

VARIACIONES DENTARIAS EN *TUPINAMBIS MERIANAE* (SQUAMATA: TEIIDAE)

SANTIAGO BRIZUELA & ADRIANA M. ALBINO

CONICET, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad Nacional de Mar del Plata, Funes 3250, 7600 Mar del Plata, Argentina.
brizuela@mdp.edu.ar, aalbino@mdp.edu.ar

RESUMEN. — En este trabajo se describen los diferentes tipos morfológicos de dientes observados en una muestra osteológica de 26 ejemplares de *Tupinambis merianae* (Squamata: Teiidae). En el maxilar y el dentario se reconocen dientes unicuspidados y multicuspidados o romos, dentro de los cuales se aprecian subtipos que varían en el tamaño y la robustez de los dientes, la curvatura, el grado de definición de las cúspides y la compresión labiolingual. Excepcionalmente se observan dientes pentacuspidados. Los ejemplares pequeños poseen escasos dientes anteriores unicuspidados y bicuspidados, y mayoría de dientes tricuspidados que se desarrollan desde un nivel anterior al de la ubicación del foramen de ingreso al canal alveolar. En individuos de mayor tamaño, el número relativo de dientes unicuspidados y bicuspidados aumenta, alcanzando el nivel del foramen de ingreso al canal alveolar, y los dientes posteriores bicuspidados y tricuspidados presentan tendencia a la molarización. En los ejemplares de talla cercana al máximo, todos los dientes posteriores son romos molariformes. La tendencia a la molarización de los dientes posteriores también se observa, en diferentes grados, en las especies *T. duseni*, *T. rufescens* y *T. teguixin*, sugiriendo estrechas relaciones evolutivas.

PALABRAS CLAVE: dentición, *Tupinambis*, Teiidae.

ABSTRACT. — In this paper, the different morphological types of teeth showed by a sample of 26 specimens of *Tupinambis merianae* (Squamata: Teiidae) are described. Unicuspid, bicuspid and blunt teeth are recognized in both the maxilla and dentary. Among these tooth types, different subtypes are recognized. They vary in size and built of the teeth, the curvature, the definition of the cusps, and the magnitude of labiolingual compression. Rarely pentacuspid teeth are observed. Small specimens possess few anterior unicuspid and bicuspid teeth, whereas the majority of the tooth row consists of tricuspid teeth developed anteriorly to the foramen entering the alveolar canal. In larger specimens the relative number of unicuspid and bicuspid teeth increases, reaching posteriorly to the level of the foramen entering the alveolar canal. The posterior bicuspid and tricuspid teeth show a tendency to molarization. All posterior teeth are blunt molariform in specimens near the maximum size. The tendency to molarization of the posterior teeth has also been observed, in different degrees, in *T. duseni*, *T. rufescens* and *T. teguixin*, suggesting close phylogenetic relationships.

KEYWORDS: dentition, *Tupinambis*, Teiidae.

INTRODUCCIÓN

La dentición en *Tupinambis*, como en todos los teidos, se caracteriza por la heterodoncia. En general, el patrón de distribución conocido en maxilares y dentarios es de dientes anteriores unicuspidados y posteriores multicuspidados

o romos (Barberena *et al.*, 1970; Presch, 1974; Dessem, 1985; Ávila Pires, 1995; Montero *et al.*, 2004). Aunque se han reconocido cambios ontogenéticos en la morfología dentaria (Presch, 1974; Dessem, 1985), no se han documentado adecuadamente los distintos tipos morfológicos, su distribución a lo largo de la

serie dentaria y las variaciones ontogenéticas, individuales e interespecíficas.

El género *Tupinambis* se distribuye ampliamente al este de los Andes en gran parte de América del Sur. Actualmente se reconocen seis especies del género (*T. duseni*, *T. longilineus*, *T. merianae*, *T. quadrilineatus*, *T. rufescens* y *T. teguixin*). *Tupinambis merianae*, conocido vulgarmente como lagarto o iguana overa, se encuentra en ambientes mesófilos de la región oriental de la Argentina, además de Bolivia, Brasil, Paraguay y Uruguay (Ávila Pires, 1995). El objetivo de este trabajo es describir e ilustrar los diferentes tipos morfológicos de dientes a lo largo de la serie dentaria del premaxilar, maxilar y dentario de *T. merianae* sobre la base de la observación de una muestra numerosa de ejemplares esqueléticos de diversas edades y comparar las características de su dentición con las de las restantes especies del género.

MATERIALES Y MÉTODOS

La mayor parte de los ejemplares de *T. merianae* de la colección UNMdP-O corresponden al subproducto de la actividad marroquinera (donados por Criadero "El Quebracho", Agua de Oro, Córdoba, Argentina) por lo que fueron obtenidos en forma parcial (sólo las cabezas) y por tal motivo carecen de los datos de LHC y sexo. Estos datos sólo están disponibles en aquellos ejemplares completos de dicha colección (*i. e.* UNMdP-O 14, 24, 26, 33 y 35). La preparación de los ejemplares se realizó removiendo manualmente cuero, vísceras y musculatura. A la carcasa en este estado se la sumergió en una solución concentrada de cloro (aprox. 80%) durante un tiempo variable. Posteriormente, el material fue lavado con abundante agua corriente y se extrajeron los remanentes de tejido blando bajo la observación con lupa estereoscópica. Los ejemplares UNMdP-O 24 y UNMdP-O 25 fueron

transparentados siguiendo el método de Wassersug (1976).

La terminología utilizada se basa principalmente en el trabajo de Edmund (1969) y las consideraciones planteadas por Peyer (1968) y, más recientemente, Smith y Dodson (2003). Se utiliza la denominación alvéolo para designar el espacio en el hueso portador destinado a la base del diente, delimitado por los septos interdentes. El término corona se usa para referirse al extremo del diente que sobresale libre del borde del hueso portador y que puede ser observado completamente en vista labial. Ninguno de estos dos términos debe entenderse como homólogos a los alvéolos y coronas dentarias de los mamíferos. No se hará referencia a otros aspectos de la dentición de la especie (*e.g.* implantación, reemplazo dentario, número de dientes, desgaste) sino sólo a la morfología. Debido a que la diferenciación morfológica de dientes a lo largo de la serie dentaria es muy gradual y a que la mayoría de los ejemplares de la muestra comparativa no tienen sus datos de LHC ni están sexados, la variación en el transcurso del crecimiento no puede establecerse exactamente, por lo cual se describe un patrón general, considerando una muestra de 26 ejemplares que incluye individuos con una LHC < 75 mm hasta aquellos que ampliamente superan una LHC = 315 mm. Las posiciones dentarias absolutas fueron numeradas con caracteres romanos, pero esta numeración no implica homología serial. Las observaciones se realizaron mediante el uso de una lupa estereoscópica y fotografía de Microscopio Electrónico de Barrido del Museo Argentino de Ciencias Naturales "B. Rivadavia". Los especímenes utilizados se detallan en el Apéndice.

Abreviaturas: FML, Fundación Miguel Lillo, San Miguel de Tucumán, Argentina; LHC, longitud hocico-cloaca; LSDd, longitud de la serie dentaria del dentario; LSDm, longitud de la serie dentaria del maxilar; MZUSP, Museu de Zoolo-

gia, Universidade de São Paulo, Brasil; NMNH, National Museum of Natural History, Washington DC, USA; UMMZ, University of Michigan Museum of Zoology, Ann Arbor, Michigan, USA; UN-MdP-O, Colección Herpetológica de la Universidad Nacional de Mar del Plata-Osteología, Mar del Plata, Argentina.

RESULTADOS

Los dientes de *T. merianae* se caracterizan por tener una base que se ubica en una depresión del hueso portador que constituye el surco dental y que está rodeada por paredes transversales de hueso alveolar, denominadas septos interdentes, delimitando un alvéolo. Las bases dentarias de *T. merianae*, ubicadas en los alvéolos, presentan un gran depósito de cemento que refuerza la unión del diente al hueso (implantación subpleurodonte, Presch, 1974). La corona dentaria sobresale del borde labial del hueso portador y puede presentar una, varias o ninguna cúspide, alineadas mesodistalmente. En función del número de cúspides la mayoría de los dientes de la muestra analizada de *T. merianae* se puede clasificar en los siguientes tipos morfológicos: unicuspidados, bicuspidados, tricuspidados y romos.

Los dientes unicuspidados presentan una sola cúspide en la corona dentaria. Los dientes bicuspidados tienen dos cúspides, una de las cuales es la dominante o principal, más grande y de posición distal, y la otra es la secundaria o accesorio, más pequeña y de posición mesial. Los dientes tricuspidados tienen tres cúspides, la dominante es la de ubicación central, y las secundarias son de posición mesial y distal a la misma. Los dientes romos no presentan cúspides definidas.

La forma en que se presenta cada tipo morfológico es variable, tanto en el premaxilar como en el maxilar y dentario. A su vez, cada uno de los tipos morfológicos varía en el tamaño y ro-

bustez, la curvatura, el grado de definición de las cúspides y la compresión labiolingual, generando subtipos (Fig. 1). Los cambios de morfología a lo largo de la serie dentaria son muy graduales. El maxilar y el dentario comparten las mismas morfologías dentarias. A continuación se presenta una clasificación y se caracterizan los tipos y subtipos dentarios del premaxilar y del maxilar/dentario.

PREMAXILAR

Los dientes del premaxilar son de base cilíndrica y corona con superficie lingual cóncava y labial convexa. Se distinguen dientes unicuspidados, bicuspidados y tricuspidados. En estos últimos se advierte una mayor compresión labiolingual y lados divergentes en la corona, resultando en un diente espatulado (Fig. 1A). La cúspide dominante es cónica, más alta que las secundarias. Las cúspides secundarias están delimitadas por cortas y sutiles depresiones. El premaxilar presenta una mayoría de dientes tricuspidados que se ubican en posición central en el surco dental de este hueso impar. A ambos lados se observan dientes con una tendencia a la pérdida de la cúspide distal, es decir, bicuspidados. Más distalmente se pierde también la cúspide mesial, de manera que la serie termina con dientes unicuspidados. No se aprecian variaciones ontogenéticas en el premaxilar.

MAXILAR Y DENTARIO

Dientes Unicuspidados

Unicuspidados gráciles (u): Diente pequeño y delgado, base cilíndrica, corona cónica, terminada en una punta vertical o ligeramente inclinada distalmente, que puede ser de extremo agudo (u1, Fig. 1B), o redondeado, con una ligera compresión labiolingual (u2, Fig. 1C).

Unicuspidados robustos (U): Diente grande y robusto, base cilíndrica, corona cónica, terminada en una punta aguda inclinada distalmente (U1, Fig. 1D) o

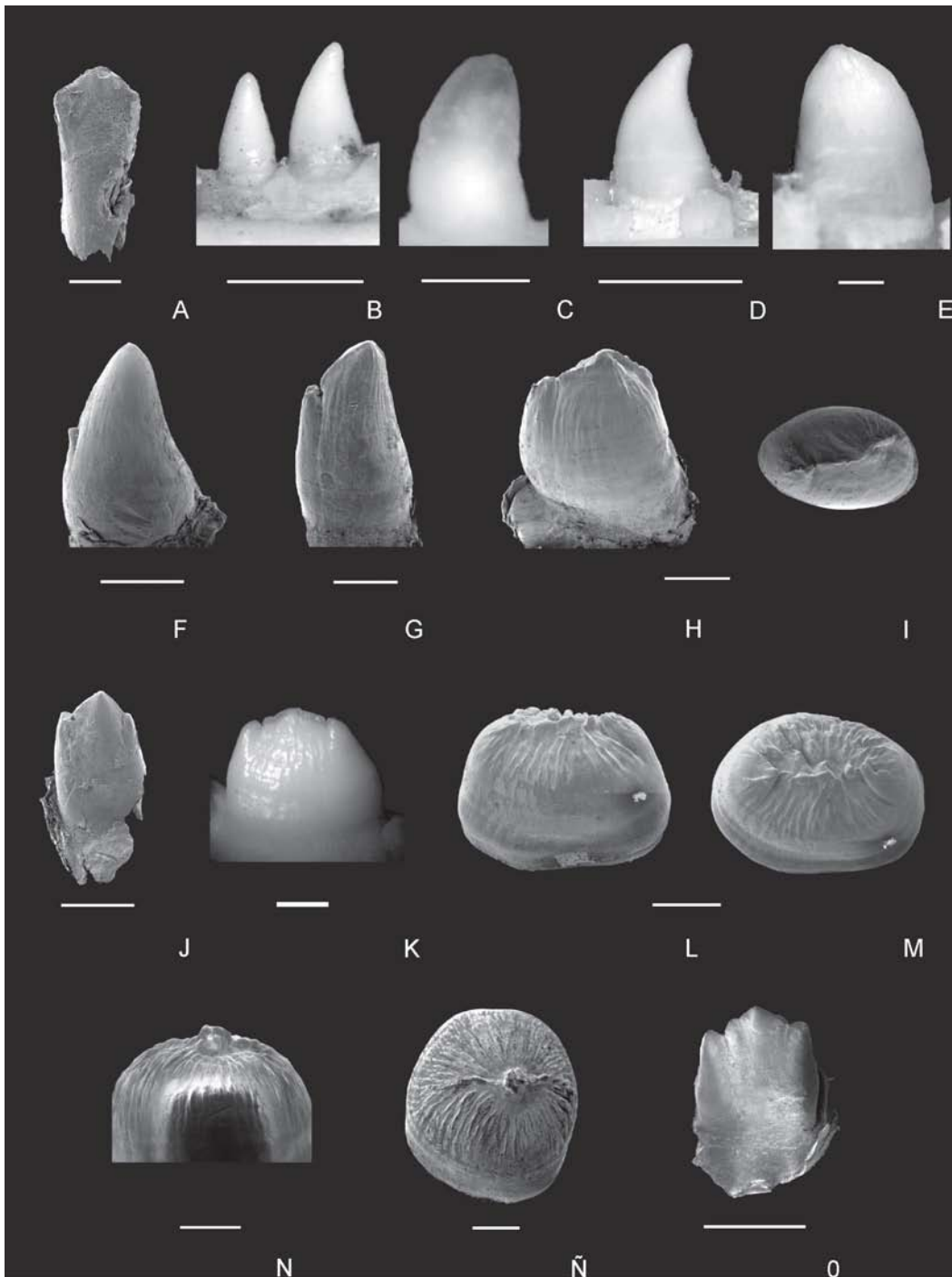


Figura 1. Tipos morfológicos de dientes de *T. merianae*. A, UNMdP-O 26, tricuspido espatulado; B, UNMdP-O 13, unicuspidado grácil (u1); C, UNMdP-O 33, unicuspidado grácil (u2); D, UNMdP-O 01, unicuspidado robusto (U1); E, UNMdP-O 02, unicuspidado robusto (U2); F, UNMdP-O 11, bicuspido grácil (b1); G, UNMdP-O 14, bicuspido grácil (b2); H-I, UNMdP-O 14, bicuspido robusto (B); J, UNMdP-O 26, tricuspido grácil (t); K, UNMdP-O 14, tricuspido robusto (T1); L-M, UNMdP-O 17, tricuspido robusto (T2); N-Ñ, UNMdP-O 13, romo (R); O, UNMdP-O 26, pentacuspido. Vista lingual excepto en I, M y Ñ donde la vista es oclusal y O donde es labial. Escala = 1 mm, excepto en A donde la escala es = 0,2 mm.

en una punta no aguda vertical (U2, Fig. 1E). Este último presenta el esmalte ligeramente estriado.

Dientes Bicuspidados

Bicuspidados gráciles (b):

– Diente de corona alta, cónica, idéntico a un diente unicuspidado. Cúspide dominante grande, cónica, alta, terminada en punta inclinada o no distalmente. Cúspide mesial apenas incipiente. Surco intercuspidal muy corto pero definido. Esmalte con estriaciones verticales tenues (b1, Fig. 1F).

– Diente de corona alta, con lados casi paralelos. Cúspide dominante grande, cónica, alta y recta. Cúspide mesial de tamaño moderado ubicada en la parte apical de la corona, pero a menor altura que la cúspide dominante. Surco intercuspidal corto, muy bien definido. Esmalte con estriaciones verticales tenues (b2, Fig. 1G).

Bicuspidados robustos (B): Diente agrandado y robusto, base de sección oval en sentido mesodistal. Corona baja, poco o muy comprimida labiolingualmente. Cúspide dominante grande y baja. Cúspide mesial ubicada en la parte apical de la corona, de modo que ambas cúspides quedan casi a la misma altura. Surco intercuspidal corto y superficial. Desde la cúspide secundaria y a lo largo de la superficie oclusal de la cúspide dominante se desarrolla una cresta mesodistal sigmoide, cuyo extremo distal se curva hacia la superficie labial. En algunos casos, la parte distal de esta cresta está labiolingualmente comprimida insinuando una segunda cúspide secundaria. Esmalte con estriaciones marcadas. Hay una fuerte tendencia a la molarización, ya que, además de estar agrandado y ser bajo, en muchos de ellos aumenta la superficie de oclusión por menor compresión labiolingual (Fig. 1H-I).

Dientes Tricuspidados

Tricuspidados gráciles (t): Dientes pequeños y delgados, rectos, labiolingual-

mente comprimidos, simétricos, con la cúspide dominante central de forma cónica, moderadamente desarrollada. Las cúspides secundarias son similares entre sí, pero más pequeñas y de posición basal a la cúspide dominante. Los ejes verticales de las cúspides menores pueden presentar una ligera inclinación divergente respecto al eje de la cúspide dominante (Fig. 1J).

Tricuspidados robustos (T):

– Diente agrandado y robusto, base de sección oval orientada mesodistalmente. Corona baja, comprimida labiolingualmente. Cúspide dominante grande y baja. Cúspides secundarias de tamaño moderado, distintivas de la cúspide dominante. La superficie oclusal es recorrida por una cresta mesodistal delgada (T1, Fig. 1K).

– Diente agrandado y robusto, base de sección oval orientada mesodistalmente. Corona baja, poco comprimida labiolingualmente. Cúspide dominante grande y baja. Cúspides secundarias muy pequeñas y desdibujadas por ser convergentes sobre la dominante. La superficie oclusal es recorrida por una cresta mesodistal delgada. Esmalte con estriaciones marcadas que convergen sobre la cresta mesodistal. Es un diente molariforme (T2, Fig. 1L-M).

Dientes Romos (R): Dientes agrandados y robustos, de sección circular o levemente oval y corona baja. Oclusalmente, la corona presenta una protuberancia central, la cual es atravesada por una cresta mesodistal delgada e irregular. Esmalte con finas estrías, muy marcadas, que convergen en la protuberancia central y en la cresta. No hay distinción de cúspides. Es un diente molariforme (Fig. 1N-Ñ).

Dientes Pentacuspidados (P): En un ejemplar juvenil (UNMdP-O 26) se observaron dientes pentacuspidados, caracterizados por ser labiolingualmente comprimidos. La cúspide central dominante está flanqueada por dos cúspides secundarias internas de menor tamaño en posición mesial y distal, poco diferencia-

das de la cúspide dominante y formando un conjunto individualizado del resto del diente. Las cúspides secundarias externas, también en posición mesial y distal, son de mayor tamaño que las internas y más basales en posición, aunque ubicadas en la parte apical de la corona. Las cúspides externas se diferencian claramente por surcos verticales profundos y definidos del conjunto que conforma la cúspide dominante e interna. Los lados del diente son rectos y paralelos entre sí (Fig. 1 O).

El maxilar y el dentario presentan el mismo patrón de distribución de los diferentes tipos morfológicos a lo largo de la serie dentaria y los mismos cambios durante el crecimiento. En la Figura 2 se observan las primeras y últimas apariciones de los diferentes tipos morfológicos en maxilares y dentarios, referidos a posiciones dentarias absolutas.

En la Figura 3 se indica la presencia o ausencia de los diferentes tipos morfológicos en la serie ontogenética ordenada. A partir de estas figuras es posible interpretar un patrón de distribución general de los diferentes tipos morfológicos y su cambio durante el crecimiento de los individuos.

Con un tamaño de nacimiento de alrededor de 70-80 mm de LHC, la madurez sexual de las hembras en *T. merianae* se alcanzaría con más de 300 mm (Yanosky y Mercolli, 1995); sin embargo, su tamaño máximo puede superar los 390 mm de LHC, siendo mayor en los machos (420 mm) que en las hembras (Yanosky y Mercolli, 1995). Durante su crecimiento, se producen importantes cambios en la morfología dentaria, especialmente de los dientes medios y posteriores de la serie, tanto del maxilar como del dentario, pero no

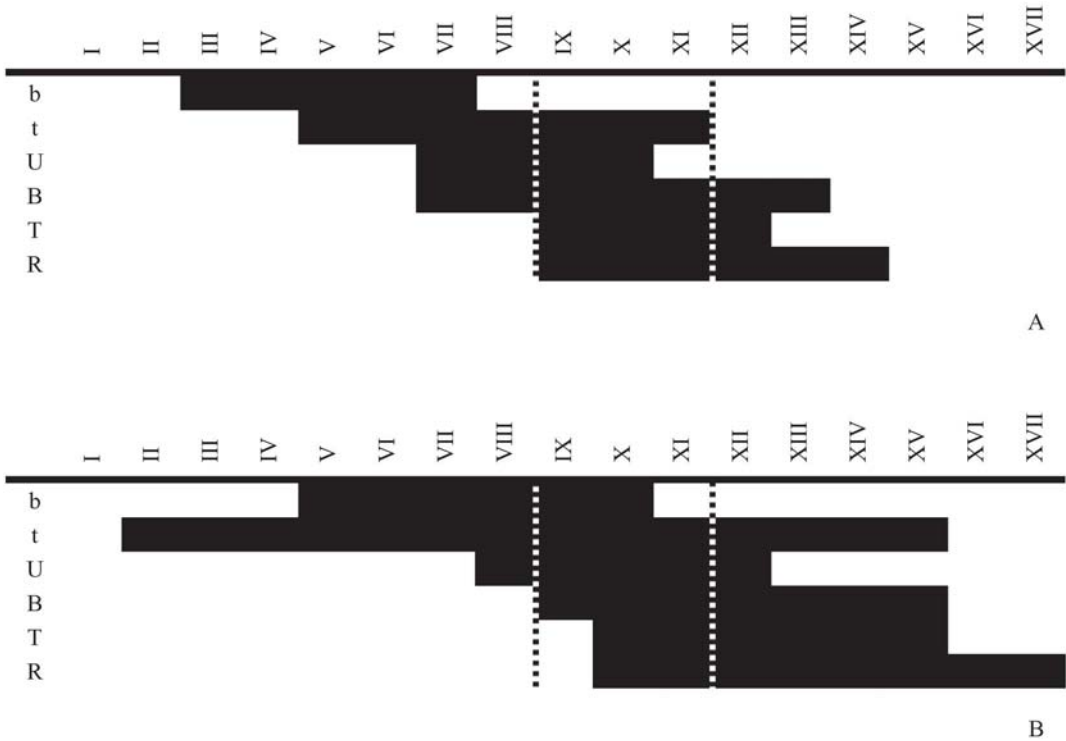


Figura 2. Distribución de los diferente tipos morfológicos dentarios en el maxilar (A) y dentario (B) de *T. merianae*, registrando primer y última aparición según posiciones dentales absolutas. No se consideraron los dientes (u). La línea punteada indica el rango de la posición del foramen de ingreso al canal alveolar. Abreviaturas del tipo de diente: b, bicuspido grácil; B, bicuspido robusto; R, romo; t, tricuspido grácil; T, tricuspido robusto; U, unicuspidado robusto.

del premaxilar. En los ejemplares pequeños, representados por juveniles y subadultos (LSDd < 36,69 mm y LHC < 315 mm), la serie dentaria comienza con unos pocos dientes unicuspidados anteriores, seguidos por algunos dientes bicuspidados, pero la mayor parte de la serie dentaria está compuesta por dientes tipo (t) y (T) no molariformes, que se desarrollan desde un nivel anterior al de la ubicación del foramen de ingreso al canal alveolar superior (para el dentario) (Fig. 4). En la Figura 2 se observa, para el maxilar, la presencia de dientes bicuspidados en las posiciones III y IV para individuos menores a LHC = 315 mm. En individuos de mayor ta-

maño, probablemente adultos o subadultos (LSDd > 36,69 mm y LHC > 315 mm), el número relativo de dientes unicuspidados aumenta, abarcando una mayor extensión del surco dental y alcanzando una posición más posterior, cercana al nivel del foramen de ingreso al canal alveolar. El último diente unicuspidado generalmente es de tipo (U2). Este tipo morfológico sólo ocasionalmente se ubica superando posteriormente el nivel del foramen del canal alveolar. Es frecuente encontrar dientes tipo (b) entremezclados entre los dientes unicuspidados más distales. Los dientes tipo (b) se presentan en bajo número y se ubican en una posición más posterior que en los individuos pequeños. Se distribu-



Figura 3. Registro de los diferentes tipos dentarios en el maxilar (A) y dentario (B) de *T. meriana*. Especímenes ordenados de forma decreciente de arriba hacia abajo de acuerdo a la longitud de la serie dentaria del dentario. No se consideraron los dientes (u). Abreviaturas como en la Figura 2.

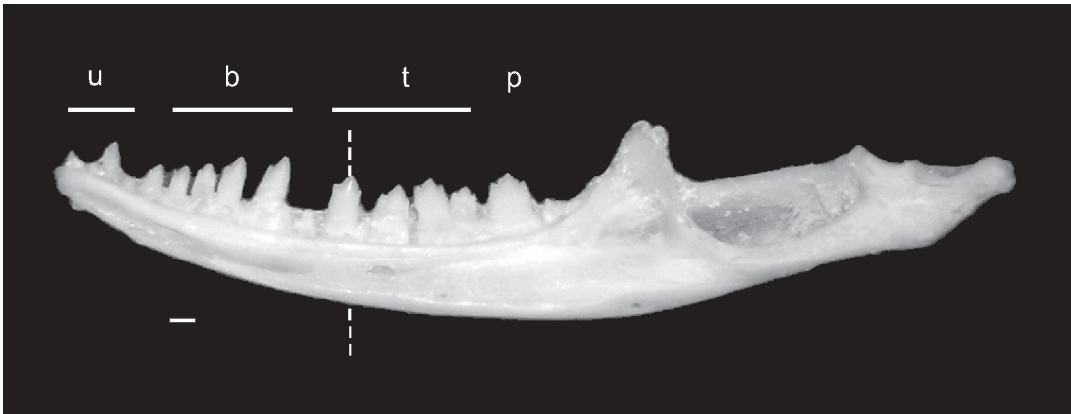


Figura 4. Distribución de los diferentes tipos morfológicos de dientes en el dentario de un ejemplar juvenil de *T. merianae* (UNMdP-O 26). La línea punteada marca la posición del último foramen mental, inmediatamente por detrás del cual se encuentra el foramen de ingreso al canal alveolar inferior, cubierto en esta figura por el esplenial. Abreviaturas del tipo de diente: u, unicuspidado; b, bicuspidado; p, pentacuspido; t, tricuspido. Escala = 1 mm.

yen entre las posiciones VI-VII en los maxilares y V-X en los dentarios (Fig. 2). Los dientes tricuspidados posteriores (t) y (T) no molariformes de los ejemplares de menor tamaño son reemplazados en estos individuos por dientes molariformes tipo (B) y (T) que se caracterizan por ser agrandados, bajos, con un importante aumento de diámetro y cúspides poco diferenciadas. Los dientes (B) preceden siempre a los (T). Los dientes (B) y (T) son a su vez reemplazados por dientes tipo (R) a medida que aumenta la talla/edad de los ejemplares (Fig. 3). Los primeros dientes (R) aparecen como dientes funcionales en ejemplares con una LSDd > 41,69 mm. A partir de una LSDd = 51,49 mm ya no se observan dientes bicuspidados y tricuspidados y todos los dientes posteriores son (R).

DISCUSIÓN

Entre los teidos Tupinambinae, los dientes de tipo molariforme son observados en *Tupinambis* (algunas especies, véase más abajo), *Dracaena* y el extinto *Paradracaena* (Peyer, 1968; Edmund, 1969; Presch, 1974; Sullivan y Estes, 1997; Pujos *et al.*, 2009). Los dientes

molariformes de *Dracaena* y *Paradracaena* presentan un mayor desarrollo que los de *Tupinambis*, destacándose que están muy agrandados y aplanados en forma de placas. Esta morfología está asociada a una dieta malacófaga (Peyer, 1968; Dalrymple, 1979). En este sentido se ha sugerido que el cambio ontogenético de la dentición de *Tupinambis* de una condición cuspidada a dientes romos molariformes está asociado a un cambio en la dieta, donde los juveniles son insectívoros y los adultos malacófagos (dieta durófaga) (Presch, 1974; Rieppel, 1980). Dessem (1985) evaluó la relación entre el cambio ontogenético de la dentición y el contenido estomacal (*i.e.* dieta) de *Tupinambis* (ver comentario posterior sobre la sistemática seguida por este autor) no encontrando un cambio significativo en la dieta entre individuos pequeños, de dientes posteriores tricuspidados, e individuos mayores, de dientes posteriores molariformes. Es de destacar, como lo hace el propio autor, que en sólo uno de los 58 individuos estudiados por él se recuperaron restos de moluscos del contenido estomacal. La ausencia de contenidos estomacales y la falta de la información sobre la madurez sexual de los ejempla-

res analizados en este trabajo impiden reevaluar la posibilidad de una asociación entre la dentición y la dieta.

Las variaciones morfológicas en la dentición de *Tupinambis* han sido notadas por varios autores (Barberena *et al.*, 1970; Presch, 1974; Estes y Williams, 1984; Dessem, 1985; Montero *et al.*, 2004), aunque sin describirse e ilustrarse la variedad de tipos y subtipos morfológicos que se exponen en este trabajo. Además, la compleja historia taxonómica del género ha provocado que la referencia sobre las variaciones dentarias a nivel específico sea confusa.

Con respecto al premaxilar, si bien no se observan cambios ontogenéticos, la dentición de este hueso no es igual en todas las especies de *Tupinambis*. Edmund (1969) ilustra dientes marcadamente tricuspidados en el premaxilar de un ejemplar presuntamente de *T. merianae* (al que refiere como *T. teguixin*). En estos dientes, las tres cúspides presentan el mismo desarrollo y surcos intercuspidales marcados. Esta condición difiere de la observada en este trabajo, donde la cúspide central es mayor y las accesorias están débilmente desarrolladas y poco diferenciadas (Fig. 1A). La condición presente en *T. merianae* es compartida por las restantes especies del género, excepto por *T. quadrilineatus* que se asemeja a lo ilustrado por Edmund (1969). La condición en la especie menos conocida del género, *T. longilineus*, no pudo ser observada.

Barberena *et al.* (1970) describen con bastante detalle la dentición del maxilar y dentario en *Tupinambis*, basándose en seis especímenes procedentes de las cercanías de Porto Alegre que refieren a *T. teguixin*, pero que, teniendo en cuenta la procedencia del material, corresponden actualmente a *T. merianae* (Ávila Pires, 1995). En este caso, consideran la presencia de dientes posteriores tricuspidados (para ejemplares jóvenes) o romos y molariformes (para ejemplares más maduros), pero sin detallar subtipos dentarios. Dessem (1985) ha

sido quien con mayor detalle ha descrito los cambios ontogenéticos de la dentición de *T. merianae*. Este autor, siguiendo a Presch (1973), sinonimiza *T. teguixin* y *T. merianae*, dos especies actualmente válidas. Los resultados generales de Dessem (1985) se confirman por las observaciones realizadas en este trabajo para *T. merianae*. Además, Dessem (1985), a diferencia de Presch (1974), no reconoce un incremento en el número de dientes a medida que aumenta la edad/talla de los individuos; lo cual es corroborado en este trabajo. Sin embargo, a diferencia de este autor, quien sólo reconoce cuatro tipos morfológicos generales de dientes (unicuspidados, romos y dos tipos de tricuspidados), en la presente contribución se advierte además la presencia de dientes bicuspidados y dientes tricuspidados agrandados y robustos, con tendencia a la molarización. Ávila Pires (1995), refiriéndose a la dentición de *T. merianae*, reconoce la presencia de dientes posteriores bicuspidados, lo que es confirmado en este trabajo.

Con una LHC media al eclosionar de alrededor de 70 mm (Arias y Lobo, 2006) y una LHC máxima de 614 mm (Péres y Colli, 2004), se ha mencionado que las formas juveniles de *T. rufescens* presentan todos los dientes de la serie dentaria cónicos (unicuspidados), definiendo una homodoncia (Montero *et al.*, 2004). Sin embargo, aunque el texto de la presentación habla de homodoncia, la imagen del individuo juvenil muestra claramente dientes unicuspidados anteriores y tricuspidados posteriores. Este patrón se observó en ejemplares pequeños de *T. rufescens*, con una LHC = 88,58 mm y 169 mm (UNMdP-O 41 y UNMdP-O 36 respectivamente), por lo cual debe considerarse que la heterodoncia ya estaría definida en *T. rufescens* probablemente desde el nacimiento. La morfología de los dientes posteriores y las variaciones ontogenéticas observadas en material actual de *T. rufescens* (Apéndice) son similares a las expuestas

para *T. merianae*; sin embargo, los dientes tipo (R) son de sección transversal oval en los ejemplares disponibles de esta especie, en lugar de ser circular como en *T. merianae*.

Reese (1923) describe la osteología de *T. nigropunctatus*, pero en realidad esta especie debe ser considerada *T. teguixin* (Ávila Pires, 1995). En la descripción de Reese (1923) se destaca que los dientes posteriores del maxilar y dentario son agrandados y débilmente tricuspídeos. Dessem (1985) considera que la dentición de esta especie es como la de *T. merianae*, donde los dientes posteriores son romos y molariformes, siendo éste uno de los motivos por los que acepta la sinonimia con *T. teguixin* propuesta por Presch (1973). Ávila Pires (1995) menciona para *T. teguixin* dientes posteriores bicuspidados y tricuspídeos, lateralmente comprimidos, con marcada reducción de cúspides secundarias en los especímenes más grandes (no superan LHC = 345 mm en machos y 307 mm en hembras, Ávila Pires, 1995). En el material de referencia analizado (Apéndice) se observó que ejemplares grandes de *T. teguixin* tiene dientes posteriores romos, robustos, con una ligera molarización y generalmente con vestigios de cúspides accesorias. Estos dientes son de corona relativamente alta y presentan un diámetro de su sección transversal menor al observado en los dientes romos de *T. merianae*.

Una dentición semejante a la de *T. teguixin* se observa en *T. duseni* (máximo LHC = 410 mm, Péres y Colli, 2004) donde los dientes posteriores son agrandados, robustos, de coronas altas y sección transversal oval. A diferencia de *T. teguixin*, en el material observado de *T. duseni* (Apéndice), las cúspides mesial y distal están relativamente más marcadas, y el contorno del extremo apical es recto, horizontal y no convexo.

Entra las especies de menor talla del género, Ávila Pires (1995) comenta que *T. longilineus* (LHC < 202 mm) posee solamente dientes tricuspídeos en la

serie dentaria posterior de los dientes marginales, con la cúspide central mucho más alta que las secundarias, por lo cual se infiere que no es un diente molariforme. Los ejemplares del material de referencia de *T. quadrilineatus* (LCH < 254 mm, Colli *et al.*, 1998) presentan un patrón similar al observado en ejemplares pequeños de *T. merianae*, con dientes uni, bi y tricuspídeos gráciles.

De esta manera, en principio puede distinguirse la ausencia de dientes agrandados y romos en *T. longilineus* y *T. quadrilineatus*. En los restantes géneros, se observan sutiles variaciones en la dentición posterior, aunque en todos ellos se verifica un incremento en el tamaño de los dientes posteriores, tendiente a la molarización.

Las consideraciones expuestas en las líneas previas sugieren que la dentición en el género *Tupinambis* contiene potencial información para ser utilizada en el análisis de las relaciones entre especies. Puede notarse que sólo las especies que alcanzan mayores dimensiones presentan dientes romos, siendo ésta una adquisición en relación a la edad-tamaño de los individuos, por lo que probablemente representa una condición derivada compartida por estas especies, sugiriendo una estrecha relación filogenética entre ellas.

El conocimiento de las variaciones en la morfología de los dientes de los lagartos y su distribución a lo largo de la serie dentaria resulta de gran importancia al momento de determinar ejemplares fósiles. En este sentido, las variaciones notadas en este trabajo han permitido la asignación al género *Tupinambis* de materiales del Mioceno sudamericano cuya afiliación previa era dudosa (Brizuela y Albino, 2004, 2008; Albino *et al.*, 2006).

AGRADECIMIENTOS

A L. Vega (UNMdP), S. Kretzschmar (FML), H. Zaher (MZUSP), G. Schnei-

der (UMMZ) y E. R. Heyer (NMNH) por permitirnos el acceso a los ejemplares a su cargo. El Sr. M. Bartolomé (Criadero “El Quebracho”, Córdoba, Argentina) facilitó varios ejemplares ahora depositados en la colección UNMDP-O. A F. Tricárico (Museo Argentino de Ciencias Naturales “B. Rivadavia”) por su asistencia con las imágenes de microscopía electrónica.

LITERATURA CITADA

- ALBINO, A. M.; S. BRIZUELA & C.I. MONTALVO. 2006. New *Tupinambis* remains from the Late Miocene of Argentina and a review of the South American Miocene Teiids. *Journal of Herpetology* 40 (2): 206-213.
- ARIAS, F. & F. LOBO. 2006. Patrones de osificación en *Tupinambis merrianae* y *Tupinambis rufescens* (Squamata: Teiidae) y patrones generales en Squamata. *Cuadernos de Herpetología* 20 (1): 3-23.
- ÁVILA PIRES, T. C. S. 1995. Lizards of Brazilian Amazonia (Reptilia: Squamata). *Zoologische Verhandlungen* 299: 1-706.
- BARBERENA, M. C.; N. M. GOMES & L. M. SANCHOTENE. 1970. Osteología craneana de *Tupinambis teguixin* (Lacertilia, Teiidae). *Publicação Especial Escola de Geologia, Porto Alegre* 21: 1-32.
- BRIZUELA, S. & A. M. ALBINO. 2004. The earliest *Tupinambis* teiid from South America and its palaeoenvironmental significance. *Journal of Herpetology* 38 (1): 113-119.
- BRIZUELA, S. & A. M. ALBINO. 2008. Re-evaluation of type material of “*Diasemosaurus occidentalis*” Ameghino and “*Dibolosodon typicus*” Ameghino (Squamata: Teiidae) from the Miocene of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28 (1): 253-257.
- COLLI, J. M.; A. K. PÉRES JR. & H. J. DA CUNHA. 1998. A new species of *Tupinambis* (Sauria, Teiidae) from central Brazil. *Herpetologica* 54 (4): 477-492.
- DALRYMPLE, G. H. 1979. On the jaw mechanism of the snail-crushing lizards, *Dracaena* Daudin 1802 (Reptilia, Lacertilia, Teiidae). *Journal of Herpetology* 13 (3): 303-311.
- DESSEM, D. 1985. Ontogenetic changes in the dentition and diet of *Tupinambis* (Lacertilia: Teiidae). *Copeia* 1985 (1): 245-247.
- EDMUND, A. G. 1969. Dentition: 117-200. *En: C. GANS & T. S. PARSONS* (eds.), *Biology of the Reptilia* (Vol. 1). Academic Press, New York.
- ESTES, R. & E. E. WILLIAMS. 1984. Ontogenetic variation in the molari-form teeth of lizards. *Journal of Vertebrate Paleontology* 4 (1): 96-107.
- MONTERO, R.; V. ABDALA; S. MORO & G. GALLARDO. 2004. Atlas de *Tupinambis rufescens* (Squamata: Teiidae). Anatomía externa, osteología y bibliografía. *Cuadernos de Herpetología* 18 (1): 17-32.
- PÉRES JR., A. K. & G. R. COLLI. 2004. The taxonomic status of *Tupinambis rufescens* and *T. duseni* (Squamata: Teiidae), with a re-description of the two species. *Occasional Papers, University of Oklahoma* 15: 1-12.
- PEYER, B. 1968. Comparative Odontology. The University of Chicago Press. Chicago. 347 + XIV pp.
- PRESCH, W. 1973. A review of the Tegus, lizard genus *Tupinambis* (Sauria: Teiidae) from South America. *Copeia* 1973 (4): 740-746.
- PRESCH, W. 1974. A survey of the dentition of the macroteiid lizards (Teiidae: Lacertilia). *Herpetologica* 30 (4): 344-349.
- PUJOS, F.; A. M. ALBINO; P. BABY; J. L. GOYOUT & R. SALAS GISMODI.

2009. Presence of the extinct lizards *Paradracaena* (Teiidae) in the middle Miocene of the Peruvian Amazon. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29 (2): 594-598.
- REESE, A. M. 1923. Osteology of *Tupinambis nigropunctatus*. *Journal of Morphology* 38 (1): 1-18.
- RIEPPPEL, O. 1980. The trigeminal jaw adductor musculature of *Tupinambis*, with comments on the phylogenetic relationships of the Teiidae (Reptilia, Lacertilia). *Zoological Journal of the Linnean Society* 69 (1): 1-29.
- SMITH, J. B. & P. DODSON. 2003. A proposal for a standard terminology of anatomical notation and orientation in fossil vertebrate dentitions. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23 (1): 1-12.
- SULLIVAN, R. M. & R. ESTES. 1997. *Paradracaena colombiana* (Estes, 1961) new genus (Squamata, Teiidae): A reassessment of the Tupinambinae from the Miocene Honda Group of Colombia: 100-112. *En*: Kay, R. F.; Madden, R. H.; Cifelli R. L. & J. J. Flynn (eds.), *Vertebrate Paleontology In Neotropics*, Smithsonian Institution Press, Washington D. C.. U. S. A.
- WASSERSUG, R. J. 1976. A procedure for differential staining of cartilage and bone in whole formalin fixed vertebrates. *Stain Technology* 51: 131-134.
- YANOSKY, A. A. & C. MERCOLLI. 1995. Un modelo de curva de crecimiento de la iguana overa (*Tupinambis teguixin*). *Archivos de Zootecnia* 44: 15-21.

APÉNDICE

MATERIAL OSTEOLOGICO

UTILIZADO

Tupinambis duseni: MZUSP 92131, Pará, Brasil.

Tupinambis merianae: UNMdP-O 01 a 13, UNMdP-O 17 a 20, UNMdP-O 25, UNMdP-O 32, UNMdP-O 33, UNMdP-O 35, Criadero El Quebracho, Agua de Oro, Córdoba, Argentina; UNMdP-O 14, Puerto de Mar del Plata, Mar del Plata, Argentina; UNMdP-O 24, UNMdP-O 26, UNMdP-O 28, sin procedencia; UMMZ 190109, sin procedencia.

Tupinambis quadrilineatus: MZUSP 84921, sin procedencia, MZUSP 84928, Goiás, Brasil.

Tupinambis rufescens: FML 7545, El Guayacán, Salta, Argentina; FML 7547, sin procedencia; FML 1336, Partido de Candelaria, Salta, Argentina; FML 6859, sin procedencia; FML 2559, Departamento Pelegrini, Santiago del Estero; FML 2560, sin procedencia; UNMdP-O 36, sin procedencia; MZUSP 93082, MZUSP 93083, MZUSP 93084, Salta, Argentina; NMNH 342486, Alto Paraguay, Paraguay.

Tupinambis teguixin: MZUSP 92087, MZUSP 92149, São Paulo, Brasil; NMNH 220279, sin procedencia.