



**Morfología neurocraneana del Teiidae (Squamata/Lacertilia) *Callopestes* cf.  
*rionegrensis* de la Formación Chichinales (Mioceno temprano), Provincia de Río  
Negro, Argentina**

Trabajo Final de Licenciatura en Paleontología

**Autor: GARCÍA, Sara Laura**

**Directoras: CRUZADO-CABALLERO, Penélope y PAULINA CARABAJAL, Ariana**

A les niños de América Latina,  
En especial a mis sobrines...  
¡Qué la educación pública los abrace  
y los dignifique siempre!

## **Agradecimientos**

A Pablo Panicles, Guarda Ambiental municipal del Área Protegida Paso Córdoba, quien encontró y donó el material con el que se realizó este trabajo y me acompañó al sitio del hallazgo, sin su aporte este estudio no podría haberse realizado.

A mis directoras Penélope Cruzado-Caballero y Ariana Paulina-Carabajal, por su enorme predisposición, generosidad y entrega al transmitir conocimiento. Por prestarme sus oficinas, sus hogares y los dispositivos tecnológicos para realizar este trabajo.

Al financiamiento de los proyectos PI-40-A-737 y PICT-201-0481 y al sistema de becas de EVC-CIN, durante la cual se llevó a cabo esta investigación.

Al Dr. Matthew Colbert y la Dra. Jessie Maissano, por permitir la utilización de las tomografías computadas de *C. maculatus*, imprescindibles para las comparaciones morfológicas del género.

Al Lic. Lucas D. Lothari por acompañarme al campo a tomar los datos para realizar el perfil estratigráfico.

A cada docente que forma parte de la Lic. en Paleontología, por tanta dedicación. Especialmente a Leonardo Salgado, Juan Canale, Fernando Archuby, Ignacio Díaz-Martínez, Ignacio Cerda, Mauro Passalia, María Diez y Rodolfo Coria, por permitirme revivir, en cada clase, la admiración y ganas de aprender que atesora cada niño que sueña con ser paleontólogo.

---

A Silvina de Valais, por tenderme la mano en el momento más crítico de mi formación como estudiante, por ser la mirada amiga que sin saberlo me motivó a seguir adelante y sin la cual no estaría presentando este trabajo.

A Mariela Abad y Mariela Tamburini referentes de la Unidad de Violencia Directa o Indirecta (UVDI) y la Comisión de Violencias Directas o Indirectas basadas en el Género (CoViDIG), quienes me cuidaron, me acompañaron y por sobre todo me creyeron, cuando sufrí violencia de genero dentro del ámbito educativo.

A mis amigas, que son el combustible del motor que cumple los sueños.

Y por sobre todo, a mi familia. Especialmente a mis viejos y a mi hermana, por tanta incondicionalidad.

---

## INDICE

Agradecimientos.....	2
I Resumen.....	6
I.2. Abstract.....	8
II Introducción.....	10
<b>II. 1. Marco taxonómico.....</b>	<b>10</b>
<b>II.2. Distribución geográfica y temporal de <i>Callopistes</i>.....</b>	<b>16</b>
<b>II.3. Antecedentes en el estudio del neurocráneo de lagartos fósiles.....</b>	<b>18</b>
<i>II.3.1. Antecedentes a nivel mundial.....</i>	<i>19</i>
<i>II.3.2. Antecedentes para la familia Teiidae.....</i>	<i>20</i>
<b>II. 4. Objetivo general.....</b>	<b>21</b>
<i>II.4.1. Objetivos específicos.....</i>	<i>21</i>
<i>II.4.2 Hipótesis.....</i>	<i>21</i>
III Materiales y Métodos.....	23
<b>III.1. Ejemplares y obtención de datos.....</b>	<b>23</b>
<b>III.2. Terminología utilizada.....</b>	<b>24</b>
<b>III.3. Mediciones.....</b>	<b>24</b>
<b>III.4. Procedencia Geográfica y Estratigráfica.....</b>	<b>27</b>
<b>III.5 Abreviaturas.....</b>	<b>27</b>
IV Marco geológico .....	29
<b>IV. 1. Ubicación geográfica.....</b>	<b>29</b>

---

<b>IV.2. Procedencia Estratigráfica.....</b>	<b>30</b>
<b>IV.3. Contexto Paleontológico de la Formación Chichinales.....</b>	<b>31</b>
<b>IV.4. Contexto Paleobiogeográfico y Paleoclimático.....</b>	<b>33</b>
V Paleontología sistemática.....	35
VI Descripción.....	38
<b>VI.1 Comentarios generales.....</b>	<b>38</b>
<b>VI.2 Neurocráneo.....</b>	<b>43</b>
VII Comparaciones y Discusiones.....	52
<b>VII.1. Morfología general.....</b>	<b>52</b>
<b>VII.2. Neurocráneo.....</b>	<b>53</b>
<b>VII.3. Consideraciones paleoambientales y paleogeográficas.....</b>	<b>57</b>
VIII Conclusiones.....	59
IX Referencias Bibliográficas.....	61
Listado de tablas y figuras.....	68

## I RESUMEN

La familia Teiidae representa un linaje de lagartos del nuevo mundo, con más de nueve géneros vivientes que se distribuyen en el continente americano y en las Indias Occidentales. El registro fósil del grupo se remonta al Triásico Medio, con ejemplares hallados en América y en Europa.

Los registros de cráneos y particularmente de elementos neurocraneos para el clado son sumamente escasos, y estos últimos han sido descritos en un número pequeño de especímenes a nivel mundial. Se registran solo dos en Sudamérica, *Tupinambis uruguaiensis* registrado en la Formación Touro Passo, Uruguiana, Río Grande do Sul, Brasil y *Callopestes rionegrensis* de la Formación Chichinales, General Roca, Río Negro, Argentina, aunque este último sólo preserva parte del parietal y los frontales. En el presente Trabajo Final de Licenciatura se describe el neurocráneo fósil más completo de un lagarto escamoso de Argentina, asignado *Callopestes* cf. *rionegrensis*. El espécimen (MPCN-PV754) corresponde a un cráneo aislado proveniente de la Formación Chichinales (Mioceno temprano), en el Área Nacional Protegida “Paso Córdoba”, General Roca, Río Negro, Argentina, el mismo se encuentra depositado en el Museo Provincial de Ciencias Naturales “Juan Carlos Salgado”, General Roca, Río Negro.

El material es un cráneo casi completo, que mantiene sus elementos óseos en sus posiciones anatómicas relativas, los cuales se encuentran inmersos en una matriz de arenisca, motivo por el cual, para facilitar y evitar daños durante su estudio, el espécimen fue sometido a microtomografías computadas ( $\mu$ CT). Dichas tomografías fueron empleadas para realizar la extracción virtual y digital del fósil (tanto del cráneo como del neurocráneo) y la posterior modelización 3D.

Para comparar el material con un representante actual del género, se realizó la modelización 3D del cráneo y el neurocráneo de la especie viviente del género *Callopestes maculatus*. Durante la comparación entre ambas especies, se observaron diferencias notables en la morfología de los neurocráneos, localizadas especialmente en: el desarrollo de los tubérculos basales, la extensión de los procesos paraoccipitales, el desarrollo del proceso

---

ascendente del supraoccipital, la proyección de los procesos basipterigoides y la forma del foramen magnum.

La relevancia de este estudio se centra en generar información valiosa sobre la morfología neurocraneana de los teiidos fósiles. Si bien no se realizó una reconstrucción en 3D de la cavidad endocraneana o del oído interno, dichas estructuras se observan en la  $\mu$ CT scan y en la reconstrucción 3D del neurocráneo. Esto permitirá realizar un estudio posterior de la paleoneurología de este taxón que será pionero en el país. Los datos anatómicos proporcionados en este Trabajo Final de Grado, serán utilizados en estudios posteriores para brindar claridad a la historia filogenética de la familia Teiidae.



## ABSTRACT

The Teiidae family represents a lineage of lizards from the New World, with more than nine living genera that are distributed in the American continent and in the West Indies. The group's fossil record dates back to the Middle Triassic, with specimens found in America and Europe.

The fossil record of skulls and particularly of neurocranial elements for the clade are extremely scarce, and the latter have been described in a small number of specimens worldwide. Only two taxa are registered in South America, *Tupinambis uruguaianensis* registered in the Touro Passo Formation, Uruguaiana, Río Grande do Sul, Brazil and *Callopietes rionegrensis* from the Chichinales Formation, General Roca, Río Negro, Argentina, although the latter only preserves part of the parietal and the frontal. In the present Final Degree Project, the most complete fossil neurocranium of a scaly lizard from Argentina is described, assigned *Callopietes* cf. *rionegrensis*. The specimen (MPCN-PV754) corresponds to an isolated skull from the Chichinales Formation (early Miocene), in the “Paso Córdoba” National Protected Area, General Roca, Río Negro, Argentina.

The material is an almost complete skull whose bony elements, immersed in a sandy matrix, keep their relative anatomical position. In order to avoid any damage to the specimen, no chemical and/or mechanical treatment was carried out. Non-invasive computed microtomography was preferred to obtain a high-resolution, three-dimensional model of the skull and neurocranium.

To compare the material with an extant representative of the genus, 3D modeling of the skull and neurocranium of the living species *Callopietes maculatus* was performed. During the comparison between both species, notable differences were observed in the morphology of the neurocrania located especially in: the development of the basal tubercles, the extension of the paraoccipital processes, the development of the ascending process of the supraoccipital, the projection of the basiptyergoid processes and the shape of the *foramen magnum*.

The relevance of this study focuses on generating valuable information about the neurocranial morphology of fossil tissues. Although a 3D reconstruction of the endocranial

---

cavity and inner ear was not performed, these structures are seen on the  $\mu$ CT scan and 3D reconstruction of the neurocranium. This will allow a subsequent study of the paleoneurology of this taxon that will be the pioneer in the country. The anatomical data provided in this Final Degree Project will be used in later studies to provide clarity to the phylogenetic history of the Teiidae family.

---

## II INTRODUCCIÓN

### II. 1. Marco taxonómico

Los escamados orden Squamata Opper, 1811, son reptiles diápsidos pertenecientes a la Clase Sauropsida Godrich, 1916. El clado Squamata cuenta en la actualidad con tres subórdenes, los lagartos (Lacertilia Owen, 1842), los ofidios (Serpentes Linnaeus, 1758) y las víboras ciegas (Amphisbaenia Linnaeus, 1758). También forman parte de este clado, un grupo de reptiles marinos completamente extinto, los mosasaurios (Gervais, 1853).

Los subórdenes Serpentes y Amphisbaenia son considerados monofiléticos por las numerosas sinapomorfias que los sustentan, mientras que el suborden Lacertilia o “sauria” es un grupo parafilético que agrupa informalmente a todos los lagartos escamosos que no son serpientes ni ofidios (Estes *et al.*, 1988; Kardong, 2007; Evans, 2008; Brizuela, 2010). Por lo tanto, el orden Squamata se define formalmente como el grupo que incluye al antecesor más reciente de los infraórdenes Iguania Cuvier, 1817 y Scleroglossa Estes, Queiroz y Gauthier, 1988 y a todos sus descendientes, quienes tienen numerosos caracteres derivados en común (Evans, 2003).

Evolutivamente, los escamados son el orden más reciente de reptiles y los que han alcanzado un mayor éxito ecológico, incluyendo más de 10.000 especies vivientes, con una distribución global (e.g. Young, 1977; Albino, 2015; Uetz y Hošek, 2021). Su historia evolutiva es sumamente larga, con un registro fósil que se extiende desde el Triásico Medio en todos los continentes hasta la actualidad (e.g. Simões *et al.*, 2017; Bittencourt *et al.*, 2020 y referencias allí). Por su parte, el registro fósil de este clado en América de Sur se inicia en el Cretácico temprano -con el registro más antiguo conocido en Brasil (Evans y Yabumoto, 1998), y que llega hasta el Pleistoceno-Holoceno-, con un importante registro en Argentina (Brizuela, 2010; Albino, 2015, 2020). De esta forma el registro se extiende desde América Central hasta América del Sur, con representantes encontrados en Argentina, Bolivia, Ecuador, Colombia, Perú, Uruguay y Venezuela (ver Albino, 2015; Bittencourt *et al.*, 2020).

---

Entre los lagartos, el clado Scleroglossa se divide en cuatro infraórdenes principales: Gekkota Cuvier, 1817, Scincomorpha Camp, 1923, Anguimorpha Furbringer, 1900 e Iguania (Estes *et al.*, 1988; Evans, 2008). Sin embargo, las relaciones entre los mencionados grupos y la monofilia de Scincomorpha continúan siendo problemáticas (Evans, 2008). Por su parte, Scincomorpha se divide en dos grandes clados, las superfamilia Scincoidea Oppel, 1811 (Scicidae + Cordyliformes) y Lacertoidea Oppel, 1811 (Lacertidae, Teiidae, Gymnophthalmidae y quizás Xantusiidae; Estes *et al.*, 1988; Evans, 2008).

En la actualidad la Familia Teiidae Gray, 1827, incluye nueve géneros de lagartos del Nuevo Mundo ampliamente distribuidos por América Central, América del Sur y las Indias Occidentales, pero su registro fósil extiende su distribución hasta América del Norte y más recientemente a Francia con el descubrimiento de un fósil de tupinambino (Estes, 1983; Albino, 1996, 2007, 2015; Hsiuo, 2007; Brizuela, 2010; Quadros *et al.*, 2018; Augé y Brizuela, 2020). Estes (1983) reconoce dos subfamilias dentro de Teiidae: el grupo extinto Polyglyphanodontinae Estes, 1983 y Teiinae Estes, 1983. Posteriormente, Estes *et al.* (1988) incluye a la subfamilia Tupinambinae Estes, 1988 que consideraba cuatro géneros (*Callopistes* Gravenhort, 1838, *Tupinambis* Daudin, 1802, *Dracaena* Daudin, 1802 y *Cocodrillus* Spix, 1825). Recientemente, el género *Callopistes* –que incluye dos especies vivientes, *C. flavipunctatus* que habita en Ecuador y Perú, y *C. maculatus* en la región de Antofagasta de Chile, y dos especies extintas en Argentina, *C. bicuspidatus* de la costa bonaerense y *C. rionegrensis* de la Patagonia- es asignado como género tipo a la subfamilia Callopininae Harvey, Ugueto y Gutherlet, 2012. El motivo de la creación de la nueva subfamilia y la asignación del género *Callopistes* a la misma, es sustentada por los autores basándose en cuatro razones: 1) Es un linaje basal para las subfamilias Teiinae y Tupinambinae 2) Las relaciones filogenéticas con las dos subfamilias anteriormente mencionadas no están resueltas, 3) Es un linaje muy antiguo con caracteres que los diferencian de otros lagartos teiidos y 4) La creación de la nueva subfamilia no genera parafilia en las otras dos, pero no tenerla en cuenta se considera inconsistencia en la filogenia de la Familia Teiidae (Harvey *et al.*, 2012).

---

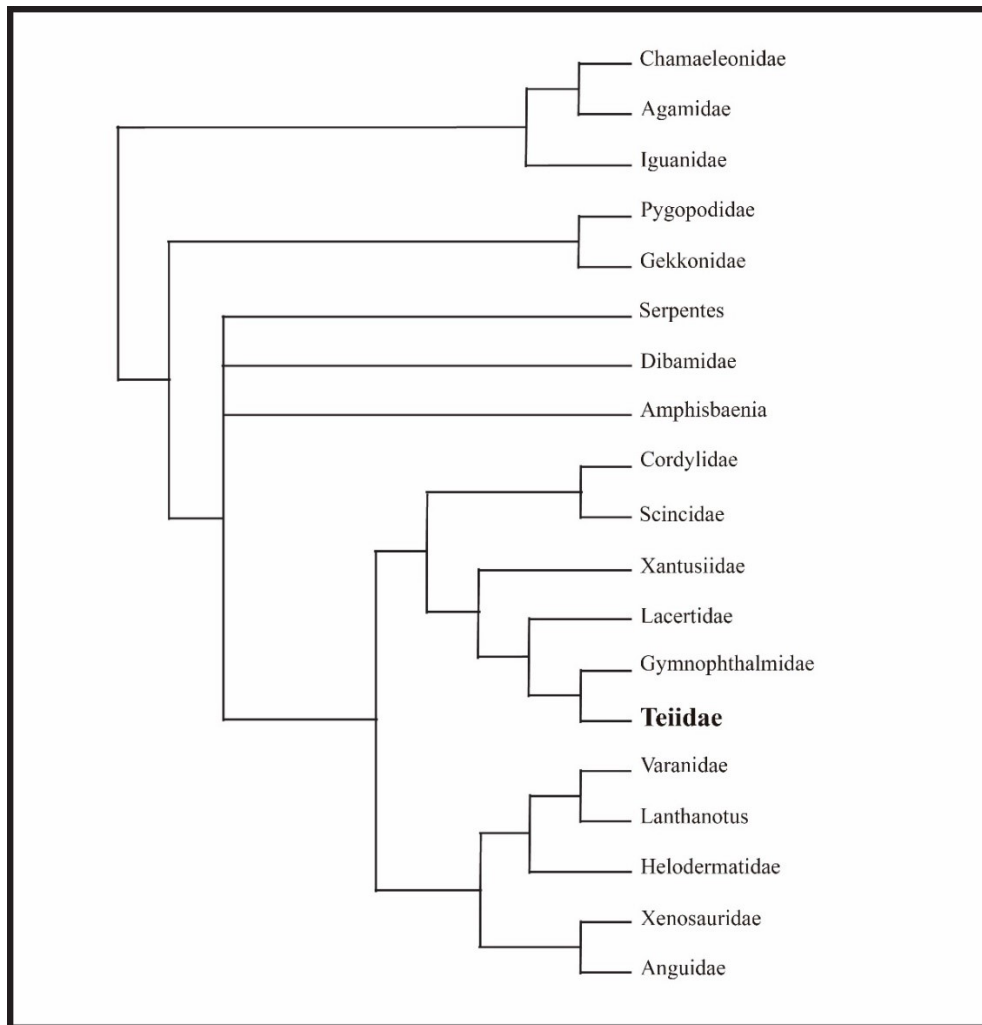


Figura 1. Hipótesis filogenética de Squamata según Estes (1988). Tomado y modificado de Evans (2003). En negrita se destaca la posición de la familia Teiidae.

En la última década numerosos estudios filogenéticos basados en ADN mitocondrial y caracteres morfológicos, intentaron dilucidar las afinidades de la familia Teiidae. Aún así, la historia evolutiva del grupo sigue generando controversia, especialmente al comparar los análisis moleculares con los morfológicos (Gauthier *et al.*, 2012; Harvey *et al.*, 2012; Pyron *et al.*, 2013; Goicoechea *et al.*, 2016; Hernández Morales *et al.*, 2020).

En la actualidad los lagartos teidos se encuentran principalmente distribuidos en América del Sur, con géneros que llegan hasta América Central y el Caribe (Brizuela y Albino, 2015). Los representantes vivientes del clado se distinguen fácilmente por su

aspecto lacertiforme: sus escamas dorsales con un arreglo finamente granular, las escamas ventrales dispuestas en placas transversales y la lengua bífida (Donoso-Barros, 1960).

En Argentina el registro de los teiidos se extiende desde el Eoceno temprano hasta la actualidad (Carvalho, 2001; Brizuela y Albino, 2015; Augé y Brizuela, 2020). El éxito adaptativo de estos animales, que superaron la extinción del Cretácico-Paleógeno, se contraponen con el limitado registro fósil resultante de su delicada constitución osteológica (Albino, 1996, 2020). Durante el Mioceno en la Patagonia el registro de teiidos se extendió ampliamente encontrándose restos fósiles desde la provincia de Neuquén hasta la provincia de Santa Cruz (Albino y Brizuela, 2015). Sin embargo, en el presente no hay representantes de este clado en latitudes tan bajas, exceptuando una población aislada al norte de la provincia de Río Negro de *Tupinambis rufescens* Gunther, 1871. Esta población que habita en el Bajo del Gualicho (Río Negro) es considerada un relicto del Mioceno (Cei y Scolaro, 1982; Albino, 2008). Esto es interesante ya que las biotas presentes han sido moldeadas por condiciones paleoclimáticas particulares y muy pocos escamados habitan regiones frías en la actualidad (e.g. García-Porta *et al.*, 2019 y referencias allí). El registro fósil de estos reptiles podría ser un buen indicador, en este aspecto, para entender la distribución actual de géneros con representantes actuales y fósiles.

Para el periodo Mioceno se registran al menos diez especies extintas de teiidos en Argentina (Tabla 1), cuyos ejemplares más australes se encuentran en niveles del Miembro Trelew de la Fm. Sarmiento (Colhuehuapense, Mioceno temprano) de la localidad de Gaiman (Chubut). Los mismos quedan asignados al extinto *Diasemosaurus* sp. (Gasparini *et al.*, 1986) y varios asignados del género *Tupinambis* Brizuela y Albino (2004). En la misma localidad, Ameghino (1893) describió dos taxones fósiles *Diasemosaurus occidentalis* y *Dibolosodon typicus* encontrados en otro miembro de la Fm. Sarmiento pero en la localidad Monte León (Santa Cruz, Santacruzense, Mioceno temprano-medio).

En la Fm. La Playa (Huayqueriense, Mioceno tardío) de la provincia de Córdoba, Donadio (1983, 1984) hace referencia a la presencia de *Tupinambis merianae*, a partir de un maxilar con dientes que posteriormente ha sido mencionado como *Tupinambis* sp. (Albino *et al.*, 2006; Brizuela, 2010).

---

Para la Fm. Ituzaingó (Huayqueriense, Mioceno tardío) expuesta en las barrancas del Río Paraná, en la provincia de Entre Ríos, Ambrosetti (1890) describe dos especies de lagartos teiidos: *Propodinema paranensis* Scalabrini, 1890 y *P. oligocena* Ambrosetti, 1890.

En la Fm. Monte Hermoso (Montehermosense, Mioceno tardío-Plioceno), Rovereto (1914) describe cuatro especies extintas de *Tupinambis* (*T. preteguixin*, *T. prerufescens*, *T. brevirostris* y *T. multidentatus*) (Cione y Tonni, 1995). Posteriormente, Estes (1983) sinonimiza todas estas especies con *T. preteguixin*. Adicionalmente, Albino *et al.* (2009) describen nuevos materiales de *Tupinambis* sp. procedentes de niveles correspondientes a los Pisos Montehermosense (Monte Hermoso, Buenos Aires). De los niveles anteriormente mencionados, provienen restos craneales asociados, los cuales no preservan el neurocráneo pero sí parte del hueso parietal (Albino y Brizuela, 2017). Este ejemplar fue descrito como una especie extinta del género *Callopiestes*, nombrada *C. bicuspidatus* Chani, 1976, por presentar dientes con bicúspides en los maxilares.

Kraglievich (1947) describe otra especie extinta de teiido, *Tupinambis onyxodon* el cual fue reasignado a *Tupinambis merianae*. El material usado para la descripción consta de una hemimandíbula proveniente de la costa bonaerense en cercanías de Miramar, provincia de Buenos Aires (Albino, 1996).

Recientemente, Quadros *et al.* (2018) describe un cráneo parcial, procedente de la Fm. Chichinales (Mioceno temprano), en la localidad de Paso Córdoba, asignado al género *Callopiestes* (Albino, 2020).

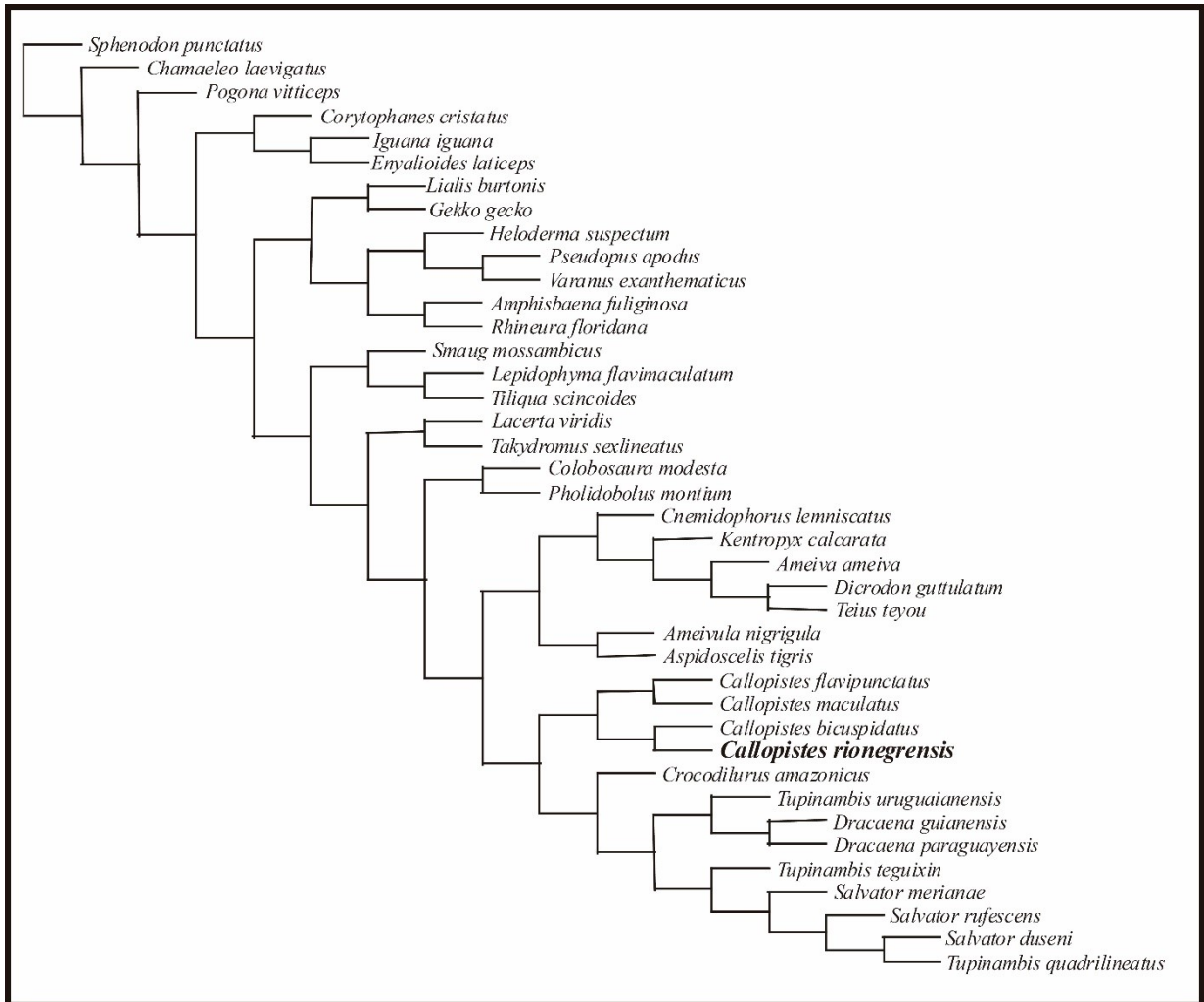


Figura 2. Hipótesis filogenética propuesta por Quadros *et al.* (2018) para la familia Teiidae. Modificado de Quadros *et al.* (2018). En negrita se destaca la posición de *C. rionegrensis*.

**Tabla 1.** Listado de taxones correspondientes a lagartos teidos que habitaron el territorio argentino durante el Mioceno.

Ubicación/Formación	Piso/Edad	Asignación taxonómica	Referencias	Material
Gaiman, Chubut	Colhuehapense	<i>Diasemosaurus</i> sp.	Gasparini <i>et al.</i> , 1986	Vértebras aisladas
Fm. Sarmiento, Miembro Trelew.	Mioceno temprano	<i>Tupinambis</i> sp.	Brizuela y Albino, 2004	Maxilar derecho



Loc. Monte León, Santa Cruz Fm. Sarmiento	Santacrucense Mioceno temprano-medio	<i>Diasemosaurus occidentalis</i> <i>Dibolosodon typicus</i>	Ameghino, 1893	Restos de dentario y maxilares aislados.
Córdoba Fm. La Playa	Huauquiense, Mioceno tardío	<i>Tupinambis sp.</i>	Donadio, 1983, 1984 Brizuela y Albino, 2012	Maxilar con dientes
Fm. Ituziangó	Huauquiense, Mioceno tardío	<i>Propodinema paranensis</i> <i>P. oligocena</i>	Ambroseti, 1890	Hemimandíbula
Monte Hermoso, Buenos Aires Fm. Monte Hermoso	Montehermosense Mioceno tardío- Plioceno	<i>T. preguxin</i> <i>T. sp</i> <i>Callopiestes bicuspidatus</i>	Rovereto, 1914 Albino, 2009 Chani, 1976	Restos craneales
La Pampa Fm. Cerro azul	Mioceno tardío	<i>Tupinambis sp.</i>	Scanferla y Agnolin, 2015 Brizuela, 2010	Vértebras, fragmentos de maxilares y dentarios.
Paso Córdoba, Río Negro. Formación Chichinales.	Colhuehapense, Mioceno temprano.	<i>C. rionegrensis</i>	Quadros <i>et al.</i> , 2018	Cráneo parcial

## II.2. Distribución geográfica y temporal de *Callopiestes*

El género *Callopiestes* se distribuye en América del Sur y cuenta con dos especies vivas, *C. flavipunctatus* Duméril y Bibron, 1839 de Ecuador y Perú, y *C. maculatus* Gravenhorst, 1838 de Chile, restringidas a una distribución trasandina. Ambas especies son lagartijas medianas a grandes que alcanzan 166 mm (*C. maculatus*) a 325 mm (*C. flavipunctatus*) de longitud del cuerpo y, una cola 2,3 veces más larga. Los dientes del maxilar y del dentario son comprimidos longitudinalmente, pudiendo presentar unicúspides a lo largo de toda la estructura o ser recurvados bicúspides a tricúspides en la región posterior (Harvey *et al.*, 2012).

Con respecto al registro fósil de este género, como ya se ha comentado anteriormente, hay dos especies extintas, ambas de Argentina: *C. bicuspidatus*, representada por un cráneo incompleto y mandíbulas, y *C. rionegrensis*, conocida a partir de un cráneo casi completo articulado (Quadros *et al.*, 2018).

En la contribución realizada en este Trabajo Final de Grado (TFG) se presenta un nuevo registro de *Callopiestes* para la Formación Chichinales en el área de Paso Córdoba. Si bien en el mismo no se preservan elementos óseos con caracteres diagnósticos de *C. rionegrensis*, es asignado a *C. cf. rionegrensis* por presentar características craneanas comunes con otras especies del género y con el holotipo MPCN-Pv002 como: la meseta parietal triangular con bordes rectos y marcados, el techo parietal plano, dentario con márgenes planos en vista lateral, concavidad en la zona de unión entre el angular y el subangular. Debido a que no se puede observar la sutura fronto-parietal, no puede observarse el foramen fronto-parietal completo, sin embargo, sobre el margen anterior del parietal se observa una incisura pineal marcada. En el pterigoides, incompleto, se observan al menos dos dientes pterigoideos.

El nuevo neurocráneo (MPCN-Pv754) aporta muy valiosa información anatómica sobre esta estructura poco estudiada en lagartos fósiles en general. La particularidad de este material se halla en que el neurocráneo está articulado con otros elementos craneanos y todo ello cubierto parcialmente por matriz sedimentaria. Este hecho hizo necesario que se realizaran microtomografías computadas (uCT) para llevar a cabo el estudio. Además, mediante estas imágenes se ha podido comprobar la excelente preservación del neurocráneo previo a su estudio (García *et al.*, 2018).

Para el desarrollo de este TFG se realizó la extracción virtual y la reconstrucción digital del neurocráneo del ejemplar MPCN-Pv754, con la finalidad de realizar la primera descripción detallada de la morfología de la caja craneana y su posterior comparación con la especie viviente *Callopiestes maculatus*, debido a que el ejemplar fósil MPCN-Pv002 asignado a *C. rionegrensis* estudiado por Quadros *et al.*, (2018) no preserva restos neurocraneanos. De esta forma se pretende analizar posibles cambios evolutivos en la

---

morfología neurocraneana y dilucidar si alguno de los caracteres tiene potencial uso en futuros análisis filogenéticos.

### **II.3. Antecedentes en el estudio del neurocráneo de lagartos fósiles**

El neurocráneo (ver sección “terminología utilizada” para la definición del término en el contexto de este TFG) es una estructura compleja que se encuentra formada por huesos pares e impares de distinto origen embrionario, y está perforada por nervios, vasos sanguíneos y divertículos neumáticos (Säve-Söderbergh, 1947; Currie, 1997; Porter *et al.*, 2016; Diaz y Trainor, 2019). La distribución topográfica de los forámenes y canales para el paso de nervios craneanos es marcadamente constante en los reptiles, razón por la cual estas estructuras suelen ser utilizadas para el reconocimiento de huesos y suturas (e.g., Romer, 1975; Kardong, 2007). En los tetrápodos, el neurocráneo está conformado por una serie de huesos esfenoides unidos y por cuatro huesos occipitales (basioccipital, supraoccipital y un par de exoccipitales) que cierran la pared posterior de la misma, excepto por la presencia del foramen magnum a través del cual sale la médula ósea. El techo craneano está formado por parietales y frontales, donde pueden quedar importantes impresiones de los hemisferios cerebrales y bulbos olfatorios en la cara ventral de estos elementos. La articulación del cráneo con la columna vertebral ocurre en el cóndilo occipital (Kardong, 2007).

Sin considerar el techo craneano, el neurocráneo de los escamados se puede dividir en dos partes, una región orbito-temporal conformada por membranas y cartílago y una región otoccipital osificada (Säve-Söderbergh, 1947; Evans, 2008; Bell *et al.*, 2009). La región orbito-temporal está compuesta por el septo interorbital, el neurocráneo anterior membranoso y la región pituitaria. Esta región del neurocráneo aloja la mayor parte del cerebro, se encuentra delimitada lateralmente por paredes cartilagosas y dorsalmente por los frontales y el parietal (Säve-Söderbergh, 1947). La región otoccipital encierra la parte posterior del cerebro, los huesos que componen esta región son el proótico, otoccipital (complejo óseo formado por el opistótico y exoccipital fusionados), esfenoides (formado por la fusión basiesfenoides y paraesfenoides), basioccipital y supraoccipital (Barahona

---

---

Quintana, 1996; Bell *et al.*, 2009). En otras palabras, los elementos óseos en la pared lateral del neurocráneo, por delante del proótico, no osifican y por lo tanto no se encuentran en el registro fósil.

El neurocráneo es una estructura sumamente interesante, desde varios aspectos. Endocranealmente aloja correlatos óseos de las partes encefálicas no preservadas, permitiendo reconstrucciones a partir de moldes que son utilizados en paleoneurología y paleobiología (e.g. Cruzado-Caballero *et al.*, 2019). Además los datos osteológicos presentan un set de caracteres con un potencial uso en filogenia. Sin embargo, en las matrices filogenéticas los caracteres neurocraneanos representan menos del 5% y los extraídos del techo craneano (especialmente del hueso parietal) alcanzan el 6% del total (Brizuela, 2010; Hernández Morales *et al.*, 2020). Generalmente se utilizan caracteres extraídos del neurocráneo, como la forma y desarrollo de los procesos basipterigoideos, el desarrollo relativo de los tubérculos basales, la posición del foramen posterior del canal vidiano, las relaciones de los procesos del proótico y la incisura del trigémino (margen posterior del foramen para ese nervio, formado por el proótico), la relación del supraoccipital con el parietal, la presencia y variación de la cresta supraoccipital y del proceso ascendente, entre otros. Estos caracteres son de suma importancia para ampliar las matrices filogenéticas, realizar diagnosis y reconocer estadios ontogenéticos (por ejemplo en el caso de los tubérculos basales, Bell *et al.*, 2008; Brizuela, 2010).

### ***II.3.1. Antecedentes a nivel mundial***

La descripción de neurocráneos de lagartos escamados fósiles a nivel mundial es notablemente escasa, incluyendo el neurocráneo de un escamado indeterminado del Cretácico Inferior de Sudáfrica (Ross *et al.*, 1999), un probable Gekkota (Conrad y Norell, 2006), el Monstersauria *Gobiderma pulchrum* (Conrad *et al.*, 2011), estos últimos, del Cretácico temprano de Mongolia y, un cráneo que preserva el neurocráneo completo de un lagarto anfisbenio del Mioceno de Europa (Bolet *et al.*, 2014). El bajo registro se debe, en parte, al pequeño tamaño y la alta fragilidad osteológica del neurocráneo. Además, al ser una estructura que se encuentra en el interior del cráneo, está rodeado por otros huesos, lo

---

que dificulta su preparación y, por ende, su estudio. En los últimos años gracias a la utilización de tomografías computadas, las descripciones neurocraneanas en especies fósiles (e.g. García *et al.*, 2018; Cruzado-Caballero *et al.*, 2019), y también en actuales (e.g. Bever *et al.*, 2005, descripción del neurocráneo de un Shinisauridae; Paluh y Bauer, 2017, descripción del neurocráneo de un Scinidae) han ido en aumento.

### ***II.3.2. Antecedentes para la Familia Teiidae***

Particularmente, para la Familia Teiidae, los neurocráneos fósiles descritos son aún mucho más escasos. Para el Cretácico tardío de Rumania, se registra la especie extinta *Barbatteius vremiri* (Venczel y Codrea, 2016) que sólo conserva la parte posteroventral de un neurocráneo parcial. Por su parte, en Sudamérica se registra sólo un ejemplar con un neurocráneo casi completo correspondiente a la especie *Tupinambis uruguaianensis* (Hsiou, 2007). Brizuela y Albino (2017) describen la osteología de la especie extinta *Callospistes bicuspidatus*, incluyendo, en una ilustración, al parietal en vistas dorsal y ventral (pero no hay descripción de forámenes neurovasculares). Finalmente, Quadros *et al.* (2018) incluyen una descripción parcial de dos elementos neurocraneanos (específicamente de los huesos parietal y frontal) ilustrando cortes tomográficos. En el caso de las especies vivientes de teiidos se encuentran muy bien documentados los neurocráneos de *Ameiva ameiva* (Tedesco *et al.*, 1999) y de *Tupinambis rufescens* (Montero *et al.*, 2004). Sin embargo, suele ser escaso el estudio detallado de la morfología de cada uno de los huesos que componen esta estructura y, en muchos casos, se mencionan sólo aquellos componentes que son visibles en vista occipital, en general por tratarse de cráneos articulados (e.g. Brizuela, 2010).

## II. 4. Objetivo general

Contribuir al conocimiento de los lagartos extintos de Argentina pertenecientes a la familia Teiidae, a través del estudio y la descripción morfológica detallada del neurocráneo más completo de un representante fósil del grupo del Mioceno de Sudamérica, asignado a *C. cf. rionegrensis*.

### II.4.1. Objetivos específicos

1. Contribuir al conocimiento del cráneo de los lagartos escamados Teiidae de la Argentina, particularmente con el estudio osteológico del neurocráneo de *Callopiastes cf. rionegrensis* (MPCN-Pv754)
2. Contribuir al conocimiento de las cavidades endocraneanas (ocupadas por el encéfalo y el oído interno) utilizando tomografías computadas y sentando bases para posteriores estudios paleoneurológicos.
3. Comparar el neurocráneo de MPCN-v754 con el de aquellos teiidos fósiles estudiados a fin de determinar principales diferencias, similitudes y homologías.
4. Comparar el neurocráneo MPCN-Pv754 con la especie actual: *Callopiastes maculatus* (FMNH53726) a fin de determinar posibles cambios en la morfología del neurocráneo.
5. Identificar posibles caracteres diagnósticos del neurocráneo de MPCN-Pv754 con la finalidad de incorporarlos a una matriz filogenética, de modo que contribuyan a la diagnosis de la especie.

### II.4.2 Hipótesis

1. A pesar de la diferencia corporal, el holotipo de *Callopiastes rionegrensis* (MPCN-Pv002), y el nuevo ejemplar hallado (MPCN-Pv754), corresponden a la misma especie.
-

2. La presencia de caracteres diagnósticos en el cráneo del holotipo y los caracteres craneanos observados en el nuevo ejemplar, soportan la asignación de MPCN-Pv754 a la especie *C. cf. rionegrensis*.
3. El neurocráneo es una estructura conservativa, por lo tanto, presentará la mayoría de los caracteres compartidos con la especie viviente *Callopistes maculatus*.

### III

## MATERIALES Y METODOS

### III.1. Ejemplares y obtención de datos

El ejemplar descrito en este estudio corresponde a un cráneo parcialmente completo, inmerso en una matriz arenosa. El mismo fue hallado cerca del Valle de la Luna Rojo, a 12 Km al sur de la ciudad de General Roca (Río Negro, Argentina) y se encuentra depositado en el Museo Patagónico de Ciencias Naturales “Juan Carlos Salgado” (MPCN) de General Roca (Río Negro, Argentina) con el número de colección MPCN-Pv754.

El espécimen fue analizado mediante microtomografías en el MicroCT Bruker SkyScan 1173, las cuales fueron realizadas en el Instituto Y-TEC (YPF-Tecnología), La Plata, Buenos Aires, Argentina. Se obtuvieron 720 imágenes de 704 x 704 píxeles (tamaño de píxel = 50.01  $\mu\text{m}$ ), utilizando un voltaje de 130 kV y una intensidad de 61  $\mu\text{A}$ . El filtro utilizado es de aluminio 1.0mm.

La segmentación de todos los elementos del cráneo y del neurocráneo se realizó utilizando el programa Materialise Mimics (versión 18.01). Esta técnica consiste en seleccionar manualmente en cada uno de los cortes digitales los píxeles que representan los huesos que se quieren extraer. De este modo fue posible aislar virtualmente el cráneo de su matriz sedimentaria y luego la región del neurocráneo, lo que, *a posteriori*, permitió realizar una reconstrucción 3D de dichas estructuras. Este trabajo se realizó de forma manual utilizando una tableta gráfica y lápiz digital Wacom Intuos Black. El análisis de la anatomía externa del cráneo se complementó con observaciones realizadas bajo lupa binocular (Eclipse). Se tomaron fotografías con una cámara digital de alta resolución (Nikon D3000) y las ilustraciones finales fueron realizadas con el programa Adobe Illustrator.

Para realizar la comparación con la especie actual de *Callopietes maculatus* se utilizaron las tomografías computadas disponibles en el sitio web Digital Morphology (The Deep Scaly Project, 2010; Gauthier *et al.*, 2012), luego de solicitar autorización para su uso. La tomografía empleada corresponde al cráneo del espécimen FMNH53726, el cual

---



está depositado en el Field Museum of Natural History, Chicago, Illinois, Estados Unidos. El material consta de 660 cortes a lo largo del eje coronal, cada imagen posee 1024 x 1024 píxeles, con un tamaño de vóxel de 0,064 mm y un campo de reconstrucción de 27 mm. La extracción virtual de este neurocráneo y su modelado en 3D, también fueron procesados con el software Materialise Mimics 18.01 (Figura 4).

### III.2. Terminología utilizada

En este TFG, se entiende por neurocráneo, o caja craneana, a la estructura que comprende a todos los elementos óseos que rodean y brindan protección al encéfalo y a los órganos de los sentidos, independientemente de su origen embrionario (e.g., Paulina Carabajal, 2009; 2015 y referencias allí). Sobre la base de esta definición, se incluirá el techo craneano (frontales y parietales) en esta descripción.

La presente descripción anatómica del cráneo y del neurocráneo de *C.cf. rionegerensis* utiliza la terminología propuesta por Säve-Söderbergh (1947) y Montero *et al.* (2004).

### III.3. Mediciones

Se tomaron medidas de las diferentes estructuras utilizando herramientas del software Materialise Mimics 18.01.

Las medidas generales del cráneo se obtuvieron con herramientas de medición lineal 3D del software anteriormente mencionado, de la siguiente manera (Fig. 1, Tabla 2):

- Longitud total del cráneo (**LC**): medida desde el límite anterior del hocico hasta el margen posterior del cóndilo occipital.
  - Ancho del cráneo (**AC**): tomada sobre la región más ancha de los articulares.
  - Altura del cráneo (**HC**): tomada desde el extremo anterior de los procesos basipterigoideos del basiesfenoides hasta la superficie dorsal de los parietales.
  - Longitud total de la mandíbula (**LM**): tomada desde el extremo anterior del dentario hasta el extremo posterior del prearticular.
  - Longitud del cuerpo del parietal (**LP**): tomada desde la sutura anterior con el frontal
-

hasta la sutura del parietal con el supraoccipital.

- Longitud del frontal (**LF**): tomada desde la sutura con el parietal en el extremo posterior hasta la sutura con los nasales en el extremo anterior.

Las medidas de la caja craneana fueron tomadas de la siguiente manera (Tabla 3):

- Longitud del basicráneo (**LBC**): tomada desde el extremo posterior del cóndilo occipital hasta el extremo posterior del proceso cultriforme.
- Longitud del supraoccipital (**LSO**): tomada sobre la línea media del cráneo desde el extremo anterior al posterior del supraoccipital.
- Ancho del cóndilo occipital (**ACO**): distancia transversal entre los márgenes laterales del cóndilo occipital.
- Altura del cóndilo occipital (**HCO**): tomada desde el extremo ventral al dorsal del cóndilo occipital.
- Altura del foramen magnum (**HFM**): tomada desde el margen ventral del foramen magnum formado por el basioccipital, hasta el margen dorsal, formado por el supraoccipital.
- Ancho del foramen magnum (**AFM**): distancia transversal entre los márgenes laterales del foramen, en la zona media del margen con los otoccipitales.

Distancia transversal entre los tuberculos basales (DTB):

- Distancia transversal anterior (DTBA): tomada en la superficie anteroventral de los TB;
- Distancia transversal posterior (DTBP): tomada en los extremos posteriores de los TB a media altura.

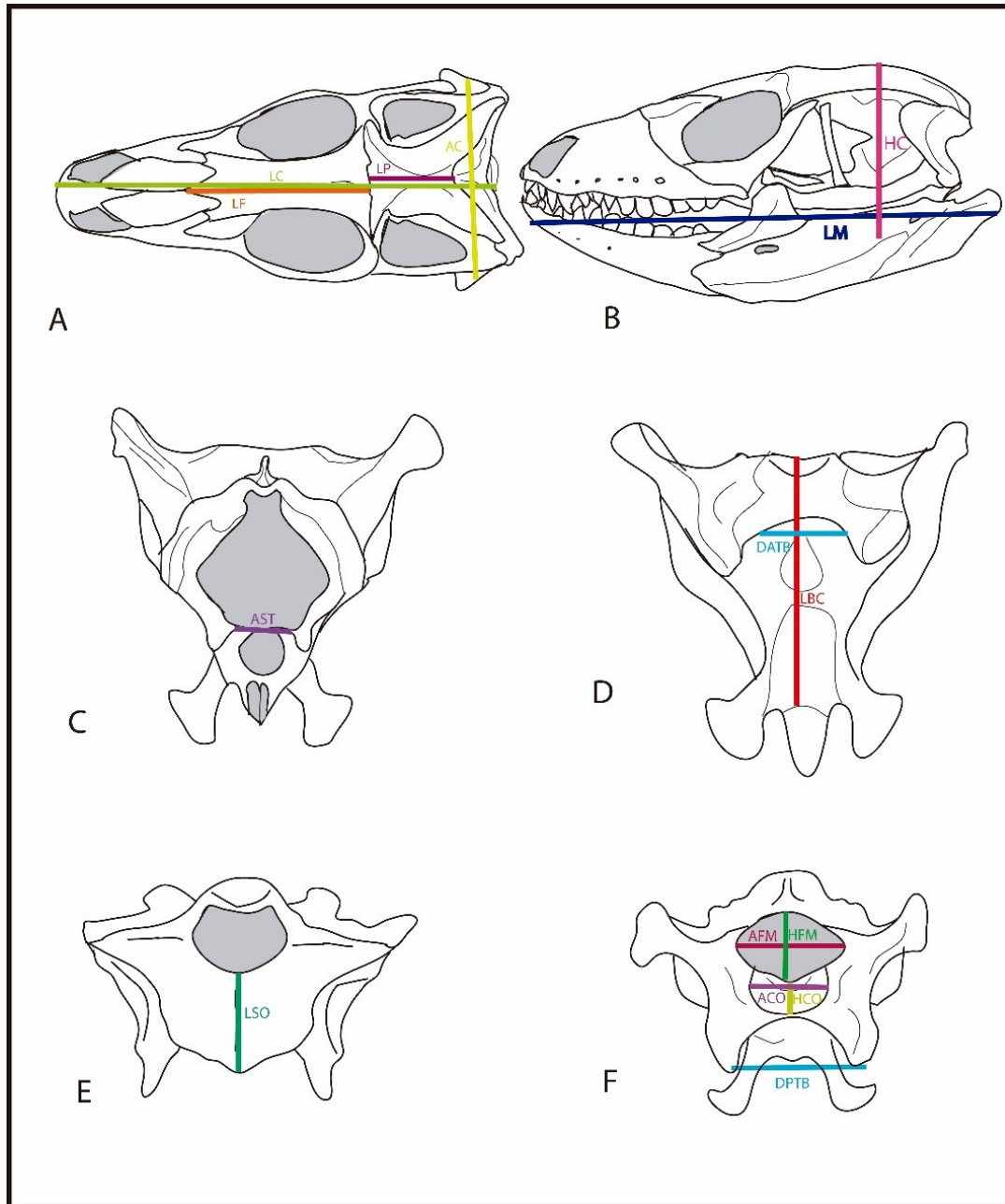


Figura 3. A y B: dibujos de líneas de un cráneo esquemático de lepidosaurio. A. Vista dorsal, se muestran las medidas LF, LP, AC. B. Vista lateral, se muestran las medidas HC, LC. C, D, E, F: dibujos de líneas de un neurocráneo general, C vista anterior, se muestra la medida AST; D, vista ventral, se muestran las medidas LBC y DATB; E, vista dorsal, se muestra la medida LSO. F, vista posterior, se muestran las medidas AFM, HFM, ACO, HCO y DPBT.

#### III.4. Procedencia geográfica y estratigráfica

El material bajo estudio fue encontrado rodado (en otras palabras no estaba “*in situ*”), ello impidió obtener datos precisos sobre la procedencia del mismo, por lo cual, su localización en una columna estratigráfica era de suma importancia para realizar posteriores análisis.

La procedencia geográfica del material fue puesta a prueba al realizar un estudio del contexto sedimentológico y estratigráfico de la zona donde se encontró el espécimen (ver mapa de ubicación en el apartado IV.1). Para esto, se realizó una sección estratigráfica de las rocas aflorantes en compañía del geólogo Lucas D. Lothari (IANIGLIA CCT, Mendoza), utilizando como herramientas una brújula tipo Brunton para medir inclinación y orientación de las capas, un GPS (Garmin Map 60cx), para medir la ubicación geográfica del afloramiento, y un báculo de Jacob. El lugar fue visitado en dos ocasiones, en las cuales se tomaron las medidas necesarias y las notas descriptivas sobre la sedimentología de la zona. Los datos obtenidos fueron posteriormente digitalizados en un perfil estratigráfico utilizando el *software* Adobe Illustrator (Fig. 5).

La columna estratigráfica, se realizó en base a la comparación exhaustiva entre la matriz sedimentaria que recubre el cráneo y las sedimentitas del afloramiento pertenecientes a la Formación Chichinales, dentro del Área Municipal Natural Protegida Paso Córdoba (GPS: 39°07'10,06''S, 67°41'59,03''O). Esta localidad se encuentra a 12 km al sur de la ciudad de General Roca, en la provincia de Río Negro.

#### III.5. Abreviaturas

*Abreviaturas anatómicas.* **a**, angular; **ar**, articular; **BO**, basioccipital; **c**, coronoide; **CO**, cóndilo occipital; **cr. int. fen**, *crista interfenestralis*; **c.S**, cresta sagital; **c.SO**, cresta supraoccipital; **c.PRO**, cresta proótica; **cr.S**, *crista sillar*; **c.T**, *crista tuberalis*; **d**, dentario; **des.P**, *descensus parietalis*; **dpt**, dientes pterigoides; **dr.S**, *dorsum sellae*; **e**, escamoso; **F**, frontal; **FM**, foramen magnum; **fo**, fenestra ovalis; **fo. car. int**, foramen de la carótida interna; **fo. met**, foramen metótico; **I**, lacrimal; **m**, maxilar; **MP**, meseta parietal; **n**, nasal;

---

**nc**, neurocráneo; **OTO**, otoccipital; **P**, parietal; **PA**, proceso alar; **PM**, proceso medial; **PL**, proceso lateral; **PI**, proceso inferior; **Pasc**, proceso ascendente; **p. desc**, proceso descendente; **PBT**, proceso basipterigoideo; **pf**, post frontal; **pt**, pterigoide; **po**, postorbital; **PP**, Proceso paraoccipital; **PST**, proceso supratemporal; **prf**, prefrontal; **PRO**, Proótico; **Pv**, proceso ventral; **q**, cuadrado; **sp**, esplénico; **sa**, suprangular; **SO**, supraoccipital; **TB**, tubérculo basal; **VCL**, vena cefálica lateral, **y**, yugal.

*Abreviaturas institucionales.* **FMNH**, *Field Museum of Natural History*, Chicago, Illinois, USA; **MCN**, Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil; **MPCN**. Museo Provincial de Ciencias Naturales “Juan Carlos Salgado” General Roca, Provincia de Río Negro, Argentina; **UNRN**. Universidad Nacional de Río Negro, General Roca, Río Negro.

## IV

### MARCO GEOLÓGICO

#### IV.1 Ubicación geográfica

El ejemplar MPCN-Pv754 fue encontrado en sedimentos pertenecientes a la Formación Chichinales, dentro del Área Municipal Natural Protegida Paso Córdoba (GPS:  $39^{\circ}07'10,06''\text{S}$ ,  $67^{\circ}41'59,03''\text{O}$ ). Esta localidad se encuentra a 12 km al sur de la ciudad de General Roca, en la provincia de Río Negro (Argentina; Fig.4).

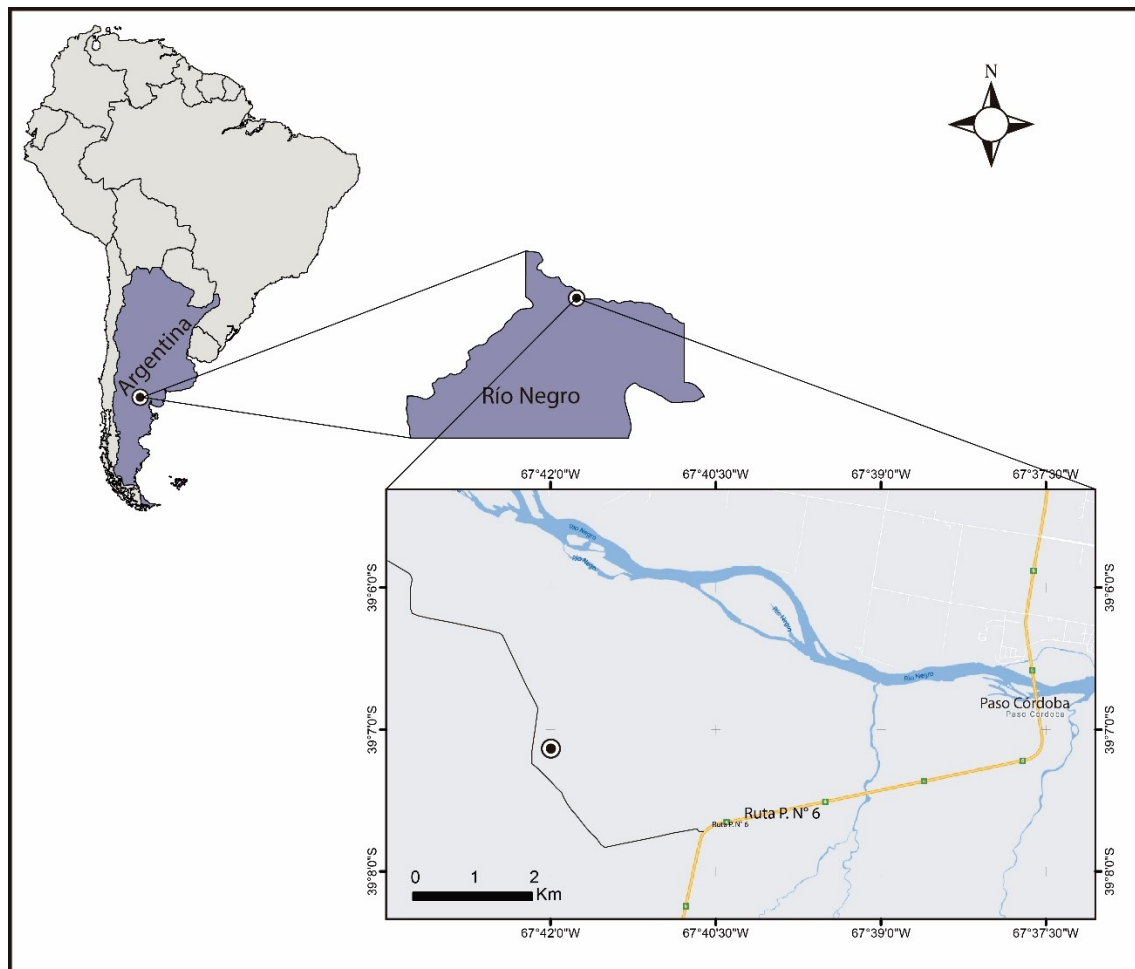


Figura 4. Ubicación geográfica del afloramiento. El punto simboliza el lugar donde proviene el espécimen MPCN-Pv754.

#### IV. 2 Procedencia estratigráfica

En la localidad de Paso Córdoba, donde fue hallado el ejemplar MPCN-Pv754, se realizó un perfil estratigráfico para determinar con mayor precisión la procedencia estratigráfica del mismo (Fig. 5). Para esto se tuvieron en cuenta las características físicas de la arenisca portadora, como el tamaño de clastos, su redondez, el color y el nivel de selección del sedimento. A su vez, se comparó esta arenisca con todos los niveles aflorantes en la zona de estudio.

El perfil estratigráfico realizado para este trabajo abarca parte de la Formación Anacleto (Grupo Neuquén) del Cretácico Superior y de la Formación Chichinales (Grupo Malargüe) de edad Miocena. La Formación Chichinales se divide en dos miembros, uno inferior constituido por tobas grises con abundantes concreciones blancas, y uno superior constituido por tobas, areniscas y limos blanquecinos (Weber, 1964).

En la parte inferior del perfil se encuentra la Formación Anacleto, sin su base expuesta. Está conformada por areniscas finas que presentan estratificación entrecruzada tabular planar y fangolitas de colores rojizos. Por encima - en discordancia- se encuentra la Formación Chichinales, la cual está conformada en su base por un cuerpo lenticular compuesto por un conglomerado de tipo clasto sostén con matriz carbonática. Los clastos corresponden mayoritariamente a rocas ígneas y metamórficas, de aproximadamente 10 cm en su eje mayor, que no presentan imbricación y cuyos contornos son sub-redondeados. Por la granulometría de las rocas se infiere un ambiente fluvial de alta energía. Hacia el nivel superior de la sección se observa una marcada disminución de la energía del ambiente indicada por un descenso en el tamaño de los clastos. Este estrato con geometría tabular, consta de areniscas tobáceas con estratificación entrecruzada en artesa, presencia de concreciones carbonáticas aisladas y grietas de desecación, por lo cual se puede inferir que el depósito se generó en un ambiente de fluctuaciones fluviales con canales amalgamados. Todos los datos mencionados en esta sección concuerdan con el ambiente propuesto por Barrio *et al.* (1989) en el cual se plantea un ambiente abierto, con canales fluviales efímeros en los que su caudal y energía variaría estacionalmente.

A partir del análisis macroscópico la litología que compone la matriz en la cual se

---

---

encuentra inmerso el fósil y de la comparación con sedimentos del lugar donde fue encontrado este ejemplar, se puede inferir que éste estaba depositado en el nivel de areniscas medias del techo de la sección (Fig. 5). Estos depósitos corresponden al Mioceno temprano, lo cual brinda una edad estimada entre 21,1 y 20,1 Ma (Goin *et al.*, 2007; Dunn *et al.*, 2013; Quadros *et al.*, 2018).

#### **IV. 3 Contexto paleontológico de la Formación Chichinales**

La fauna fósil de la Formación Chichinales para la zona de Paso Córdoba, está constituida por numerosos restos de mamíferos de la infraclase Marsupialia, el superorden Edentata y de los órdenes Rodentia, Litopterna y Notoungulata (e.g. Barrio *et al.*, 1989). Entre los saurópsidos, se registraron dos familias de tortugas (Pleurodira y Cryptodira), restos de reptiles asignables al orden Crocodylia indet. (Barrio *et al.*, 1989; Lio *et al.*, 2017), dos registros de lagartos escamados del género *Callopietes* (Quadros *et al.*, 2018; presente trabajo) y un ensamble de restos de aves que contiene representantes del orden Charadriiformes y de las familias de los fororrácidos y réidos (Agnolin y Chafrat, 2015). Basándose en estos registros se puede asignar la Formación Chichinales a la edad mamífero Colhuehuapense (e.g. Agnolin y Chafrat, 2015; Barrio *et al.*, 1989), que corresponde a una edad de 21,1 a 20,1 Ma.



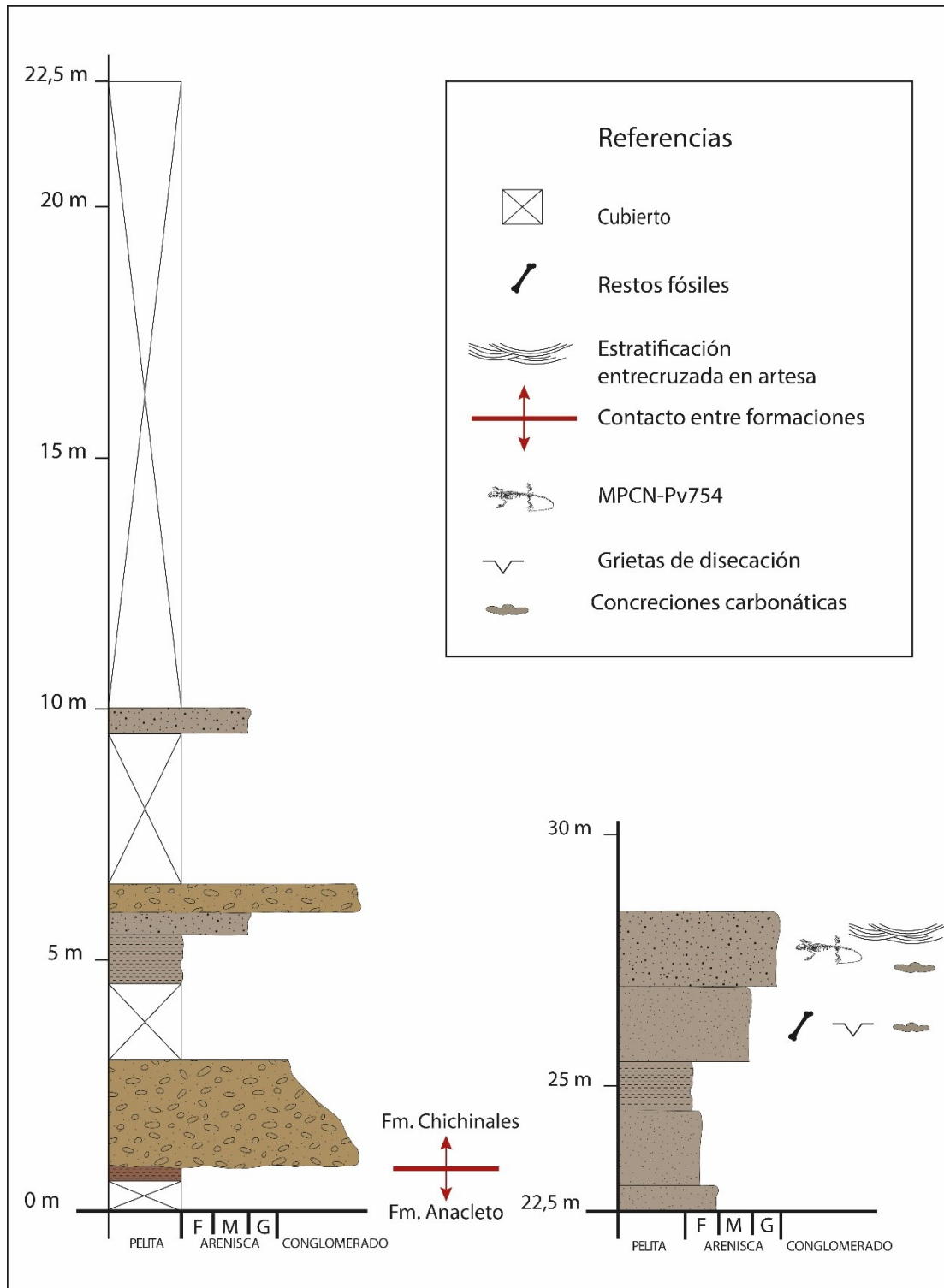


Figura 5. Sección estratigráfica de la Formación Chichinales en la zona de estudio.

---

#### IV.4 Contexto Paleobiogeográfico y Paleoclimático

Durante la disgregación de Gondwana, ocurrida en el Cretácico, el clima era mucho más cálido que en la actualidad, llegando a extenderse las condiciones climáticas templadas hasta el área de los polos. Por su parte la evolución de la Patagonia Argentina fue independiente del resto de Gondwana, debido a que permaneció conectada con la Antártida generando una fauna endémica del continente insular Sudamerica-Antartida (Albino, 2020). Posteriormente, durante el Cenozoico ocurrieron dos eventos particulares de gran influencia climática correspondientes por un lado a la apertura del Pasaje de Drake durante el Eoceno-Oligoceno (que separó la Antártida de la Patagonia originando condiciones más frías a nivel global) y por otro lado el aumento de la actividad tectónica en la Cordillera de los Andes durante el Mioceno, que obstruyó el paso de los vientos húmedos generando desertificación de manera paulatina (Coronato, 2020).

Simultáneamente, a fines del Oligoceno, principios del Mioceno en la Patagonia Argentina, se registra una nueva transgresión atlántica, la cual generó al conocido “Mar Patagónico” (Goin *et al.*, 2007). Entre las diferentes transgresiones de dicho mar se depositaron los sedimentos del “Colhuehuapense” (Goin *et al.*, 2007), desde donde se han recuperado importantes asociaciones de lagartos teiidos (Brizuela y Albino, 2004; Albino, 2008; Albino, 2020). Este evento es concordante con el óptimo climático que regía en toda la Patagonia, luego del cual comienza a producirse un enfriamiento progresivo (Böhme, 2003).

Con la retrogradación del océano Atlántico acompañada del progresivo levantamiento de la cordillera de los Andes, comienzan a formarse las subregiones fitogeográficas actuales. En Argentina se encuentran representadas tres regiones fitogeográficas, la región Neotropical, la Antártica y la Oceánica (Cabrera *et al.*, 1976). Dentro de la Neotropical, se encuentran la mayor cantidad de provincias fitogeográficas del país. Actualmente, la zona de Paso Córdoba, es regida por la provincia del Monte. El paisaje del monte es de llanuras arenosas, mesetas y laderas bajas, el clima es templado a seco en el sector septentrional y seco y frío en el meridional, las precipitaciones varían entre los 80 y 250 mm anuales y el rango de temperaturas se encuentra en un promedio

---

anual ente 13 y 17,5 (Cabrera *et al.*, 1976). Al comparar las condiciones climáticas del Mioceno inferior/medio con las actuales, es evidente que en la actualidad el clima es mucho más árido y frío (Barreda *et al.*, 2007; Ortiz Jaureguizar y Cladera, 2006).

V

PALEONTOLOGIA SISTEMATICA

SQUAMATA Opper, 1811

LACERTIFORMES Estes, de Queiroz y Gauthier, 1988

TEIOIDEA Estes, de Queiroz y Gauthier, 1988

TEIIDAE Gray, 1827

CALLOPISTINAE Harvey, Ugueto y Gutherlet, 2012

*CALLOPISTES* Gravenhorst, 1838

*CALLOPISTES cf. RIONEGRENSIS* Quadros, Chafraat y Zaher, 2018

*Género tipo:* *Callopistes* Gravenhorst, 1838

*Diagnosis del género:* *Callopistes* presenta características combinadas que lo diferencian de otros lagartos teiidos como: una cuña entre las ramas del proceso premaxilar; el post-frontal contiene una protuberancia proyectada anteriormente, la meseta parietal es triangular, tiene bordes marcados y rectos; el techo fronto-parietal es plano; el cuadrado carece de expansión antero-posterior; la cresta supraoccipital se reemplaza distalmente por un surco profundo; el pterigoides presenta una depresión antero-ventral; en vista lateral el dentario presenta un contorno recto, los procesos posteriores delimitan con una concavidad que acomoda al subangular y al angular; el borde posterior del esplenial es vertical en vista medial, contiene una sutura irregular y una pequeña cuña dirigida anteriormente, el esplenial delimita con la fenestra subcoronoide.

*Diagnosis de la especie:* Se caracteriza por la presencia de un foramen pineal en la sutura fronto-parietal combinados con la presencia de cinco o más dientes pterigoideos.

*Asignación al género:* El ejemplar MPCN-Pv754 presenta caracteres diagnósticos

---

concordantes con *Callopistes* tales como: la meseta parietal triangular con bordes rectos y marcados, el techo parietal plano, dentario con márgenes planos en vista lateral, concavidad en la zona de unión entre el angular y el subangular, el cuadrado no se expande anteroposteriormente (Fig. 6).

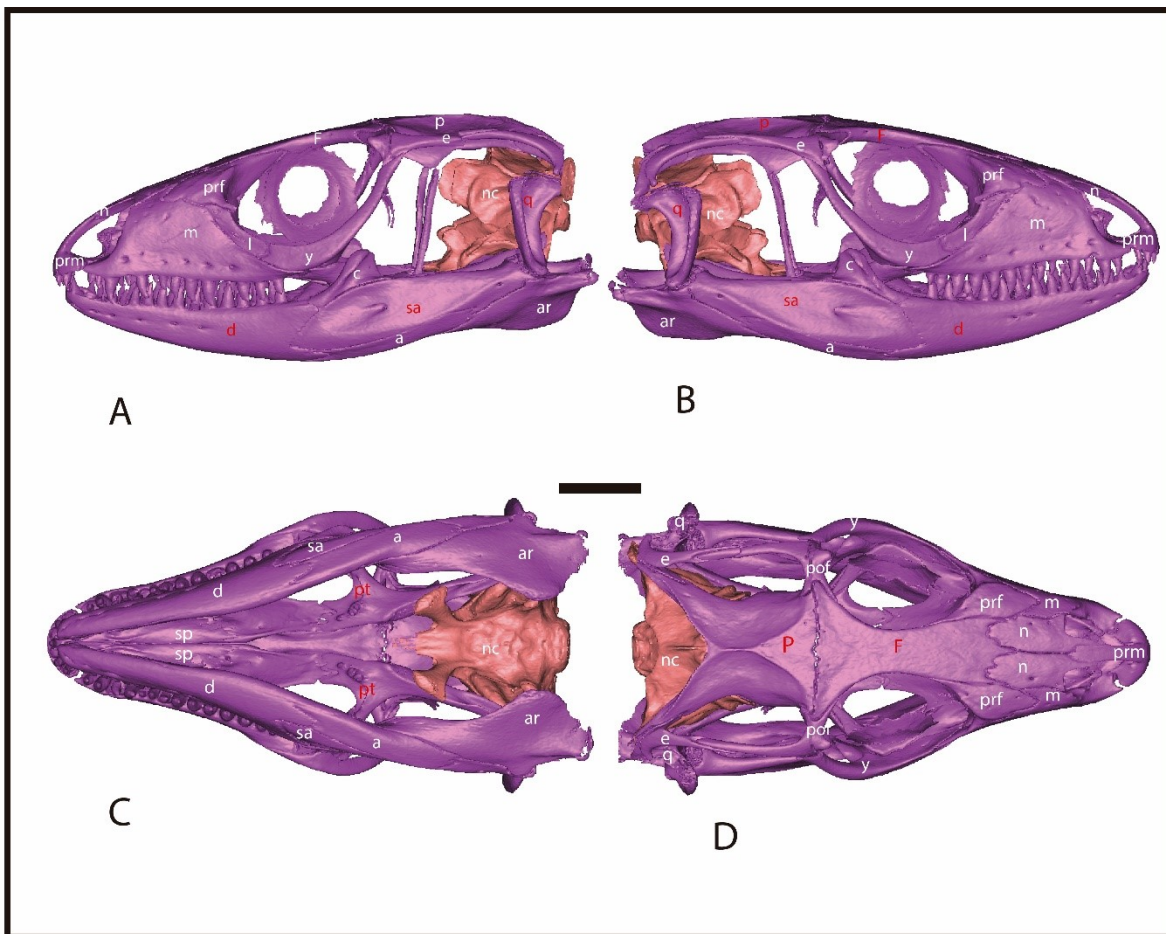


Figura 6: Reconstrucción digital de alta fidelidad del cráneo de la especie tipo del genero *Callopistes*, *C. maculatus* (FMNH53726). A, vista lateral derecha, B, Vista lateral izquierda; C, Vista ventral; D, Vista dorsal. El color rojo señala los caracteres diagnósticos presentes. Ver abreviaturas en el apartado III.5. Barra escala = 5mm.

*Asignación a la especie:* Debido a que no se preservan completas las estructuras óseas que presentan caracteres diagnósticos en el holotipo, se asigna al material a la especie *Callopistes* cf. *rionegrensis* (ya que no se puede arribar a una identificación inequívoca sin un análisis más exhaustivo de la morfología), y por interpretarse que podría presentar los

siguientes caracteres en común con el holotipo de *C. rionegrensis* (MPCN-Pv002) (Fig. 7): una escotadura pineal en el área de sutura fronto-parietal (que representaría el margen posterior del foramen pineal), y si bien el hueso pterigoides derecho se encuentra muy erosionado preserva dos dientes sugiriendo que originalmente el número de dientes podría haber sido mayor.

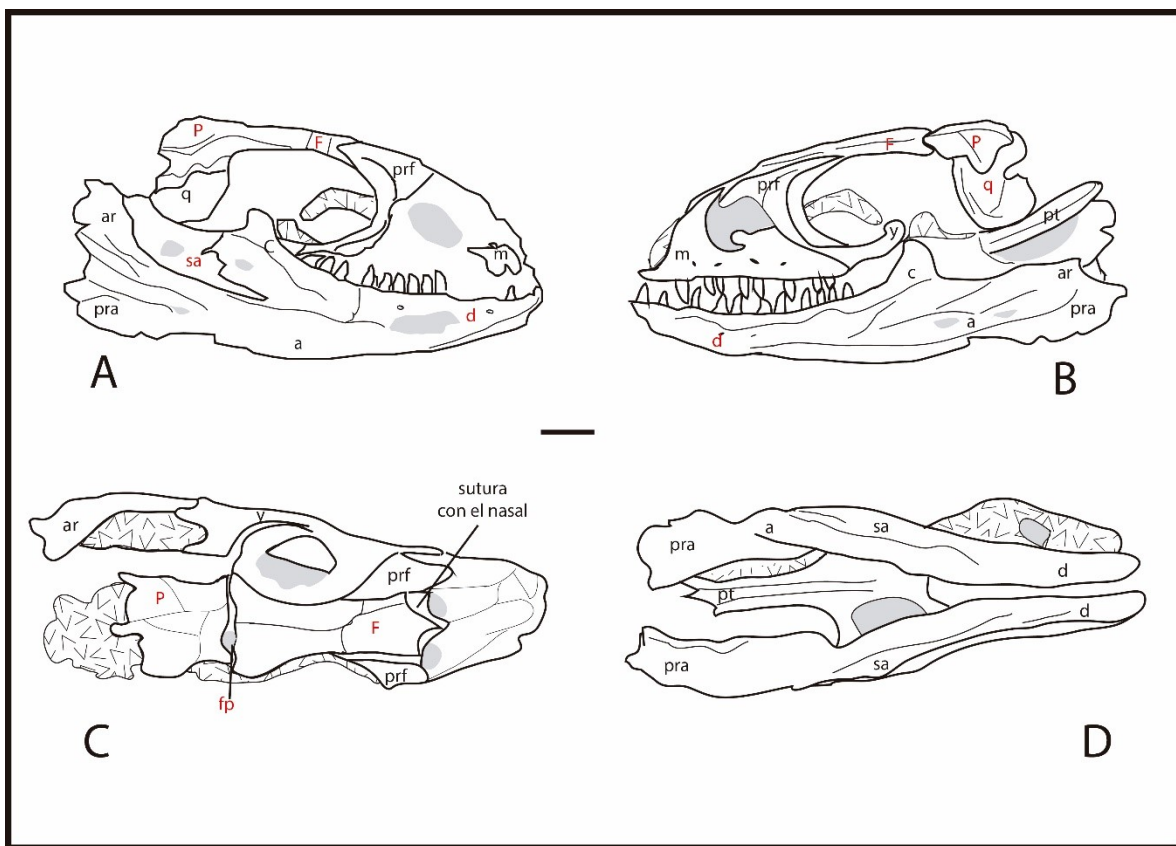


Figura 7. Dibujo de líneas de *Callopiastes rionegrensis* Holotipo MPCN-Pv002. A, vista lateral derecha; B, vista lateral izquierda; C, vista dorsal; D, vista ventral. El color rojo señala los caracteres diagnósticos conservados a nivel género y especie. Ver abreviaturas en el apartado III.5. Barra escala = 5 mm.

## VI DESCRIPCIÓN

### VI. 1. Comentarios generales

El espécimen MPCN-Pv754 (Fig. 8; Tabla 2), conserva el cráneo, las mandíbulas y el neurocráneo en sus posiciones anatómicas relativas y con una gran proporción de sus elementos articulados y enteros. El cráneo se encuentra dañado principalmente en los laterales a la altura de la órbita, con la porción más afectada por fracturas correspondiente al sector izquierdo. El extremo anterior del hocico, incluyendo los premaxilares, se encuentra perdido.

**Maxilar.** El maxilar derecho (Fig. 8E) en su extremo anterior conserva tres alveolos, y en el sector medial se observan seis dientes que se engrosan anteroposteriormente. El proceso descendente del maxilar derecho que contiene tres piezas dentales más está roto y desplazado hacia el interior del cráneo, por lo cual se estima que los dientes que faltan fueron desarticulados.

El maxilar izquierdo (Fig. 8G) se preserva en forma incompleta. En su extremo anterior se observan alveolos para cuatro dientes, mientras que en la zona media hay cinco dientes cónicos unicuspidados. El proceso descendente que conserva tres dientes más está fragmentado y desplazado unos milímetros hacia el exterior del cráneo. Se estima que el conteo total de dientes maxilares es de al menos trece.

**Prefrontal.** Se conserva el prefrontal derecho completo (Fig. 8E) y articulado con el resto de los huesos de la órbita, mientras que el prefrontal izquierdo está desplazado dorsalmente y roto en su parte posteromedial.

**Nasal.** Es un hueso impar, que sutura anteriormente con el premaxilar y posteriormente con el frontal (en forma de W). Ambos nasales se encuentran completos y articulados con los

frontales, los maxilares y los prefrontales (Fig. 8A). Si bien el premaxilar se encuentra desarticulado y perdido, se mantiene intacta el área de sutura del lado izquierdo, la que es ovalada y de bordes redondeados.

**Yugal.** El yugal forma el borde ventral y parte del posterior de la órbita. Sólo del lateral derecho se encuentra preservado, pero incompleto (Fig. 8A, E). El proceso suborbital está roto y perdido. El proceso postorbital del yugal es alargado y se adelgaza hacia el área de sutura con el postorbital. Este hueso del lado izquierdo no se preserva.

**Postfrontal.** Está completo sólo del lado derecho, articulado con los demás huesos que conforman la órbita (Fig. 8E). Se preserva la zona de articulación con el frontal y el parietal. Del lado izquierdo este hueso se encuentra perdido.

**Cuadrado.** Sólo el cuadrado derecho se encuentra preservado completo, aunque está rotado y desplazado posteriormente sobre el surangular (Fig. 8E). No presenta expansión anterolateral, lo cual es una característica diagnóstica de la familia Teiidae. El cuadrado izquierdo se encuentra perdido.

**Postorbital.** El postorbital derecho, se preserva parcialmente desde la zona de articulación con el yugal y el postfrontal hasta su parte medial (Fig. 8A). La porción posterior está rota y perdida. Este hueso forma el arco temporal superior de la fenestra temporal superior. Del lado izquierdo la zona está muy fragmentada por lo que no puede diferenciarse el postorbital de otros fragmentos de hueso de la región.

**Pterigoides.** Sólo se preserva el hueso pterigoides del lado derecho (Fig. 9). En vista ventral se observan dos dientes sobre la rama anteromedial del proceso palatino del pterigoide. Como esta zona está muy erosionada, no se descarta que hubiera más dientes debido a la preservación parcial de este hueso. Hacia el extremo posterior el proceso cuadrado se preserva incompleto debido a una fractura.

---



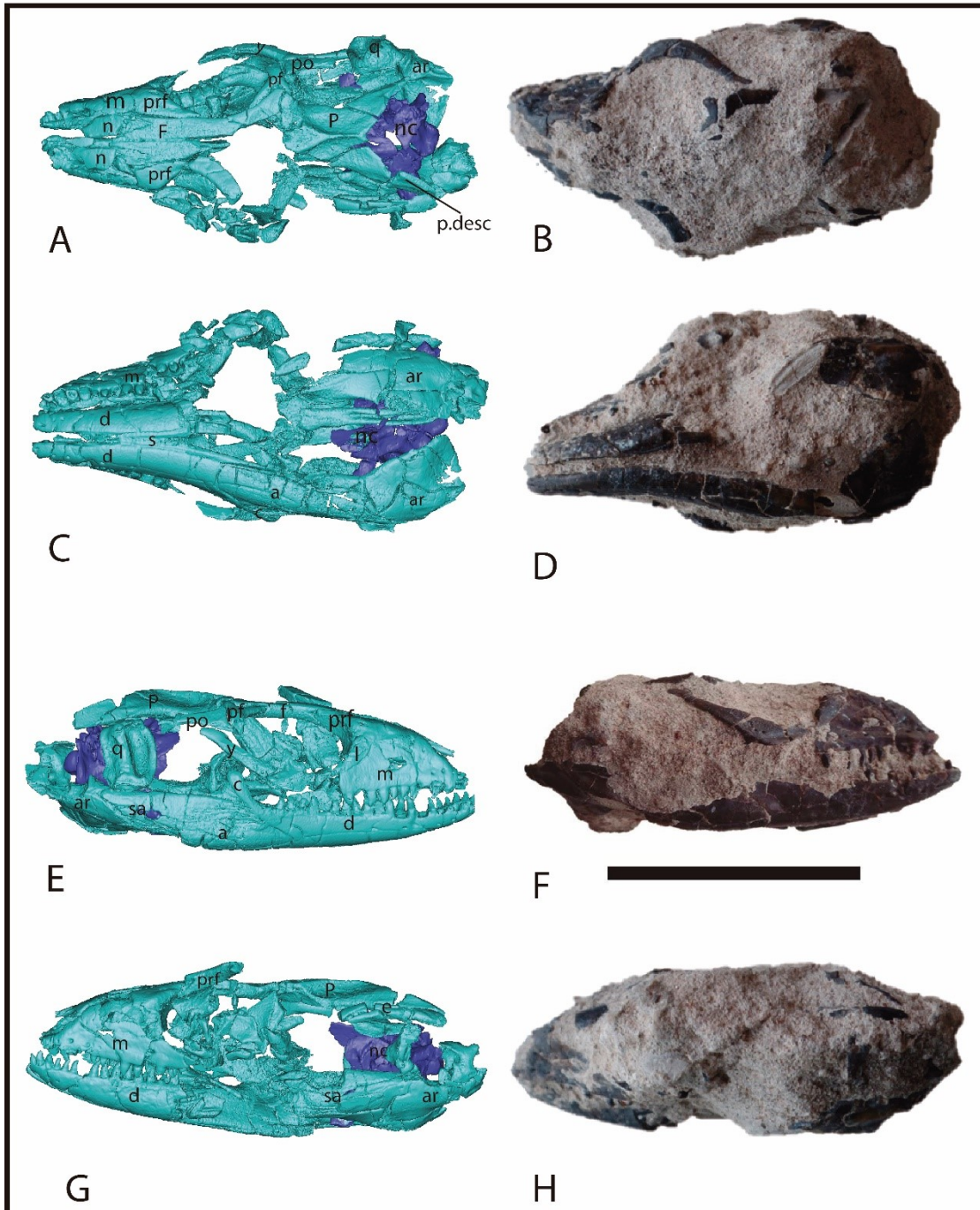


Figura 8. A, C, E y G, son reconstrucciones digitales de alta fidelidad. B, D, F y H son fotografías *Callopiestes* cf. *rionegrensis* (MPCN-Pv754). A y B, vista dorsal; C y D, vista ventral. E y F vista lateral derecha; G y H, vista lateral izquierda. Ver abreviaturas en el apartado III.5. Barra escala = 5cm.

**Mandíbulas.** Las mandíbulas están compuestas por el dentario, el coronoides, el angular, el surangular, el esplenial y el articular. De ambos lados este conjunto de huesos se encuentran bien preservados. La mandíbula derecha está completa, mientras que la izquierda carece de su extremo más posterior (Fig. 8E, G).

En la mandíbula, el dentario derecho presenta catorce dientes y seis alveolos libres. Los dientes son cónicos, unicuspidados y se ensanchan de manera progresiva posteriormente.

El dentario izquierdo contiene trece dientes y tres alveolos. Los dientes tienen las mismas características y distribución que los del dentario derecho. Los dientes no se extienden más allá de la base del coronoides, carácter que es compartido con otros lagartos teiididos (Fig. 8E). El conteo final de dientes en el dentario es de veinte. El margen posterior del dentario izquierdo junto con el coronoides se encuentra perdido.

El esplenial es un hueso par, largo y plano, que recubre el canal de Meckel (Fig. 8C). Del lado derecho se extiende posteriormente, pasando la línea del coronoides. Del lado izquierdo la porción posterior no se preserva.

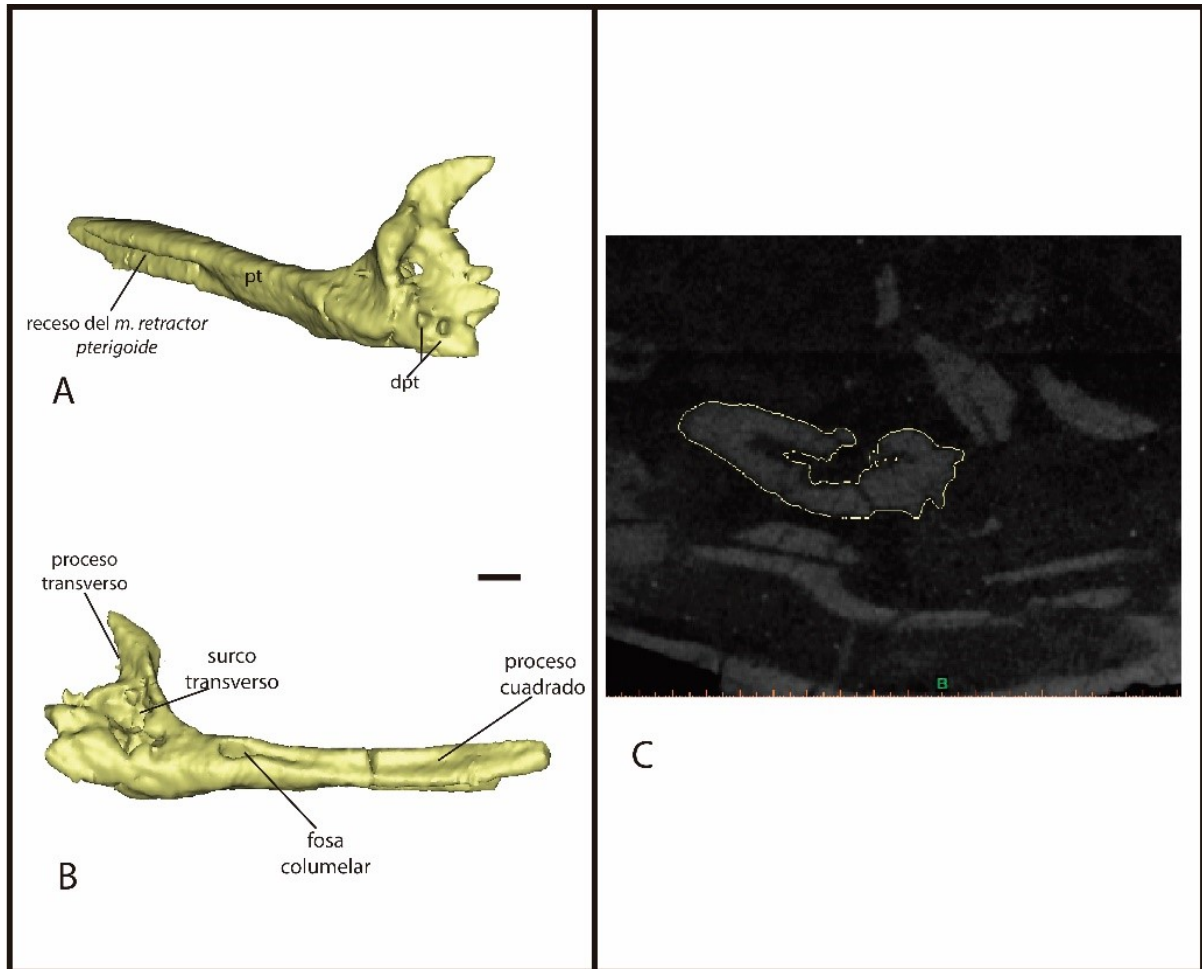


Figura 9. Reconstrucción digital del hueso pterigoide del ejemplar *Callopistes cf. rionegrensis* (MPCN-Pv754). A, vista anterolateral; B, vista lateral. Ver abreviaturas en el apartado III.5. Barra escala= 5mm. C, Recorte tomográfico sagital del fragmento del pterigoide que conserva los dientes pterigoideos.

***Techo craneano (frontal y parietal).*** Con respecto al frontal (Fig. 10B, C, D) sólo se conserva su porción anterior completa, donde se puede observar la articulación con los prefrontales y nasales. Sólo en el extremo posterior derecho se conserva el área de sutura con el parietal y con el post-frontal (Fig. 8B, D). El parietal por su parte se conserva completo con los procesos descendentes articulados (Fig. 10B, C, D). Estos elementos están descriptos más abajo en la sección “neurocráneo”.

## **VI. 2. Neurocráneo**

El neurocráneo está conformado por un techo craneano en posición anatómica, un basicráneo y por paredes posterior y laterales que se encuentran desplazados anteroventralmente. Las tomografías computadas muestran que esta región está muy bien preservada, sin deformaciones, aunque está rotada unos 30° desde la línea media hacia el lateral derecho (Fig. 10). En esta estructura se pueden identificar todos los elementos óseos que la componen. Sin embargo, algunos elementos no están completos como por ejemplo el techo craneano (parietales y frontales muy erosionados), la zona lateromedial del basioccipital, el proceso paraoccipital izquierdo y el proceso cultriforme (que se encuentra perdido). Dentro de la cavidad endocraneana, más precisamente dentro de la cápsula ótica formada principalmente por el proótico y opistótico, se encuentran preservados los canales semicirculares del oído interno (Fig. 11). Del lado derecho se puede observar una mejor calidad de preservación de las estructuras mencionadas.

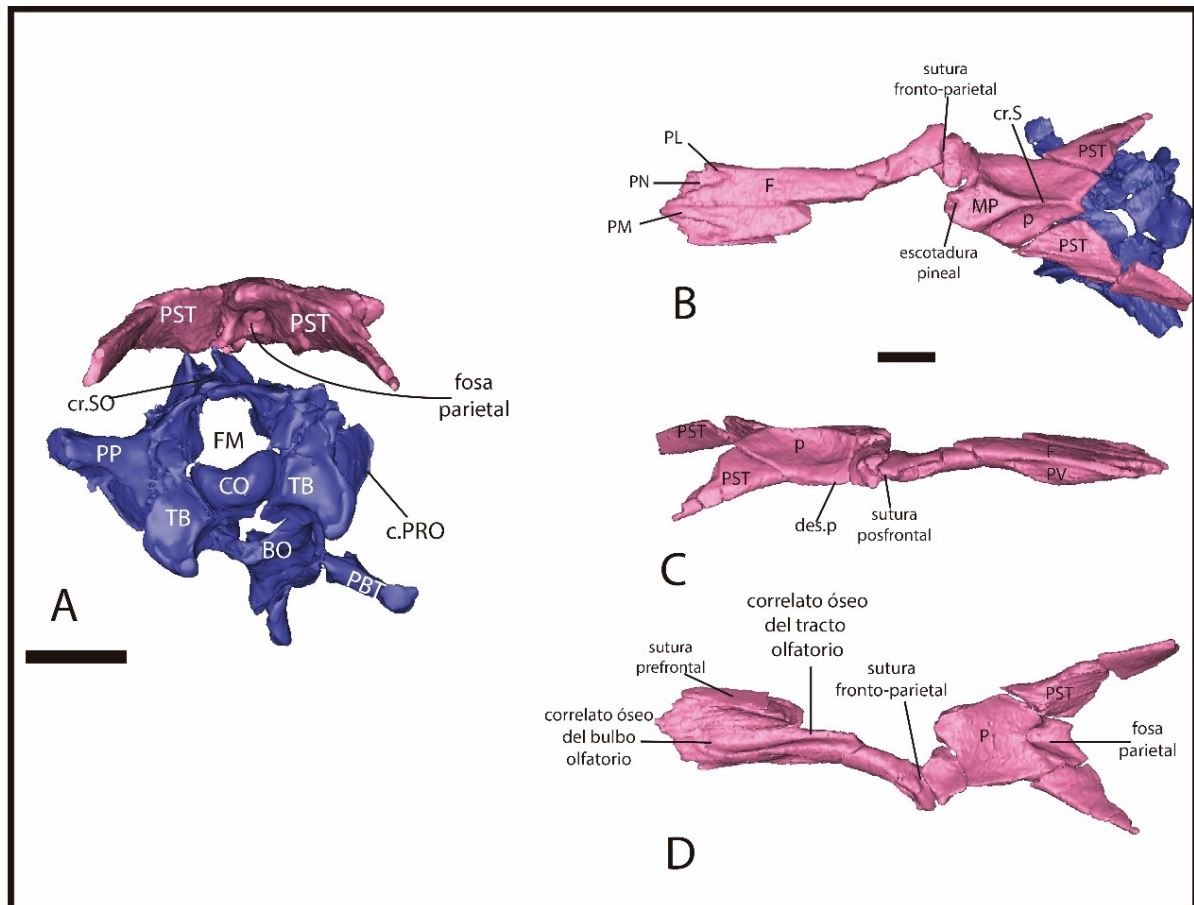


Figura 10: Reconstrucción digital de los huesos parietal y el frontal de *Callopistes cf. rionegrensis* (MPCN-Pv754), A, vista posterior donde se observa la articulación con el neurocráneo, B, vista dorsal; C, vista lateral; D, vista ventral. Ver abreviaturas en el apartado III.5. Barra escala = 5mm.

**Frontal.** El frontal es un hueso par, más largo que ancho, que se adelgaza anteriormente (Fig. 10B, C, D; Tabla 2). Como se menciona anteriormente, el frontal brinda cobertura dorsal a la parte más anterior de la cavidad ocupada por el encéfalo.

En la región anterior, en vista dorsal, el frontal contacta con los nasales mediante los procesos nasales que forman una W invertida. El frontal derecho es el único que conserva el proceso ventral del frontal que en vista lateral es fino y acunado, esta área sutura con el prefrontal.

En vista ventral, hacia el interior las crestas formadas por los dos procesos ventrales del frontal, se encuentra el correlato óseo del bulbo y los canales olfatorios, esta superficie



es marcadamente cóncava (Fig. 10D). Estos canales junto con la superficie suprasedal y el neurocráneo anterior membranoso, alojan los pedúnculos olfativos (Bellairs y Kamal, 1981).

Si bien el margen posterior del frontal no se preserva, los contornos del parietal indican que la sutura entre ambos huesos es transversal a la línea media.

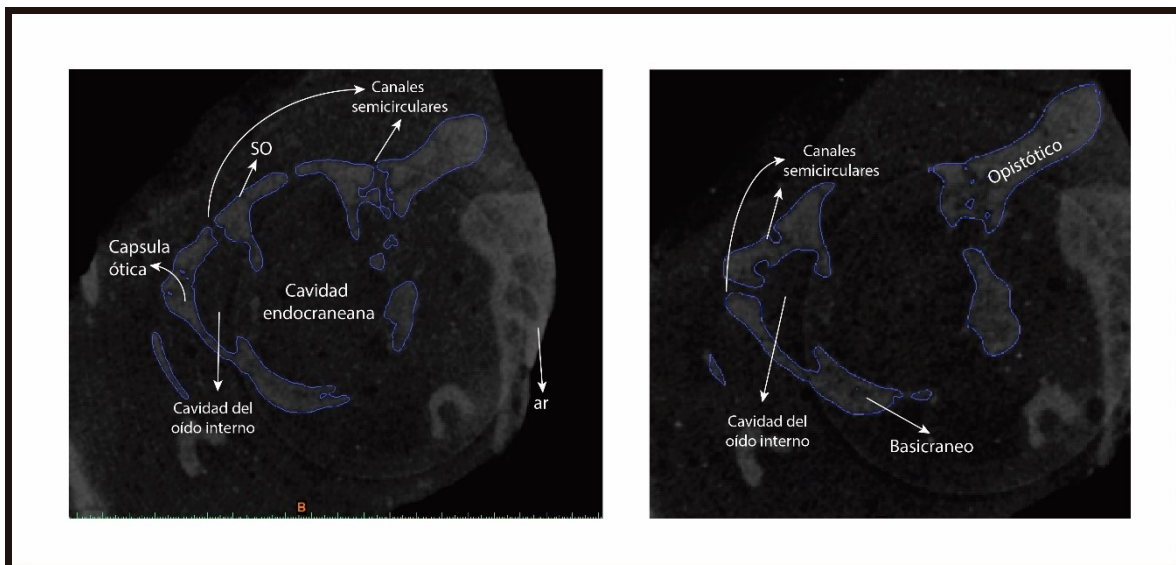


Figura 11. Corte tomográfico coronal, en el que se observa al neurocráneo, la cavidad endocraneana, la cavidad del oído interno (laberinto óseo, cortado a nivel del vestíbulo) y los canales semicirculares.

**Parietal.** Es un hueso impar (por fusión temprana de los parietales derecho e izquierdo) que contacta los frontales anteriormente (Figura 10; Tabla 2). La superficie del parietal es casi cuadrangular en vista dorsal. La meseta anterior es plana y triangular, carácter compartido con otros lagartos teiidos. Ésta se encuentra delimitada por dos bordes laterales robustos que se continúan en la cresta sagital y que llegan a los extremos anterolaterales. En el sector anterior del hueso se encuentran los procesos anterolaterales, que se caracterizan por ser cortos y de márgenes rectos (del lado izquierdo esta estructura se encuentra perdida, el lado derecho se encuentra completamente preservado), por lo cual se observa la sutura con el margen derecho del frontal y el postfrontal.

En vista lateral en la región media del parietal, se encuentran dos procesos que se

extienden gradualmente hacia la zona ventral llamados *descensus parietalis*. Éstos se caracterizan por ser triangulares, de bordes redondeados y relativamente grandes con respecto al cuerpo del parietal.

En la región posterior del parietal se encuentran dos procesos supratemporales largos, oblicuos al plano horizontal, que se afinan y recurvan ventralmente de manera progresiva. Los mismos se preservan completos y en sus posiciones anatómicas relativas pero con fracturas longitudinales. Aunque el neurocráneo presenta una rotación, por la forma de ambas estructuras, se infiere que los procesos supratemporales articulan con el proceso paraoccipital del opistótico, como ocurre en el ejemplar actual.

En vista posterior se observa que la fosa parietal se encuentra desplazada anteriormente y con la abertura en el sector posterior, cerca de la base de los procesos supratemporales. El proceso ascendente cartilaginoso del supraoccipital articula con la fosa y las crestas laterales se unen a través de los ligamentos a los epipterigoideos (Barahona Quintana, 1996).

En el margen anterior del parietal, sobre la zona de sutura con el frontal se observa una escotadura pineal, por lo cual se infiere la presencia de un foramen sobre la sutura fronto-parietal.

***Supraoccipital.*** Es un hueso impar, que se localiza en el sector dorsal de la tabla occipital del neurocráneo. Participa en la formación del margen dorsal del foramen magnum y la porción más posterior del techo craneano. Tiene una forma casi hexagonal, siendo más ancho que largo en el sector posterior (Fig. 12B, F, G; Tabla 3).

En vista anterior, se observa al proceso ascendente del supraoccipital que se eleva dorsalmente. Esta estructura está compuesta por hueso y en la región más distal por cartílago. Debido a que no se preservan partes blandas, la inserción del cartílago en el hueso deja como correlato óseo un surco profundo (Fig. 12F). Posteriormente, el proceso ascendente se continua con la cresta supraoccipital, la cual se hace gradualmente más baja hacia el extremo posterior, sobre esta cresta se insertan los ligamentos de la nuca (Barberena *et al.*, 1970). A ambos lados de la cresta supraoccipital, en el margen anterior,

---

se desarrollan unas conspicuas y notorias crestas laterales, sobre las cuales se inserta el músculo recto capital posterior (Barberena *et al.*, 1970).

Dorsalmente en el sector anterior del supraoccipital se observa una cresta redondeada, que comienza en los márgenes laterales de la sutura con el proótico. Esta cresta se vuelve gradualmente más alta anteriormente, proporciona el límite medial de la cavidad vestibular que baja desde la sutura con el proótico (Fig. 12B, E).

**Proótico.** Es un hueso par anterior al otoccipital, que forma la mayor proporción de las paredes laterales y posterolaterales de la cavidad craneana (Fig. 12A, C, D, E). Dorsalmente se une con el supraoccipital mediante una cresta baja y redondeada, que se encuentra en posición anteroposterior. Por debajo de la línea de sutura hay un profundo surco por el cual pasa la vena cefálica lateral (Estes *et al.*, 1988). El proótico junto con el opistótico (elemento del otoccipital), forma la capsula ótica, estructura que alberga al oído interno, encerrando a los canales semicirculares anterior, lateral y posterior, y las partes anterior del utrículo, sáculo y lagena (Romer, 1956).

En el área posterodorsal el proótico forma un proceso posterior que se une con el área anterior del proceso paraoccipital. La incisura proótica o Foramen Craneano V (nervio trigémino), forma una muesca en forma de V, que se ubica entre el proceso alar y el proceso inferior. Ambos procesos consolidan el margen posterior del foramen por el cual discurre la vena yugular, el nervio trigémino y su ganglio (Barahona Quintana, 1996). El borde dorsal de la incisura está inclinado anterodorsalmente mientras que el borde ventral es casi horizontal. La presencia de la incisura permite sectorizar a este hueso en dos partes, una superior y otra inferior. En la superior se observa un proceso alar alto y corto, el proceso alar izquierdo se encuentra roto en la región más anterior. El derecho está completo, presenta una forma triangular y una convexidad en la zona media del proceso en vista lateral. Por debajo de la incisura proótica, el proceso inferior es semicuadrangular, mucho más corto (anteroposteriormente) y estrecho que el proceso alar (Fig. 12E).

---



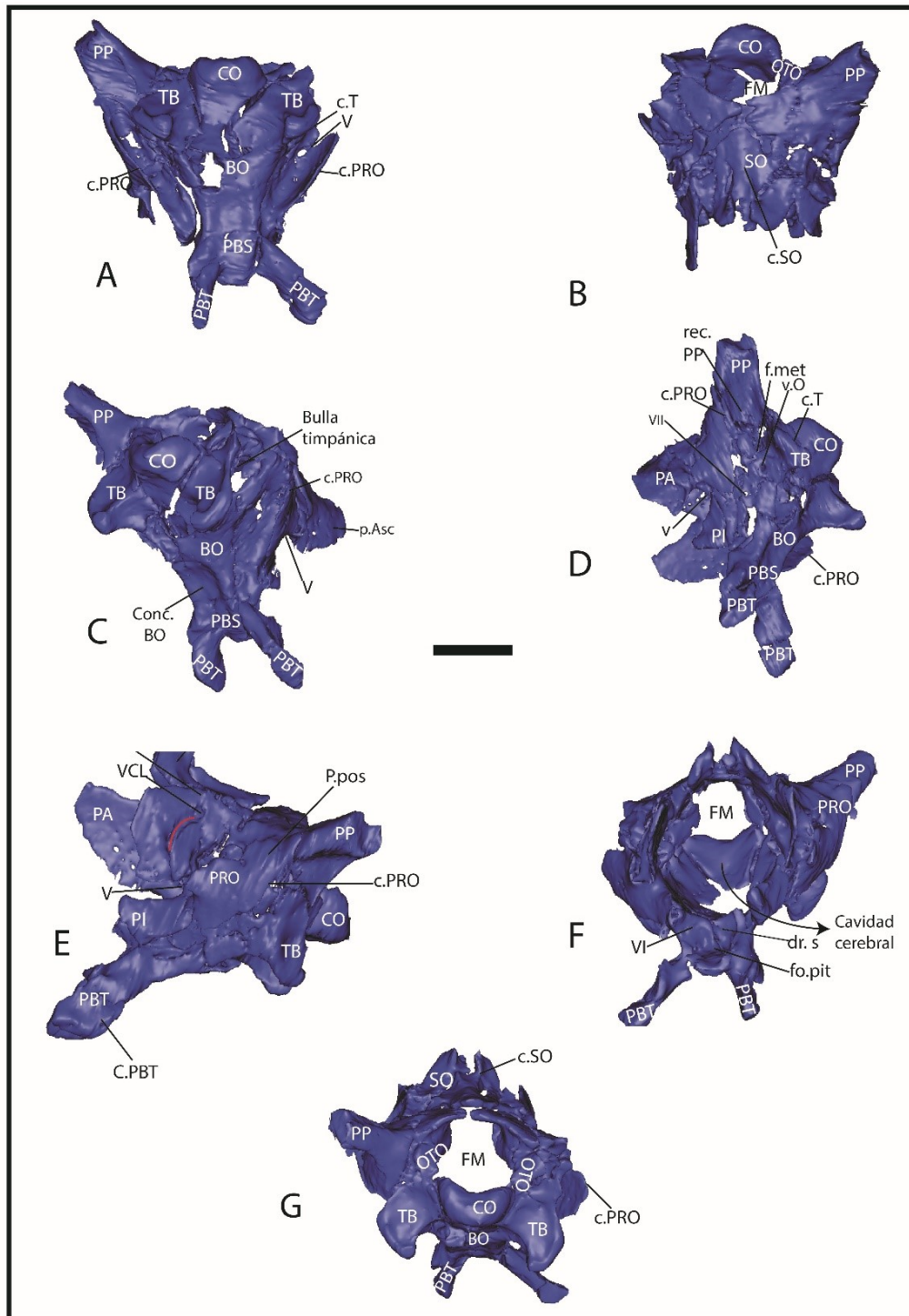


Figura 12. Reconstrucción digital de alta fidelidad del neurocráneo (sin techo craneano) de *Callopiestes* cf. *rionegrensis* (MPCN-Pv754). A, vista ventral; B, vista dorsal; C, vista posteroventral; D, vista lateroventral derecha; F, vista anterior; G, vista posterior. Ver abreviaturas en el apartado III.5. Barra escala = 5mm

La *crista prootica* se conserva completa del lado derecho y fragmentaria en el lado izquierdo del neurocráneo. Esta estructura es prominente y se proyecta posterodorsalmente formando un ángulo de unos 43° con el plano horizontal (Fig. 12, E). Se caracteriza por ser una cresta muy delgada que bordea lateralmente un receso ancho y profundo, llamado receso de la vena yugularis (Oelrich, 1956). Por la posición del foramen del Nervio Craneano (NC) VII y la posición de la *crista prootica*, se infiere que el proótico forma parte del borde anterior de la *fenestra ovalis* como en *C. maculatus*.

**Complejo exoccipital-opistótico (=Otooccipital).** Como fuera mencionado antes el exoccipital está fusionado al opistótico y este complejo óseo forma gran parte de la pared posterior del neurocráneo. El exoccipital particularmente, delimita los márgenes laterales del foramen magnum y conforma a su vez la parte laterodorsal del cóndilo occipital. El borde dorsal del cóndilo se encuentra justo por debajo de la línea media del foramen magnum en vista posterior. El opistótico forma el sector más posterior de la pared lateral del neurocráneo formando parte de la cápsula ótica auditiva, las aberturas de los pares craneales posteriores y los procesos paraoccipitales (Fig. 12D, E, G). En la región posterior aloja las partes anteroventrales del utrículo, sáculo y lagena, el canal semicircular posterior y exterior y el conducto endolinfático (Romer, 1956).

Sólo se conserva casi completo el proceso paraoccipital izquierdo, mientras que el derecho está roto y permite ver su base la cual revela unas paredes óseas robustas. Este proceso es posteriormente robusto y está dirigido dorsoposteriormente (Fig. 12G). En su zona dorsolateral hay una pequeña muesca, levemente inclinada con un ángulo aproximado de 80°, que podría representar una zona de articulación con el parietal. Desde el borde ventral del proceso paraoccipital desplazándose posteriormente se observa una delicada cresta, la cresta nual.

Desde el extremo posterior del proceso paraoccipital hasta el borde lateral del foramen magnum y de la *crista tuberalis*, se desarrolla un receso triangular de bordes redondeados conocido como *receso yugularis*. En su interior, hacia la base ventrolateral del tubérculo basal, se localiza la *fenestra ovalis*, posteriormente sobre el mismo plano se

---

---

encuentra un receso leve y paulatino en el que se observa solo el margen anterior del foramen metótico, el margen posterior no se observa debido a que la región está muy rota. Debido al mal estado de la zona no puede medirse la diferencia relativa de diámetro de estas dos aberturas, ni el espesor de la *crista interfenestralis* (Fig. 12C, D).

***Complejo Parabasiesfenoides (=Paraesfenoides-Basiesfenoides).*** Este complejo óseo compone -junto con el basioccipital- el piso de la caja craneana (o en otras palabras el basicráneo). La sutura entre el basioccipital y el basiesfenoides es transversal a la línea media del basicráneo, se observa levemente. La superficie ventral del complejo parabasiesfenoides refleja la forma cóncava del basioccipital. La porción posterior del parabasiesfenoides es ligeramente más dorsal que la anterior (Fig. 12A, C).

El basiesfenoides participa en la formación de la parte anterior de los tubérculos basales y constituye la totalidad de los procesos basipterigoideos (Fig. 12A). Ambos procesos se encuentran preservados, la apófisis izquierda está completa y en su posición original, y la derecha está rota en la base y ligeramente desplazada posterolateralmente hacia el sector derecho unos milímetros. Los extremos distales de los procesos basipterigoideos articulan con los procesos cuadrados del pterigoides.

Endocranealmente el basiesfenoides forma el piso de la cavidad endocraneana, el cual se curva dorsalmente, formando una superficie transversal, conocida como silla turca o *dorsum sellae* (Fig. 12F). En la base de la misma se forma una concavidad o fosa orientada postero-ventralmente, que aloja la glándula pituitaria, de esta estructura se encuentran preservadas las paredes y el piso, tiene forma semicircular y culmina en la base del proceso cultriforme. El límite de la silla turca es una cresta trasversal bien desarrollada, la *crista sillaris*, situada entre las bases de los procesos inferiores del proótico. Debido al desprendimiento del lado izquierdo del proótico y su ligero desplazamiento lateral no es posible medir la separación entre los procesos. Del lado derecho, sobre la superficie dorsal de la silla turca está el foramen VI, por el cual discurre el nervio abducens.

Por debajo de la base de los procesos basipterigoideos, en el ángulo formado por el dorso de la silla y la fosa pituitaria, se observa sólo en el lado derecho la abertura anterior

---

del canal de Vidian. A través de este canal transcurre la entrada de las arterias carótidas internas y la salida de la rama palatina del nervio facial VII (Barberena *et al.*, 1970) (Fig. 12F). En el lado izquierdo no es posible verlo por estar rota la base del proceso basipterigoideo.

***Basioccipital.*** Es un hueso impar que conforma la mayor parte del cóndilo occipital, los tubérculos basales y la mayor proporción del piso de la caja craneana (Fig. 12A, C; Tabla 3). La superficie ventral del basioccipital es aproximadamente plana, con una leve concavidad que comienza en la zona media, que se acentúa en la región anterior. Sobre esta superficie del hueso se observan múltiples forámenes de pequeño tamaño que son atravesados por vasos sanguíneos. No se distingue el foramen rotundo, debido a la mala preservación de la región medial del basioccipital.

La superficie posterior del cóndilo occipital es marcadamente convexa, especialmente en la zona media-anterior del mismo, esta superficie articula con la columna vertebral. El cóndilo es dos veces más pequeño que el foramen magnum.

Los dos tubérculos basales (izquierdo y derecho) se encuentran preservados en forma completa. Son relativamente grandes y tienen forma de gancho. La *crista tuberalis* es una cresta gruesa y de bordes redondeados que se adelgaza progresivamente hacia el borde antero lateral del neurocráneo. Ésta cresta separa cada tubérculo en dos regiones, en vista posterior la superficie es más pequeña y en vista ventral el área anterior es de mayor tamaño. A su vez, la *crista tuberalis* delimita antero-lateralmente al receso timpánico. La base del tubérculo basal se extiende hasta la sutura con el complejo parabasiesfenoides. El eje del tubérculo basal es oblicuo al plano de la línea media del basicraneo, desde la cual ambos ejes divergen y se lateralizan gradualmente. Sobre ambos tubérculos se insertan los músculos *longus capitis* (Rieppel y Zaher, 2000).

El extremo distal los tubérculos basales tienen forma prominentemente redondeada, esto se debe a la fusión de una epífisis correspondiente a “osificaciones apofisiarias” (Bell *et al.*, 2003).

---

## VII

### COMPARACIONES Y DISCUSIONES

#### VII. 1. Morfología general

El ejemplar MPCN-Pv754 es asignado al género *Callopietes* por presentar caracteres tales como: una meseta parietal triangular con bordes rectos y marcados, el techo parietal plano, un dentario con márgenes planos en vista lateral y una concavidad en la zona de unión entre el angular y el subangular (Fig. 8). La morfología general del cráneo es similar, a grandes rasgos, a la de las demás especies fósiles y vivientes, pero se diferencia de *C. bicuspidatus* principalmente porque MPCN-Pv754 no presenta dientes bicuspidados en los maxilares. Por su parte, MPCN-Pv754 se asemeja al ejemplar holotipo de *C. riongrensis* (MPCN-Pv002) en todos los elementos óseos que componen el cráneo (Fig. 7 y 8), incluyendo la morfología de los dientes del maxilar y del dentario. Sobre la sutura fronto-parietal se observa una marcada escotadura pineal, por lo tanto se interpreta la presencia de un foramen pineal delimitado entre el parietal y el frontal (Fig. 10). Otro elemento de comparación es el pterigoides. En MPCN-Pv754 el hueso pterigoides está pobremente preservado (Fig. 9), éste presenta una leve rotación a lo largo de todo el elemento sobre el plano horizontal, está desplazado posteriormente y presenta al menos dos dientes pterigoideos en el extremo anterior. En los teiidos los dientes pterigoideos suelen formar una fila corta a lo largo del eje medial del pterigoides. En la mayoría de las especies estas hileras se unen a la rama anteromedial del pterigoide, aunque pueden estar unidos al borde interno. Los dientes pterigoideos suelen ser cónicos y pequeños. En el caso de los dientes de reemplazo, se desarrollan dentro de fosas de reabsorción que se encuentran mesolabial o labial a los dientes pterigoideos funcionales (Mahler y Kearney, 2006). En los representantes vivientes de *C. maculatus* y *C. flavipuntactus* el número de dientes pterigoideos varía generalmente entre uno y tres (Presch, 1974). En la zona del pterigoides en la cual se encuentran los dientes de MPCN-Pv754 y, debido a la mala preservación general del hueso, se estima que podría contener mayor número de dientes pterigoideos que

---

los preservados, acercándose al número presente en el holotipo de *C. rionegrensis* (MPCN-Pv002) que presenta un mínimo de seis dientes. La pérdida de esta región en el nuevo ejemplar impide determinar el número exacto de dientes pterigoideos.

La diferencia en el tamaño del cráneo de MPCN-Pv002 y MPCN-Pv754 podría deberse a dimorfismo sexual, como ocurre en otros lagartos teiidos, en los cuales los machos presentan mayor tamaño corporal (Tedesco *et al.*, 1999). Sin embargo, no se descarta que ambos especímenes puedan representar etapas ontogenéticas distintas o que esta especie presente variabilidad de tamaños dentro de un mismo sexo.

**Tabla 2.** Medidas generales del cráneo de tres ejemplares del género *Callopietes* (en mm).

	LC	AC	HC	LP	LF	<u>LF</u> LP	LD
<b>MPCN-Pv754</b> <i>C. cf.</i> <i>rionegrensis</i> (especie fósil)	62,86	28,199	23,7	12,62	28,21	1,69	66,88
<b>MPCN-Pv002</b> <i>C. rionegrensis</i> (especie fósil)	-	-	-	11,5	18,1	1,57	48,33
<b>FMNH53726</b> <i>C. maculatus</i> (especie actual)	34,12	19,17	12,61	6,97	13,11	1,88	35,32

Abreviaturas: AC, Ancho del Cráneo; LC, Longitud del Cráneo; HC, Altura del Cráneo; LD, Longitud del Dentario; LF, Longitud del Frontal; LP, Longitud del Parietal.

## VII. 2. Neurocráneo

La comparación del neurocráneo de MPCN-Pv754 con el holotipo de *C. rionegrensis*, está limitada al techo craneano, debido a que este último ejemplar solo preserva frontales y parietales. En la comparación de los elementos óseos que conforman el neurocráneo de MPCN-Pv754 con el ejemplar actual de *C. maculatus* (FMNH53726; Fig. 14), se observa que ambos son muy similares en cuanto a la morfología de las estructuras de los huesos que lo componen. Sin embargo, se reconocen ciertas diferencias. En el ejemplar fósil MPCN-

Pv754 (Fig. 14), el desarrollo de los procesos paraoccipitales es mucho más robusto a lo largo de toda su extensión, además, el extremo distal es vertical y ligeramente redondeado. Esta morfología es similar a la observada en el extinto *Tupinambis uruguaianensis* Hsiou, 2007 (MCN-PV2184; Fig. 13). Por el contrario, en el actual *C. maculatus* se afinan paulatinamente hacia el extremo distal, culminando con una faceta articular rugosa fina y deprimida en forma de espátula (Fig. 14). Otra diferencia es que los procesos paraoccipitales de MPCN-Pv754 presentan una extensión que supera el límite posterior del cóndilo occipital, mientras que en FMNH53726 no sobrepasan dicho extremo (Fig. 14).

Otra diferencia notable en la morfología del neurocráneo de *C. maculatus* y MPCN-Pv754, es la forma del foramen magnum. En el ejemplar actual es ovalada, siendo aproximadamente dos veces más ancho que alto (Fig. 14; Tabla 3), mientras que en MPCN-Pv754 es prácticamente circular (Fig. 14; Tabla 3).

En vista lateral, se observa que los procesos basipterigoideos también presentan diferencias entre el ejemplar fósil y el actual. En FMNH53726 se proyectan en dirección ventral 2,42 veces la altura del cóndilo por debajo de mismo y en MPCN-Pv754 solo 2 veces. Por último, se diferencian en el gran desarrollo del proceso ascendente del supraoccipital en MPCN-Pv754. Este proceso se encuentra mucho menos proyectado dorsalmente en FMNH53726 y es de suma importancia ya que tiene valor en matrices filogenéticas (Fig. 14).

Aunque existe una diferencia notoria en el desarrollo de los tubérculos basales, entre MPCN-Pv754 y en la especie existente *C. maculatus*, no puede considerarse a este carácter de relevancia comparativa. Esto se debe a que el ejemplar FMNH53726 corresponde a un ejemplar juvenil y MPCN-Pv754 a un estadio ontogenético adulto. También esta diferencia puede deberse al gran tamaño del fósil, debido a que estos cambios también son reportados en lacértidos y eslizones con el incremento del tamaño corporal (Bever *et al.*, 2005; Hsiou, 2007).

Debido a que la sutura entre el proótico y el otoccipital está totalmente fusionada, no es posible determinar si la *fenestra ovalis* se delimita solamente por el proótico como ocurre en otros teíidos (Alvarez *et al.*, 1987; Tedesco *et al.*, 1999) o en otros lagartos (Bell

---



*et al.*, 2003). Sin embargo por la posición del foramen del NC VII y de la *crista prootica* se infiere que el proótico forma al menos el borde anterior de la *fenestra ovalis*.

**Tabla 3.** Medidas de los neurocráneos de MPCN-Pv754 y FMNH53726.

	LBC (mm)	HCO (mm)	ACO (mm)	HFM (mm)	AFM (mm)	AST (mm)	DPTB (mm)	DATB (mm)
<i>C. cf. rionegrensis (MPCN-Pv754)</i>	16,49	2,42	2,87	5,75	5,78	5,90	8,79	6,53
<i>C. maculatus (FMNH53726)</i>	12,25	1,69	2,88	3,48	6,25	2,65	5,41	4,67

Abreviaturas: ACO, ancho del cóndilo occipital; AFM, ancho del foramen magno, LBC, longitud del basicraneo; HCO, altura del cóndilo occipital; HFM, altura del foramen magnum; AST, ancho del margen de la silla turca; DPTB, distancia posterior entre los tubérculos basales; DATB, distancia anterior entre los tubérculos basales.

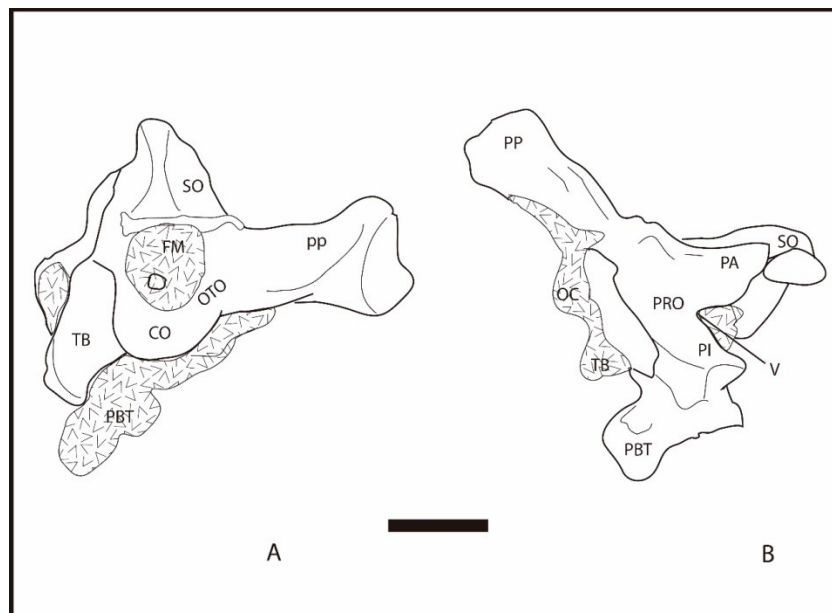


Figura 13. Dibujo de líneas del neurocráneo de *Tupinambis uruguaianensis*, Holotipo MCN-PV2184. A) Vista posterior, B) Vista lateral. Barra escala: 10mm



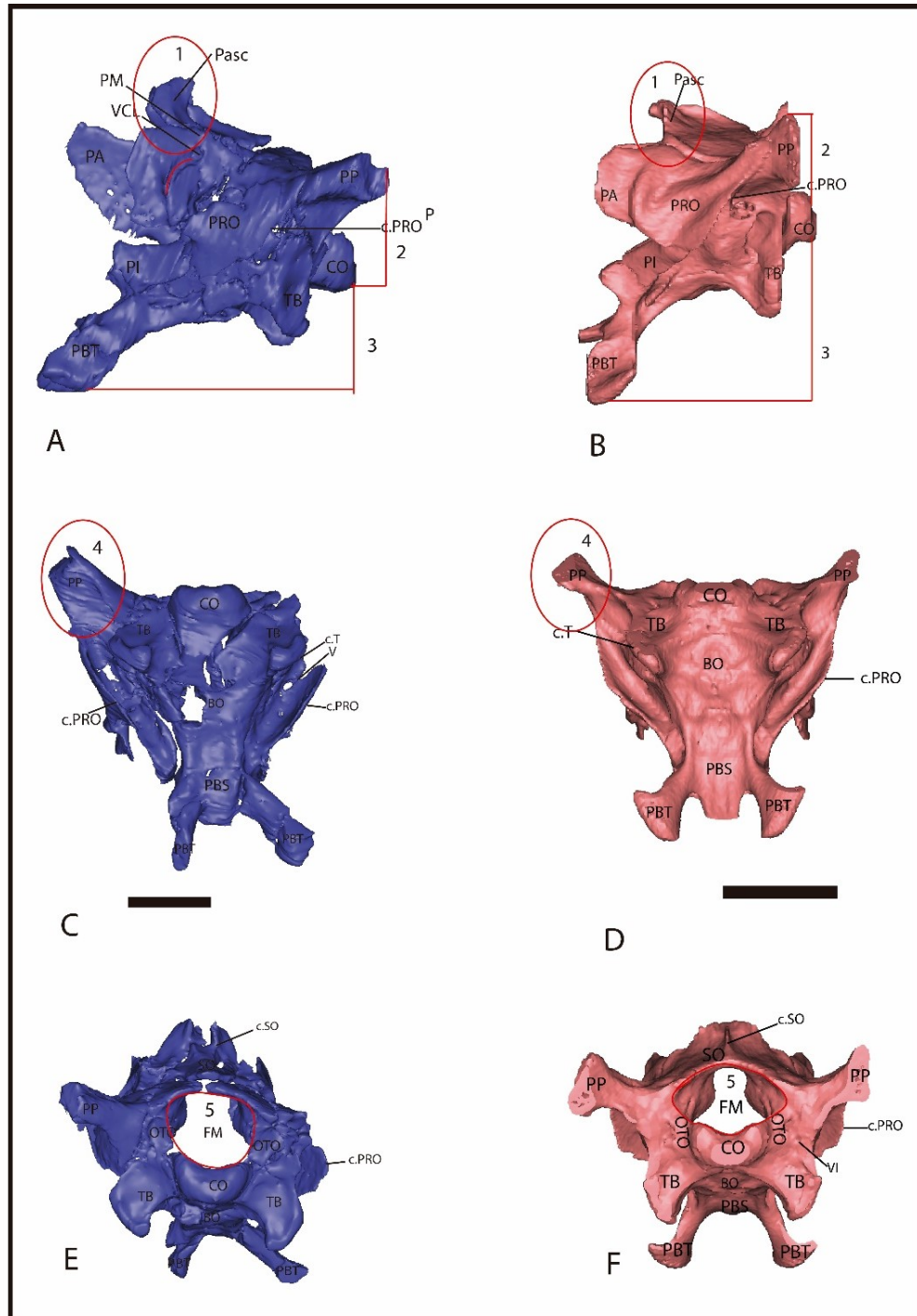


Figura 14. Reconstrucciones digitales de alta fidelidad del ejemplar MPCN-Pv754 (A, C y E); y de *C. maculatus* FMNH53726 (B, D y F). A y B, vista lateral izquierda. C y D, vista ventral; E y F, vista posterior. En rojo y numerado se señalizan las principales diferencias en las estructuras. Ver abreviaturas en el apartado III.5. Barra escala=5mm.

---

### VII.3 Consideraciones paleoambientales y paleobiogeográficas

Como se mencionó anteriormente la presencia del ejemplar MPCN-Pv754 en la localidad Paso Cordoba (General Roca, Río Negro) es una fuente de nueva evidencia sobre la discrepancia que existe en la distribución pasada y presente del género *Callopiestes* en Patagonia. La presencia del género *Callopiestes* en los sedimentos de la Fm. Chichinales, durante el óptimo climático del Mioceno, le brindan una edad mínima de 21,01 Ma. Anteriormente sólo se había registrado a *C. biscuspidatus* en sedimentos del Mioceno superior al Plioceno inferior de la Formación Monte Hermoso (Goin *et al.*, 2007; Quadros *et al.*, 2019). Datos moleculares indican que *Callopiestes* se separa de los Tupinambinae durante el Paleoceno (Goin *et al.*, 2007). Los mismos datos sugieren que la separación con las especies existentes ocurre durante el Oligoceno. La progresiva elevación de la cordillera durante el Eoceno tardío (fase Incaica) podría haber determinado la divergencia entre las poblaciones al oeste y al este de la cordillera, de tal forma que los descendientes del oeste se habrían adaptado a condiciones más áridas sobreviviendo hasta la actualidad, mientras que en el resto del continente subsistieron sólo en ambientes más templados y cálidos, al menos hasta el Pleistoceno temprano (Ortiz-Jaureguizar y Cladera, 2006; Brizuela, 2010).

En la actualidad el género *Callopiestes* se distribuye en el sur de Ecuador, Perú y el centro norte de Chile (Harvey *et al.*, 2012), bajo diferentes condiciones de humedad y temperatura, en la región fitogeográfica del desierto (Willink y Cabrera, 1980). Los representantes de *C. flavipunctatus* habitan actualmente los bosques secos ecuatoriales del norte de Perú y del sur de Ecuador. El clima allí es desértico, con una temperatura media anual de 23°C y máximas de 43°C y los niveles de precipitación no superan los 50 mm anuales (Crespo y Koch, 2015; Aznarán Vigo, 2019). Por su parte *C. maculatus*, vive al oeste de la Cordillera de los Andes en el centro-norte de Chile, donde las precipitaciones no superan los 100 mm anuales y los rangos de temperatura son muy estacionales variando de una media de 21°C en invierno a 25°C en verano (Moreno *et al.*, 2002; Willink y Cabrera, 1980; Kelt *et al.*, 2004). El comportamiento de *C. maculatus* es marcadamente estacional, siendo más activo en verano y con una temperatura de preferencia de 39°C (Cortez, 1992). Para compensar el alto grado de termofilia (preferencia por las altas temperaturas) y su

---

marcada estenotermia (soportan cambios estrechos de temperatura), especialmente en épocas de baja temperatura utiliza dos mecanismos conductuales: la maximización de las vías de ganancia calórica mediante la exposición al sol y la inactividad durante largos periodos como una estrategia bioenergética evasiva (Cortez *et al.*, 1992). Los rangos ambientales actuales de *Callopietes*, muestran grandes diferencias en cuanto al clima que se desarrollaba en el Mioceno. Durante el Mioceno tardío-Pleistoceno, datos basados en la paleofauna de la Formación Monte Hermoso indican que la temperatura y la humedad del ambiente en el que habitó *C. bicuspidatus* eran mucho mayores que las condiciones en las que habitan hoy los representantes actuales, sugiriendo una precipitación mínima de 500 mm/año (Chani, 1976; Brizuela y Albino, 2017).

La asociación faunística registrada en la Formación Chichinales, sugiere la existencia de ambientes abiertos, con escaso relieve, áreas arboladas restringidas, cuerpos de agua temporarios, bajo un clima templado a cálido (Barrio *et al.*, 1989). Los nuevos datos sedimentológicos relevados en el sector del afloramiento, coinciden con lo anteriormente propuesto. Considerando a la zona de Paso Córdoba como un ambiente continental, con aportes sedimentarios provenientes de canales de agua dulce efímeros amalgamados y un fuerte componente piroclástico. Ambas localidades brindan sustento a la hipótesis que plantea que las especies vivientes trasandinas soportaron condiciones climáticas más áridas y frías, pero que las cisandinas no pudieron adaptarse y subsistieron al menos hasta el Pleistoceno temprano, desapareciendo de la región en la actualidad.

## VIII CONCLUSIONES

En este trabajo final de grado se presenta el segundo registro de un lagarto teiido del género *Callopiestes* para la Formación Chichinales en la localidad de Paso Córdoba, General Roca, Río Negro. El mismo corresponde al ejemplar extinto más completo para el género en Argentina, ya que preserva la parte posterior del cráneo incluyendo al neurocráneo. Las conclusiones extraídas a partir de este estudio, se listan a continuación.

- Este trabajo describe al primer neurocráneo de un lagarto de la familia Teiidae de Argentina y el tercero a nivel mundial.
- MPCN-Pv754 es asignado a la especie *Callopiestes* cf. *rionegrensis*, por presentar caracteres diagnósticos en común con el holotipo de la especie MPCN-Pv002, entre los cuales se encuentran: un foramen pineal en la sutura fronto-parietal y la preservación del hueso pterigoide con dos dientes en su extremo anterior.
- Las suturas neurocraneanas de MPCN-Pv754 no se observan, con excepción de una leve marca transversal entre el basioccipital y el complejo parabasiesfenoides en el basicráneo, motivo por el cual se infiere que el ejemplar corresponde a un individuo en un estadio ontogenético adulto.
- El nuevo ejemplar de *C.* cf. *rionegrensis* tiene una longitud craneana 1,84 veces más larga que los representantes actuales de la especie tipo, *C. maculatus*. Incluso presenta un tamaño mayor que el holotipo MPCN-Pv002, sugiriendo dimorfismo sexual para la especie.
- El neurocráneo de *C.* cf. *rionegrensis* tiene una morfología general similar a la de la especie tipo *C. maculatus*, pero se diferencia en los siguientes caracteres: el desarrollo de los tubérculos basales, la extensión de los procesos paraoccipitales, el desarrollo del proceso ascendente del supraoccipital, la proyección de los procesos basipterigoides y la forma del foramen magnum.
- La distribución geográfica del género *Callopiestes* en el Mioceno, era muy diferente a la actual. Su presencia en áreas cisandinas y especialmente en la Patagonia, indica

condiciones más cálidas y húmedas durante ese periodo que en la actualidad. Durante el óptimo climático del Mioceno se conoce que la temperatura mínima global era de 8°C y según datos basados en la paleofauna la precipitación mínima para la región Patagónica era de 500mm/año. Las dos especies fósiles del género, conocidas hasta el momento en Argentina, no se habrían adaptado a la progresiva aridización y baja de temperaturas, razón por la cual habrían sobrevivido sólo hasta el Pleistoceno temprano.

*Consideraciones futuras:*

- En un trabajo futuro se pretende incluir los caracteres morfológicos observados en MPCN-PV754 a matrices filogenéticas de la familia Teiidae, con la finalidad de aportar información morfológica que contribuya a dilucidar la posición del género *Callopistes* dentro de la filogenia del grupo.
- Luego de realizarse el análisis filogenético pertinente, se podrían incluir aquellos caracteres neurocráneos de MPCN-Pv754 a la diagnosis de la especie, como complemento para futuras investigaciones.
- También se pretende realizar la extracción virtual del encéfalo y de los órganos de los sentidos para conocer más en detalle la paleobiología de la especie.

## IX

### REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- Agnolin, F. L., y Chafrat, P. 2015. New fossil bird remains from the Chichinales Formation (Early Miocene) of northern Patagonia, Argentina. *In Annales de paléontologie. Elsevier Masson.* 101:2, 87-94.
- Albino, A. M., 1996. The South American fossil Squamata (Reptilia: Lepidosauria). *Contributions of Southern South America to Vertebrate Paleontology.* 30, 185-202.
- Albino, A. M., y Albino, R. H. 2004. Los reptiles de los sitios arqueológicos de la Argentina. Bibliografía comentada. *Comunicaciones del Museo Provincial de Ciencias Naturales "Florentino Ameghino"*, 9, 1-16.
- Albino, A.M. 2007. Lepidosauromorpha. En: Z. Gasparini, L. Salgado y R.A. Coria (Eds.), *Patagonian Mesozoic Reptiles.* Indiana University Press, Indiana, 87–115.
- Albino, A. M. 2008. Lagartos iguanios del Colhuehuapense (Mioceno temprano) de Gaiman (provincia de Chubut, Argentina). *Ameghiniana*, 45:4, 775-782.
- Albino, A. M., y Brizuela, S. 2009. Los reptiles escamosos de la Provincia de Buenos Aires: la perspectiva paleontológica. *Boletín del Centro, Actas de las Quintas Jornadas Paleontológicas Regionales*, 6, 1-21.
- Albino, A. M., y Brizuela, S. 2015. Avances en el conocimiento de los reptiles escamosos fósiles continentales de América del Sur. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*, 15:1.
- Albino, A. M. 2020. The Patagonian Fossil Lizards. *In Lizards of Patagonia* (pp. 105-121). Ed. Springer, Cham.
- Alvarez, B.B., Tedesco, M.E y Porcel, E. 1987. Osteología craneal de *Teius teyou* (Daudin, 1802) (Reptilia, Teiidae). *Cuadernos de Herpetología.* 3,2:1-31.
- Ambrosetti, J. B. 1890. Observaciones sobre los reptiles fósiles oligocenos de los terrenos terciarios antiguos del Paraná. P. Coni.
- Ameghino, F. 1893. Sobre la presencia de vertebrados de aspecto Mesozoico en la Formación Santacruceña de Patagonia austral. *Revista del Jardín Zoológico.* Buenos Aires. 1: 75-84.
-

- Augé, M.L. y Brizuela, S. 2020. Transient presence of a teiid lizard in the European Eocene suggests transatlantic dispersal and rapid extinction. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 1-25.
- Aznarán Vigo, W. A. 2019. Estudio del comportamiento del lagarto *Callopiestes flavipunctatus* como especie representativa y propuesta de creación de una reserva comunal en el distrito de Mórrope (Lambayeque). Disertación de tesina. Universidad Nacional “Pedro Ruiz Gallo”. Peru.
- Barahona Quintana, F. F. 1996. Osteología craneal de lacértidos de la Península Ibérica e Islas Canarias análisis sistemático filogenético. *Doctoral dissertation*, Universidad Autónoma de Madrid.
- Barreda V., L. M. Anzótegui, A. R. Prieto, P. Aceñolaza, M. M. Bianchi, A. M. Borronei, M. Brea, M. Caccavari, G. A. Cuadrado, S. Garralla, S. Grill, G. R. Guenstein, A. I. Lutz, M. V. Mancini, L. R. Mautino, E. G. Ottone, M. E. Quattrocchio, E. J. Romero, M. C. Zamalao y A. Zucol. 2007. Diversificación y cambios de las angiospermas durante el Neógeno en Argentina. pp 173-191. En: Archangelsky, S., Sánchez, T. y E. P. Tonni (Eds.), *Publicación Especial 11 Ameghiniana 50° Aniversario. Ameghiniana*.
- Barberena, M., Gomes N y Sanchotene L. 1970. Osteología craneana de *Tupinambis teguixin*. Publicación Especial EseoI. Geol., Porto Alegre, 21: J -32.
- Barrio, C., Carlini, A. A., y Goin, F. J. 1989. Litogénesis y antigüedad de la Formación Chichinales de Paso Córdoba (Río Negro, Argentina). *In Actas, IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (pp. 149-156).
- Bell, C.J., Evans, S.E., y Maisano, J.A. 2003. The skull of the gymnophthalmid lizard *Neusticurus eupleopus* (Reptilia: Squamata). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 139:382-304.
- Bell, C. J., Mead, J. I., y Swift, S. L. 2009. Cranial osteology of *Moloch horridus* (Reptilia: Squamata: Agamidae). *Records of the Western Australian Museum*, 25, 201-237.
-



- Bever, G.S. Bell, C.J. y Maisano, J.A. 2005. The ossified braincase and cephalic osteoderms of *Shinisaurus crocodilurus* (Squamata, Shinisauridae). *Palaeontologia Electronica*, 8:1:1-36.
- Bellairs, A. y Kamal, A. M. 1981. The chondrocranium and the development of the skull in recent reptiles In: *Biology of the Reptilia Morphology*, Vol. 11.
- Bittencourt, J. S., Simões, T. R., Caldwell, M. W., y Langer, M. C. 2020. Discovery of the oldest South American fossil lizard illustrates the cosmopolitanism of early South American squamates. *Communications Biology*, 3:1, 1-11.
- Brizuela, S., Albino, A. M., y Tomassini, R. 2009. Presencia del lagarto teido Tupinambis en la Formación Monte Hermoso de Farola Monte Hermoso, sur de la provincia de Buenos Aires (Argentina). *Ameghiniana*, 46:1.
- Brizuela, S. 2010. Los lagartos continentales fósiles de la Argentina (excepto Iguania). Doctoral dissertation, Universidad Nacional de La Plata.
- Brizuela, S., y Albino, A. M. 2012. The teiid lizard *Tupinambis* in the Miocene-Pliocene of Córdoba and Entre Ríos provinces (Argentina). *Ameghiniana*, 49:2, 262-266.
- Brizuela, S., y Albino, A. M. 2015. First Tupinambinae teiid (Squamata, Teiidae) from the Palaeogene of South America. *Historical Biology* 28:571–581.
- Brizuela, S., y Albino, A. M. 2017. Redescription of the extinct species *Callopiastes bicuspидatus* Chani, 1976 (Squamata, Teiidae). *Journal of Herpetology*, 51:3, 343-354.
- Böhme, M. 2003. The Miocene Climatic Optimum: evidence from ectothermic vertebrates of Central Europe. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 195: 389-401.
- Bolet, A., Delfino, M., Fortuny, J., Almécija, S., Robles, J. M., y Alba, D. M. 2014. An amphisbaenian skull from the European Miocene and the evolution of Mediterranean worm lizards. *PLoS One*, 9:6, e98082.
- Cabrera, A.L. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. 2ª ed., Editorial ACME, Buenos Aires, 73 p.
- Cabrera ÁL, Willink A. 1980. Biogeografía de América Latina. 2a edición corregida.
-



- Monografía 13. *Serie de Biología. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos*. Washington DC. EEUU. 120 pp.
- Camp, C. 1923. Classification of the lizard. *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 48:289-481.
- Carvalho, A.B. 2001. Estudio taxonomico dos lagartos fósseis (Lepidosauria: Squamata) da Bacia de Sao José de Itaboraí (Paleoceno), Estado do Rio de Janeiro. Master Dissertation. Museu Nacional/UFRJ, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- Cei, J.M. y Sclaro, J.A. 1982. A population of *Tupinambis* from northern Patagonia, south of the Río Negro river. *Herpetological Review* 13: 26.
- Chani, J. 1976. Relaciones de un nuevo Teiidae (Lacertilia) fósil del Plioceno superior, *Callopietes bicuspidatus nov. sp.* Instituto Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucuman, Publicaciones Especiales: 133–153.
- Cione, A. L., y Tonni, E. P. 1995. Los estratotipos de los pisos Montehermosense y Chapadmalalense (Plioceno) del esquema cronológico sudamericano. *Ameghiniana*, 32:4, 369-374.
- Conrad, J. L., y Norell, M. A. 2006. High-resolution X-ray computed tomography of an Early Cretaceous gekkonomorph (Squamata) from Öösh (Övörkhangai; Mongolia). *Historical Biology*, 18:4, 405-431.
- Conrad, J. L., Rieppel, O., Gauthier, J. A., y Norell, M. A. 2011. Osteology of *Gobiderma pulchrum* (Monstersauria, Lepidosauria, Reptilia). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 2011:362, 1-88.
- Coronato, F. R. 2020. Geographical Singularities of the Patagonian Climate. In *Lizards of Patagonia*. Pp: 43-58. *Springer*, Cham.
- Cortez, A., Baez, C., Rosenmann, M. y Pino, C., 1992. Dependencia térmica del teiido *Callopietes palluma*: una comparación con los iguánidos *Liolaemus nigromaculatus* y *L. nitidus*. *Revista Chilena de Historia Natural*. 65: 443-451.
- Crespo, S., y Koch, C. 2015. Notes on natural history and distribution of *Callopietes flavipunctatus* (Squamata: Teiidae) in northwestern Peru. *Salamandra*, 51:1, 57-60.
-

- Currie, P.J. 1997. Braincase anatomy. En: P.J. Currie y K. Padian (Eds.), *Encyclopedia of Dinosaurs*. Academic Press, New York, p. 81–83.
- Cuvier, G. 1817. Le règne animal distribué d'après son organisation, pour servir de base a l'histoire naturelle des animaux et d'introduction a l'anatomie comparée. Paris.
- Cruzado-Caballero, P., Ruiz, C. C., Bolet, A., Colmenero, J. R., De la Nuez, J., Casillas, R., y Fortuny, J. 2019. First nearly complete skull of *Gallotia auaritae* (lower-middle Pleistocene, Squamata, Gallotiinae) and a morphological phylogenetic analysis of the genus *Gallotia*. *Scientific reports*, 9:1, 1-14.
- Daudin, F. M., 1802. Histoire naturelle, générale et particulière des Reptiles. 2:43, 3, 455. Dufart, Paris.
- Donadío, O. E. 1983. Estado sistemático de los representantes fósiles del género *Tupinambis* en Argentina (Squamata, Sauria, Teiidae) y consideraciones paleoambientales. *Boletín de la Asociación Herpetológica Argentina*, 1,3: 8.
- Donadío, O. E. 1984. Teidos del Mioceno temprano (Squamata, Sauria, Teiidae) de la Provincia de Santa Cruz, Argentina. *Circular Informativa de la Asociación Paleontológica Argentina*. 12: 2-3.
- Donoso-Barros, R. 1960. La familia Teiidae en Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 55, 41-54.
- Duméril, A.M.C. y Bibron, G. 1837. Erpetologie générale, ou Histoire naturelle complète des Reptiles. Ed. Roret. Paris: 572 pp.
- Dunn, R. E., Madden, R. H., Kohn, M. J., Schmitz, M. D., Strömberg, C. A., Carlini, A. A., y Crowley, J. 2013. A new chronology for middle Eocene–early Miocene South American land mammal ages. *Bulletin*,
- Estes, R. 1983. Sauria terrestria, Amphisbaenia. In O. Kuhn y P. Wellnhofer (Eds.) *Handbuch der Paläoherpetologie*, Teil 10A, 249. Stuttgart: G. Fischer Verlag.
- Estes, R., de Queiroz, K., y Gauthier, J. 1988. Phylogenetic relationships within Squamata. Phylogenetic relationships of the lizard families, 119-281.
- Evans, S. E. 2003. At the feet of the dinosaurs: the early history and radiation of lizards. *Biological Review* 78: 513-551.
-

- Evans, S. E. 2008. The skull of lizards and tuatara. *Biology of the Reptilia*, 20, 1-347.
- Fürbringer, M. 1900. Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates und der Schultermuskeln. *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*, 34:215- 718.
- García, S., Paulina-Carabajal, A., Cruzado-Caballero, P. y Daza, J.D. 2018. Registro de un cráneo de un posible teiidae (reptilia: squamata) para la Formación Chichinales (mioceno temprano), Río Negro, Patagonia, Argentina. *Actas de Reunión de Comunicaciones de la Asociación Paleontológica Argentina*.
- García-Porta, J., Irisarri, I., Kirchner, M., Rodríguez, A., Kirchof, S., Brown, J. L., y Valero, K. C. W. 2019. Environmental temperatures shape thermal physiology as well as diversification and genome-wide substitution rates in lizards. *Nature communications*, 10:1, 1-12.
- Gasparini, Z., De la Fuente, M., Donadío, O. 1986. Los Reptiles Cenozoicos de la Argentina: implicancias paleoambientales y evolución biogeográfica. *Actas 4to Congreso Argentino Paleontológico y Bioestratigráfico*. 2: 119-130.
- Gauthier, JA, Kearney, M., Maisano, JA, Rieppel, O. y Behlke, AD. 2012. Ensamblaje del árbol escamoso de la vida: perspectivas desde el fenotipo y el registro fósil. *Boletín del Museo Peabody de Historia Natural*, 53:1, 3-308.
- Gervais, P. 1853. Observations relatives aux reptiles fossiles de France. *Imprimerie de Bachelier*.
- Goodrich, E. S. 1916. On the classification of the Reptilia. Proceedings of the Royal Society of London. Series B, *Containing Papers of a Biological Character*, 89:615, 261-276.
- Goicoechea, N., Frost, D. R., De la Riva, I., Pellegrino, K. C., Sites Jr, J., Rodrigues, M. T., y Padiá, J. M. 2016. Molecular systematics of teioid lizards (Teioidea/Gymnophthalmoidea: Squamata) based on the analysis of 48 loci under tree-alignment and similarity-alignment. *Cladistics*, 32:6, 624-671.
- Goin, F. J., Zimicz, N., Reguero, M. A., Santillana, S. N., Marensi, S. A. y J. J. Moly. 2007. New Marsupial (Mammalia) from the Eocene of Antarctica, and the origins and affinities of the Microbiotheria. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 62,4:
-

597-603.

- Gunther, A.C.L.G. 1871. Description of a new species of *Teius* (*Tejius rufescens*) from Mendoza. *Proceedings of the Scientific Meetings of the Zoological Society of London*: pp 541-543.
- Gravenhorst, J.L.C. 1838. Beiträge zur genauern Kenntniss einiger EidechsenGattungen. *Nova Acta der Kaiserlichen Leopold-Carolin Deutschen Akademie der Naturforscher* 18: 712-784.
- Harvey, M. B., Ugueto, G. N., y Gutberlet Jr, R. L. 2012. Review of teiid morphology with a revised taxonomy and phylogeny of the Teiidae (Lepidosauria: Squamata). *Zootaxa*, 3459:1, 1-156.
- Hernández Morales, C., Sturaro, M. J., Nunes, P. M. S., Lotzkat, S., y Peloso, P. L. 2020. A species-level total evidence phylogeny of the microteiid lizard family Alopoglossidae (Squamata: Gymnophthalmoidea). *Cladistics*, 36:3, 301-321.
- Hsiou, A. S. 2007. A new Teiidae species (Squamata, Scincomorpha) from the late pleistocene of Rio Grande do Sul State, Brazil. *Revista brasileira de Paleontología*, 10:3, 181-194.
- Kardong, K.V. 2007. Vertebrados: Anatomía comparada, función y evolución. *McGraw Hill*.
- Kelt, D. A., Meserve, P. L., Karina Nabors, L., Forister, M. L., y Gutiérrez, J. R. 2004. Foraging ecology of small mammals in semiarid Chile: the interplay of biotic and abiotic effects. *Ecology*, 85:2, 383-397.
- Kraglievich, L. J. 1947. Presencia de lagartos del género *Tupinambis* en la fauna Pliocena Chapadmalalense. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 143: 253-257.
- Linnaeus, C. V. 1758. *Systema Naturae per regna tria naturae. Secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Editio, 1:10, 823.
- Mahler, D. L. y Kearney, M. 2006. The palatal dentition in squamate reptiles: morphology, development, attachment, and replacement. *Fieldiana Zoology*, 2006:108, 1-61.
- Montero, R., Abdala de Aredez, V., y Moro, S. A. 2004. Atlas de *Tupinambis rufescens* (Squamata: teiidae). *Cuadernos de Herpetología*, 18.
-

- Moreno, R. Moreno, J. Ortiz, J. C., Victoriano, P., Torres-Pérez, F. 2002. Herpetofauna del Parque Nacional Llanos de Challe (III region, Chile). *Gayana (Concepción)*, 66:1, 7-10.
- Ortiz-Jaureguizar, E. y Cladera, G. A. 2006. Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. *Journal of Arid Environment* 66: 498-532.
- Oppel, M. 1811. Die ordnungen, familien und gattungen der reptilien als prodrom einer naturgeschichte derselben. Lindauer.
- Owen, R. 1842. Description of the Skeleton of an Extinct Gigantic Sloth: *Myiodon Robustus*, Owen, with Observations on the Osteology, Natural Affinities, and Probable Habits of the Megatherioid Quadrupeds in General. R. and JE Taylor, sold by J. van Voorst.
- Paluh, D. J., y Bauer, A. M. 2017. Comparative skull anatomy of terrestrial and crevice-dwelling *Trachylepis* skinks (Squamata: Scincidae) with a survey of resources in scincid cranial osteology. *PLoS One*, 12:9, e0184414.
- Paulina-Carabajal, A. 2009. El neurocráneo de los dinosaurios Theropoda de la Argentina. Osteología y sus implicancias filogenéticas. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, 540 p. Inédita.
- Paulina-Carabajal, A. 2015. Guía para el estudio de la neuroanatomía de dinosaurios saurischia, con énfasis en formas sudamericanas. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina*, 15:1.
- Presch, W. 1974. A survey of the dentition of the macroteiid lizards (Teiidae: Lacertilia). *Herpetologica*, 344-349.
- Pyron, R. A., Burbrink, F. T., y Wiens, J. J. 2013. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC evolutionary biology*, 13:1, 1-54.
- Quadros, A. B., Chafraat, P., y 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.
- Rieppel, O. y Zaher, H. 2000. The braincases of mosasaurs and *Varanus*, and the relationships of snakes. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 129:4, 489-514.
- Romer, A. S. 1956. Osteology of the Reptiles. The university of Chicago. Press. Pp. 726. Chicago.
- Rovereto, C. 1914. Los estratos araucanos y sus fósiles. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural* 25: 1-250.
- Ross, C. F., Sues, H. D., y De Klerk, W. J. 1999. Lepidosaurian remains from the Lower Cretaceous Kirkwood Formation of South Africa. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19:1, 21-27.
- Säve-Söderbergh, G. 1947. Notes on the brain-case in *Sphenodon* and certain Lacertilia.
- Simões, T. R., Apesteguía, S., Hsiou, A. S., y Daza, J. D. 2017. Lepidosaurs from Gondwana: an introduction. *Journal of Herpetology*, 51:3, 297-299.
- Tedesco, ME, Krause, L. y Alvarez, BB. 1999. Descripción del sín craneo de Ameiva Ameiva (Linnaeus) (Squamata, Teiidae). *Revista Brasileira de Zoologia*, 16:4, 1025-1044.
- Scanferla, A., y Agnolín, F. L. 2015. Nuevos aportes al conocimiento de la herpetofauna de la formación Cerro Azul (mioceno superior), provincia de La Pampa, Argentina. *Papéis avulsos de Zoologia*, 55:23, 323.
- Spix, J. B. 1825. Animalia nova sive species nova lacertarum quas in itinere per *Brasilia annis*. MDCCCXVII-MDCCCXX jussu et auspicio Maximiliani Josephi I Bavariae Regis suscepto collegit et descripsit Dr. J. B. de Spix; Lipsiae: T. O. Weigel; F. S. Monachii.
- Uetz, P., y Hošek, J. 2021. The reptile database, [www.reptile-database.org](http://www.reptile-database.org). accessed 2021-01-17.
- Venzel, M., y Codrea, V. A. 2016. A new teiid lizard from the Late Cretaceous of the Hațeg Basin, Romania and its phylogenetic and palaeobiogeographical relationships. *Journal of Systematic Palaeontology*, 14:3, 219-237.
-

Weber, E. I., 1964. Estudio geológico de General Roca, Provincia del Río Negro. *Facultad de Ciencias Exactas y Naturales*. Universidad de Buenos Aires

Willink, A., y Cabrera, A. 1980. Biogeografía de América Latina. *Monografía*, 13.

Young, J. Z. 1977. La vida de los vertebrados. Editorial Omega, Barcelona, 660 pp.

The Deep Scaly Project, 2010, "*Callopiestes maculatus*" (On-line), Digital Morphology. Accessed February 4, 2021 at [http://digimorph.org/specimens/Callopiestes\\_maculatus/](http://digimorph.org/specimens/Callopiestes_maculatus/)

---

## Índice de tablas y figuras

<b>Tabla 1.</b> Listado de taxones correspondientes a lagartos teiidos que habitaron el territorio argentino durante el Mioceno.....	16
<b>Tabla 2.</b> Medidas generales del cráneo de tres ejemplares del género <i>Callopistes</i> (en mm).....	53
<b>Tabla 3.</b> Medidas de los neurocráneos de MPCN-Pv754 y FMNH53726.....	26
<b>Figura 1.</b> Hipótesis filogenética de Squamata según Estes (1988). Tomado y modificado de Evans (2003). En negrita se destaca la posición de la familia Teiidae.....	12
<b>Figura 2.</b> Hipótesis filogenética propuesta por Quadros <i>et al.</i> (2018) para la familia Teiidae. Modificado de Quadros <i>et al.</i> (2018). En negrita se destaca la posición de <i>C. rionegrensis</i> .....	15
<b>Figura 3.</b> Dibujo de líneas de un cráneo y un neurocráneo esquemático de lepidosaurio...26	
<b>Figura 4.</b> Ubicación geográfica del afloramiento. El punto simboliza el lugar donde proviene el espécimen MPCN-Pv754.....	29
<b>Figura 5.</b> Sección estratigráfica de la Formación Chichinales en la zona de estudio.....	32
<b>Figura 6.</b> Reconstrucción digital de alta fidelidad del cráneo de la especie tipo del genero <i>Callopistes</i> , <i>C. maculatus</i> (FMNH53726).....	36
<b>Figura 7.</b> Dibujo de líneas de <i>Callopistes rionegrensis</i> Holotipo MPCN-Pv002.....	37
<b>Figura 8.</b> Reconstrucciones digitales y fotografías de <i>Callopistes cf. rionegrensis</i> .....	40
<b>Figura 9.</b> Reconstrucción digital del hueso pterigoide del ejemplar <i>Callopistes cf. rionegrensis</i> (MPCN-Pv754).....	42
<b>Figura 10.</b> Reconstrucción digital de los huesos parietal y el frontal de <i>Callopistes cf. rionegrensis</i> (MPCN-Pv754).....	44
<b>Figura 11.</b> Corte tomográfico coronal, en el que se observa al neurocráneo, la cavidad endocraneana, la cavidad del oído interno (laberinto óseo, cortado a nivel del vestíbulo) y los canales semicirculares.....	45

---



**Figura 12.** Reconstrucción digital de alta fidelidad del neurocráneo (sin techo craneano) de *Callopistes cf. rionegrensis* (MPCN-Pv754).....48

Figura 13. Dibujo de líneas del neurocráneo de *Tupinambis uruguaiensis*, Holotipo MCN-PV2184.....55

**Figura 14.** Reconstrucciones digitales de alta fidelidad del ejemplar MPCN-Pv754 y de *C. maculatus* FMNH53726.....56