

UNIVERSIDADE FEDERAL DO MARANHÃO - UFMA

Fundação Instituída nos termos da Lei 5.152 de 21/10/1966 – São Luís – Maranhão

CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE

DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (LICENCIATURA)

ANA CAROLINE CARVALHO ARAUJO

**FÓSSEIS DE SERPENTES (OPHIDIA, SQUAMATA) DA FALÉSIA DO SISMITO,
FORMAÇÃO ALCÂNTARA (ALBIANO/CENOMANIANO, CRETÁCEO), DO
MARANHÃO**

SÃO LUÍS/MA

2022

ANA CAROLINE CARVALHO ARAUJO

**FÓSSEIS DE SERPENTES (OPHIDIA, SQUAMATA) DA FALÉSIA DO SISMITO,
FORMAÇÃO ALCÂNTARA (ALBIANO/CENOMANIANO, CRETÁCEO), DO
MARANHÃO**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentada ao Curso de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Maranhão como requisito para obtenção do Grau de Licenciado em Ciências Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Manuel Alfredo Medeiros

Coorientadora: Profa. Dra. Annie Schmaltz Hsiou

SÃO LUÍS/MA

2022

Ficha gerada por meio do SIGAA/Biblioteca com dados fornecidos pelo(a) autor(a).
Diretoria Integrada de Bibliotecas/UFMA

Araujo, Ana Caroline Carvalho.

Fósseis de serpentes Ophidia, Squamata da Falésia do Sismito, Formação Alcântara Albiano/Cenomaniano, Cretáceo, do Maranhão / Ana Caroline Carvalho Araujo. - 2022.
26 f.

Coorientador(a): Annie Schmaltz Hsiou.

Orientador(a): Manuel Alfredo Medeiros.

Curso de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Maranhão, São Luís, 2022.

1. Bacia São Luís. 2. Gondwana. 3. Ophidia. 4. Reptilia. 5. Seismophis. I. Hsiou, Annie Schmaltz. II. Medeiros, Manuel Alfredo. III. Título.

ANA CAROLINE CARVALHO ARAUJO

**FÓSSEIS DE SERPENTES (OPHIDIA, SQUAMATA) DA FALÉSIA DO SISMITO,
FORMAÇÃO ALCÂNTARA (ALBIANO/CENOMANIANO, CRETÁCEO), DO
MARANHÃO**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao
Curso de Ciências Biológicas da Universidade
Federal do Maranhão como requisito para
obtenção do Grau de Licenciado em Ciências
Biológicas.

Orientador: Prof. Dr. Manuel Alfredo Medeiros

Coorientadora: Profa. Dra. Annie Schmaltz Hsiou

Aprovado em _____ / _____ / _____

Banca examinadora

Prof. Dr. Manuel Alfredo Medeiros (Orientador)
Universidade Federal do Maranhão (UFMA, São Luís)

Prof. Dr. Rafael Matos Lindoso (1º Avaliador)
Instituto Federal do Maranhão (IFMA, São Luís)

Prof. MSc. Eliane Pinheiro de Sousa (2º Avaliador)
Universidade Estadual do Maranhão (UEMA, São Luís)

Prof. Dr. Carlos Martinez Ruiz (1º Suplente)
Universidade Federal do Maranhão (UFMA, São Luís)

Prof. Dr. Adriani Hass (2º Suplente)
Universidade Federal do Maranhão (UFMA, São Luís)

AGRADECIMENTOS

Agradeço aos professores do Curso de Ciências Biológicas, da Universidade Federal do Maranhão, por todos os ensinamentos repassados durante minha trajetória acadêmica.

Ao meu orientador, Prof. Dr. Manuel Alfredo, por me proporcionar a oportunidade de trabalhar nessa belíssima área que é a Paleontologia, por todo conhecimento compartilhado e por sempre estar disponível para as minhas dúvidas, sempre com muita responsabilidade e comprometimento, contribuindo para o meu crescimento intelectual e pessoal.

À minha coorientadora, Profª. Dra. Annie Hsiou, por estar disponível para auxiliar no desenvolvimento deste trabalho e para tirar todas as minhas dúvidas, incrementando meu aprendizado e contribuindo para o enriquecimento da minha pesquisa.

Agradeço também aos funcionários do Centro de Pesquisa de História Natural e Arqueologia do Maranhão (CPHNAMA) pelas experiências que me foram proporcionadas na área da Paleontologia durante o meu estágio, principalmente ao diretor Deusdedit Carneiro por ter proporcionado os equipamentos utilizados para as fotografias dos espécimes aqui utilizadas. Meus agradecimentos especiais à Raissa, amiga que conheci no museu e que tanto me ajudou durante todo esse tempo, sempre me apoiando.

Ao Programa de Educação Tutorial (PET), por me proporcionar ainda mais conhecimentos e experiências durante minha jornada universitária.

À minha mãe, Aurice, à minha avó, Danda, e às minhas irmãs, Julia e Alice, que me ajudaram a construir os alicerces para que eu pudesse trilhar esse caminho.

A todos os amigos que fiz durante essa jornada, em especial à minha amiga Gabrielle que sempre esteve comigo durante o desenvolvimento do meu trabalho, me ajudando nas revisões e me dando conselhos, sempre estando comigo.

Por fim, agradeço ao meu esposo Edson e à minha sogra Neuza, que me acolheram e apoiaram, mesmo com tantos infortúnios, desde o início desse caminho, e me proporcionaram todo o apoio emocional, pessoal e financeiro para que eu chegasse aonde estou hoje.

E, como disse Snoop Dogg, "Eu quero agradecer a mim, por acreditar em mim. Eu quero agradecer a mim por todo o trabalho árduo [...]. Eu quero agradecer a mim por nunca desistir. [...] Eu quero agradecer a mim por apenas ser eu, sempre".

RESUMO

A Formação Alcântara é uma das unidades litoestratigráficas da Bacia de São Luís e aflora em cortes de estradas e falésias costeiras no norte do Estado do Maranhão. Entre essas, está a Falésia do Sismo, localizada na Ilha do Cajual, município de Alcântara, que documenta o período Cenomaniano a partir dos fósseis que demonstram uma paleofauna bem diversificada incluindo dinossauros, peixes, serpentes, entre outros. A ocorrência de serpentes da Era Mesozoica, na América do Sul, é documentada principalmente na Argentina, com um registro significativo representado por espécies extintas como *Najash* e *Dinilysia*. No Brasil, o registro fóssil de serpentes para o Mesozoico ainda é bastante escasso, sendo representado apenas por uma vértebra isolada de *Boipeba tayasuensis* (proveniente de uma estrada rural entre os municípios de Monte Alto e Taiapu, São Paulo), e duas de *Seismophis septentrionalis* (provenientes da Falésia do Sismo, Formação Alcântara, Maranhão). O presente estudo objetiva a análise de três vértebras médias de *Seismophis septentrionalis*, oriundas do afloramento Falésia do Sismo, Formação Alcântara, Maranhão, e a análise de elementos morfológicos que possam levar a uma identificação taxonômica mais acurada. Os espécimes, mesmo com algumas partes obstruídas ou deterioradas, compartilham entre si a ausência de forame paracotilar e de processos prezigapofiseais, profunda marcação em V e cristas subcentrais e cristas parasagittais fortemente marcadas. Esse conjunto de caracteres é, até o momento, visto apenas em *Seismophis*. Esses novos achados reafirmam a presença de um dos grupos mais primitivos de serpentes no litoral maranhense, no Cenomaniano, e auxiliam no entendimento de questões sobre a origem e diversificação das serpentes durante o Cretáceo na América do Sul.

Palavras-chave: Reptilia. Ophidia. Seismophis. Bacia São Luís. Gondwana.

ABSTRACT

The Alcântara Formation is one of the lithostratigraphic units of the São Luís Basin and outcrops in road cuts and coastal cliffs in northern of the state of Maranhão. Among these is the Falesia do Sismo, located at Cajual Island, municipality of Alcântara, which documents the beginning of the Cenomanian with fossils that demonstrate a very diverse paleofauna including dinosaurs, fishes, snakes, among others. The occurrence of snakes from the Mesozoic Era, in South America, is mainly documented in Argentina, with a significant record represented by extinct species such as *Najash* and *Dinilysia*. In Brazil, the fossil record of snakes for Mesozoic is still very scarce, being represented just for one isolated vertebrae of *Boipeba tayasuensis* (coming from a rural road between the municipalities of Monte Alto and Taiapu, São Paulo), and two of *Seismophis septentrionalis* (from Falesia do Sismo, Alcântara Formation, Maranhão). The present study aims to analyze three trunk vertebrae of *Seismophis septentrionalis* from the outcrop Falesia do Sismo, Alcântara Formation, Maranhão, and also perform the analysis of morphological elements that may lead to a more accurate taxonomic identification. The specimens, even with some parts obstructed or deteriorated, share with each other the absence of paracotylar foramina and prezygapophyseal process, deep V-shaped and subcentral ridges and parasagittal ridges strongly marked. This character set is, so far, seen only in *Seismophis*. These new findings reaffirm the presence of one of the most primitive groups of snakes on the coast of Maranhão, in the Cenomanian, and help to understand questions about the origin and diversification of snakes during the Cretaceous in South America.

Keywords: Reptilia. Ophidia. Snakes. *Seismophis*. São Luís Basin. Gondwana.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO	9
2 CONTEXTO GEOLÓGICO	10
2.1 BACIA DE SÃO LUÍS	10
2.2 FORMAÇÃO ALCÂNTARA	10
2.3 FALÉSIA DO SISMITO	11
3 SERPENTES	12
3.1 ORIGEM E DIVERSIFICAÇÃO DAS SERPENTES	12
3.2 REGISTRO FÓSSIL DURANTE O MESOZOICO DA AMÉRICA DO SUL	14
4 OBJETIVOS	14
5 MATERIAIS E MÉTODOS	15
6 SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA	15
7 DISCUSSÃO	18
8 CONCLUSÃO	20
REFERÊNCIAS	21

1 INTRODUÇÃO

A separação entre os continentes americano e africano durante a fragmentação do supercontinente Gondwana está bem representada no registro sedimentar das bacias brasileiras, possuindo, principalmente, registros paleontológicos na porção média do Cretáceo, entre o Albiano e Cenomaniano, que documentam a fauna e flora representantes desse período de origem continental (ARANHA *et al.*, 1990; ROSSETTI, 2001; GÓES e ROSSETTI, 2001; ROSSETTI e GÓES, 2003; MEDEIROS *et al.*, 2014).

O processo de rifteamento que culminou com a abertura do Oceano Atlântico, resultou na formação de várias bacias individualizadas no leste e nordeste do Brasil, dentre elas a Bacia de São Luís, que é uma depressão do tipo rifte marginal e que apresenta alguns dos principais registros fósseis do Cretáceo brasileiro, em depósitos datados do Aptiano ao Cenomaniano, pertencentes às formações Codó, Itapecuru e Alcântara (PEDRÃO *et al.*, 1993a, b; VICALVI e CARVALHO, 2002; ROSSETTI, 2001; MEDEIROS e SCHULTZ, 2001; ROSSETTI e GÓES, 2003).

Dentre as falésias costeiras presentes na Formação Alcântara, os afloramentos Laje do Coringa e Falésia do Simito, na Ilha do Cajual, Maranhão, possuem uma assembleia fóssil representativa do norte e nordeste brasileiro e fornecem informações valiosas sobre o período Cretáceo (CORRÊA-MARTINS, 1997; MEDEIROS e VILAS BÔAS, 1999; MEDEIROS e SCHULTZ 2001, 2002; PEREIRA e MEDEIROS, 2008).

As serpentes modernas são um clado extremamente diversificado e se apresentam como um dos mais bem sucedidos grupos de vertebrados (LEE e SCANLON, 2002; GABERGLIOTO *et al.*, 2019). O número de achados fósseis deste grupo tem aumentado substancialmente nas últimas décadas, demonstrando uma distribuição cosmopolita desse clado (GABERGLIOTO, 2019)

No Brasil, a ocorrência de serpentes fósseis é extremamente limitada, representada por apenas duas serpentes da família Madtsoiidae registradas com base em duas vértebras descritas por Hsiou *et al.* (2014). Esse achado permitiu a criação de um novo gênero e espécie, *Seismophis septentrionalis*, e representa, até agora, a ocorrência mais antiga de serpentes da família na América do Sul, corroborando a hipótese de que a América do Sul desempenhou um papel fundamental na origem e diversificação desse grupo (HSIOU *et al.*, 2014).

O presente estudo visa analisar três vértebras de serpentes provenientes do afloramento Falésia do Simito, Formação Alcântara, Maranhão e analisar elementos morfológicos que possam levar a uma identificação taxonômica mais acurada dos espécimes.

Os materiais a serem estudados somam novos espécimes e, conseqüentemente, novas informações referentes ao registro de serpentes sul-americanas do Cretáceo e à paleobiodiversidade cretácea da Formação Alcântara.

2 CONTEXTO GEOLÓGICO

2.1 Bacia de São Luís

A Bacia de São Luís se estende ao longo do litoral norte-noroeste do Maranhão, englobando cerca de 15.000 km², e tem seu arcabouço sedimentar constituído, principalmente, por sedimentos clásticos de origem predominantemente marinha e estuarina referentes ao Cretáceo (Aptiano-Cenomaniano) (KLEIN e FERREIRA, 1979; PEDRÃO *et al.*, 1993b; ROSSETI e TRUCKENBRODT, 1997; ROSSETTI, 2001). Originou-se como consequência de rifteamentos na região intracontinental relacionados a mudanças na configuração do continente Gondwana durante a fragmentação do Pangeia (ARANHA *et al.*, 1990; GÓES e ROSSETTI, 2001; ROSSETTI, 2001; SKELTON *et al.*, 2003), gerando grande interesse investigativo na reconstituição dos paleoambientes, assim como em sua evolução geológica durante essa fase da história da Terra (ROSSETI e TRUCKENBRODT, 1997).

2.2 Formação Alcântara

A Formação Alcântara é uma das unidades litoestratigráficas da Bacia de São Luís e aflora em cortes de estradas e falésias costeiras, com amplitude temporal que vai do Neolábiano ao Eocenomaniano (KLEIN e FERREIRA, 1979; PEDRÃO *et al.*, 1993b; ROSSETI, 2001). Sua variedade de feições sedimentares é coerente com um afluxo significativo de água doce em um ambiente lagunar com conexão estuarina, sendo composta, principalmente, por arenitos, argilitos e calcários (ROSSETTI, 1997, 2001; ROSSETTI e TRUCKENBRODT, 1997; ROSSETTI e GÓES, 2003). Essa interpretação corrobora a presença de um ambiente transicional estuarino, que é marcada pelos achados de vertebrados de ambientes marinhos (peixes picnodontiformes) (CARVALHO, 1997) e de água doce (Semionotiformes) (CARVALHO e SILVA, 1992), além de ambos os ambientes (DUTRA e MALABARBA, 2001; ROCHA, 2014).

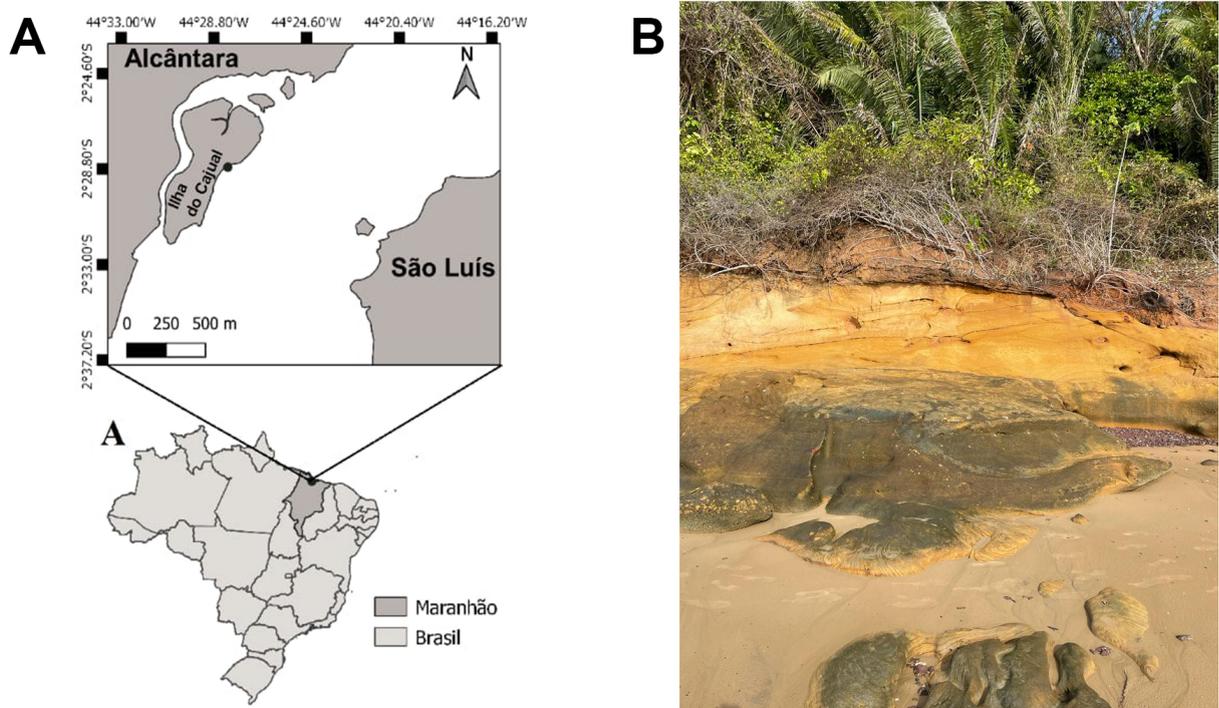
A paleofauna encontrada na Formação Alcântara é bem semelhante à documentada nos depósitos correlatos presentes no norte do continente africano (MEDEIROS e SCHULTZ, 2001, 2002; MEDEIROS *et al.*, 2014). A paleoflora encontrada na Formação Alcântara equivale ao que já havia sido registrada em diferentes regiões do Gondwana (ver ARAÚJO *et al.*, 2011). O registro de fósseis mais expressivo nesses depósitos é o de vertebrados, como

crocodilos, dinossauros, pterossauros e peixes, e de elementos florísticos, nos quais se destacam coníferas e pteridófitas (MEDEIROS e SCHULTZ, 2001, 2002; MEDEIROS *et al.*, 2014a, b).

2.3 Falésia do Sismoito

Dentre as falésias costeiras onde afloram depósitos da Formação Alcântara, destaca-se a Falésia do Sismoito, localizada na Ilha do Cajual, Maranhão (Figura 1) (HSIOU *et al.*, 2014; PEREIRA e MEDEIROS, 2008). Essa localidade está situada a cerca de 200 metros do afloramento Laje do Coringa e é parte integrante da mesma sequência estratigráfica, reunindo a mesma assembleia fóssil caracterizada por um variado conjunto de materiais fósseis, sendo os mais robustos, como fósseis de dinossauros e crocodilomorfos, ou mais delicados, como pequenos dentes e outros fósseis de peixes (PEREIRA e MEDEIROS, 2008). Esses materiais foram retrabalhados e são provenientes de depósitos continentais; em sua grande maioria são partes esqueléticas desarticuladas e fragmentadas de vertebrados (HOLZ, 2003; MEDEIROS e SCHULTZ, 2001, 2002; CASTRO *et al.*, 2004).

Figura 1. Localização da Ilha do Cajual, Estado do Maranhão. A) O ponto negro no mapa indica a Falésia do Sismoito; B) Vista panorâmica do afloramento.



3 SERPENTES

3.1 Origem e diversificação das Serpentes

As serpentes modernas são um clado extremamente diversificado e se apresentam, juntamente com os lagartos, como um dos mais bem sucedidos grupos de vertebrados - os répteis escamados (LEE e SCANLON, 2002; DA SILVA *et al.*, 2018; GARBEROGLIO *et al.*, 2019b). Da mesma forma, são consideradas um grupo monofilético, incluindo dois táxons irmãos: os Scolecophidia e os Alethinophidia (TCHERNOV, 2000; LEE e SCANLON, 2002; VIDAL e HEDGES, 2002, 2004; HSIU, 2010) (Figura 2).

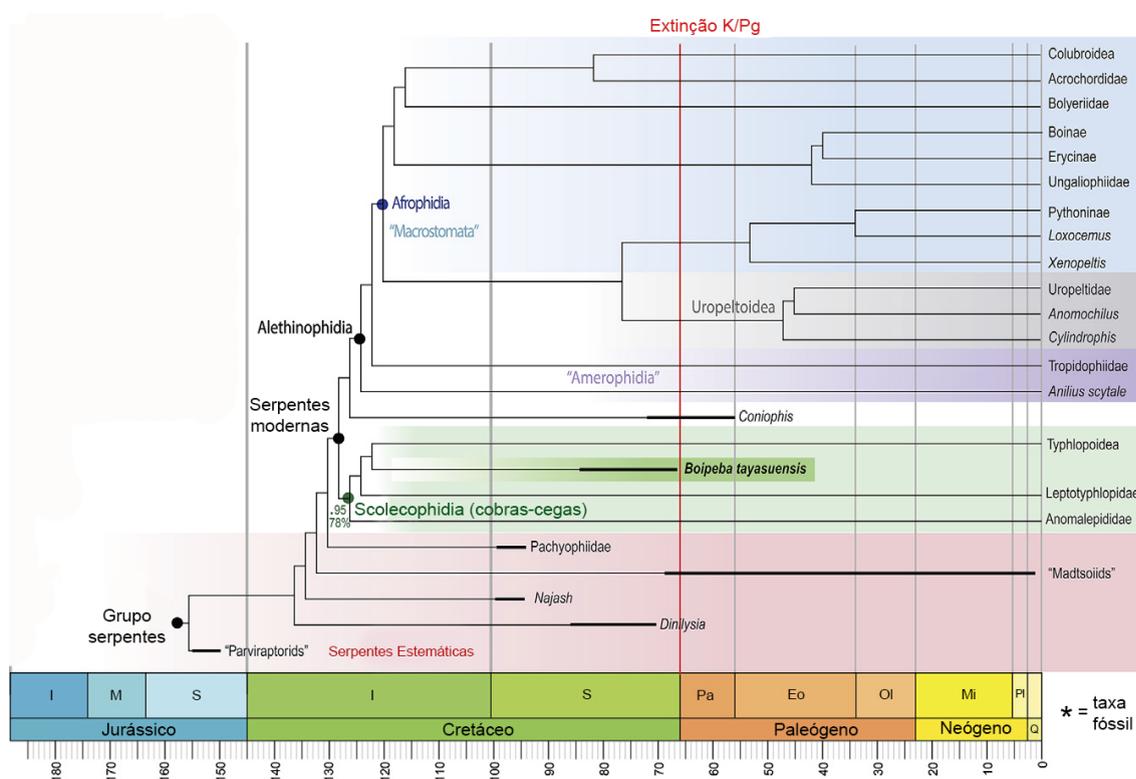


Figura 2. Relações filogenéticas das grandes linhagens de serpentes, com base em análises morfológicas e de DNA. Linhas em negrito indicam alcance estratigráfico para táxons fósseis. Aspas denotam nomes de táxons não monofiléticos.

Fonte: Adaptado de Facchini *et al.* (2020).

Estudos anatômicos e filogenéticos demonstraram que as serpentes evoluíram a partir dos lagartos, passando por um processo evolutivo de perda dos membros e desenvolvimento do esqueleto axial, através do alongamento corporal (DI-POJ *et al.*, 2010; DA SILVA *et al.*, 2018). Entretanto, mesmo com o acréscimo no comprimento do corpo, os membros podem ter ressurgido em algumas linhagens extintas de serpentes, sugerindo que os mecanismos de desenvolvimentos dessas estruturas não foram completamente perdidos dentro do grupo (CALDWELL e LEE, 1997; APESTEGUIA e ZAHER, 2006). Embora as cobras atuais não

possuam membros, algumas formas mais basais retêm vestígios da cintura pélvica e pequenos rudimentos do fêmur (LEAL e COHN, 2016).

O número de achados fósseis de serpentes tem aumentado substancialmente nas últimas décadas, demonstrando uma distribuição cosmopolita desse clado (GARBEROGLIO, 2019b), com representantes marinhos e terrestres, dentre estes últimos, formas fossoriais (LEE e SCANLON, 2002; ZAHER *et al.*, 2009; HSIANG *et al.*, 2015; DA SILVA *et al.*, 2018).

Apesar da grande diversificação das serpentes, sua origem ainda gera muitas discussões em torno das hipóteses de surgimento e diversificação (CALDWELL e LEE, 1997; TCHERNOV *et al.*, 2000; ZAHER *et al.*, 2009, MARTILL *et al.*, 2015; ALBINO *et al.*, 2016; KLEIN *et al.*, 2017).

A primeira hipótese aponta para uma possível origem aquática e coloca as serpentes marinhas com pernas como as mais basais e como um táxon transicional entre os representantes vivos e os Mosassauroidea (CALDWELL e LEE, 1997; ZAHER *et al.*, 2009, MARTILL *et al.*, 2015), segundo evidências de táxons aquáticos como Simoliophiidae, Nigerophiidae e *Lunaophis sp.* (CALDWELL e LEE, 1997; TCHERNOV *et al.*, 2000; ALBINO *et al.*, 2016; KLEIN *et al.*, 2017).

Entretanto, a presença de características avançadas nas formas marinhas do Cretáceo *Pachyrhachis problematicus* Hass, 1979, *Haasiophis terrasanctus* Tchernov *et al.*, 2000 e *Eupodophys descouensi* Rage e Escuilliè, 2000, apoiaram uma posição desse táxon como grupo irmão das serpentes atuais (Macrostomatas), questionando a hipótese de origem marinha do grupo (CALDWELL e LEE, 1997; ZAHER, 1998; ZAHER e RIEPPEL, 1999; RAGE e SCUILLIÈ, 2000; TCHERNOV *et al.*, 2000; LEE e SCANLON, 2002; VIDAL e HEDGES, 2004; ZAHER *et al.*, 2009; PALCI *et al.*, 2013).

A segunda hipótese considera esses representantes aquáticos como pertencentes ao grupo relacionado às serpentes atuais, sem relação com a origem e evolução inicial, apontando para uma possível origem terrestre. Parte desses estudos são suportados pela semelhança do morfológica do ouvido interno das serpentes com outros squamatas fossoriais e a outra parte por estudos filogenéticos (ZAHER e RIEPEL, 1999; TCHERNOV *et al.*, 2000; SCANLON e LEE, 2000; VIDAL e HEDGES, 2004; APESTEGUÍA e ZAHER, 2006; CALDWELL e CALVO, 2008; ZAHER *et al.*, 2009; ZAHER e SCANFERLA, 2007, 2011; MARTILL *et al.*, 2015; KLEIN *et al.*, 2017).

Novas informações foram recentemente acrescentadas aos táxons de serpentes não marinhas do Cretáceo, que incluem *Najash rionegrina* Apesteguía e Zaher, 2006, por uma

descrição completa feita por Zaher *et al.* (2009), uma análise filogenética completa realizada por Apesteguía e Zaher (2006), e pelo estudo comparativo de *Dinilysia patagonica* Woodward, 1901, com a adição de dados por Caldwell e Calvo (2008) e Zaher e Scanferla (2007, 2011), que corroboram a hipótese de origem terrestre.

Há ainda uma terceira hipótese que discute acerca da multiplicidade de habitats para a origem das cobras, sugerindo a possibilidade de que as primeiras serpentes possam ter sido, de certa forma, isoladas em diversos locais durante a fragmentação da Pangeia, assim como também podem ter chegado como invasoras aquáticas de forma secundária (CALDWELL *et al.*, 2015), como pode ser observado na história evolutiva de numerosos clados de serpentes fósseis e modernas (CALDWELL e LEE, 1997; RAGE e ESCUILLIÉ, 2000).

Atualmente, a origem e diversificação das serpentes ainda é um tema amplamente discutido e estudado, a partir de novos achados fósseis e análises filogenéticas, na tentativa de desvendar a história evolutiva desse grupo cosmopolita e tão heterogêneo.

3.2 Registro fóssil durante o Mesozoico da América do Sul

As ocorrências de serpentes na América do Sul fundamentam-se em registros principalmente do período Cretáceo, com fósseis originários majoritariamente da Argentina, com registro significativo representado pelas espécies primitivas *Najash rionegrina* Apesteguía & Zaher, 2006, *Dinilysia patagonica* Woodward, 1901 e pelo táxon Madtsoiidae Hoffstetter, 1961 (ALBINO, 2007; CALDWELL E ALBINO, 2002; ZAHER *et al.*, 2009, GÓMEZ *et al.*, 2019).

O Brasil possui um registro fossilífero rico e diversificado de serpentes após o Cretáceo tardio (ONARY *et al.*, 2017). Entretanto, a ocorrência de serpentes fósseis do Mesozoico é extremamente limitada, representada apenas por uma vértebra isolada de *Boipeba tayasuensis* Fachini *et al.*, 2020 (encontrada entre Monte Alto e Taiapu, São Paulo), e duas vértebras isoladas de *Seismophis septentrionalis* Hsiou *et al.*, 2014 (Ilha do Cajual, Maranhão). O achado de vértebras no norte do Maranhão representa, até agora, a ocorrência mais antiga de serpentes na América do Sul (HSIOU *et al.*, 2014; ONARY *et al.*, 2017).

4 OBJETIVOS

Analisar três vértebras de serpentes provenientes do afloramento Falésia do Simito, Formação Alcântara, Maranhão e identificar elementos morfológicos que possam levar a uma identificação taxonômica mais acurada dos espécimes. Além disso, os objetivos específicos incluem:

- analisar as estruturas vertebrais dos espécimes;
- a partir da identificação taxonômica dos espécimes, comparar com demais táxons fósseis mesozoicos sul-americanos disponíveis na literatura.

5 MATERIAIS E MÉTODOS

O material estudado consiste em três (03) vértebras isoladas de serpentes obtidas através de triagens de material previamente peneirado, realizadas entre os anos de 2018 e 2021, provenientes de coletas ocorridas na localidade Falésia do Sismito, Formação Alcântara, Ilha do Cajual, Maranhão. As coletas foram realizadas nos anos de 2002 e 2003. Todos os espécimes estão tombados na coleção paleontológica da Universidade Federal do Maranhão (UFMA), sob os números UFMA-1.10.1964, UFMA-1.10.1965 e UFMA-1.10.1967.

A análise dos espécimes, previamente lavados para retirada de sedimento incrustado, foi realizada em microscópio estereoscópio (lupa) e as medidas obtidas através da utilização de paquímetro analógico. As fotografias foram feitas em microscópio estereoscópico Leica EZ4W com câmera WiFi integrada de 5.0 megapixels e editadas com o auxílio do programa Adobe Photoshop CS6, versão 2012. As imagens ilustrativas também foram criadas utilizando o mesmo programa.

A descrição morfológica foi realizada a partir da análise das estruturas preservadas, tomando como base os caracteres descritos por Hsiou *et al.* (2014) e Fachini *et al.* (2020), visando a identificação do material no nível taxonômico mais específico possível. A descrição dos caracteres observados seguiu a metodologia e terminologia adaptadas de Hsiou *et al.* (2014).

6 SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

SQUAMATA Oppel, 1811

OPHIDIA Brongniart, 1800

SEISMOPHIS Hsiou, Albino, Medeiros e Santos, 2014

Seismophis septentrionalis Hsiou, Albino, Medeiros e Santos, 2014

Materiais referidos: UFMA-1.10.1964, UFMA-1.10.1965 e UFMA-1.10.1967, vértebras dorsais médias (Figuras 3, 4 e 5, respectivamente).

Descrição: De um modo geral, as vértebras são pequenas, baixas e levemente alongadas, com canal neural amplo, exceto em UFMA-1.10.1965 em que está preenchido por sedimento.

Em vista anterior, UFMA-1.10.1964 e UFMA-1.10.1967 possuem o cótilo profundo e em formato quase circular, achatado dorsoventralmente, e é mais amplo que o canal neural, que possui o teto curvado em formato abobadado, e não há evidência de forame paracotilar. As prezigapófises se apresentam levemente inclinadas dorsalmente (Figura 5, A2), porém, em UFMA-1.10.1964 a prezigapófise esquerda está deteriorada. Em UFMA-1.10.1964 a zigósfene possui o teto curvado ventralmente (Figura 3, A2) e em UFMA-1.10.1967, retilíneo (Figura 5, A2). Em UFMA-1.10.1965 a face anterior se apresenta bem degradada, não sendo possível observar estas estruturas.

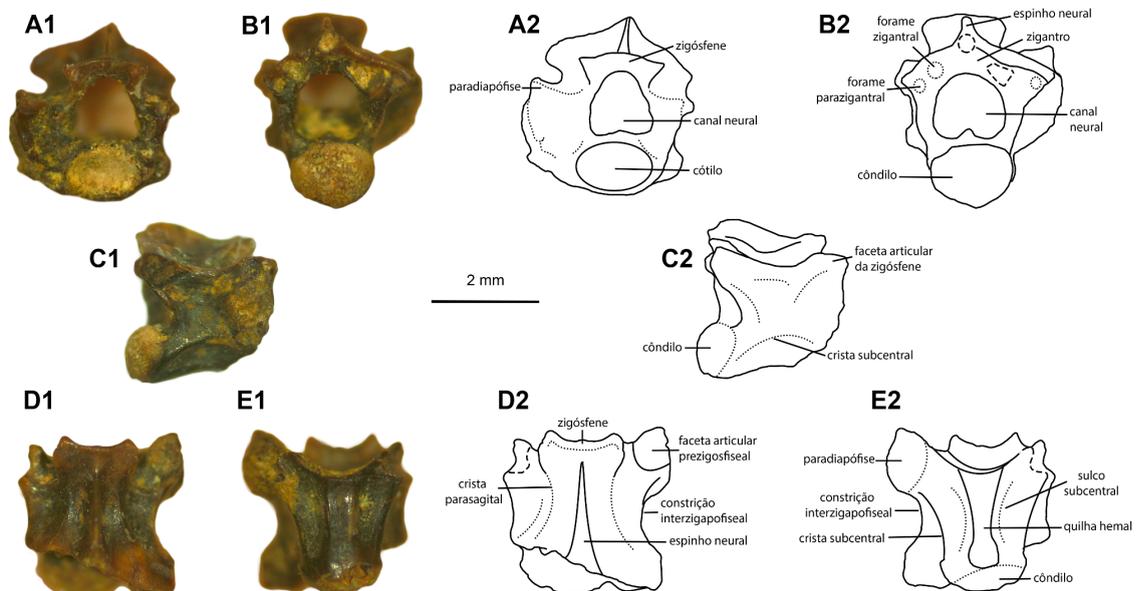


Figura 3. Vértebra dorsal média de *Seismophis septentrionalis* (UFMA-1.10.1964). Imagens (A1-E1) e ilustrações (A2-E2), em vistas: anterior (A), posterior (B), lateral (C), dorsal (D) e ventral (E). Aumento de 35x.

Em vista posterior, devido ao sedimento densamente incrustado em UFMA-1.10.1965, não foi possível observar a maior parte das estruturas superiores. Em UFMA-1.10.1964 o espinho neural é bastante alongado dorsalmente, com o entalhe posterodorsal do arco neural fragmentado. Em UFMA-1.10.1964 e UFMA-1.10.1967 o canal neural possui o teto em formato abobadado e o zigantro é amplo e curvado lateroventralmente, com os forames zigantrais e parazigantrais presentes, restritos ao teto do zigantro (Figuras 3 e 5, B2). Nas três vértebras, o cóndilo é projetado posteriormente e possui formato quase circular, sem evidência de forame paracotilar.

Em vista lateral, para as três vértebras, a quilha hemal e a crista subcentral são bem aparentes, assim como o côndilo, que é projetado posteriormente. Em UFMA-1.10.1964 o espinho neural se apresenta proeminente e alongado anteroposteriormente e em UFMA-1.10.1967 o espinho neural se mostra reduzido (Figura 5, C2), com faceta articular da zigósfene visível e totalmente inclinada dorsalmente, se mostrando quase retilínea nessa vista. Somente em UFMA-1.10.1967 o forame lateral pôde ser visto. Para UFMA-1.10.1965, a parte lateral posterior e superior não pôde ser observada por seu caráter fragmentado.

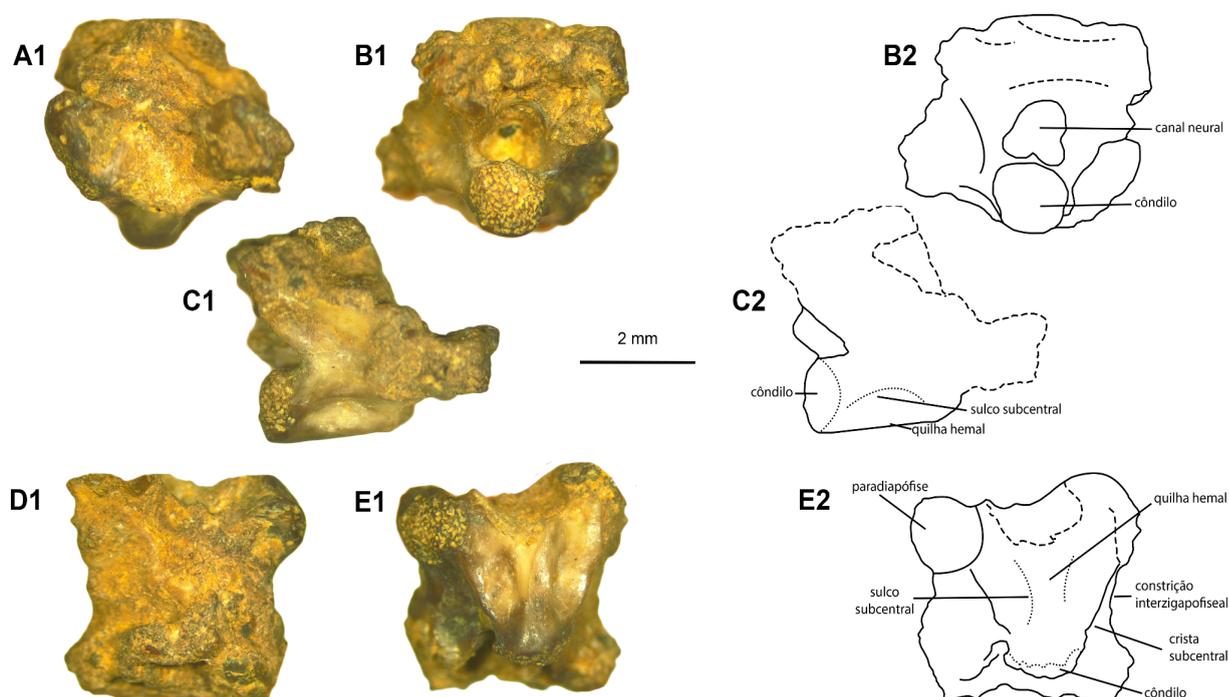


Figura 4. Vértebra dorsal média de *Seismophis septentrionalis* (UFMA-1.10.1965). Imagens (A1-E1) e ilustrações (A2-E2), em vistas: anterior (A), posterior (B), lateral (C), dorsal (D) e ventral (E). Aumento de 8x.

Em vista ventral, nas três vértebras, o cótilo forma uma profunda concavidade e o centro se alarga posteriormente. A quilha hemal é ampla e achatada, o sulco subcentral é raso, mas bem demarcado, e a crista subcentral se projeta anterolateralmente. O contorno triangular é visível devido à bem-marcada constrição interzigapofiseal e o côndilo se projeta posteriormente (Figuras 3, 4 e 5, D2). Em UFMA-1.10.1965 a parte média-anterior está erodida e apenas a paradiapófise esquerda está preservada (e em UFMA-1.10.1967, apenas a direita) (Figura 5, D2).

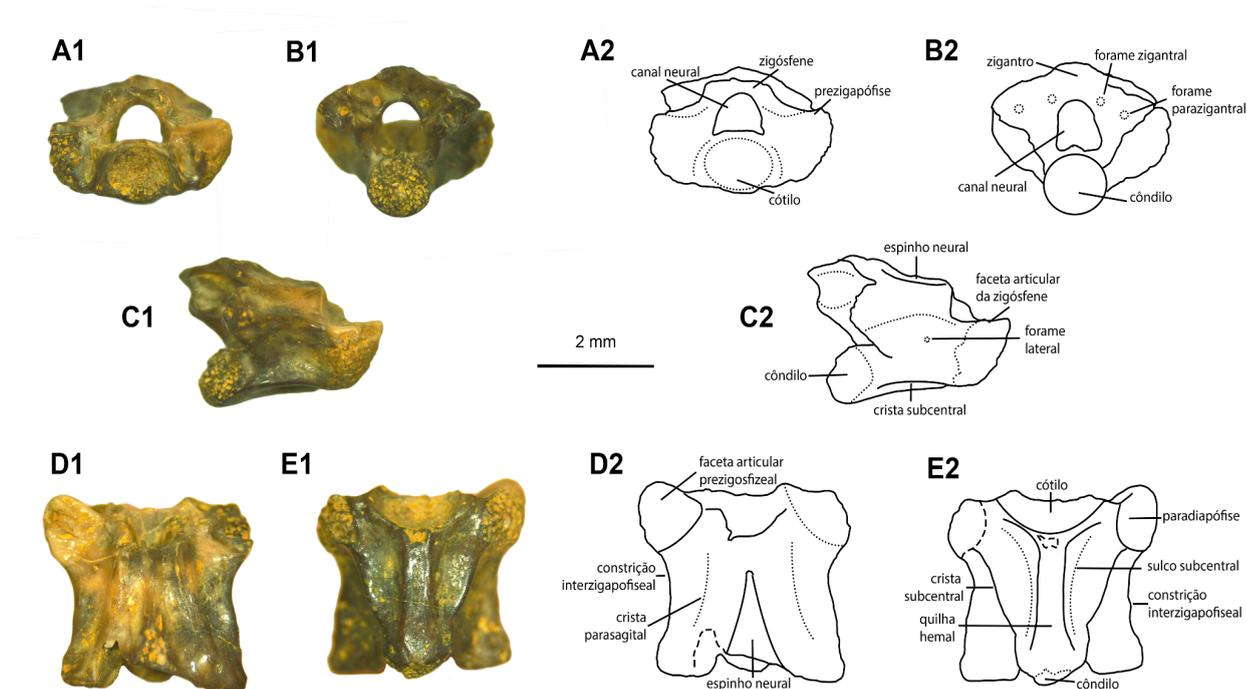


Figura 5. Vértebra dorsal média de *Seismophis septentrionalis* (UFMA-1.10.1967). Imagens (A1-E1) e ilustrações (A2-E2), em vistas: anterior (A), posterior (B), lateral (C), dorsal (D) e ventral (E). Aumento de 10x.

Em vista dorsal, UFMA-1.10.1964 e UFMA-1.10.1967 apresentam a faceta articular prezigapofiseal direita longa e em formato quase arredondado, com eixo orientado anterolateralmente, entretanto, a face esquerda está deteriorada em ambas (Figuras 3 e 5, E2). As cristas parasagittais estão localizadas lateralmente ao espinho neural que, em UFMA-1.10.1964, é alongado anteroposteriormente e projetado dorsalmente, e, em UFMA-1.10.1967, é bastante diminuto, mas com sua altura sendo gradativamente reduzida distalmente em ambos os espécimes. Em UFMA-1.10.1965 a face dorsal está totalmente deteriorada, não sendo possível identificar nenhuma estrutura.

7 DISCUSSÃO

Vértabras isoladas de serpentes encontradas em depósitos mesozoicos estão normalmente associadas a restos de outros vertebrados (MARTINELLI e FORASIEPI, 2004; HSIU *et al.*, 2014). Pela grande dificuldade de identificação desses materiais, muitas das descrições são feitas com base nos elementos vertebrais (SCANLON, 1993; RAGE, 1996; SCANLON, 2005; SCANFERLA e CANALE, 2007; HSIU *et al.*, 2014; KLEIN *et al.*, 2017; GÓMEZ *et al.*, 2019; GARBEROGLIO *et al.*, 2019a), visto que os caracteres presentes nestes são suficientes na distinção entre táxons. Nesse sentido, as vértebras aqui descritas,

mesmo que isoladas, apresentam um conjunto de caracteres particulares que possibilitam sua identificação.

UFMA-1.10.1967 é uma vértebra pequena e mais longa do que alta, possuindo um aspecto deprimido principalmente em vista anterior, enquanto UFMA-1.10.1964 é mais alta do que longa. Em UFMA-1.10.1965, é possível especular um comprimento maior que a largura pela vista ventral que está em bom estado de preservação, ao contrário da maior parte dessa amostra. Desse modo, todas podem ser referidas como vértebras da parte média do corpo. Da mesma forma, é importante ressaltar que os referidos materiais não pertencem ao mesmo indivíduo, uma vez que a localidade em que foram coletados tem rendido elementos isolados e, possivelmente, retrabalhados de jazidas pré-existentes (HOLTZ, 2003; MEDEIROS e SCHULTZ, 2001, 2002).

As três vértebras retratadas compartilham entre si a ausência de forame paracotilar, assim como visto em *Seismophis* (HSIOU *et al.*, 2014) e *Najash* (ZAHER *et al.*, 2009), mas que está geralmente presente em representantes de madtsoiídeos, em *Dinilysia* (RAGE E ALBINO, 1989) e em *Macrostomatas* derivados (HSIOU *et al.*, 2014). Desse modo, a falta desse forame é apontada como uma condição primitiva dentro do grupo de serpentes.

Os forames parazigantrais podem ser vistos em UFMA-1.10.1964 e UFMA-1.10.1967, assim como em espécimes de *Najash* e em grandes *Madtsoiidae*, mas se restringem apenas ao teto do zigantro, diferindo de espécimes de *Eomadtsoia* e *Najash*; são uma condição derivada (PALCI *et al.*, 2013; ZAHER *et al.*, 2009). Ambos os espécimes possuem um entalhe posterodorsal raso no arco neural, que deixa à mostra, em vista dorsal, uma pequena parte do côndilo, assim como visto no holótipo de *Seismophis* (HSIOU *et al.*, 2014), *Najash* (ZAHER *et al.*, 2009) e em *Dinilysia* (APESTEGUÍA e ZAHER, 2006; ZAHER *et al.*, 2009), afirmada como uma característica plesiomórfica entre serpentes (LEE e SCANLON, 2002).

A ausência de processos prezigapofiseais é interpretada como uma plesiomorfia vista em várias serpentes fósseis primitivas (LEE e SCANLON, 2002; ZAHER *et al.*, 2009), e também é inexistente nos espécimes UFMA-1.10.1964 e UFMA-1.10.1967. Entretanto, não é possível afirmar sua presença em UFMA-1.10.1965, já que este possui várias faces deterioradas.

A demarcação em forma de V, vista em todos os espécimes analisados, é uma condição derivada que pode ser observada em madtsoiídeos (HSIOU *et al.*, 2014). O espinho neural, visto em UFMA-1.10.1967, é baixo e segue a mesma altura ao longo do teto do arco neural. Em UFMA-1.10.1964, o espinho neural é bem proeminente e reduz progressivamente

posteroanteriormente, o que pode ser uma característica juvenil, visto que o tamanho do espécime é menos da metade do tamanho dos demais.

As cristas parasagittais vistas nas amostras - exceto em UFMA-1.10.1965, em que a vista dorsal está completamente deteriorada - são semelhantes às descritas para *Boa constrictor* (ALBINO, 2011), em alguns grandes madtsoiids e em grandes representantes de Boidae atuais e extintos (HSIOU *et al.*, 2014), mostrando que essa morfologia pode estar diretamente relacionada à inserção muscular responsável pela constrição. A presença de cristas subcentrais proeminentes, em conjunto com as cristas parasagittais, são características, até o momento, vistas apenas em *Seismophis* (HSIOU *et al.*, 2014).

8 CONCLUSÃO

Os caracteres analisados possuem características que conferem com os descritos para *Seismophis septentrionalis*, somando novos espécimes para o registro dessa espécie na Falésia do Sismo e, conseqüentemente, na Formação Alcântara.

O conjunto de caracteres presentes nesses novos achados corroboram com a hipótese apresentada em Hsiou *et al.* (2014), assim como com as análises filogenéticas de Gomez *et al.* (2019) e em Garberóglia *et al.* (2022) que consideram que *Seismophis* seria um Ophidia não-Madtsoiidae, embora esteja no grado do grupo (i.e., Madtsoiidae).

É importante ressaltar que, até o momento, somente um registro havia sido feito para a espécie (HSIOU *et al.*, 2014) com base em duas outras vértebras da mesma localidade, e, embora fragmentados, esses novos achados reafirmam a presença de um dos grupos mais primitivos de serpentes no litoral maranhense, no Cenomaniano, e corroboram a hipótese de que a América do Sul tenha desempenhado um importante papel na origem e diversificação das serpentes durante o Período Cretáceo.

REFERÊNCIAS

- ALBINO, A.M. Lepidosauromorpha. In: GASPARINI, Z.; RODOLFO, L.; CORIA, A. (eds) **Patagonian Mesozoic Reptiles-Life of the Past**. Bloomington: Indiana University Press, p. 87-115, 2007.
- ALBINO, A.M. Morfología vertebral de *Boa constrictor* (Serpentes: Boidae) y la validez del género Mioceno *Pseudoepicrates* Auffenberg, 1923. **Ameghiniana**, v. 48, p. 53-62, 2011.
- ALBINO, A.M.; CARRILLO-BRICENO, J.D.; NEENAN, J.M. An enigmatic aquatic snake from the Cenomanian of Northern South America. **PeerJ**, v. 4, e2027, p. 1-26, 2016.
- APESTEGUIA, S.; ZAHER, H. A Cretaceous terrestrial snake with robust hindlimbs and a sacrum. **Nature**, v. 440, ed. 20, p. 1037-1040, 2006.
- ARANHA L.G.F., LIMA H.P., SOUZA J.M.P., MAKINO R.K. Origem e evolução das bacias de Bragança-Viseu, São Luís e Ilha Nova. In: Raja Gabaglia G.P., Milani. E.J. (eds.). **Origem e evolução de bacias sedimentares**. Rio de Janeiro, PETROBRAS, p. 221-233, 1990.
- ARAÚJO, K.C.O.; SOMMER, M.; MEDEIROS, M.A.; GIRNOS, E.C.; SCHMIDT, I.D. Lenhos de coníferas do norte do Maranhão, Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**. vol. 14, n. 1, p. 29-38, 2011.
- CALDWELL, M.W.; ALBINO, A. Exceptionally preserved skeletons of the Cretaceous snake *Dinilysia patagonica* Woodward, 1901. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 22, n. 4, p. 861-866, 2002.
- CALDWELL, M.W.; CALVO, J. Details of a new skull and articulated cervical column of *Dinilysia patagonica* Woodward, 1901. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 28, n. 2, p. 349-362, 2008.
- CALDWELL, M.W.; NYDAM, R.L.; PALCI, A.; APESTEGUÍA, S. The oldest known snakes from the middle Jurassic-Lower Cretaceous provide insights on snake evolution. **Nature Commun**, v. 6, n. 5996, p. 1-11, 2015.
- CALDWELL M.W.; LEE M.S.Y. A snake with legs from the marine Cretaceous of the Middle East. **Nature**, v. 386, p. 705-709, 1997.
- CARVALHO, M. S. Primeira Ocorrência de Picnodontídeos (Pices) na Formação Itapecurú, Cretáceo Inferior do Parnaíba, Estado do Maranhão, Brasil. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE PALEONTOLOGIA, 15, 1997. São Pedro, **Anais**. São Pedro, p. 79, 1997.
- CARVALHO, M. S. S.; SILVA, V. G. Ocorrência de escamas de Lepidotes(Pices) na Formação Itapecurú, Cretáceo Superior da Bacia de São Luís, Estado do Maranhão, Brasil. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 64, p. 419, 1992.

CASTRO, D.F.; TOLEDO, C.E.V.; DE SOUSA, E.P. Nova ocorrência de *Asiatoceratodus* (Osteichthyes, Dipnoiformes) na Formação Alcântara, Eocenomaniano da Bacia de São Luís, MA, Brasil. **Revista Brasileira de Paleontologia**, vol. 7, n. 2, p. 245-248, 2004.

CORRÊA-MARTINS, F. J. A Laje do Coringa: um bonebed da Formação Itapecuru (Cretáceo Superior da Bacia de São Luís–MA). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 69, n. 3, p. 436-437, 1997.

DA SILVA, F.O.; FEBRE, A-C.; SAVRIAMA, Y.; OLLONEN, J.; MAHLOW, K.; HERREL, A.; MULLER, J.; DI-POI, N. The ecological origins of snakes as revealed by skull evolution. **Nature Communications**, v. 9, n. 376, p. 1-11, 2018.

DI-POI, N.; MONTOYA-BURGOS, J.I.; MILLER, H.; POURQUIÉ, O.; MILINKOVITCH, M.C.; DUBOULE, D. Changes in Hox genes' structure and function during the evolution of the squamate body plan. **Nature**, v. 464, p. 99-103, 2010.

DUTRA M.F.A.; MALABARBA M.C. Peixes do Albiano-Cenomaniano do Grupo Itapecuru no estado do Maranhão, Brasil. In: **O Cretáceo da Bacia de São Luis-Grajaú** (EDS. ROSSETT D.F., GÓES A.M., TRUCKENBRODT T.), p. 191-208, 2001.

FACHINI, T.S.; ONARY, S.; PALCI, A; LEE, M.S.Y.; BRONZATI, M.; HSIU, A.S. Cretaceous Blind Snake from Brazil Fills Major Gap in Snake Evolution. **iScience**, v. 23, issue, 12, 101834, p. 1-32, 2020.

GARBEROGLIO, F.F.; GÓMEZ, R.O.; APESTEGUÍA, S.; CALDWELL, M.W.; VEIGA, M.L.S.G. A new specimen with skull and vertebrae of *Najash rionegrina* (Lepidosauria: Ophidia) from the early Late Cretaceous of Patagonia. **Journal of Systematic Palaeontology**, v. 0, n. 0, p. 1-18, 2019a.

GARBEROGLIO, F.F.; GÓMEZ, R.O.; SIMÕES, T.; CALDWELL, M.W.; APESTEGUÍA, S. The evolution of the axial skeleton intercentrum system in snakes revealed by new data from the Cretaceous snakes *Dinilysia* and *Najash*. **Scientific Reports**, v. 9, n. 1276, p. 1-10, 2019b.

GARBEROGLIO, F.F.; TRIVIÑO, L.N.; ALBINO, A. A new madtsoiid snake from the Paleogene of South America (northwestern Argentina), based on an articulated postcranial skeleton. **Journal of Vertebrate Paleontology**, e2128687, 1-14, 2022.

GÓES, A. M.; ROSSETTI, D. Gênese da Bacia de São Luís-Grajaú, Meio-Norte do Brasil. In: ROSSETTI, D. F., GÓES, A. M.; TRUCKENBRODT, W. (eds.) **O Cretáceo na Bacia de São Luís – Grajaú**. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi, p. 15-29, 2001.

GÓMEZ, R.O.; GARBEROGLIO, F.F.; ROUGIER, G.W. A new Late Cretaceous snake from Patagonia: Phylogeny and trends in body size evolution of madtsoiid snakes. **Comptes Rendus Palevol**, v. 18, n. 1, p. 771-781, 2019.

HOLZ, M. Sequence stratigraphy as a tool for vertebrate taphonomy. An example from a Late Cretaceous dinosaur taphocoenosis from São Luís Basin, northern Brazil. In: MPEG, **Latinamerican Congress of Sedimentology**, 3, Abstracts. p. 213-214, 2003.

HSIANG, A.Y.; FIELD, D.J.; WEBSTER, T.H.; BEHLKE, A.D.B.; DAVIS, M.B.; RACICOT, R.A.; GAUTHIER, J.A. The origin of snakes: revealing the ecology, behavior, and evolutionary history of early snakes using genomics, phenomics, and the fossil record. **BMC Evolutionary Biology**, v. 15, n. 87, p. 1-22, 2015.

HSIOU, A.S.; ALBINO, A.M.; MEDEIROS, M.A.; SANTOS, R.A.B. The oldest Brazilian snakes from the Cenomanian (early Late Cretaceous). **Acta Palaeontologica Polonica**, v. 59, n. 3, p. 635-642, 2014.

KLEIN, V.C.; FERREIRA, C.S. Paleontologia e estratigrafia de uma fácies estuarina da Formação Itapecuru, Estado do Maranhão. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 51, p. 523-533, 1979.

KLEIN, C.G.; LONGRICH, N.R.; IBRAHIM, N.; ZOUHRI, S.; MARTILL, D.M. A new basal snake from the Mid-Cretaceous of Morocco. **Cretaceous Research**, v. 72, p. 134-141, 2017.

LEAL, F.; COHN, M.J. Loss and Re-emergence of Legs in Snakes by Modular Evolution of Sonic hedgehog and HOXD Enhancers. **Current Biology**, v. 26, n. 21, p. 2966-2973, 2016.

LEE, M.S.Y.; SCANLON, J. D. Snake phylogeny based on osteology, soft anatomy and ecology. **Biological Reviews**, v. 77, ed. 3, p. 333-401, 2002.

LEE, M.S. Molecular evidence and marine snake origins. **Biology Letters**, v. 1, p. 227-230, 2005.

MARTINELLI, A.G.; FORASIEPI, A.M. Late Cretaceous vertebrates from Bajo de Santa Rosa (Allen Formation), Rio Negro Province, Argentina, with the description of a new sauropod dinosaur (Titanosauridae). **Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales**, n.s. 6, n. 02, p. 257-305, 2004.

MARTILL, D.M.; TISCHLINGER, H.; LONDRICH, N.R. A four-legged snake from the Early Cretaceous of Gondwana. **Science**, v. 349, p. 416-419, 2015.

MEDEIROS, M. A.; SCHULTZ, C. L. A fauna dinossauriana da “Laje do Coringa”, Cretáceo médio do nordeste do Brasil. **Arquivos do Museu Nacional**, Rio de Janeiro, v. 60, n. 3, p. 155-162, 2002.

MEDEIROS, M. A.; SCHULTZ, C. L. Uma paleocomunidade de vertebrados do Cretáceo Médio, Bacia de São Luís. In: ROSSETTI, D. F.; GÓES, A. M.; TRUCKENBRODT, W. (editores). **O Cretáceo na Bacia de São Luís-Grajaú**. Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi, Coleção Friedrich Katzer, p. 209-221, 2001.

MEDEIROS, M. A.; LINDOSO, R. M.; MENDES, I. D.; CARVALHO, I. S. The Cretaceous (Cenomanian) continental record of the Laje do Coringa (Alcantara Formation), northeastern South America. **Journal of South American Earth Sciences**, v. 53, p. 50-58, 2014.

MEDEIROS, M.A.; VILAS BÔAS, I. **Ocorrência de uma paleocomunidade continental do Cenomaniano (Cretáceo Superior) do Nordeste do Brasil**. In: JORNADAS ARGENTINAS DE PALEONTOLOGIA DE VERTEBRADOS, 15, 1999. Resúmenes, La Plata, UNLP, p. 18, 1999.

ONARY, S.Y.; FACHINI, T.S.; HSIU, A.S. The Snake Fossil Record from Brazil. **Journal of Herpetology**, v. 51, n. 3, p. 365-374, 2017.

PALCI, A.; CALDWELL, M.W.; ALBINO, A.M. Emended Diagnosis and Phylogenetic Relationships of the Upper Cretaceous Fossil Snake *Najash rionegrina* Apesteguiá and Zaher, 2006. **Journal of Vertebrate Paleontology**, v. 33, n. 1, p. 131-140, 2013.

PEDRÃO, E.; ARAI, M.; BARRILARI, I. M. R.; CARVALHO, I. S. Análise palinológica de uma amostra de superfície de Querru (Formação Itapecuru), Município de Itapecuru Mirim-MA. **Rio de Janeiro: Petrobras**, 1993a.

PEDRÃO E., ARAI M., CARVALHO I.S., SANTOS M.H.B. **Palinomorfos da Formação Itapecuru e análise palinológica de uma amostra de superfície da Ponta do Farol, São Luís -MA**. [s.l.], CENPES/PETROBRAS, 10 p., 1993b.

PEREIRA, A.A.; MEDEIROS, M.A. A new esclerorhynchiform (Elasmobranchii) from the Middle Cretaceous of Brazil. **Revista Brasileira de Paleontologia**. v. 11, n. 3, p. 207-212, 2008.

RAGE, J.C. Les Madtsoiidea (Reptilia, Serpentes) du Crétacé supérieur d'Europe: témoins gondwaniens d'une dispersion transthéthysienne. **Comptes rendus de l'Académie des Sciences**, t. 322, série II a, p. 603-608, 1996.

RAGE, J.C.; ALBINO, A.M. *Dinilysia patagonica* (Reptilia, Serpentes): matériel vertébral additionnel du Crétacé supérieur d'Argentine. Étude complémentaire des vertèbres, variations intraspécifiques et intracolumnaires. **Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie**, Monatshefte, p. 433-447, 1989.

RAGE, J.C.; ESCUILLIÉ, F. Un nouveau serpent bipède du Cénomanien (Crétacé). Implications phylétiques. **Comptes Rendus l'Académie des Sciences, Paris, Sciences de la Terre et des Planètes**, v. 330, p. 513-552, 2000.

ROCHA, T.K.M. Descrição morfológica de dentes Amiiiformes provenientes da Ilha do Cajual, Formação Alcântara (Cenomaniano), Bacia de São Luís, Estado do Maranhão. **Trabalho de Conclusão de Curso** – Universidade Federal do Maranhão. São Luís, 24 p., 2014.

ROSSETTI, D.F. Arquitetura deposicional da Bacia de São Luís-Grajaú. In: ROSSETTI, D.F.; GÓES, A.M.; TRUCKENBRODT, W. (eds). **O Cretáceo na Bacia de São Luís-Grajaú**. Belém, Museu Paraense Emílio Goeldi (Coleção Friedrich Katzer), p. 31-46, 2001.

ROSSETTI, D. F.; GÓES, A. M. Caracterização paleoambiental de depósitos Albianos na borda sul da Bacia de São Luís-Grajaú: modelo de delta fluvial influenciado por tempestade. **Revista Brasileira de Geociências**, v. 33, n. 3, p. 299-312, 2003.

ROSSETTI, D. DE F.; TRUCKENBRODT, W. Revisão estratigráfica para os depósitos do Albiano – Terciário Inferior (?) na bacia de São Luís (MA), norte do Brasil. **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi (Série Ciências da Terra)**, v. 9, p. 29-41, 1997.

SCANFERLA, C.A.; CANALE, J.I. The Youngest Record of the Cretaceous Snake Genus *Dinilysia* (Squamata, Serpentes). **South American Journal of Herpetology**, v. 2, n. 1, p. 76-81, 2007.

SCANLON, J.D. Australia's oldest known snakes: Patagoniophis, Alamitophis, and cf. Madtsoia (Squamata: Madtsoiidae) from the Eocene of Queensland. **Memoirs of the Queensland Museum**, v. 5, n. 1, p. 215-235, 2005.

SCANLON, J.D. Nanowana gen. nov., small madtsoiid snakes from the Miocene of Riversleigh: sympatric species with divergently specialised dentition. **Memoirs of the Queensland Museum**, Heft, 3, p. 3-8, 1993.

SCANLON, J.D.; LEE, M.S. The Pleistocene serpent Wonambi and the early evolution of snakes. **Nature**, v. 403, p. 416-420, 2000.

SKELTON, P.W.; SPICER, R.A.; KELLEY, S.P.; GILMOUR, I. **The Cretaceous World**. Cambridge, Cambridge University Press, 360 p., 2003.

TCHERNOV, E.; RIEPPEL, O.; ZAHER, H.; POLCYN, M.J.; JACOBS, L.J. A new fossil snake with limbs. **Science**, v. 287, p. 2010-2012, 2000.

VICALVI, M. A.; CARVALHO, I. S. Carófitas cretácicas da Bacia do Parnaíba (Formação Itapecuru), Estado do Maranhão, Brasil. **SIMPÓSIO SOBRE O CRETÁCEO DO BRASIL**, v. 6, p. 83-88, 2002.

VIDAL, N.; HEDGES, S.B. Higher-level relationships of snakes inferred from four nuclear and mitochondrial genes. **Comptes Rendus Biologies**, Paris, n. 325, p. 977-985, 2002.

VIDAL, N.; HEDGES, S.B. Molecular evidence for a terrestrial origin of snakes. **Proceedings of the Royal Society B**, v. 271, p. S226-S229, 2004.

ZAHER H. 1998. The phylogenetic position of Pachyrhachis within snakes (Squamata, Lepidosauria). **Journal of Vertebrate Paleontology**, v.18, p. 1-3, 1998.

ZAHER, H.; APESTEGUÍA, S.; SCANFERLA, C.A. The anatomy of the upper cretaceous snake *Najash rionegrina* Apesteguía & Zaher, 2006, and the evolution of limblessness in snakes. **Zoological Journal of the Linnean Society**, v. 156, p. 801–826, 2009.

ZAHER H.; RIEPPEL O. The phylogenetic relationships of *Pachyrhachis problematicus*, and the evolution of limblessness in snakes (Lepidosauria, Squamata). **Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, série IIa, Earth and Planetary Sciences**, v. 329, p. 831–837, 1999.