebrae referred to the lizard Tupinambis, and a trunk vertebra of a colubroid snake compared with the living colubroid genus Philodryas. Previous Tertiary records of genera of amphibians and reptiles, as well as the studied assemblage from the Upper Miocene of La Pampa, indicate that almost the modern genera that conform the Neotropical herpetofauna were well in progress by the Miocene, a similar pattern observed in other parts of the world.

KEY-WORDS: Cerro Azul Formation; Miocene; Herpetofauna; Neotropical region.

INTRODUCCIÓN

En la parte central de la Argentina existen importantes afloramientos de unidades sedimentarias que representan el comienzo de un extenso ciclo de depositación que se inició en el Mioceno Superior y que continúa hasta la actualidad (Zárate, 2005; Folguera & Zárate, 2009). Dentro de las unidades expuestas en esta región, la Formación Cerro Azul (Mioceno Superior) aflorante en la provincia de La Pampa ha aportado una importante cantidad de restos de vertebrados (*e.g.*, Montalvo & Casadío, 1988; Goin *et al.*, 2000; Verzi & Montalvo, 2008; Cenizo *et al.*, 2012), constituyéndose una de las faunas de verte-

brados mejor conocidas del Mioceno Superior de Argentina. Con respecto a la herpetofauna en particular, han sido hallados restos de reptiles Squamata, entre los que se encuentran restos de cráneo y postcráneo de lagartos de la familia Teiidae y restos vertebrales de serpientes (Albino *et al.*, 2006, 2013; Albino & Montalvo, 2006).

En esta contribución se dan a conocer nuevos registros de anfibios y reptiles procedentes de tres localidades fosilíferas de la Formación Cerro Azul, los cuales pese a su naturaleza fragmentaria constituyen novedosos aportes al conocimiento de la fauna de reptiles y anfibios que vivieron en la región pampeana durante el Neógeno temprano.

¹ CONICET. Instituto de Bio y Geociencias del NOA (IBIGEO), 9 de Julio N° 14 (A4405BBB), Rosario de Lerma, Salta, Argentina.

E-mail: agustin_scanferla@yahoo.com.ar

² Laboratorio de Anatomía Comparada y Evolución de los Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Av. Ángel Gallardo 470 (C1405BDB), Buenos Aires, Argentina.

³ Fundación de Historia Natural "Félix de Azara". Departamento de Ciencias Naturales y Antropología. CEBBAD – Universidad Maimónides. Hidalgo 775 (C1405BDB), Buenos Aires, República Argentina. E-mail: fedeagnolin@yahoo.com.ar

MATERIALES Y MÉTODOS

Posición geográfica y estratigráfica

Los ejemplares dados a conocer en la presente contribución fueron recuperados en sedimentos asignados a la Formación Cerro Azul (Visconti *et al.*, 2010) aflorantes en las localidades de Salinas Grandes de Hidalgo, Bajo Giuliani y Quehué (centro-este de la provincia de La Pampa; Fig. 1). Esta unidad sedimentaria se compone principalmente de depósitos eólicos con intercalación de paleosuelos que alternan limolitas arcillo-arenosas y areniscas limosas (Folguera & Zárate, 2009; Goin *et al.*, 2000; Visconti *et al.*, 2010). La depositación de esta unidad litoestratigráfica ocurrió en un ambiente abierto de sabana, existiendo depósitos lacustres en la base de la misma que sugieren una tendencia a la aridización del sistema (Folguera & Zárate, 2009; Visconti *et al.*, 2010).

La edad de la Formación Cerro Azul ha sido establecida sobre la base de estudios bioestratigráficos y atributos tafonómicos de la fauna exhumada, sugiriendo que la depositación de la misma ocurrió durante el Piso/Edad Huayqueriense (Mioceno Superior), acotando una edad aproximada entre 10 y 5,8 millones de años (Cione *et al.*, 2000; Verzi & Montalvo, 2008). Esta edad se corresponde con las edades absolutas obtenidas mediante métodos radiométricos en base a material volcánico de la Formación Rio Negro, unidad equivalente a la Formación Cerro Azul (*ver* Folguera & Zárate, 2009; Vizconti *et al.*, 2010).

Determinación taxonómica

Usualmente, los materiales fósiles recuperados de anfibios y reptiles suelen ser fragmentarios, por lo que su determinación taxonómica resulta dificultosa, especialmente en aquellos casos en que los especímenes disponibles no poseen caracteres conspicuos. La determinación taxonómica de los especímenes estudiados en este trabajo se basa en la comparación con especímenes osteológicos actuales, explicitando la presencia de caracteres discretos conspicuos o una combinación de estos. Es importante destacar que esta determinación se efectúa con una resolución taxonómica a nivel genérico dada la naturaleza fragmentaria de los restos estudiados.

Abreviaturas: **GHUNL Pam**, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de La

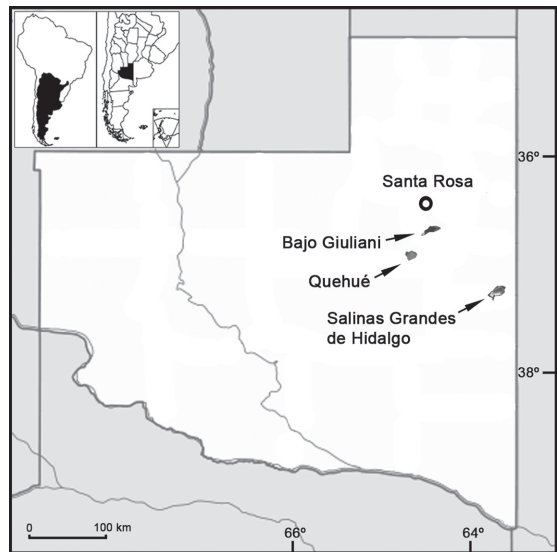


FIGURA 1: Localización geográfica de las localidades donde fueron hallados los especímenes estudiados, este de la provincia de La Pampa, Argentina.

Pampa, Santa Rosa, La Pampa, Argentina; **MACN**, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina; **MLP**, Museo de La Plata, Buenos Aires, Argentina.

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

Anura Fischer von Waldheim, 1813

Neobatrachia Reig, 1958

Ceratophryidae Tschudi, 1838

Ceratophrys Wied, 1824

***Ceratophrys* sp.**

Material referido: GHUNL Pam 8633, maxilar derecho incompleto (Fig. 2A) hallado en la localidad de Quehué.

Comentarios: El material GHUNL Pam 8633 es referido a los Ceratophryinae por presentar dientes agudos y no pedicelados, superficie externa con una marcada ornamentación exostótica, y por la ausencia de una repisa palatina en el maxilar (Lynch, 1971; Fabrezi, 2001, 2006). La ornamentación exostótica se encuentra presente en los tres géneros actuales que conforman la subfamilia Ceratophryinae (*Ceratophrys*, *Chacophrys* y *Lepidobatrachus*; Apéndice 1) aunque existen diferencias importantes en la configuración y desarrollo de la misma en el hueso maxilar. El espécimen GHUNL Pam 8633 se diferencia claramente de *Chacophrys* (Fig. 2D) debido a que este género presenta una ornamentación en el maxilar

poco desarrollada y de aspecto reticular. En el caso de *Lepidobatrachus*, este género exhibe una fuerte ornamentación reticulada (Fig. 2B), diferenciándose claramente de la ornamentación tuberculada presente en especies fósiles y vivientes de *Ceratophrys* (Fernícola, 2001; Agnolín, 2005; Stoessel *et al.*, 2008; Fig. 2C) y en el espécimen fósil aquí estudiado. Adicionalmente, *Lepidobatrachus* posee una conspicua expansión de la *pars facialis* del maxilar en la región anterior de

la fenestra subtemporal, la cual se encuentra ausente en *Chacophrys*, *Ceratophrys* y en el ejemplar fósil de La Pampa. De esta manera, el espécimen GHUNL Pam 8633 es referido al género *Ceratophrys*, aunque la similitud morfológica entre las especies actuales y fósiles del género (*ver* Perí, 1993; Fernícola, 2001; Nicoli, 2014), sumado a la naturaleza fragmentaria del espécimen disponible imposibilitan una determinación a nivel específico.

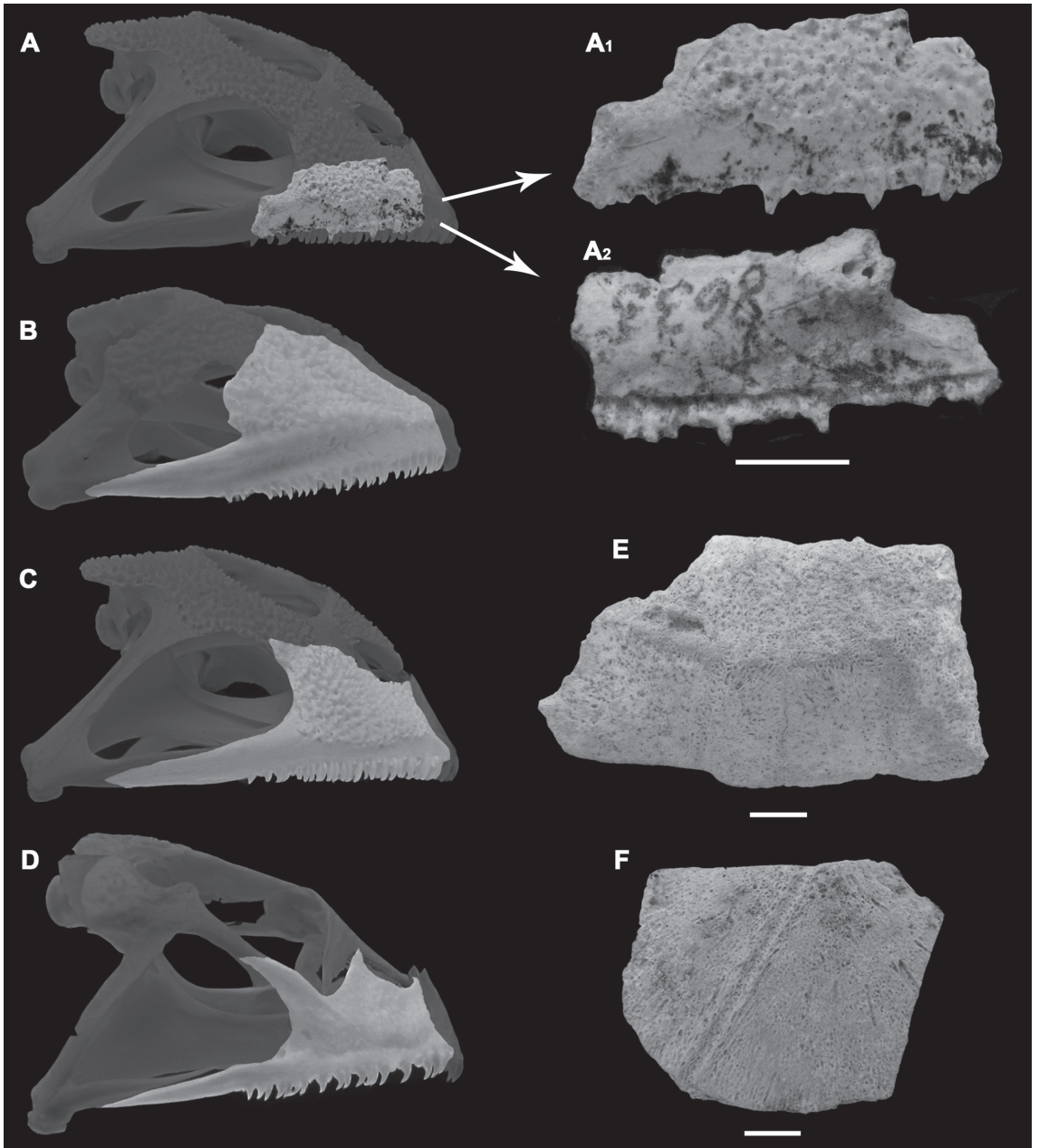


FIGURA 2: A) Maxilar derecho incompleto asignado a *Ceratophrys* sp. (GHUNL Pam 8633) en vista lateral (A₁) y medial (A₂); B-D) Vista lateral del maxilar derecho de *Lepidobatrachus llanensis* (B); *Ceratophrys ornata* (C); *Chacophrys pierottii* (D); Placas periféricas derechas (GHUNL Pam 6129; E) y fragmento de xifiplastrón (GHUNL Pam 2943; F) referidos a Testudinidae. Escalas equivalentes a 5 mm.

Reptilia Laurenti, 1768
Chelonii Brongniart, 1800
Cryptodira Cope, 1868
Testudinidae Gray, 1825
Chelonoidis Fitzinger, 1835
Chelonoidis sp.

Material referido: GHUNL Pam 6562, placa pleural incompleta hallada en la localidad de Quehué; GHUNL Pam 2400, placa pleural posterior, placa periférica posterior y placa periférica halladas en la localidad de Bajo Giuliani; GHUNL Pam 6129 tres últimas placas periféricas derechas, dos placas indeterminadas (Fig. 2E) hallada en la localidad de Salinas Grandes de Hidalgo; GHUNL Pam 2943 fragmento de xifiplastrón derecho? (Fig. 2F), hallado en la localidad de Quehué; GHUNL Pam 6177 fragmento de epiplastrón derecho? hallado en la localidad de Salinas Grandes de Hidalgo.

Comentarios: Los materiales aquí registrados pueden ser referidos a Testudinidae por presentar una firme articulación entre las placas pleuroperiféricas (lábil en los pleurodiros de la familia Chelidae [Lapparent de Broin & De La Fuente, 2001]), y la textura de sus placas que es lisa y densa, estando compuesta de pequeñas depresiones y estrechos surcos, patrón que se contrapone a los surcos dicotomizantes que existen en las tortugas acuáticas (Lapparent de Broin, 2003). El único género sudamericano de Testudinidae es *Chelonoidis* Fitzinger, 1835 y de este modo, los materiales aquí descriptos posiblemente puedan ser referidos a dicho taxón, dado la total congruencia en su morfología con placas comparables de especies vivientes pertenecientes a dicho género (e.g., *C. carbonaria*, *C. chilensis*). Más aún, la presencia de placas periféricas de margen sub serrado en GHUNL Pam 6129, acerca a este material a la especie viviente *C. chilensis* (De La Fuente, 1997), actualmente presente en la zona de estudio (véase Richard & De La Fuente, 1992; Richard, 1999).

Squamata Oppel (1811)
Autarchoglossa Wagler (1830)
Lacertiformes Estes et al. (1988)
Teiidae Gray, 1827
Tupinambis Daudin, 1810
Tupinambis sp.

Material referido: GHUNL Pam 6493, tres vértebras dorsales (Fig. 3A-J) halladas en la localidad de Salinas Grandes de Hidalgo.

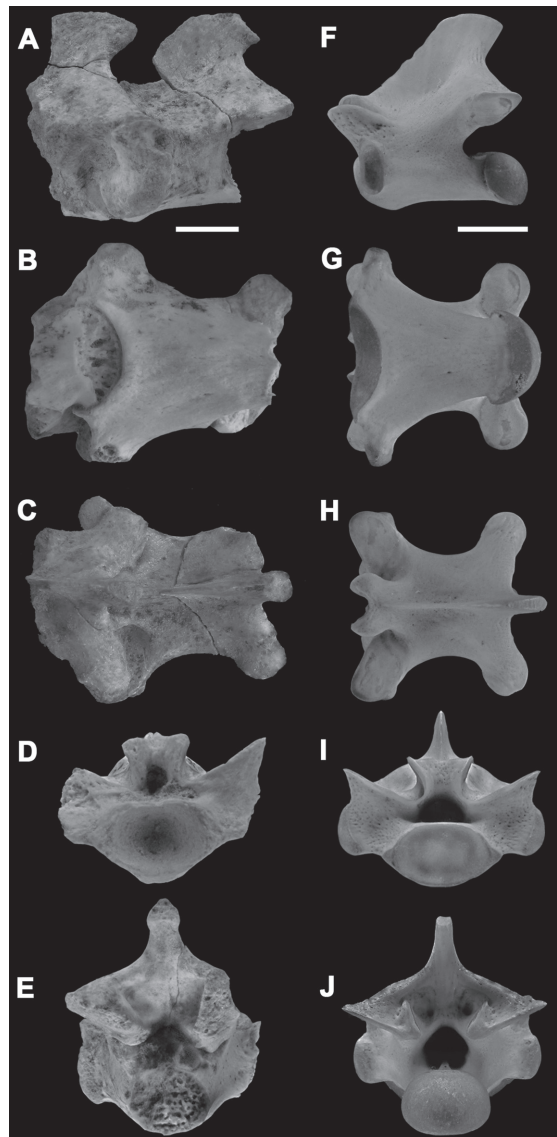


FIGURA 3: Vértebras atribuidas al género *Tupinambis* (GHUNL Pam 6493) y vértebra presacra de *Tupinambis merianae* en vista lateral (A, F), ventral (B, G), dorsal (C, H), anterior (D, I) y posterior (E, J). Escalas equivalentes a 5 mm.

Comentarios: El material consiste en tres vértebras dorsales, probablemente correspondientes a la región dorsal media.

El material aquí estudiado posee un buen estado de preservación, aunque ninguna de las vértebras se encuentra completa en su totalidad. Sin embargo, es posible observar una serie de rasgos típicamente pertenecientes a Squamata, como ser un cuerpo vertebral procélico y la condición monoccípita de la articulación costal (Hoffstetter & Gasc, 1968). En vista ventral, el centro vertebral posee forma triangular, observándose dos pequeños forámenes subcentrales a

ambos lados del eje longitudinal (Fig. 3B). Un carácter que merece ser destacado, es la presencia del complejo zigosfeno-ziganthro en el arco neural, el cual exhibe características idénticas al presente en *Tupinambis* (Fig. 3D-E). Al igual que *Tupinambis*, el arco neural exhibe en su porción dorsal una espina neural bien desarrollada, con una expansión laminar que alcanzaba el zigosfeno. Así, la configuración del centro vertebral, como la presencia de zigosfeno-ziganthro, permiten determinar el material como perteneciente a la familia Teiidae, y conjuntamente con la morfología del arco neural y espina neural permiten referir el ejemplar al género *Tupinambis*. Este nuevo material coincide en tamaño y proporciones con los especímenes descritos por Albino *et al.* (2006, 2013) para la Formación Cerro Azul pero en la localidad de Caleufú, determinadas por estos autores como *Tupinambis* sp. Lamentablemente, la naturaleza fragmentaria del material aquí registrado impide una identificación a nivel específico.

Serpentes Linnaeus, 1786
Macrostomata Müller, 1831
Colubroides Zaher *et al.*, 2009
Dipsadidae Bonaparte, 1838
Philodryas Wagler, 1830
 cf. *Philodryas*

Material referido: GHUNL Pam 494, vértebra troncal media (Fig. 4) hallada en la localidad de Salinas Grandes de Hidalgo.

Comentarios: El espécimen se encuentra conformado por una vértebra troncal media que presenta los

principales rasgos anatómicos preservados, careciendo sólo de la región más dorsal de la espina neural y del proceso prezigapofisiario izquierdo.

Esta vértebra posee una combinación de caracteres presentes en los Colubroides (*sensu* Zaher *et al.*, 2009), como ser el centro vertebral elongado anteroposteriormente, cóndilo netamente circular, proceso prezigapofisiario bien definido y zigapófisis subhorizontales (Rage, 1984; Holman, 2000; Lee & Scanlon, 2002).

Aunque la espina neural se encuentra incompleta, es posible inferir que la misma exhibió un importante desarrollo anteroposterior, comenzando por detrás del zigosfeno y finalizando justo en el borde posterior del arco neural (Fig. 4A). El proceso prezigapofisiario izquierdo se ha preservado satisfactoriamente, estando orientado en dirección anterolateral. Este proceso posee una forma netamente cónica y su ápice presenta un extremo agudo. El centro vertebral presenta una marcada carena hemal que se extiende a lo largo de todo el centro hasta llegar a la constricción precondilar. Debido al conspicuo desarrollo de los margos laterales, existen dos fosas orientadas anteroposteriormente, limitadas medialmente por la carena hemal (Fig. 4D). Esta combinación de rasgos de la vértebra hallada en Salinas Grandes de Hidalgo resulta idéntica a la presente en el género actual *Philodryas* (Fig. 4). Las vértebras troncales medias de este colúbrido de la familia Dipsadidae (*sensu* Zaher *et al.*, 2009) pueden caracterizarse por una espina neural elongada anteroposteriormente, proceso prezigapofisiario de forma cónica con extremo agudo y dirigido lateroposteriormente, y los margos laterales bien mar-

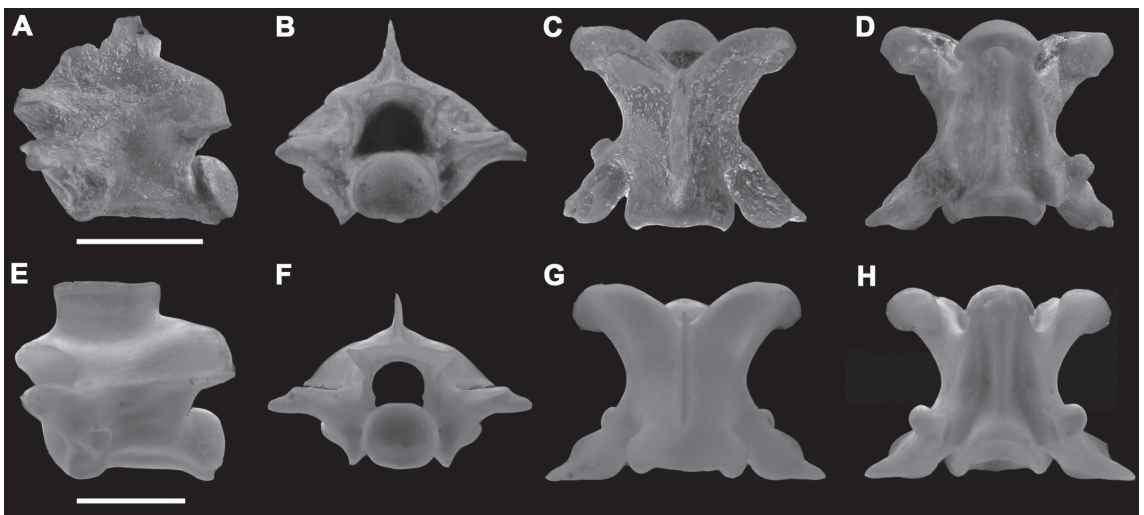


FIGURA 4: Vértebra troncal media (GHUNL Pam 6494) determinada como cf. *Philodryas* (A-D) y vértebra troncal de *Philodryas trilineatus* (E-H) en vistas lateral (A, E), anterior (B, F), dorsal (C, G) y ventral (D, H). Escalas equivalentes a 5 mm.

cados definiendo un ancho centro vertebral en vista ventral (Fig. 4E-H). De los materiales utilizados para comparación pertenecientes al género *Philodryas* (ver apéndice), el material de Salinas Grandes de Hidalgo resulta notablemente similar a las vértebras troncales medias de la especie *P. trilineatus* (Fig. 4E-H). Sin embargo, la falta de estudios sobre la morfología vertebral presente en las especies de este género y en general en los representantes de la familia Dipsadidae no permiten mayores precisiones taxonómicas.

DISCUSIÓN

Según los hallazgos efectuados con anterioridad, la herpetofauna de la Formación Cerro Azul estaba compuesta exclusivamente por reptiles, incluyendo restos de tortugas indeterminadas para la localidad de Salinas Grandes de Hidalgo (Broin & De La Fuente, 1993), restos de lagartos de la familia Teiidae asignados a un Cnemidophorinae indeterminado y al género *Tupinambis* hallados en numerosas localidades (Caleufú, Estancia Re, Telén, Loventué, Bajo Giuliani, Cerro La Bota y Quehué [Albino *et al.*, 2006, 2013]), y vértebras de serpientes atribuidas a las familias Boidae, Viperidae y “Colubridae” s.l. provenientes de las localidades de Caleufú, Cerro Patagua y Cerro La Bota (Albino & Montalvo, 2006; Albino *et al.*, 2013). De esta manera, el registro del escuerzo *Ceratophrys* en la localidad de Salinas Grandes de Hidalgo constituye la primer mención de un anfibio Anura para la Formación Cerro Azul. Los registros fósiles del género *Ceratophrys* han sido analizados por Nicoli (2014), indicando que los restos más antiguos asignables con seguridad al género provienen de unidades sedimentarias atribuidas al Plioceno. Por lo tanto, este nuevo registro amplía el biocrón de este género de escuerzo, indicando la presencia del género *Ceratophrys* para el Mioceno Superior. Vale la pena remarcar que Tomassini *et al.* (2011) dan a conocer el primer registro fósil para el género *Lepidobatrachus* a través de un cráneo incompleto exhumado en sedimentos de la Formación Monte Hermoso (Plioceno Inferior, provincia de Buenos Aires). La presencia de *Ceratophrys* y *Lepidobatrachus* en el Mioceno Superior-Plioceno Inferior sugiere que la diferenciación de estos géneros de la familia Ceratophryidae pudo haber ocurrido al menos durante fines del Mioceno.

Los materiales referidos al género *Chelonoidis* dados a conocer en la presente contribución constituyen los primeros registros de tortugas terrestres para la Formación Cerro Azul. El género *Chelonoidis* posee su registro más antiguo para el Mioceno Temprano-

Medio de la provincia de Chubut, con la especie extinta *C. gringorum* (Broin & De La Fuente, 1993; De La Fuente & Vucetich, 1998). A su vez, los materiales aquí reportados referidos al lagarto *Tupinambis* y el espécimen de serpiente determinado como un Colubroidea comparable al género actual *Philodryas* (Familia Dipsadidae *sensu* Zaher *et al.* [2009]) representan la primer mención de reptiles escamados para la localidad de Salinas Grandes de Hidalgo. El género *Tupinambis* posee su registro más antiguo en el Mioceno Inferior de Patagonia (Brizuela & Albino, 2004), existiendo registros del género para el Mioceno Medio-Superior en otras regiones de América del Sur (Estes, 1961; Sullivan & Estes, 1997; Brizuela & Albino, 2004, 2008). Hasta el momento, los registros más antiguos de géneros actuales de colubroideos de la familia Dipsadidae en América del Sur se restringen al Pleistoceno (Porta, 1965; Scanferla, 2006; Scanferla *et al.* 2005, 2009). De confirmarse la asignación del resto de serpiente aquí reportado al género *Philodryas*, lo cual dependerá del hallazgo de material adicional, representaría el registro más antiguo de un género perteneciente a esta diversa familia de colubroideos del Nuevo Mundo.

La presencia de géneros actuales durante el Paleógeno y Neógeno Temprano en América del Sur y el origen de la herpetofauna Neotropical

El registro fósil a nivel mundial indica que la mayor parte de los géneros de la herpetofauna actual aparecieron durante el transcurso de los períodos Oligoceno y principalmente el Mioceno (Tihen, 1964; Estes, 1983; Rage, 1984, 1987; Sanchiz, 1998; Brochu, 1999; Milner, 2000; Roček & Rage, 2000; Ivanov *et al.*, 2000; Holman, 2000, 2003; Rage & Roček, 2003; Rage & Augé, 2003; Augé, 2005). Este escenario se ha fundamentado principalmente a través del estudio de las herpetofaunas fósiles de Europa y América del Norte, las cuales son mejor conocidas gracias a la importante cantidad de especímenes colectados. Con respecto a América del Sur, históricamente los estudios paleontológicos en el Cenozoico se enfocaron principalmente sobre los mamíferos, aunque en años recientes se ha incrementado de manera notable el número de especímenes fósiles de anfibios y reptiles exhumados en formaciones sedimentarias del Cenozoico (*e.g.*, De la Fuente, 1992; Albino 1996a, b, 2008; Albino *et al.*, 2006; Báez, 2000; Brizuela & Albino, 2004; De la Fuente & Bona, 2002; Head *et al.*, 2006; Bona, 2006, 2007; Muzzopappa & Báez, 2009; Hsiou & Albino, 2009, 2010; Hsiou *et al.*, 2009;

Gómez *et al.*, 2011). Cabe destacar que en la región Neotropical se concentra aproximadamente el 50% de los anfibios y el 32% de los reptiles a nivel mundial (Frost, 2014; Uetz, 2014), por lo que los estudios paleoherpetológicos en América del Sur resultan sumamente relevantes para comprender la génesis de la herpetofauna de esta diversa ecoregión.

Hasta el momento, en diversos yacimientos fosilíferos del Cenozoico de América del Sur se ha documentado la temprana presencia de taxones de anfibios y reptiles que actualmente forman parte de la herpetofauna Neotropical. Dado que la escasa cantidad de estudios anatómicos y filogenéticos de formas actuales atentan contra la resolución taxonómica a nivel específico de los anfibios y reptiles (*ver* Bell *et al.*, 2010; Bever, 2005; Scanferla *et al.*, 2005), a continuación se detallarán los registros fósiles identificados al menos a nivel genérico con el fin de poder analizar la naturaleza de dicho registro.

Los anfibios resultan ser el componente de la paleoherpetofauna sudamericana que menos registros de géneros actuales posee hasta el momento, habiéndose hallado sólo escasos géneros de anuros. Además de los registros de *Ceratophrys* previamente discutidos, existen otros géneros de neobatracios que tienen su aparición durante el Cenozoico. Uno de ellos es *Calyptocephalella*, género representado por la especie *C. gayi* distribuida en la región central-sur de Chile (Ceí, 1962), y que se encuentra representado con seguridad a través de especies fósiles desde el Eoceno Medio de Patagonia (Gómez *et al.*, 2011; Agnolin, *obs. pers.*). Con respecto a los Bufonidae, el género *Rhinella* se registra para el Mioceno Medio de La Venta (Colombia) (Tihen, 1962; Estes & Wassersug, 1963) y el Oligoceno de Bolivia (Báez & Nicoli, 2004). Schaeffer (1949) menciona la presencia del género *Eupsophus* para el Oligoceno de Patagonia, aunque una revisión reciente del material invalida dicha asignación (Nicoli, 2012).

Con respecto a las tortugas continentales, los registros de materiales fósiles pertenecientes a géneros aún vivientes incluyen a los géneros de la familia Chelidae *Acanthochelys*, *Phrynops* s.l., *Hydromedusa*, *Chelus*, y especímenes del género *Chelonoidis* perteneciente a la familia Testudinidae. Con respecto a la primer familia, el género *Hydromedusa* posee la mayor antigüedad dentro de los Chelonii sudamericanos. En efecto, han sido registrados materiales referibles a *Hydromedusa* para el Paleoceno Inferior de la provincia de Chubut (De La Fuente & Bona, 2002) y ejemplares pertenecientes a la especie extinta *Hydromedusa casamayorensis*, del Eoceno Inferior de varias localidades de la provincia de Chubut (Broin & De La Fuente, 1993; De La Fuente & Bona, 2002; Bona, 2006).

Con respecto al género *Chelus*, este taxón posee su primer registro en el Mioceno Temprano de Colombia con la especie extinta *C. colombianus* (Cadena *et al.*, 2008) y registros para el Mioceno Medio-Superior de Venezuela, Colombia y Brasil (Sanchez-Villagra *et al.*, 1995; Cadena *et al.*, 2008). Los géneros *Acanthochelys* y *Phrynops* s.l. poseen sus registros más antiguos durante el Mioceno Superior en la Formación Andaluza de la provincia de Catamarca y Formación Ituzaingó de la provincia de Entre Ríos (Broin & De La Fuente, 1993). Más aún, el género *Acanthochelys* cuenta con una especie extinta para el Mio-Plioceno de la provincia de Córdoba (De La Fuente, 1992).

Contrariamente a la enorme diversidad de Squamata existentes en la actualidad, se han documentado pocos géneros actuales de este gran clado de reptiles. Además de los registros del género *Tupinambis* previamente mencionados, Albino (2008) da a conocer los más antiguos representantes de los géneros *Liolaemus* y *Pristidactylus* (Iguania) provenientes del Mioceno Inferior de Patagonia. Dentro de las serpientes, el género *Eunectes* se ha documentado en numerosas localidades del centro-norte del continente sudamericano y posiblemente la mesopotamia argentina, sugiriendo que este género tuvo su aparición en el Mioceno (Hoffstetter & Rage, 1977; Hsiou & Albino, 2009, 2010). Es de destacar que el género *Boa*, ampliamente distribuido en la actualidad en el Neotropico, posee su registro más antiguo en el Mioceno de Florida, Estados Unidos (Albino, 2011). Por último, Rage (2001) cita la presencia del género *Corallus* (Boidae) en el Paleoceno de Itaboraí (Brasil) basado en varias vértebras aisladas. Recientemente se han revisado dichos especímenes, los cuales exhiben ciertos caracteres (forma y tamaño de la espina neural, configuración del borde posterior del arco neural) notablemente diferentes a los observados en representantes actuales del género, lo cual invitan a considerar dicha determinación dudosa (Scanferla, *obs. pers.*).

Con respecto a los Crocodylia, el registro más antiguo para el género viviente *Caiman* lo constituye la especie extinta *C. tremembensis*, conocida por restos procedentes del Oligoceno (Formación Tremembé) de la localidad Padre Eterno, Brasil (Chiappe, 1988). Adicionalmente, numerosos hallazgos indican la existencia de los géneros actuales *Melanosuchus* y *Caiman* para el Mioceno Medio-Superior de diversas localidades de Venezuela, Brasil y Argentina (Langston, 1965; Langston & Gasparini, 1997; Gasparini, 1996; Brochu, 1999; Piña & Argañaraz, 2000), registrándose incluso especímenes que han sido referidos a las especies vivientes *C. yacare* y *C. latirostris* exhumados en el Mioceno de Argentina (Gasparini, 1981, 1996).

Aunque nuestro conocimiento acerca de los anfibios y reptiles cenozoicos en América del Sur aún resulta sumamente fragmentario, el registro fósil existente y detallado anteriormente invita a mencionar algunas consideraciones. En rasgos generales, existe un patrón similar al observado en otras regiones del mundo donde se ha constatado que la aparición de la mayor parte de los géneros que conforman la herpetofauna actual ocurrió durante el Oligoceno y principalmente en el Mioceno (Tihen, 1964; Estes, 1983; Rage, 1984, 1987; Sanchiz, 1998; Brochu, 1999; Milner, 2000; Roček & Rage, 2000; Ivanov *et al.*, 2000; Holman, 2000, 2003; Rage & Roček, 2003; Rage & Augé, 2003; Augé, 2005). Sin embargo, vale la pena remarcar que ciertos géneros hacen su aparición durante el Terciario en tiempos previos al Oligoceno-Mioceno, existiendo incluso algunos taxones que son registrados desde el Paleoceno (*e.g.*, *Hydromedusa*). Es de esperar que futuras prospecciones en terrenos terciarios y un mejor conocimiento anatómico, filogenético y taxonómico pongan a prueba la presente hipótesis acerca de la génesis de la herpetofauna Neotropical.

RESUMEN

Se describen nuevos materiales fósiles de anfibios y reptiles hallados en sedimentos referidos a la Formación Cerro Azul (Mioceno Superior), procedentes de numerosas localidades de la provincia de La Pampa, Argentina. Los nuevos registros se basan en un resto craneano de anuro asignado al género Ceratophrys, restos de caparazón de tortugas terrestres del género Chelonoidis, vértebras asignables al lagarto de la familia Teiidae Tupinambis, y una vértebra troncal de serpiente comparable al género de colubroides actuales Philodryas. Tanto los registros terciarios previos de géneros actuales de anfibios y reptiles en América del Sur, como así también la asociación recuperada en el Mioceno Superior de La Pampa sugieren que la mayoría de los géneros que componen la herpetofauna Neotropical estaban presentes en el Mioceno, patrón similar al observado en otras regiones del mundo.

PALABRAS-CLAVE: Formación Cerro Azul; Mioceno; Herpetofauna; región Neotropical.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer a Claudia Montalvo por permitirnos el estudio de materiales inéditos por ella hallados en la provincia de La Pampa. A Marcelo Isasi

por la ayuda brindada en tareas de campo. A Fernando Novas por la financiación durante el desarrollo del presente trabajo. A Jorge Williams (MLP) y Julián Faivovich (MACN) por permitirnos acceder a las colecciones bajo su cuidado.

REFERENCIAS

- AGNOLÍN, F.L. 2005. Una nueva especie del género *Ceratophrys* (Anura; Ceratophryidae) del Pleistoceno Inferior-Medio de la provincia de Buenos Aires. *Studia Geologica Salmanticensis*, 41: 45-55.
- ALBINO, A.M. 1996a. Snakes from the Miocene of Patagonia (Argentina) Part I: the Booidea. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 199: 417-434.
- ALBINO, A.M. 1996b. Snakes from the Miocene of Patagonia (Argentina) Part II: the Colubroidea. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 200: 353-360.
- ALBINO, A.M. 2008. Lagartos iguanios del Collhuehuapense (Mioceno Temprano) de Gaiman (provincia del Chubut, Argentina). *Ameghiniana*, 45: 775-782.
- ALBINO, A.M. 2011. Morfología vertebral de *Boa constrictor* (Serpentes: Boidae) y la validez del género mioceno *Pseudoepicrates* Auffenberg, 1923. *Ameghiniana*, 48: 53-62.
- 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. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26: 581-587.
- 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. *Journal of Herpetology*, 40: 206-213.
- ALBINO, A.M.; MONTALVO, C.I. & BRIZUELA, S. 2013. New records of squamates from the Upper Miocene of South America. *Journal of Herpetology*, 47(4): 590-598.
- AUGÉ, M. 2005. Évolution des lézards du Paléogène en Europe. *Memoires du Museum National d'Histoire Naturelle*, 132: 1-369.
- BÁEZ, A.M. 2000. Tertiary anurans from South America. *In: Heatwole, H. & Carroll, R. (Eds.). Amphibian biology*. Chipping Norton, Surrey Beatty & Sons. p. 1388-1401.
- BÁEZ, A.M. & NICOLI, L. 2004. Bufonid toads from the Late Oligocene beds of Salla Bolivia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24: 73-79.
- BELL, C.J.; GAUTHIER, J.A. & BEVER, G.B. 2010. Covert biases, circularity, and apomorphies: a critical look at the North American Quaternary herpetofaunal stability hypothesis. *Quaternary International*, 217: 30-36.
- BEVER, G.S. 2005. Variation in the ilium of North American *Bufo* (Lissamphibia; Anura) and its implications for species-level identification of fragmentary anuran fossils. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25: 548-560.
- BONA, P. 2006. Paleocene (Danian) chelid turtles from Patagonia, Argentina: taxonomic and biogeographic implications. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 241: 303-323.
- BONA, P. 2007. Una nueva especie de *Eocaiman* Simpson (Crocodylia, Alligatoridae) del Paleoceno Inferior de Patagonia. *Ameghiniana*, 44: 435-445.
- BRIZUELA, S. & ALBINO, A.M. 2004. The earliest *Tupinambis* teiid from South America and its palaeoenvironmental significance. *Journal of Herpetology*, 38: 113-119.
- BRIZUELA, S. & ALBINO, A.M. 2008. Re-evaluation of type material of "*Diasemosaurus occidentalis*" Ameghino and "*Dibolosodon*

- typicus*" Ameghino (Squamata: Teiidae) from the Miocene of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28: 253-257.
- BROCHU, C.A. 1999. Phylogenetics, taxonomy, and historical biogeography of Alligatoroidea. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19: 9-100.
- BROIN, F. & DE LA FUENTE, M.S. 1993. Les tortues d'Argentine: synthèse. *Annales de Paléontologie*, 79: 169-232.
- CADENA, E.; JARAMILLO, C. & PÁRAMO, M. 2008. New material of *Chelus colombianus* (Testudines; Pleurodira) from the Lower Miocene of Colombia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28: 1206-1212.
- CEI, J.M. 1962. *Batrachios de Chile*. Santiago de Chile, Ediciones de la Universidad de Chile.
- CENIZO, M.M.; TAMBUSI, C.P. & MONTALVO, C.I. 2012. Upper Miocene continental birds from Cerro Azul Formation in the Pampean region (South-Central Argentina). *Alcheringa*, 36: 47-68.
- CHIAPPE, L. 1988. Un nuevo *Caiman* (Crocodylia, Alligatoridae) de la Formación Tremembé (Oligoceno), Estado de São Paulo, y su significado paleoclimático. *Paula-Coutiana*, 3: 49-66.
- CIONE, A.; AZPÉLICUETA, M.M.; BOND, M.; CARLINI, A.; CASCIOTTA, J.; COZZUOL, M.; DE LA FUENTE, M.S.; GASPARINI, Z.; GOIN, F.; NORIEGA, J.; SCILLATO-YANÉ, G.; SOIBELSON, L.; TONNI, E.P.; VERZI, D. & VUCETICH, M.G. 2000. The Miocene vertebrates from Paraná, eastern Argentina. In: Aceñolaza, F. & Herbst, R. (Eds.). *El Neógeno de Argentina*. Tucumán, Instituto de Correlación Geológica, p. 121-237. (Serie n. 14).
- DE LA FUENTE, M.S. 1992. Las tortugas Chelidae del Terciario superior y Cuaternario del territorio argentino. *Ameghiniana*, 29: 211-299.
- DE LA FUENTE, M.S. 1997. Las tortugas pleistocenas del extremo meridional de la provincia de Santa Fe, Argentina. *Studia Geologica Salmanticensia*, 33: 67-90.
- DE LA FUENTE, M.S. & BONA, P. 2002. Una nueva especie del género *Hydromedusa* Wagler (Pleurodira, Chelidae) del Paleógeno de Patagonia. *Ameghiniana*, 39: 77-83.
- DE LA FUENTE, M.S. & VUCETICH, M.G. 1998. Nuevos materiales de tortugas cryptodiras miocenas del valle del Chubut, Argentina. *Ameghiniana*, 35: 211-215.
- ESTES, R. 1961. Miocene lizards from Colombia, South America. *Breviora*, 143: 1-11.
- ESTES, R. 1983. Sauria terrestria, Amphisbaenia. In: Wellnhofer, P. (Ed.). *Handbuch der Paläoherpétologie*. Stuttgart, G. Fischer Verlag. p. 1-249.
- ESTES, R. & WASSERSUG, R. 1963. A Miocene toad from Colombia. *Breviora*, 193: 1-13.
- FABREZI, M. 2001. Variación morfológica de la dentición en anuros. *Cuadernos de Herpetología*, 15: 17-28.
- FABREZI, M. 2006. Morphological evolution of the Ceratophryinae (Anura, Neobatrachia). *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 44: 153-166.
- FERNÍCOLA, J.C. 2001. Una nueva especie de *Ceratophrys* (Anura, Leptodactylidae) en el Neógeno de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ameghiniana*, 38: 385-391.
- FOLGUERA, A. & ZÁRATE, M. 2009. La sedimentación neógena continental en el sector extrandino de Argentina central. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 64: 692-712.
- FROST, D.R. 2014. *Amphibian Species of the World: an online reference*. Version 5.5. Disponible en <<http://research.amnh.org/vz/herpetology/amphibia>> (Acceso 2 de Mayo de 2014).
- GASPARINI, Z. 1981. Los Crocodylia fósiles de Argentina. *Ameghiniana*, 18: 177-205.
- GASPARINI, Z. 1996. Biogeographic evolution of the South American Crocodylians. *Müncher Geowissenschaftliche Abhandlungen*, 30: 159-184.
- GOIN, F.; MONTALVO, C.I. & VISCONTI, G. 2000. Los marsupiales (Mammalia) del Mioceno Superior de la Formación Cerro Azul (provincia de La Pampa, Argentina). *Estudios Geológicos*, 56: 101-126.
- GÓMEZ, R.O.; BÁEZ, A.M. & MUZZOPAPPA, P. 2011. A new helmeted frog (Anura: Calyptocephalellidae) from an Eocene subtropical lake in northwestern Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31: 50-59.
- HEAD, J.J.; SÁNCHEZ-VILLAGRA, M.R. & AGUILERA, O.A. 2006. Fossil snakes from the Neogene of Venezuela (Falcón state). *Journal of Systematic Palaeontology*, 4: 233-240.
- HOFFSTETTER, R. & GASC, J.-P. 1968. Vertebrae and ribs of modern reptiles. In: Gans, C. & Parsons, T. (Eds.). *Biology of the Reptilia*, New York, Academic Press. v. 1, p. 258-490.
- HOFFSTETTER, R. & RAGE, J.-C. 1977. Le gisement de vertébrés miocènes de La Venta (Colombie) et sa faune de serpents. *Annales de Paléontologie*, 63: 161-190.
- HOLMAN, J.A. 2000. *The fossil snakes of North America*. Indianapolis, Indiana University Press.
- HOLMAN, J.A. 2003. *Fossil frogs and toads of North America*. Indianapolis, Indiana University Press.
- HSIOU, A.S. & ALBINO, A.M. 2009. Presence of the genus *Eunectes* (Serpentes, Boidae) in the Neogene of Southwestern Amazonia, Brazil. *Journal of Herpetology*, 43: 612-619.
- HSIOU, A.S. & ALBINO, A.M. 2010. New snake remains from the Miocene of northern South America. *Herpetological Journal*, 20: 249-259.
- HSIOU, A.S.; ALBINO, A.M. & FERIGOLO, J. 2009. First lizard remains (Teiidae) from the Miocene of Brazil (Solimoes Formation). *Revista Brasileira de Paleontologia*, 12: 225-230.
- IVANOV, M.; RAGE, J.-C.; SZINDLAR, Z. & VENCZEL, M. 2000. Histoire et origine géographique des faunes de serpents en Europe. *Bulletin Société Herpétologique de France*, 96: 15-24.
- LANGSTON, W. 1965. Fossil Crocodylians from Colombia and the Cenozoic history of the Crocodylia in South America. *University of California Publications in Geological Science*, 52: 1-157.
- LANGSTON, W. & GASPARINI, Z. 1997. Crocodylians, *Gryposuchus*, and the South Americans gavials. In: Kay, R.F.; Madden, R.L.; Cifelli, R.L. & Flynn J.J. (Eds.). *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene Fauna of La Venta, Colombia*. Washington DC, Smithsonian Institution. p. 113-154.
- LAPPARENT DE BROIN, F. 2003. Miocene chelonians from southern Namibia. *Memoir of the Geological Survey of Namibia*, 19: 67-102.
- LAPPARENT DE BROIN, F. & DE LA FUENTE, M.S. 2001. Oldest world Chelidae (Chelonii, Pleurodira) from the Cretaceous of Patagonia. *Comptes Rendus Academie des Sciences, Paris*, 333: 463-470.
- LEE, M.S.Y. & SCANLON, J.D. 2002. Snake phylogeny based on osteology, soft anatomy and ecology. *Biological Reviews*, 77: 333-401.
- LYNCH, J.D. 1971. Evolutionary relationships, osteology, and zoogeography of leptodactyloid frogs. *University of Kansas Museum of Natural History, Miscellaneous. Publication*, 53: 1-238.
- MILNER, A.R. 2000. Mesozoic and Tertiary Caudata and Albanerpetontidae. In: Heatwole, H. & Carroll, R.L. (Eds.). *Amphibian Biology*. Chipping Norton, Surrey Beatty and Sons. p. 1412-1444.
- MONTALVO, C.I. & CASADÍO, S. 1988. Presencia del género *Palaeoctodon* (Rodentia, Octodontidae) en el Huayqueriense (Mioceno tardío) de la Provincia de La Pampa. *Ameghiniana*, 25: 111-114.
- MUZZOPAPPA, P. & BÁEZ, A.M. 2009. Systematic status of the mid-Tertiary neobatrachian frog *Calyptocephalella canqueli* from

- Patagonia (Argentina), with comments on the evolution of the genus. *Ameghiniana*, 46: 113-125.
- NICOLI, L. 2012. On the putative presence of *Eupsophus* (Anura: Cycloramphidae) in central Patagonia during the Oligocene. *Herpetologica*, 68: 236-243.
- NICOLI, L. 2014. Reappraisal of a ceratophryid frog from the Oligocene of Patagonia: assignment to *Ceratophrys* and new insight about its provenance. *Ameghiniana*, 51(3): 184-193.
- PERÍ, S.I. 1993. *Relaciones evolutivas de las especies de la Subfamilia Ceratophryinae (Anura: Leptodactylidae)*. (Tesis de doctorado). La Plata, Universidad de La Plata. 223p.
- PIÑA, C.I. & ARGANARAZ, B. 2000. Presencia del género *Caiman* (Crocodylia: Alligatoridae) en la Formación Ituzaingó (Mioceno Sup.- Plioceno), Entre Ríos, Argentina. In: Aceñolaza, F. & Herbst, R. (Eds.). *El Neógeno de Argentina*. Tucumán, INSUGEO. p. 255-262. (Serie Correlación Geológica, 14).
- PORTA, J. 1965. Nota preliminar sobre la fauna de vertebrados hallada en Curití (Departamento de Santander, Colombia). *Boletín Geológico*, 19: 112-115.
- RAGE, J.-C. 1984. Serpentes. In: Wellnhofer, P. (Ed.). *Handbuch der Paläoherpetologie, Part 11*. Stuttgart, G. Fischer Verlag. p. 1-80.
- RAGE, J.-C. 1987. Fossil history. In: Seigel, R.A.; Collins, J.T.; & Novak, S.S. (Eds.). *Snakes. Ecology and Evolutionary Biology*. New York, McMillan. p. 51-76.
- RAGE, J.-C. 2001. Fossil snakes from the Palaeocene of São José de Itaboraí, Brazil. Part II. Boidae. *Palaeovertebrata*, 30: 111-150.
- RAGE, J.-C. & AUGÉ, M. 2003. Squamates from the Cenozoic of the western part of Europe. A review. *Revue Paléobiologie*, 7: 199-216.
- RAGE, J.-C. & ROČEK, Z. 2003. Evolution of anuran assemblages in the Tertiary and Quaternary of Europe, in the context of palaeoclimate and palaeogeography. *Amphibia-Reptilia*, 24: 133-167.
- RICHARD, E. 1999. *Tortugas de las regiones áridas de Argentina*. Buenos Aires. Buenos Aires. L.O.L.A. (Monografía Especial 10).
- RICHARD, E. & DE LA FUENTE, M.S. 1992. Lista sistemática y distribución de las tortugas argentinas. *Acta Zoologica Lilloana*, 41: 357-364.
- ROČEK, Z. & RAGE, J.-C. 2000. Tertiary anura of Europa, Africa, Asia, North America and Australia. In: Heatwole, H. & Carroll, R.L. (Eds.). *Amphibian Biology. Vol. 4, Palaeontology*. Chipping Norton, Surrey Beatty & Sons. p. 1332-1387.
- SANCHEZ-VILLAGRA, M.R.; LINARES, O.J. & PAOLILLO, A. 1995. Consideraciones sobre la sistemática de las tortugas del género *Chelus* (Pleurodira:Chelidae) y nuevas evidencias fósiles del Mioceno de Colombia y Venezuela. *Ameghiniana*, 32: 159-167.
- SANCHIZ, B.J. 1998. Saliencia. In: Wellnhofer, P. (Ed.). *Handbuch der Paläoherpetologie, Part 4*. Munich, Verlag Dr. Friederich Pfeil. p. 1-275.
- SCANFERLA, C.A. 2006. The oldest record of *Clelia* (Serpentes; Colubridae) in South America. *Comptes Rendus Palevol*, 5: 721-724.
- SCANFERLA, C.A.; AGNOLÍN, F.L. & VOGLINO, D. 2009. *Boiruna* cf. *B. maculata* (Ophidia: Colubroidea) from the Early to Middle Pleistocene of Argentina, and the effects of Pleistocene extinctions on South American reptiles. *South American Journal of Herpetology*, 4: 259-267.
- SCANFERLA, C.A.; CENIZO, M. & DE LOS REYES, M. 2005. Sobre el primer registro fósil del género *Lystrophis* Cope, 1885 (Serpentes-Colubridae-Xenodontinae). *Studia Geologica Salmanticensis*, 41: 93-101.
- SCHAEFFER, B. 1949. Anurans from the early Tertiary of Patagonia. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 93: 41-68.
- STOESSEL, L.; BOGAN, S.; MARTÍNEZ, G. & AGNOLIN, F.L. 2008. Implicaciones paleoambientales de la presencia del género *Ceratophrys* (Anura, Ceratophryinae) en contextos arqueológicos de la transición Pampeano-Patagónica en el Holoceno Tardío (curso inferior del Río Colorado, Argentina). *Magallania*, 36: 195-203.
- SULLIVAN, R.M. & ESTES, R. 1997. A reassessment of the fossil Tupinambinae. In: Kay, R.F.; Madden, R.H.; Cifelli, R.L.; & Flynn, J.J. (Eds.). *Vertebrate paleontology in the Neotropics – the Miocene fauna of La Venta, Colombia*. Washington DC, Smithsonian Institution Press. p. 100-112.
- THIEN, J.A. 1962. A review of New World fossil bufonids. *American Midland Naturalist*, 68: 1-50.
- THIEN, J.A. 1964. Tertiary changes in the herpetofaunas of temperate North America. *Senckenbergiana Biologica*, 45: 265-279.
- TOMASSINI, R.L.; AGNOLIN, F.L. & OLIVA, C. 2011. First fossil record of the genus *Lepidobatrachus* Budgett, 1899 (Anura, Ceratophryidae), from the early Pliocene of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31: 1005-1009.
- UETZ, P. 2014. *The Reptile Database*. Disponible en <www.reptile-database.org> (Acceso 2 de Mayo de 2014).
- VERZI, D. & MONTALVO, C.I. 2008. The oldest South American Cricetidae (Rodentia) and Mustelidae (Carnivora): Late Miocene faunal turnover in central Argentina and the Great American Biotic Interchange. *Palaeogeography, Palaeoecology, Palaeoecology*, 267: 284-291.
- VISCONTI, G.; MELCHOR, R.N.; MONTALVO, C.I.; UMAZANO, A.M. & ELORRIAGA, E.E. 2010. Análisis litoestratigráfico de la Formación Cerro Azul (Mioceno Superior) en la provincia de La Pampa. *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 67: 257-265.
- ZAHER, H.; GRAZZIOTIN, F.G.; CADLE, J.E.; MURPHY, R.W.; MOURA-LEITE, J.C. & BONATTO, S.L. 2009. Molecular phylogeny of advanced snakes (Serpentes, Caenophidia) with an emphasis on South American Xenodontines: a revised classification and descriptions of new taxa. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 49: 115-153.
- ZÁRATE, M. 2005. El Cenozoico tardío continental de la provincia de Buenos Aires. In: Barrio, R.E., Etcheverry, R.O.; Caballé, M.F. & Llambías, E. (Eds.). *Geología y Recursos Minerales de la provincia de Buenos Aires*. La Plata. p. 139-158. (Relatorio 16º Congreso Geológico Argentino).

Aceito por Luís Fábio Silveira: 15/05/2015

Impresso em: 30/09/2015



Publicado com o apoio financeiro do Programa de Apoio às Publicações Científicas Periódicas da USP

APÉNDICE 1

Materiales utilizados para comparación:

Ceratophrys ornata (MLP A 3624, MLP A 3645); *Ceratophrys cranwelli* (MCN 819); *Lepidobatrachus* sp. (MLP A 5483, MLP A 5484); *Lepidobatrachus laevis* (MCN 931); *Lepidobatrachus llanensis* (MCN 986); *Chacophrys pierottii* (MACN 314, MCN 987); *Tupinambis merianae* (MLP R 5759); *Boiruna maculata* (MACN 40006, MACN 40007); *Boiruna sertaneja* (MZUSP 7031); *Clelia rustica* (MACN 40004), *Phimophis vittatus* (MACN 40005); *Helicops leopardinus* (MACN 40014); *Liophis miliaris* (MACN 40013); *Erythrolamprus anomalus* (MACN 40012); *Erythrolamprus poecilogyrus* (MACN 40011); *Mastigodryas bifossatus* (MACN 40017); *Oxyrhopus rhombifer* (MACN 40010); *Philodryas patagoniensis* (MACN 40008); *Philodryas mattogrossensis* (MACN 33420); *Philodryas trilineatus* (MLP R 5758); *Rhinocerophis alternatus* (MACN 40018); *Thamnodynastes hypoconia* (MACN 40016); *Xenodon dorbignyi* (MACN 40009); *Xenodon merremi* (MACN 40015).