

ESTADO ACTUAL DEL REGISTRO DE ESCAMADOS EXTINGUIDOS DE AMÉRICA DEL SUR Y SUS IMPLICANCIAS PALEOAMBIENTALES

ADRIANA M. ALBINO *

The record of the South American fossil Squamata extends from the Late Cretaceous to the Holocene. The recorded families are Iguanidae s.l., Teiidae, Gekkonidae, ?Scincidae, Amphisbaenidae, Boidae, Aniliidae, Colubridae and Viperidae s.l. Dinilysiidae from the Late Cretaceous of Patagonia and Palaeopheidae from the Late Eocene of Ecuador are the only known extinct recorded families. The families distribution during the Cretaceous and most of the Tertiary apparently was more extensive than at present, due to more generalized subtropical climatic conditions. The geological events during the Cenozoic would have caused climatic and environmental changes that would have favored the appearance of new adaptative types and the restriction in the distribution of many forms.

Introducción

Hasta hace unos pocos años, el registro de escamados fósiles sudamericanos era muy exiguo y poco significativo (Gasparini y Báez, 1975; Báez y Gasparini, 1977; 1979).

A partir de la década del '80, este registro se vio acrecentado notoriamente. La implementación de técnicas de recolección de vertebrados de pequeño tamaño, como el tamizado en seco (Donadío, 1984a) y el lavado de sedimentos, permitieron obtener los restos de escamados que se conservan aislados: fundamentalmente mandíbulas y maxilares en el caso de los lagartos, y vértebras, en el de las serpientes, demostrando que estos reptiles fueron más abundantes de lo que se suponía.

Por otra parte, la conformación de colecciones osteológicas de referencia permitieron afrontar el estudio de estos fósiles fragmentarios a través de la comparación directa con formas actuales, obteniéndose así, determinaciones sistemáticas más precisas.

Las contribuciones más recientes sobre el registro de escamados fósiles sudamericanos provienen especialmente de Argentina (Donadío, 1982; 1983a, b; 1984b, c; 1985; Albino, 1986; 1987a, b; 1988; 1989a, b, c; 1990; 1991a, b, c; en prensa a, b; Albino y Quintana, 1992; Gasparini *et al.* 1986; Rage y Albino, 1989), y han enriquecido considerablemente el conocimiento sobre la

historia biogeográfica de las familias representadas actualmente en este continente.

Por otra parte, la interpretación del registro fósil en relación a las teorías actualistas que permiten inferir los ambientes y climas que habitaron las formas fósiles en función de las condiciones en las que habitan formas vivientes morfológicamente comparables, ha sido y es utilizado con muchos grupos de tetrápodos (Báez, 1986; Bond, 1986; Gasparini *et al.* 1986; Pascual, 1986; Pascual y Bond, 1986; Vucetich, 1986).

El uso de escamados como indicadores de los climas y ambientes del pasado es más confiable cuando ellos están filogenéticamente relacionados a grupos vivientes, o presentan caracteres esqueléticos que responden a pautas de comportamiento reconocibles en el esqueleto de las formas vivientes. En el caso de los escamados fósiles sudamericanos se registran familias, géneros y aún especies con representantes vivientes. Esta particularidad ha hecho que en los últimos años se comenzara a tener en cuenta más fuertemente el valor de estos reptiles como indicadores paleoclimáticos y paleoambientales (Albino, 1986; 1987b; 1989b; 1991a, b, c; en prensa a, b; ; Donadío, 1983b; 1984b; 1985; Gasparini *et al.* 1986). Además, los rasgos de la dentición en los lagartos y las particularidades vertebrales en las serpientes, responden a tipos adaptativos que por extrapolación también permiten la formulación de hipótesis referi-

* CONICET. Centro Regional Bariloche. Universidad Nacional del Comahue, c.c. 1336, 8400 San Carlos de Bariloche, Argentina.

das a la ecología y alimentación de las formas fósiles.

En esta contribución se presenta resumidamente el estado actual de conocimiento sobre el registro paleontológico de los escamados de América del Sur y se realizan inferencias paleoambientales.

Registro y Consideraciones Paleambientales

El registro de escamados sudamericanos se extiende desde el Cretácico al Holoceno, e inclu-

ye numerosas familias y especies con representantes actuales y extinguidos.

Los más antiguos registros de escamados en América del Sur proceden del Cretácico tardío. Consisten en representantes de las familias vivientes Iguanidae *s.l.* procedentes de Brasil (Estes y Price, 1973) (Fig. 1: 1), y Boidae (Albino, 1986; 1987b, 1989b) de la Patagonia argentina (Fig. 1: 3 a 5). Además, en el Cretácico tardío del norte de Patagonia (Fig. 1: 2), se registra una primitiva familia de serpientes: los extintos Dinilysiidae

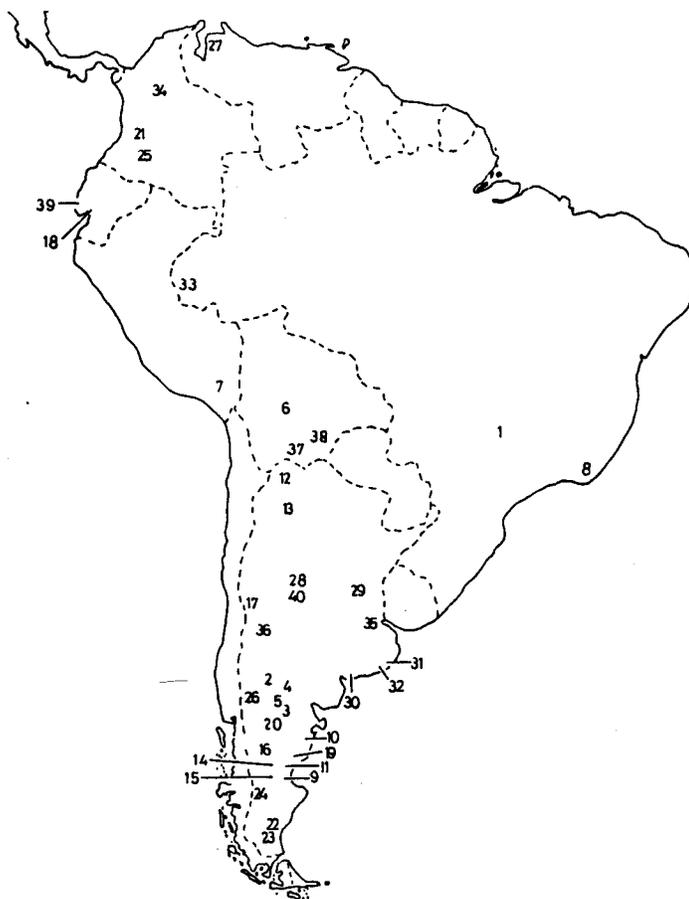


Figura 1. Localidades de América del sur con escamados fósiles: 1) Uberaba-Peirópolis, 2) Neuquén, 3) Arroyo Verde, 4) Bajo Trapalcó, 5) El Palomar, 6) Tiupampa, 7) Laguna Umayo, 8) Itaborá, 9) Las Flores, 10) Gaiman/Bryn Gwyn, 11) Cañadón Hondo, 12) Mina Aguilar, 13) Ea. Pampa Grande, 14) Cañadón Vaca, 15) Great Barranca/Valle Hermoso, 16) Aguada de Batistín, 17) Divisadero Largo, 18) Ancon, 19) Cabeza Blanca, 20) Gan Gan, 21) Coyaima, 22) La Cueva/Monte León, 23) Monte Observación, 24) Río Pinturas, 25) Villavieja, 26) Piedra del Aguila, 27) Urumaco, 28) Las Playas, 29) Paraná, 30) Monte Hermoso, 31) Mar del Plata-Miramar area, 32) Necochea, 33) Acre, 34) Curitiba, 35) Buenos Aires, 36) San Rafael, 37) Tarija, 38) Ñuapua, 39) Santa Elena, 40) Observatorio.

(Woodward, 1901; Estes *et al.* 1970; Hecht, 1982; Rage y Albino, 1989), cuyo interés consiste en la conservación de cráneos articulados que constituyen los más antiguos del mundo y que permiten realizar interesantes inferencias sobre las relaciones filogenéticas de las familias más primitivas de serpientes (véase Estes *et al.* 1970; Mc Dowell, 1974, 1975; Rieppel, 1979; Rage, 1977; Hecht, 1982).

Respecto al paleoambiente inferido en base a estos registros, puede decirse que la presencia de dinilísidos y boideos de relativamente gran tamaño (por ejemplo, *Rionegrophis* Albino, de aproximadamente 4 m de longitud) en el norte de la Patagonia, implica condiciones más cálidas que las actuales para el Cretácico de dicha área.

Durante el Cenozoico, el registro de escamosos se acrecienta considerablemente.

En el Paleoceno, se encuentran iguánidos, gecónidos, teidos y probables scíncidos procedentes de un riquísimo yacimiento de Brasil (Fig. 1: 8) (Paula Couto, 1970; Estes, 1970; 1983a, b; Estes y Báez, 1985). Estos tres últimos representarían el registro más antiguo de estas familias en América del Sur. Los iguánidos, además de en Brasil, se encuentran en Bolivia (Fig. 1: 6) (Muizon *et al.* 1983), demostrando que, probablemente, el grado de diversificación de estas formas ya era alto en el Terciario temprano. Aún así, el registro de lagartos es muy escaso, mientras que las serpientes están mejor representadas.

Entre las serpientes del Paleoceno se encuentran anélidos en Perú (Fig. 1: 7) (Rage, 1981), Bolivia (Muizon *et al.* (1983) y Brasil (Rage, 1981; Albino, 1990), y boideos en Bolivia (Muizon *et al.* 1983), Brasil (Rage, 1981; Albino, 1990) y Argentina (Fig. 1: 9 a 12) (Hoffstetter, 1959; Simpson, 1935; Albino, 1989b, c; 1991a; en prensa b); estos últimos especialmente abundantes en Patagonia.

Los anélidos son formas de hábitos fosoriales que estuvieron ampliamente distribuidos durante el Cretácico y parte del Terciario en América del Norte y Europa, pero que actualmente se encuentran restringidos a regiones cálidas, en el NW de América del Sur y el SE asiático (Hoffstetter y Rage, 1977). Durante el Paleoceno presentan una distribución en América del Sur más austral que la actual, coincidiendo con el momento de su más amplia distribución en el mundo, que va desde el Cretácico al Eoceno e indicando condiciones ambientales al menos subtropicales.

Por su parte, los boideos del Paleoceno alcan-

zaron latitudes que no alcanzan actualmente, como es en la actual provincia del Chubut (Fig. 1: 9 a 11) indicando condiciones de tipo subtropical para el Paleoceno del norte de la Patagonia sur.

Durante el Eoceno se encuentran entre los lacertilios solamente representantes de teidos. Los restos, hallados en el NW de Argentina (Fig. 1: 13), fueron adjudicados a un nuevo género: *Lumbrerasaurus* Donadío, el cual presentaría afinidades con *Dracaena* y con *Tupinambis*, y permite inferir condiciones de clima tropical a templado para el área (Donadío, 1985). Además, de acuerdo a su morfología dentaria puede establecerse que tenía una dieta carnívora, basada probablemente en insectos y pequeños vertebrados (Donadío, 1985).

Por otro lado, las serpientes del Eoceno, muy abundantes, están representadas por los Boidae y los extintos Palaeopheidae.

Los boideos presentan una gran diversificación de formas, ya sugerida durante el Paleoceno. En la misma localidad de donde procede *Lumbrerasaurus*, fueron hallados restos de boideos indeterminados (Albino, 1989b; 1991a; en prensa b). Sin embargo, es especialmente en diversas localidades de Patagonia (Fig. 1: 11, 14 a 16) donde es posible encontrar una gran variedad de formas de boideos (Ameghino, 1906; Simpson, 1933; Albino, 1987a, 1989b, 1991a; en prensa b). Entre ellas se encuentran formas gigantes, de más de 10 m de longitud que indican condiciones cálidas y húmedas (Albino, 1989b; en prensa b). Estas formas, junto con las aves fororracoideas, los cocodrilos sebécidos y los mamíferos boriénidos, habrían sido los principales predadores de las formas de mamíferos herbívoros que abundaban en ese momento (Albino, en prensa b).

Además, fueron registradas en el Eoceno patagónico, formas de boideos de medianas dimensiones, probablemente de hábitos terrestres o arborícolas, tambiénb indicadoras de condiciones de tipo subtropical (Albino, 1989b; en prensa b).

Finalmente, se encontraron formas pequeñas asignables tentativamente a una subfamilia viviente: los Erycinae (Albino, 1987a; 1989b; en prensa b), cuyos hábitos son subarenícolas. Estas formas evidenciarían la presencia de microambientes más áridos, como por ejemplo áreas medanosas, (o momentos de mayor aridez) dentro del panorama general de bosque subtropical que indican los otros ofidios, y otros reptiles y mamíferos climático sensitivos (Bond, 1986; Gasparini *et al.* 1986; Pascual, 1986; Pascual y Bond, 1986).

Aparte de Patagonia y el NW, los boideos del Eoceno son encontrados en la zona cuyana de Argentina (Fig. 1: 17) (Simpson *et al.* 1962, Albino, 1989b; 1991a), integrando parte de una fauna que probablemente vivió bajo un clima cálido (Simpson *et al.* 1962).

Por otra parte, en el Eoceno tardío de Ecuador (Fig. 1: 18), se registran restos asignables a una familia extinta de serpientes: los Palaeopheidae (Hoffstetter, 1958), caracterizados por ser formas indicadoras de ambiente marino, y que poseen marcadas adaptaciones vertebrales al modo de vida acuático.

Durante el Oligoceno no hay registro comprobable. Sólo existe una cita de un boideo en una localidad de Patagonia (Fig. 1: 19) (Simpson, 1933), pero no ha podido ser confirmada.

El Mioceno, en cambio, aporta una gran cantidad y variedad de restos de escamados, de diversa procedencia.

Entre los lagartos, se reconocen iguánidos y teidos. Restos de iguánidos fueron hallados en Colombia (Fig. 1: 25) (Estes, 1961; 1983a, b), y son especialmente abundantes en localidades patagónicas de Argentina (Fig. 1: 10, 20, 22 a 24)

FAMILIAS	G E N E R O S	
	EXTINTOS	VIVIENTES
IGUANIDAE	Pristiguana (K) Erichosaurus (Mioc.)	Iguana (Pleist.) Leiosaurus (Pleist.)
TEIIDAE	Lumbrerasaurus (Eoc.) Diasemosaurus (Mioc.) Dibolosodon (Mioc.)	Tupinambis (Mioc.-Hol.) Callopiastes (Plioc.) Dracaena (Mioc.-Pleist.) Dicrodon (Pleist.)
GEKKONIDAE	Paleoceno	X
SCINCIDAE ?	Paleoceno	X
ANGUIDAE	---	X
AMPHISBAENIDAE	(Plio-Pleist.)	? Leposternon (Pleist.)
TYPHLOPIDAE	---	X
LEPTOTYPHLOPIDAE	---	X
DINILYSIIDAE	Dinilyisia (K)	---
ANILIIDAE	Coniophis (Paleoc.) aff. Anilius sp. (Pal.) Colombophis (Mioc.)	X
BOIDAE	Alamitophis (K) Patagoniophis (K) Rionegrophis (K) Madtsoia (Pal.-Eoc.) aff. Dunnophis sp. (Pal.) gen. et sp. nov. (Eoc.) gen. et sp. nov. (Mioc.)	? Boa sp. (Eoc.-Plioc.) ? Eunectes sp. (Mio-Plio)
PALAEOPHEIDAE	Pterosphenus (Eoc.)	---
COLUBRIDAE	(Mioc.-Pleist.)	Synophis (Pleist.)
VIPERIDAE	(Pleist.)	X
ELAPIDAE	---	X

Figura 2. Representantes fósiles de las familias de escamados presentes actualmente en América del Sur.

(Ameghino, 1899; Albino, *obs. pers.*).

Los iguánidos que se encuentran en el sur de la Patagonia austral (Fig. 1: 22 a 24) y que fueran estudiados en parte por Ameghino (1899), estarían probablemente relacionados con el grupo *Liolaemus*, y junto con otros restos hallados más recientemente, y que están en estudio, representan los fósiles de esta familia más australes del mundo (Gasparini *et al.* 1986).

Con respecto a los teidos del Mioceno del sur de Patagonia (Fig. 1: 10, 22) (Ameghino, 1893; Donadío, 1984 c), se han encontrado restos asignables a una nueva especie de *Tupinambis*, cuyas similitudes con *T. teguixin* indican regiones de savana, con clima subtropical, húmedo a subhúmedo (Donadío, 1984 c). De acuerdo a la morfología dentaria, la dieta de esta especie de *Tupinambis* habría sido probablemente omnívora, conteniendo insectos, frutas y microvertebrados (Donadío, 1984 c). Otro género hallado en estas latitudes, *Diasemosauros* Ameghino, presentaría, por comparación, una dieta más insectívora que la de la nueva especie de *Tupinambis* (Donadío, 1984c).

Por consiguiente, la distribución de los teidos miocenos fue más austral que en la actualidad e indican condiciones más benignas que las actuales para una gran parte del territorio patagónico (Gasparini *et al.* 1986).

Además de encontrarse teidos en áreas australes, en el Mioceno del valle superior del río Magdalena (Fig. 1: 21, 25) (Estes, 1961) fueron hallados restos asignables a *Tupinambis* y *Dracaena*, los cuales indican la existencia de condiciones más húmedas y una menor altitud que en la actualidad (Báez y Gasparini, 1977; 1979). Por consiguiente, la distribución de estos géneros habría sido más septentrional que en el presente.

Por otra parte, durante el Mioceno se detecta nuevamente la presencia de boideos en la Patagonia, donde hoy no se los encuentra (Fig. 1: 15, 26) (Albino, 1989b, 1991b, c; Pardiñas, 1991). Sin embargo, estos boideos son formas más pequeñas que las del Terciario temprano, todas ellas asignables tentativamente a los Erycinae e indicadoras de zonas más áridas que las precedentes. Esto coincide con otros datos, basados fundamentalmente en la fauna de mamíferos, acerca del comienzo de un proceso de aridización en Patagonia, que habría ocurrido concomitantemente con una de las fases más intensas de la orogenia andina (Gasparini *et al.* 1986; Pascual, 1986;

Pascual y Bond, 1986). Después de este momento no vuelven a encontrarse formas de boideos en Patagonia.

También se registran boideos miocenos formando parte de la fauna de La Venta de Colombia (Fig. 1: 25) (Hoffstetter y Rage, 1977) y en el Mioceno tardío de Venezuela (Fig. 1: 27) (Estes y Báez, 1985).

En este momento, además, se registran en Colombia (Fig. 1: 25) los últimos restos fósiles de anélidos sudamericanos ya en latitudes donde se distribuyen actualmente (Hoffstetter y Rage, 1977).

Por otro lado, los colúbridos se encuentran por primera vez en América del Sur durante el Mioceno (Fig. 1: 23 y 24) (Albino, 1988; 1991b, c). Estas formas que se hallan en el sur patagónico representan las formas fósiles más australes del mundo y serían indicadoras de un clima más benigno que en la actualidad.

El Plioceno aporta restos de teidos, boideos, colúbridos y, por primera vez para América del Sur, anfisbénidos.

Con respecto a los teidos, los restos asignables a *T. teguixin* procedentes del Plioceno de Córdoba (Fig. 1: 28) indicarían condiciones más húmedas a las presentes para el área (Donadío, 1984b).

Tupinambis también está presente en la herpetofauna del Mioceno superior-Plioceno de Entre Ríos (Fig. 1: 29) (Ambrosetti, 1890; Donadío, 1983b), junto con boideos, probablemente *Eunectes* (Bravard, 1858; Burmeister, 1883; 1885), que indicarían condiciones de clima subtropical, cálido y húmedo, como en el presente (Gasparini *et al.* 1986).

Por otro lado, la presencia de *Tupinambis* en el Plioceno del sur de la provincia de Buenos Aires (Fig. 1: 30) (Rovereto, 1914; Donadío, 1983b), y el hallazgo de un resto de boideo asignable tentativamente a *Boa* (Albino, 1989b, 1991b, en prensa a), indicarían condiciones de clima más cálido que en la actualidad, probablemente de tipo "chaqueño", como lo avalan otras evidencias (Tonni, 1974). Incluso, *Tupinambis* vuelve a encontrarse durante el Plioceno tardío-Pleistoceno temprano ? de la zona costera de la provincia de Buenos Aires (Fig. 1: 31, 32) (Kraglievich, 1947; Reig, 1958; Donadío, 1982; 1983b; Gasparini *et al.* 1986). La distribución de teidos y boideos durante el Plioceno, por consiguiente, fue más austral que en el presente, por lo que debieron producirse cambios climáticos consistentes en una disminución de la temperatura hacia fines del Cenozoico que provocaron la retracción hacia el

norte en la distribución de estas formas.

Además de *Tupinambis* y *Boa*, en el sur de la provincia de Buenos Aires (Fig. 1: 30) fueron encontrados restos asignables a *Callopistes* (Chani, 1976), un género de teido que actualmente se distribuye al oeste de los Andes, en Chile, Perú y sur de Ecuador, indicando una distribución mucho más amplia en el pasado (Báez y Gasparini, 1977; 1979).

También del sur (Fig. 1: 30) y sudeste de la provincia de Buenos Aires (Fig. 1: 31) proceden formas de colúbridos (Albino, 1989a, 1991b; Albino y Quintana, 1992), que en esta edad comienzan a hacerse más frecuentes en los yacimientos. Estas formas, menos exigentes climáticamente que los boideos, habrían encontrado en territorio sudamericano, un ambiente propicio para su expansión, ocupando nichos ecológicos vacantes y produciéndose una importante radiación de especies en todo el territorio, hasta llegar a la composición actual.

Por su parte, los anfisbénidos del Plioceno proceden de las cercanías de Mar del Plata (Fig. 1: 31) (Donadío, 1982; Gasparini *et al.* 1986). Estas formas, por su modo de vida subterráneo, son importantes como indicadores de paleosuelos (Gasparini *et al.* 1986).

El Pleistoceno aporta restos de iguánidos, teidos, anfisbénidos, boideos, colúbridos y, por primera vez en América del Sur, vipéridos *s.l.* (crotalinos).

Tupinambis teguixin y representantes indeterminados de anfisbénidos proceden de los alrededores de la ciudad de Buenos Aires (Fig. 1: 35) (Rusconi, 1937; Donadío, 1982).

En el Pleistoceno superior de la península de Santa Elena (Fig. 1: 39), en Ecuador se registra el género *Iguana* (Hoffstetter, 1970), el cual indica condiciones de clima cálido y húmedo, muy distintas a las actuales. El cambio en el régimen de corrientes marinas al final del Cuaternario habría provocado la desertificación de las zonas costeras hacia el norte de Perú, tornándose el paisaje árido (Báez y Gasparini, 1977; 1979). La presencia del teido *Dicrodon* (Hoffstetter, 1970) en estos mismos yacimientos no permite corroborar esta hipótesis, al no estar determinado a nivel específico, ya que muchas especies de este género se encuentran adaptadas a la aridez y de hecho se distribuyen actualmente en las regiones mencionadas (Báez y Gasparini, 1977).

Por otro lado, la forma de iguánido hallada en Mendoza (Fig. 1: 36) se adjudica al género *Leiosaurus* (Denvender, 1977), el cual actualmen-

te se halla ampliamente distribuido en esas latitudes.

De sedimentos pleistocénicos de Tarija, Bolivia (Fig. 1: 37) también proceden representantes de *Tupinambis teguixin* (Hoffstetter, 1963), mientras que del yacimiento de Ñuapua (Fig. 1: 38) se registraron restos de *Tupinambis teguixin*, anfisbénidos, colúbridos (colubrininos) y vipéridos (crotalinos) (Hoffstetter, 1968).

De niveles pleistocénicos de Colombia (Fig. 1: 34), procede un colúbrido con representantes vivos: *Synophis* (Porta, 1965).

Las familias Colubridae y Viperidae *s.l.* habrían proliferado durante este período, mientras que los boideos se habrían retraído hacia el norte y declinado.

Otros restos de ofidios indeterminados proceden del plio-pleistoceno de Acre, Brasil (Fig. 1: 33) (Paula Couto, 1970).

Durante el Holoceno la presencia de *T. rufescens* en la localidad de Observatorio, en Córdoba (Fig. 1: 40) (Donadío, 1984b), indica un clima más seco que en la actualidad. Esto coincide con la presencia del llamado "médano invasor" en el Holoceno del área pampásica (Donadío, 1984b).

Conclusiones

Resumiendo, el registro de escamados fósiles sudamericanos es aún muy limitado y fragmentario.

Las familias representadas (dos de ellas extintas) son: Iguanidae *s.l.*, Teiidae, Gekkonidae, probables Scincidae, Amphisbaenidae, Dinilysiidae, Aniliidae, Boidae, Palaeophidae, Colubridae y Viperidae *s.l.* (Fig. 2).

De las familias actualmente presentes en América del Sur, no se encuentran registrados como fósiles en este continente, a pesar de hallárselos en otros, los Anguidae, Typhlopidae, Leptotyphlopidae y Elapidae.

Los representantes de escamados que se han conservado fósiles en América del Sur se presentan en la Fig. 2.

Los registros van desde el Cretácico tardío hasta el Holoceno, en forma discontinuada y con grandes hiatos. Los más abundantemente representados son las familias Teiidae y Boidae, le siguen los Iguanidae y Colubridae.

Las localidades más ricas en restos de escamados fósiles (Fig. 1) se encuentran en territorio argentino, especialmente en Patagonia. Le continúa en orden de importancia: Bolivia, Brasil, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela, con regis-

tros mucho más pobres.

Por otra parte, es posible postular que la distribución de los grupos de escamados sudamericanos durante el Cretácico y gran parte del Terciario, fue mucho más amplia que en el presente, debido a condiciones subtropicales más generalizadas, de tipo cálido o templado-cálido, y húmedas. Los boideos y teidos habitaron áreas más australes que en el presente, llegando a ocupar amplias zonas de Patagonia donde no se los encuentra ahora.

A través del Cenozoico, los eventos geológicos acaecidos, fueron cambiando la fisonomía del territorio y concomitantemente las condiciones climáticas y ambientales, incrementando la variedad de ambientes posibles, favoreciendo la aparición de nuevos tipos adaptativos y produciendo la restricción en la distribución tanto hacia el norte como hacia el sur, de numerosas formas de escamados.

Incluso, los cambios más recientes del Pleistoceno y Holoceno, provocaron modificaciones en la distribución y en la composición de la fauna de escamados de América del Sur hasta llegar a la estructura de la actualidad.

Referencias

- Albino, A. M., 1986. Nuevos Boidae Madtsoiinae en el Cretácico tardío de Patagonia (Formación Los Alamitos, Río Negro, Argentina). *In IV Congr. Arg. de Paleont. y Biostr.* Actas, 2:15-21. Argentina.
- Albino, A. M., 1987a. Un nuevo Boidae (Reptilia: Serpentes) del Eoceno temprano de la Provincia del Chubut, Argentina. *Ameghiniana*, 24 (1-2):61-66.
- Albino, A. M., 1987b. The Late Cretaceous fauna of Los Alamitos, Patagonia, Argentina, Part V. The Ophidians. *Rev. Mus. Arg. Cs. Nat. "B. Rivadavia"*, 3(3):141-146.
- Albino, A. M., 1988. Registro más antiguo de Colubroidea (Reptilia: Serpentes) para América del Sur (Formación Santa Cruz, Mioceno temprano, Argentina). *En V Jorn. Arg. de Paleont. Vert.*, Res.: 42. Argentina.
- Albino, A. M., 1989a. Primer registro de Colubroidea (Reptilia: Serpentes) de Argentina (Edad Montehermosense s.l., Plioceno). *Ameghiniana*, 25(3):281-287.
- Albino, A. M., 1989b. Los Booidea (Reptilia: Serpentes) extinguidos del territorio argentino. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, Argentina.
- Albino, A. M. 1989c. Noticia preliminar sobre el más antiguo Boinae (Serpentes: Boidae) de Argentina (Formación Mealla, Edad Riochiquense, Provincia de Jujuy). *Ameghiniana*, 26(3-4):237.
- Albino, A. M. 1990. Las serpientes de São José de Itaboraí (Edad Itaboraiense, Paleoceno medio), Brasil. *Ameghiniana*, 27(3-4):337-342.
- Albino, A. M. 1991a. Las serpientes del Paleógeno sudamericano. *En VI Congr. Geol. Chileno.* Chile. Actas, 1:54-57.
- Albino, A. M. 1991b. Las serpientes del Neógeno y Pleistógeno sudamericano. Chile. *Ibidem*, 1:51-53.
- Albino, A. M. 1991c. Las serpientes del Santacrucense y Friasense de Argentina. *Ameghiniana*, 28(3-4):402.
- Albino, A. M. & C. A. Quintana. 1992. Los Colubridae (Reptilia: Serpentes) del Chapadmalense y Uquiense (Plioceno tardío - Pleistoceno temprano ?) de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ameghiniana*, 29(2):125-133.
- Albino, A. M. En prensa a. Primer registro de un boideo (Reptilia: Serpentes) en el Plioceno de la provincia de Buenos Aires, Argentina. *Pesquisas*.
- Albino, A. M. En prensa b. Snakes from the Paleocene and Eocene of Patagonia (Argentina): palaeoecology and coevolution with mammals. *Historical Biology*.
- Ambrosetti, J. B., 1890. Observaciones sobre los reptiles fósiles oligocenos de los terrenos terciarios antiguos del Paraná. *Bol. Acad. Nac. Cs. de Córdoba*, 10(4):409-426.
- Ameghino, F. 1893. Sobre la presencia de vertebrados de aspecto mesozoico en la Formación Santa-cruceña de Patagonia Austral. *Rev. Jardín Zool. Bs. As.*, 1:75-84.
- Ameghino, F. 1899. Sinopsis geológico-paleontológica. Suplemento, p. 1-13. *En Seg. Censo Nac. de la Rep. Arg.*, Tomo 1, 255 p.
- Ameghino, F. 1906. Les formations sédimentaires du Crétacé Supérieur et du Tertiaire de Patagonie. *An. Museo Nac. de Bs. As.*, 3(8):466.
- Báez, A. M. 1986. El registro terciario de los Anuros en territorio argentino: una reevaluación. *En IV Congr. Arg. de Paleont. y Biostr.* Mendoza. Actas, 2:107-118.
- Báez, A. M. & Z. B. de Gasparini. 1977. Orígenes y evolución de los anfibios y reptiles del Cenozoico de América del Sur. *Acta Geol. Lilloana*, 14:149-232.
- Báez, A. M. & Z. B. de Gasparini. 1979. The South American herpetofauna: An evaluation of the

- fossil record. In *The South American herpetofauna: Its origin, evolution and dispersal*. Mus. of Nat. Hist., The Univ. of Kansas, Monograph 7:29-48.
- Bond, M. 1986. Los unglados fósiles de Argentina: evolución y paleoambientes. En *IV Congr. Arg. de Paleont. y Biostr.*. Actas, 2:173-186.
- Bravard, A. 1858. Observaciones geológicas y paleontológicas sobre los terrenos marinos de las cercanías de Paraná. Paraná. En "*El Nacional Argentino*".
- Burmeister, H. 1883. Monografía de los terrenos marinos terciarios del Paraná. *An. Mus. Páb. de Bs. As.*, 3:45-94.
- Burmeister, H. 1885. Examen crítico de los mamíferos y reptiles fósiles denominados por don Augusto Bravard. *Ophidium incertum*. *Ibidem*, 3:152.
- Chani, J. 1976. Relaciones de un nuevo Teiidae (Lacertilia) fósil del Plioceno superior, *Callopiastes biscuspidatus* n. sp. *Inst. Miguel Lillo, Univ. Nac. de Tucumán. Publ. Esp.*:133-153.
- Donadio, O. E. 1982. Restos de anfisbénidos fósiles de Argentina (Squamata, Amphisbaenidae) del Plioceno y Pleistoceno de la Provincia de Buenos Aires. *Circ. Inf. de la Asoc. Paleont. Arg.* (10):10.
- Donadio, O. E. 1983a. Los Lacertilios del Colhuehuapense de la Provincia del Chubut, Argentina. *Ibidem*, (11):5-6.
- Donadio, O. E. 1983b. Estado sistemático de los representantes fósiles del género *Tupinambis* en Argentina (Squamata, Sauria, Teiidae) y consideraciones paleoambientales. *Bol. Asoc. Herpet. Arg.*, 1(3):8.
- Donadio, O. E. 1984a. Recomendaciones sobre la recolección de microvertebrados mediante el uso de tamizado en seco. En *I Jorn. Arg. de Paleont. Vert. Argentina. Res.*:28.
- Donadio, O. E., 1984b. Los lacertilios fósiles de la Provincia de Córdoba (Sauria, Teiidae) y sus implicancias paleoambientales. En *III Congr. Arg. de Paleont. y Bioest. Argentina*. Actas:217-223.
- Donadio, O. E. 1984c. Teiidos del Mioceno temprano (S, S) de la Pcia. de Santa Cruz, Argentina. *Circ. Inf. de la Asoc. Paleont. Arg.*, (13):2.
- Donadio, O. E. 1985. Un nuevo Lacertilio (Squamata, Sauria, Teiidae) de la Formación Lumbreira (Eoceno temprano), Provincia de Salta, Argentina. *Ameghiniana*, 22(3-4):221-228.
- Estes, R. 1961. Miocene lizards from Colombia, South America. Museum of Comparative Zoology, Harvard University, *Breviora*, 143:1-11.
- Estes, R. 1970. Origin of the Recent North American lower vertebrate fauna: an inquiry into the fossil record. *Forma et Functio* 3:139-163.
- Estes, R. 1983a. *Sauria, Amphisbaenia*. Handbuch der Palaoherpetologie (P. Wellhofer, ed.), Gustav Fischer Verlag, Stuttgart. Part 10 A, 249 p.
- Estes, R. 1983b. The fossil record and early distribution of lizards. En *Studies in Herp. and Evol. Biol.*, Essays in honor of Ernest Edward Williams (Rhodin, A.; Miyata, K., eds.), Mus. of Comp. Zool. Harvard Univ. Cambridge, 365-398.
- Estes, R.; T. H. Frazzetta & Williams. 1970. Studies on the fossil snake *Dinilysia patagonia* Woodward. Part I. Cranial Morphology. *Bull. Mus. of Comp. Zool.*, 140(2):25-74.
- Estes, R. & L. Price. 1973. Iguanid lizard from the Upper Cretaceous of Brazil. *Science*, (180):748-751.
- Estes, R. & A. M. Baez. 1985. Herpetofaunas of North and South America during the Late Cretaceous and Cenozoic: Evidence for Interchange? En *The Great Amer. Biotic Inter.* (Stehli, F. G.; Webb, S. D., eds.), Plenum Press, New York and London, 6:139-197.
- Gasparini, Z. B. de & A. M. Baez. 1975. Aportes al conocimiento de la herpetofauna terciaria de la Argentina. En *I Congr. Arg. de Paleont. y Bioest.*. Actas, 2:377-415.
- Gasparini, Z. B. de; M. de la Fuente & O. Donadio. 1986. Los reptiles Cenozoicos de la Argentina: Implicancias paleoambientales y evolución biogeográfica. En *IV Congr. Arg. de Paleont. y Biostr. Argentina*. Actas, 2:119-130.
- Hecht, M. K. 1982. The vertebral morphology of the Cretaceous snake *Dinilysia patagonia* Woodward. *N. Jh. Geol. Pal.*, 9:523-532.
- Hoffstetter, R. 1958. Un serpent marin du genre *Pterosphenus* (*P. sheppardi* nov. sp.) dans l'Éocéne supérieur de l'Équateur (Amérique du Sud). *Bull. Soc. Géol. Fr.* Ser. 6(8):45-50.
- Hoffstetter, R. 1959. Un dentaire de *Madtsioia* (serpent géant du Paléocéne de Patagonie). *Bull. Mus. Nat. d'Hist. Nat.*. Ser. 2, 31(4):379-386.
- Hoffstetter, R. 1963. La faune pléistocéne de Tarija (Bolivie). Note préliminaire. *Ibidem*, Ser. 2, 35(2):195-203.
- Hoffstetter, R. 1968. Ñuapua, un gisement de vertébrés pleistocenes dans le chaco Bolivien. *Ibidem*, Ser. 2, 40(4):823-836.
- Hoffstetter, R. 1970. Vertebrados Cenozoicos de Ecuador. En *IV Congr. Lat. de Zool.*, Actas, 2:955-

- 970.
- Hoffstetter, R. & Rage, J. C., 1977. Le gisement de Vertébrés miocenes de La Venta (Colombie) et sa faune de serpents. *Ann. de Pal. (Vert.)*, 63, 2:161-190.
- Kraglievich, J. 1947. Presencia de lagartos del género *Tupinambis* en la fauna pliocena chapadmalense. *An. Soc. Arg.*, 143:253-257.
- Mc. Dowell, S. B. 1974. A catalogue of the snakes of New Guinea and the Solomons, with special reference to those in the Bernice P. Bishop Museum. Part 1: Scolecophidie. *Jour. of Herp.*, 8(1):1-57.
- Mc. Dowell, S. B. 1975. A catalogue of the snakes of New Guinea and the Solomons.....Part 2: Anilioides and Pythonidae. *Ibidem*, 9(1):1-80.
- Muizon, C. de; M. Gayet; A. Lavenu; L. Marshall; B. Sige & C. Villaroel. 1983. Late Cretaceous Vertebrates, including mammals from Tiupampa, south Central Bolivia. *Geobios*, (16):747-753.
- Pardiñas, U. F. J. 1991. Primer registro de primates y otros vertebrados para la Formación Collón Curá (Mioceno medio) del Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, 28(1-2):197-199.
- Pascual, R. 1986. Evolución de los vertebrados cenozoicos: sumario de los principales hitos. En *IV Congr. Arg. de Paleont. y Biostr.* Actas, 2:209-218.
- Pascual, R. & M. Bond. 1986. Evolución de los marsupiales cenozoicos de Argentina. En *IV Congr. Arg. de Paleont. y Biostr.* Actas, 2:143-150.
- Paula Couto, C. de. 1970. Evolução de Comunidades, modificações faunísticas intracões biocenóticas dos Vertebrados Cenozoicos do Brasil. En *IV Congr. Lat. de Zool.* Actas, 2:907-930.
- Porta, J. de. 1965. Nota preliminar sobre la fauna de vertebrados hallada en Curití (Departamento de Santander, Colombia). *Bol. de Geol.*, 19:112-115.
- Rage, J. C. 1977. La position phyletique de *Dinilysia patagonica*, serpent du Cretacé superieur. *C. R. Acad. des Sc. Paris*, 284 (18), Ser. D: 1765-1769.
- Rage, J. C. 1981. Les continents Péri-atlantiques au Crétacé Supérieur: Migrations des Faunes Continentales et Problèmes Paléogéographiques. *Cretaceous Research*, (2):65-84.
- Rage, J. C. & A. M. Albino. 1989. *Dinilysia patagonica* (Reptilia, Serpentes): matériel vertébral additionnel du Crétacé supérieur d'Argentine. Etude complémentaire des vertébrés, variations intraspécifiques et intracolumnaires. *N. Jh. Geol. Pal.*, 7:433-447.
- Reig, O. 1958. Notas para una actualización del conocimiento de la fauna de la Formación Chapadmalal. *Acta Geol. Lilloana*, 2:255-283.
- Rieppel, O. 1979. A cladistic classification of primitive snakes based on skull structure. *Zool. System. Evol-forsh*, 17(2):140-150.
- Rovereto, C. 1914. Los estratos araucanos y sus fósiles. *An. Mus. Nac. Hist. Nat.*, 25:1-247.
- Rusconi, C. 1937. Contribución al conocimiento de la geología de la ciudad de Bs. As. y sus alrededores y referencias de su fauna. *Actas Acad. Nac. Cs. Córdoba*, 10(3):177-294.
- Simpson, G. G. 1933. A new fossil snake from the *Notostylops* beds of Patagonia. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 67:1-22.
- Simpson, G. G. 1935. Early and middle Tertiary Geology of the Gaiman Region, Chubut, Argentina. *Amer. Mus. Novitates*, 775:1-29.
- Simpson, G. G.; L. Minoprio & B. Patterson. 1962. The mammalian fauna of the Divisadero Largo Formation, Mendoza, Argentina. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 127(4):239-293.
- Tonni, E. 1974. Un nuevo Cariamido (Aves, Gruiformes) del Plioceno superior de la Provincia de Buenos Aires. *Ameghiniana*, 11(4):366-372.
- Van Denvender, T. 1977. Observations on the argentine iguanid lizard *Leisosaurus bellii*, Dumeril and Bibron (Reptilia, Lacertilia, Iguanidae). *Jour. of Herpet.*, (2):238-241.
- Vucetich, M. G. 1986. Historia de los roedores y primates en Argentina: su aporte al conocimiento de los cambios ambientales del Cenozoico. En *IV Congr. Arg. de Paleont. y Biostr.* Actas, 2:157-166.
- Woodward, A. S. 1901. On some extinct reptiles from Patagonia of the genera *Miolamia*, *Dinilysia* and *Genyodectes*. *Proc. Zool. Soc. London*, 169-184.