

Facultad de Ciencias Naturales y Museo
Universidad Nacional de La Plata

*Serpientes Cretácicas y Paleógenas de Argentina.
Paleoecología y Paleoclimas*



Lic. Triviño, Laura Natalia

Trabajo de Tesis para optar por el título de
Doctor en Ciencias Naturales

Directora: Albino, Adriana María
Director: Williams, Jorge Daniel

2018



*A mi cano, León, mi fiel compañero y
amigo por siete años, que junto a Tigre
juegan entre las estrellas.*

*A mis pepas y pepo que día tras día
tienen que lidiar con mis locuras.*

*A mi familia, que sin ellos no estaría
hoy acá...*



ÍNDICE

Agradecimientos	VI
Resumen	VIII
Abstract	X
Capítulo 1: Introducción a las serpientes	
¿Qué son las serpientes?.....	2
Las Serpientes fósiles.....	8
Objetivos.....	12
Hipótesis.....	13
Abreviaturas institucionales.....	14
Capítulo 2: Materiales y Métodos	
Materiales utilizados	17
Métodos:	
Preparación de los materiales.....	21
Introducción a la osteología.....	22
Introducción al encéfalo.....	29
Metodología de análisis.....	32
Paleoecología.....	43
Capítulo 3: El Cretácico por <i>Dinilysia patagonica</i>	
Resumen de antecedentes sobre serpientes cretácicas de América del Sur.....	48
Introducción: nuevas evidencias anatómicas.....	49
Caracterización filogenética de <i>Dinilysia patagonica</i> a través del tiempo.....	51
Procedencia y datos históricos.....	54
Contexto geológico.....	56
Paleontología sistemática.....	58



I. Osteología	
a) Holotipo: Redescripción de la anatomía vertebral.....	61
b) Material referido. Ejemplar MCF-PVPH 517.....	75
c) Material referido. Ejemplar MLP 79-II-27-1.....	82
II. Anatomía Endocraneana	
a) Generalidades	
Introducción a la morfología del endocraneo.....	87
¿Qué representa exactamente un molde endocraneano natural?.....	87
Estructura del encéfalo de serpientes actuales y anatomía endocraneal.....	89
b) Descripción del molde endocraneano natural de <i>Dinilysia patagonica</i> (79-II-27-1).....	98
III. Paleoecología	
a) Estimación de tamaño.....	107
b) Modo de vida de <i>Dinilysia patagonica</i>	109
Capítulo 4: Paleógeno: Una nueva serpiente del Noroeste de Argentina.	
Resumen de antecedentes sobre serpientes paleógenas de América del Sur.....	115
Los Madtsoiidae, un grupo extinto de serpientes.....	117
Contexto geológico.....	123
Paleontología sistemática.....	126
I. Osteología	
a) Región precloacal.....	133
b) Región cloacal.....	141
c) Región caudal.....	142
II. Relaciones Filogenéticas.....	144
III. Paleoecología	



a) Estimación de tamaño.....	146
b) Modo de vida	149

Capítulo 5: Diversidad, Distribución y Paleoclimas

Diversidad, distribución cronológica y biogeográfica de las serpientes sudamericanas.....	153
I. Cretácico	
a) Condiciones generales.....	153
b) Las serpientes del Cretácico.....	156
II. Paleógeno.....	164
a) Paleoceno	
i) Condiciones generales.....	165
ii) Las serpientes del Paleoceno.....	166
b) Eoceno	
i) Condiciones generales.....	170
ii) Las serpientes del Eoceno.....	172
c) Oligoceno	
i) Condiciones generales.....	175
ii) Las serpientes del Oligoceno.....	176

Capítulo 6

Conclusiones.....	180
Perspectivas futuras.....	184
Bibliografía.....	185



AGRADECIMIENTOS

Son numerosas las personas que pasaron en distintos momentos de mi vida, y que, de un modo u otro, me llevaron a que hoy cumpliera con una de mis metas, doctorarme. Decir gracias creo que es poco, para esas personas que día a día están conmigo.

Desde muy chica tuve fascinación por los animales, algo que se los debo a mis papas, Hebe y Martin, y no olvidarme de mi tío coco que me llevaba a caballo a la laguna a buscar huevos. Al criarme en el interior de la provincia, yo vivía juntando todo lo que estaba a mi alcance y lo mostraba como triunfo. Este entusiasmo por los animales se lo quise transmitir a mi sobrino Pato, pero no tuve muchos éxitos aún.... Aunque ahora parece que lo estoy logrando con la más peque, Cami.

Al pasar los años comenzó a entrarme el gustito por la paleontología, y en casa me alentaron para que siguiera este camino, gracias, mil gracias....

A quien les debo mucho, y les agradezco de todo corazón, son a mis directores, Adriana Albino y Jorge Williams. Ellos confiaron en mí, en que podía hacer esto, y sin eso sé que acá no estaría.

A la Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la UNLP le debo mi carrera de grado y postgrado, me dio un lugar importante donde expresarme y formarme. A Hugo López y Silvia Ametrano, que me permitieron ingresar a la División Zoología de Vertebrados del Museo de La Plata. A la secretaria de postgrado de FCNyM, especialmente a Mirta García, quienes supieron orientarme en momentos complicados. A CONICET por confiar y otorgarme la beca para llevar a cabo este trabajo.

Las instituciones que me permitieron visitarlos para ver sus materiales o trabajar con sus profesionales, como es el caso del Centro Nacional Patagónico (M. Teresa Dozo), Fundación Miguel Lillo (Jaime Powell, Pablo Ortiz), Museo Bernardino Rivadavia (Alejandro Kramarz y Stella Álvarez), Museo Carmen Funes (Rodolfo Coria), Museo Egidio Feruglio (Eduardo Ruigomez), sección Paleontología de Vertebrados Museo de La Plata (Marcelo Reguero), Universidad Nacional de Mar Del Plata (Adriana Albino).



Durante los años de la tesis fueron numerosas las personas que me ayudaron de una u otra manera. Cuesta, Juan Ignacio del Hospital San Juan de Dios y Epele, M. Bernarda de Y-Tec quienes fueron los encargados de realizar las tomografías computarizadas. Eduardo Tonni quien permitió que los técnicos de la colección me ayudaran con la preparación del material. Javier Posik y Laila Toledo quienes me ayudaron con la preparación del Taxón A. Juan Moly quien me daba una mano con las herramientas que me faltaban. Marcelo Reguero a quien a cada rato molestaba para ver los materiales y sacar fotos. Guillermo López, quien me ayudo con temas de mamíferos. A Cecilia Morgan que siempre estuvo cuanta pregunta se me cruzaba por la cabeza...

Agradezco al laboratorio 105 de Herpetología del Anexo, que tienen que aguantar mis nervios. A Fede que lo torturo pidiendo ayuda con estadística, como a Chelu, Dani y Moni.... Mil gracias chicos!!!!... A mi compañera de laboratorio, Melina Velasco, una gran compañera que hace que los días sean más cortos y llevaderos, y super agradecida de que me ayuda en cuanto puede, en fotos, en charlas... gracias Meli.... A Sebastián Apestegüía quien me hizo re-amigar con la paleo con la ida al campo. A Martina Charnelli que después de tanto trabajo logramos lo que queríamos.... La tapa!!!!

A mis compañeros de carrera Santi, Dami, Aron, Ricky, Fer, a los que encontré en el camino Guada, Mari y Egly, mis compañeros de buffet. A mis compañeros de cátedra el gran grupo del TEF, gracias por aguantarme.... Y como decimos internamente aguante comisión M, jajaja...

A mis hermanas del alma Jupi y Naty que decirles... las amo, no puedo pedir tener mejor amigas porque ya las tengo.... A Belu, Chelu, Pi y las chicas de cerámica, las aristogatas infinitamente gracias.... Me ayudan cada día a estar mejor conmigo misma, cosa que no es poca.... A Carlos, que es una persona muy importante en mi vida y que cuando estaba sin ánimos me saca adelante, Gracias....

Y no quiero olvidarme de ellos, mis bichos, que los amo con toda el alma, que me dan la fuerza todos los días para seguir adelante...

Seguramente a lo largo de esta lista de alguien me he olvidado, yo sé que cada uno de ellos saben que hizo en mí y que siguen haciendo. Por eso les digo Gracias de todo Corazón. Sin ustedes hoy no estaría acá.

A todos Gracias Totales....

Laura, Laurita, Lali, Trivi, Bagüi...



RESUMEN

El presente trabajo de Tesis Doctoral tiene como objetivo el análisis anatómico de restos inéditos de serpientes del Cretácico y Paleógeno de Argentina, así como la revisión actualizada de la distribución espacial y temporal de las serpientes durante el Cretácico y Paleógeno sudamericano en el marco de la evolución climática y faunística continental. Se realizó el análisis anatómico de restos craneanos y postcraneanos de la serpiente Cretácica *Dinilysia patagonica*, incluyendo la redescrición de las vértebras del holotipo y el estudio de un molde endocraneano natural. El estudio incluyó materiales de una nueva localidad (Barreales Norte) del Santoniano (Fm Bajo de la Carpa) de la provincia del Neuquén que corrobora la presencia de la especie al norte del Río Neuquén. Por primera vez se documenta la anatomía blanda del encéfalo de una serpiente fósil basado en el molde endocraneano preservado en uno de los ejemplares. Para su estudio, se diseccionaron y analizaron ejemplares actuales de serpientes, con los cuales el molde fue minuciosamente comparado. La estimación de un tamaño mediano-grande para esta serpiente, la anatomía craneana y vertebral, y la morfología del encéfalo permiten sostener que *Dinilysia patagonica* habría tenido un modo de vida semi-fosorial. Con respecto al Paleógeno, se describió una nueva especie de serpiente (Taxón A) atribuible a la familia extinta Madtsoiidae, procedente de niveles del Paleoceno tardío-Eoceno temprano (Fm Mealla) de las cercanías de Mina Aguilar, provincia de Jujuy. Esta serpiente incrementa el registro de madtsoideos sudamericanos y constituye el primer registro de una serpiente fósil para el Noroeste argentino. El esqueleto postcraneano de esta serpiente, que se conserva de forma casi completa, fue analizado en detalle y comparado con el de otros madtsoideos. La estimación de un tamaño menor a dos metros (pequeño-mediano), su contextura robusta con vértebras de relativamente grandes dimensiones, y con una cola extremadamente corta sugieren un modo de vida terrestre generalizado. Las relaciones filogenéticas del Taxón A indican que habría sido un elemento basal al clado conformado por las formas de tamaño más pequeño de madtsoideos, entre las cuales están incluidas las especies cretácicas patagónicas *Alamitophis argentinus*, *A. elongatus* y *Patagoniophis parvus*. El registro Cretácico y Paleógeno de serpientes en América del Sur muestra que la mayor diversidad tanto taxonómica como numérica se encuentra en Brasil y la Patagonia argentina que, incluso, comparten géneros en común para el Paleógeno, mientras que en



el Norte sudamericano los hallazgos son muy escasos e incluyen taxones diferentes a los de regiones más australes. De los cinco taxones de serpientes que se reconocen en el Cretácico, los únicos grupos que superan la extinción K-P son los Madtsoiidae y los Anilioidea. Se hace notar que las serpientes cretácicas, aunque vivían bajo temperaturas muy superiores a las del Paleógeno, poseían tamaños inferiores a algunas de las formas paleógenas que alcanzaron dimensiones gigantescas. En el Paleógeno, con una disposición del continente semejante a la actual, la diversidad de serpientes se incrementa hacia el Paleoceno superior-Eoceno inferior-medio, que es cuando se alcanza la más alta diversidad de serpientes para Sudamérica. Este pico de diversidad coincide con el máximo climático más alto del Paleógeno, dado que la circulación marina cálida, que nacía en el ecuador geográfico y se dirigía hacia los polos, mantenía temperaturas y ambientes tropicales-subtropicales hasta el sur de la Patagonia favoreciendo la existencia de formas de gran tamaño. Estas serpientes cercanas a los diez metros de largo habrían ocupado un nicho ecológico muy importante como depredadores en las comunidades de mamíferos en las que habitaban. Luego de este periodo favorable comenzó un periodo de climas más hostiles dado por la abertura del pasaje de Drake, que sólo brindó restos de un madtsoideo, el cual representa la única serpiente registrada en el Oligoceno sudamericano extendiendo el biocrón de esta familia en la región.



ABSTRACT

The aim of the present thesis work is the anatomical analysis of unpublished remains of Cretaceous and Paleogene snakes from Argentina, as well as the updated review of the spacial and temporal distribution of South American Cretaceous and Paleogene snakes, within the framework of evolution of climate conditions and continental fauna. The anatomical analysis of cranial and postcranial remains of the Cretaceous snake *Dinilysia patagonica* was carried out, including the redescription of the holotype vertebrae and the study of a natural endocast. The study included stuff from a new Santonian locality (Barreales Norte) of Neuquén Province (Bajo de la Carpa Fm), bearing out the presence of these species at the north of the Neuquén River. For the first time, the soft anatomy of the central nervous system of a fossil snake is documented, based on the endocast preserved in one of the specimens. For the comprehension of this soft anatomy, recent specimens of snakes were dissected, analyzed and then their endocasts were meticulously compared. Medium to large size estimation, cranial and vertebral anatomy, and their central nervous system morphology, allow us to uphold that *Dinilysia patagonica* would have had a semi-fossorial lifestyle. Referring to the Paleocene, a new species of snake (Taxon A) was described. It was attributable to the extinct family Madtsoiidae, coming from late Paleocene-Early Eocene (Fm Mealla) stratigraphic levels near Mina Aguilar, Jujuy province. With this snake the record of South American madtsoids increases, and the first record of a fossil snake from the argentinian Northwest is set up. The post-cranial skeleton of this snake, which is preserved almost completely, was analyzed in detail and compared to other madtsoids'. The estimate of a smaller than two meters size (small to medium), its robust texture with relatively large vertebrae, and an extremely short tail suggest a generalized terrestrial lifestyle. The phylogenetic relationships of Taxon A indicate that it would have been a basal element to the clade composed by the smaller sized forms of madtsoids, among which the Patagonian Cretaceous species *Alamitophis argentinus*, *A. elongatus* and *Patagoniophis parvus* are included. The Cretaceous and Paleocene snakes records from South America shows that the greatest taxonomic and numerical diversity is found in Brazil and argentinian Patagonia, which even share common genera for the Paleocene, while in the North of South America the findings are very scarce and include taxa different from those of more southern regions. Out of the five



snake taxa that are recognized in the Cretaceous, only the Madtsoiidae and the Anilioidea overcome the K-P extinction. It is noted that although Cretaceous snakes lived under temperatures far superior from those of the Paleocene, they were smaller sized than some of the same period snakes that reached gigantic dimensions. In the Paleocene, with an arrangement of the continent similar to the present one, the diversity of snakes increases towards the Upper Paleocene-Lower-Middle Eocene, when the highest diversity of snakes is reached for South America. This peak of diversity is consistent with the highest maximum temperature of the Paleocene when the warm marine circulation that started at the geographical equator and headed towards the poles, maintained temperatures and tropical-subtropical environments until the south of Patagonia favoring the existence of large specimens. These snakes with a length close to ten meters would have occupied a very important ecological niche as predators in the mammal communities in which they lived. After this favorable period began a period of more hostile climates given by the opening of the passage of Drake, which only provided remains of a madtsoiid snake, which represents the only snake recorded in the South American Oligocene extending the biochron of this family in the region.

Capítulo 1



Introducción



¿QUÉ SON LAS SERPIENTES?

Las serpientes modernas son animales que atraen o repelen el interés de la gente por su particular anatomía. Son alargadas, con miembros posteriores reducidos o ausentes, que se deslizan arrastrando su región ventral sobre el sustrato. Su cabeza es pequeña en relación con el tamaño corporal, pero tienen la capacidad de distender los huesos del cráneo y mandíbula para producir una gran abertura bucal que les permite ingerir presas que son incluso más grandes que su circunferencia corporal. El desarrollo de aparatos de inoculación de veneno en algunas serpientes también resulta un aspecto único y curioso. Estas condiciones han hecho que las serpientes sean uno de los grupos animales que más interés ha provocado en diversas culturas desde la antigüedad hasta nuestros días; pero en especial, sus particulares rasgos anatómicos y su biología han sido motivo de numerosos estudios científicos.

Los Ofidios constituyen un grupo de Vertebrados amniotas (Diapsida, Lepidosauria, Squamata) que incluye a las serpientes modernas, que son muy diversas en tamaño, distribución, hábitos y ambientes, que mantienen una fisonomía corporal homogénea y que se distribuyen en todos los continentes, con excepción de la Antártida, Islandia y Groenlandia. Aunque su origen aún es controversial (Caldwell y Lee, 1997; Zaher, 1998; Lee y Caldwell, 2000; Tchernov *et al.*, 2000; Zaher y Rieppel, 2002; Scanlon, 2006; Apesteguía y Zaher, 2006; Aldridge y Sever, 2016) se clasifican indubitativamente dentro del grupo de los Lepidosauria. Los lepidosaurios, que incluyen como grupos actuales a los Rhyncocephalia (tuatara) y los Squamata (lagartos, serpientes y otras formas ápodas), se caracterizan por las siguientes sinapomorfias (Vitt y Caldwell, 2009):

- ✿ Presencia de abertura cloacal transversal al eje longitudinal del cuerpo
- ✿ Presencia de dos hemipenes y dos hemiclítoris.
- ✿ Episodios sucesivos de mudas o ecdisis
- ✿ Presencia de planos de autotomía en la cola
- ✿ Presencia de foramen pineal

Dentro de los lepidosaurios, el clado Squamata al que pertenecen las serpientes y las diversas formas de lagartos, se distingue por (Vitt y Caldwell, 2009):

- ✿ Presencia de escamas que recubren todo el cuerpo



- ✿ División de la punta de la lengua, perdiéndose secundariamente en algunos grupos. La punta bífida de la lengua está estrechamente relacionada con la presencia del órgano de Jacobson en el techo de la boca.
- ✿ Ovarios saculares (huecos)
- ✿ Parietal simple
- ✿ Nasales reducidos

Los escamosos (Squamata) actualmente incluyen una gran diversidad de animales (10.265 especies según *The Reptile database*, octubre 2017), conformando la diversidad más grande de reptiles no avianos, tanto en especies como en individuos, que habitan en una importante variedad de ambientes y continentes.

Camp en (1923) fue quien propuso la primera hipótesis de filogenia de los reptiles escamosos realizada a partir de evidencia morfológica e incluyendo registros fósiles; sin embargo, los estudios cladísticos de las relaciones filogenéticas de Squamata sólo se iniciaron formalmente en 1988 por Estes *et al.*, quienes utilizaron en su mayoría caracteres de la morfología ósea, que a su vez fueron usados en estudios cladísticos posteriores.

Dadas las diferencias morfológicas, fisiológicas y de comportamiento existentes entre lagartos y serpientes, tradicionalmente el grupo Squamata ha sido dividido en los sub-órdenes: Lacertilia (Sauria), Amphisbaenia y Ophidia (que contiene al nodo Serpentes). Sin embargo, esta clasificación no refleja sus relaciones ancestrales, siendo Lacertilia parafilético respecto a Ophidia (Estes *et al.*, 1988). Dentro de los Squamata, las relaciones entre los grupos que incluye siguen siendo controversiales, dependiendo en gran medida de si la filogenia es morfológica o si está basada en datos moleculares.

Lo cierto es que hay acuerdo general en que las serpientes (Ophidia) constituyen un grupo monofilético de reptiles escamosos que incluye a las serpientes modernas y a todos los reptiles más relacionados con las serpientes que con cualquier otro grupo de escamosos. Los Ophidia (Pan-Serpentes según Hsiang *et al.*, 2015) constituye el nodo que incluye (entre otras) a las formas mesozoicas americanas *Coniophis precedenes*, *Tetrapodophis amplectus*, *Najash rionegrina* y *Dinilysia patagonica*) más al nodo Serpentes. Este último es un clado integrado por las serpientes modernas y algunas formas extintas que presentan como sinapomorfías los siguientes caracteres craneales (según Zaher y Scanferla, 2012):



- ✿ Lámina dorsal (horizontal) del nasal relativamente ancha anteriormente, dejando un espacio angosto entre su margen lateral y la lámina vertical del septomaxilar,
- ✿ Postfrontales ausentes,
- ✿ Rama maxilar del nervio trigémino pasando dorsalmente entre el paladar y el prefrontal,
- ✿ Estilohial fusionado al extremo posterior del proceso supraestapedia del cuadrado,
- ✿ Proceso basipterigoides ausente,
- ✿ Lámina medial de los nasales presente,
- ✿ Procesos posterolaterales del basisfenoides no proyectados,
- ✿ Basioccipital excluido del piso del *receso scalae tympani* por el otooccipital,
- ✿ Hueso coronoides articulado a la superficie medial del hueso compuesto.

A las serpientes modernas, entre los aspectos particulares que las identifican, se pueden mencionar (Aldridge y Sever, 2016):

- ✿ Ausencia de cintura pectoral y miembros anteriores.
- ✿ Remanente de cintura pélvica y miembros posteriores, o pérdida total de los mismos.
- ✿ Cuerpo alargado con aumento en el número de vértebras.
- ✿ Genitales masculinos dobles (hemipenes) que pueden además ser bilobulados.
- ✿ Supraoccipital excluido del borde del foramen magno por los otooccipitales.
- ✿ Desarrollo ventral de los parietales encerrando la rama oftálmica del nervio trigémino que entra en la órbita a través del foramen óptico.
- ✿ Tamaño del arco arterial izquierdo mayor que el derecho.
- ✿ Conexión ligamentosa flexible entre los dentarios.
- ✿ Ausencia de musculatura ciliar en los ojos.

La forma general de todas las serpientes es elongada con un número de vértebras que oscila entre 120 y 240, llegando a 500 en algunas especies (Vitt y Caldwell, 2009). Debido a la ausencia de cinturas y miembros que definan las regiones de la columna vertebral, en las serpientes las vértebras son muy homogéneas a lo largo de todo el



tronco. El elevado número de vértebras, la presencia de articulaciones accesorias en las mismas (zigantro-zigósfero) y el hecho de ser procélicas (con una concavidad anterior donde articula el cóndilo de la vértebra precedente), permiten que las serpientes tengan un movimiento ondulatorio de su cuerpo, admitiendo el deslizamiento del animal tanto en superficies sólidas como blandas (Vitt y Caldwell, 2009). Esto es favorecido por los numerosos procesos y superficies que posee la columna vertebral para la inserción de la musculatura axial, que produce los movimientos ondulatorios característicos en la locomoción ápoda.

Todas las serpientes modernas presentan un cráneo modificado, con confluencia de las aberturas temporales, articulación móvil de la mandíbula con relación al cuadrado, reducción general del número de huesos y presencia de articulaciones ligamentosas, que permiten una mayor movilidad relativa entre los huesos de la región posterior cráneo. Parietal y frontal poseen paredes laterales descendentes que encierran y protegen al encéfalo, mientras que la alta movilidad de otros huesos permite movimientos amplios e independientes de un lado y otro de la cabeza. Estas modificaciones craneales se relacionan con la ingesta del alimento en forma de piezas enteras, sin mediar masticación y, a menudo, de mayor tamaño que la propia boca de la serpiente.

Con relación al tegumento de las serpientes, la región ventral del cuerpo, desde la garganta hasta la cloaca, se caracteriza por presentar una serie de escamas transversalmente alargadas que se corresponderían con las vértebras y donde las costillas se fijan con su extremo terminal libre. Posteriormente a la abertura cloacal, las escamas ventrales son pares. En general, el número de escamas ventrales coincide con el número de vértebras de muchas serpientes modernas. Las articulaciones relativas de las vértebras transmiten el movimiento a las costillas que, a su vez, provocan el movimiento de deslizamiento de las escamas ventrales sobre el sustrato, produciendo la locomoción que es característica en los individuos del grupo.

Además, la epidermis de las serpientes tiene fibras entrelazadas que le brindan la posibilidad de extenderse, por ejemplo, en el momento de la ingesta, donde todo el cuerpo se expande para alojar a la presa. A su vez, estas fibras en las escamas ventrales le permiten al animal anclarse contra la superficie de contacto para poder deslizarse (Vitt y Caldwell, 2009).

La relación filogenética de las serpientes dentro de los escamosos aún no es consensuada, pero para gran parte de los especialistas las serpientes están más



relacionadas con los lagartos anguimorfos que con otros grupos (McDowell y Bogert 1954; Lee 1998; Reynoso 1998; Lee y Caldwell 2000; Townsend *et al.*, 2004; Vidal y Hedges, 2005; Eckstut *et al.*, 2009). Varios estudios que incluyen datos morfológicos han afirmado una relación estrecha entre varanos o los mosasaurios y las serpientes (Fig 1) (Lee 1997, 1998, 2000; Caldwell 1999; Lee y Caldwell 2000; Lee y Scanlon 2001; Scanlon y Lee 2002; Caldwell y Dal Sasso 2004). Sin embargo, uno de los análisis filogenéticos a gran escala más reciente resulta en un clado conteniendo Scincidae sensu lato, Dibamidae, Amphisbaenia y Serpentes (Fig 2) (Conrad 2008).

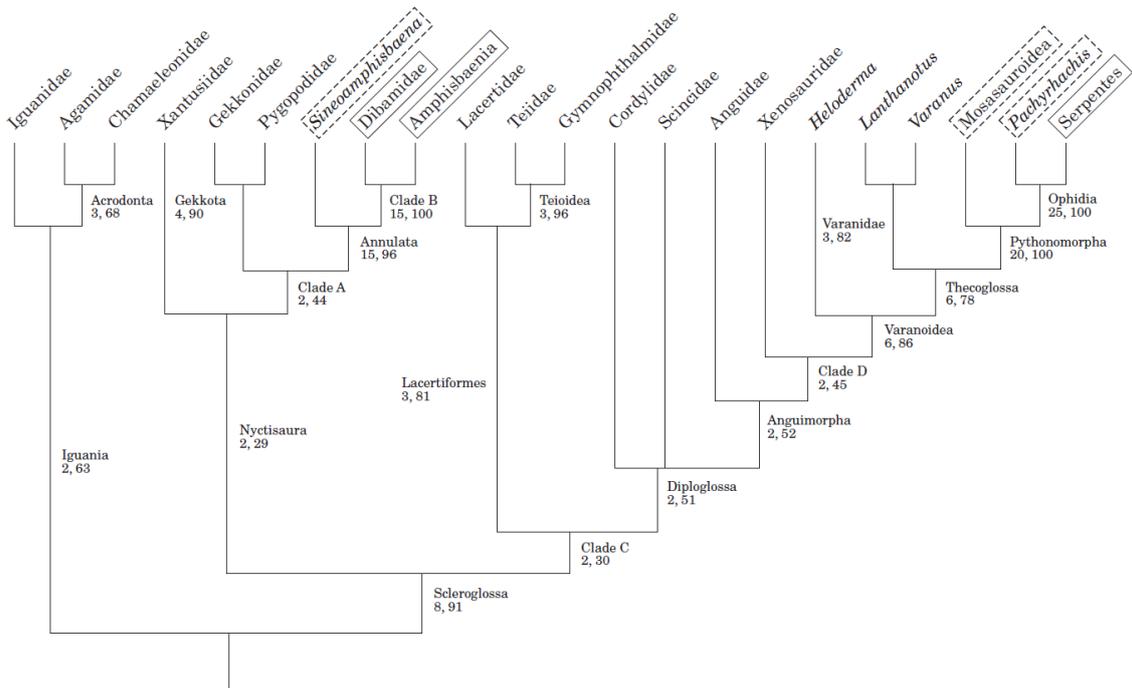


Figura 1: Hipótesis filogenética de escamados, que tiene a los Mosasauroidae fósiles como grupo hermano de los Ophidia. Tomado de Lee, 1998.



Figura 2: Hipótesis filogenética de escamados actuales, que tiene a las serpientes modernas formando parte de los Scincoidea. Tomado de Conrad, 2008.

Actualmente, se reconocen aproximadamente 3672 especies de serpientes modernas ([http:// www.reptiledatabase.org /](http://www.reptiledatabase.org/)), incluidas en dos clados principales (Lee y Scanlon, 2002) (Fig. 3):

- ☞ **Scolecophidia:** constituye un grupo monofilético sólidamente corroborado que incluye formas pequeñas y fosoriales, con aspecto de gusano. Agrupa a las familias Anomalepididae, Leptotyphlopidae, y Typhlopidae.
- ☞ **Aletynophidia:** incluye el resto de las serpientes modernas que en general son de mayor tamaño, no exclusivamente fosoriales y de morfología más típica. Hay consenso en que es un grupo monofilético corroborado por sinapomorfías morfológicas, aunque la relación entre las familias que lo integran no está aún completamente establecida.

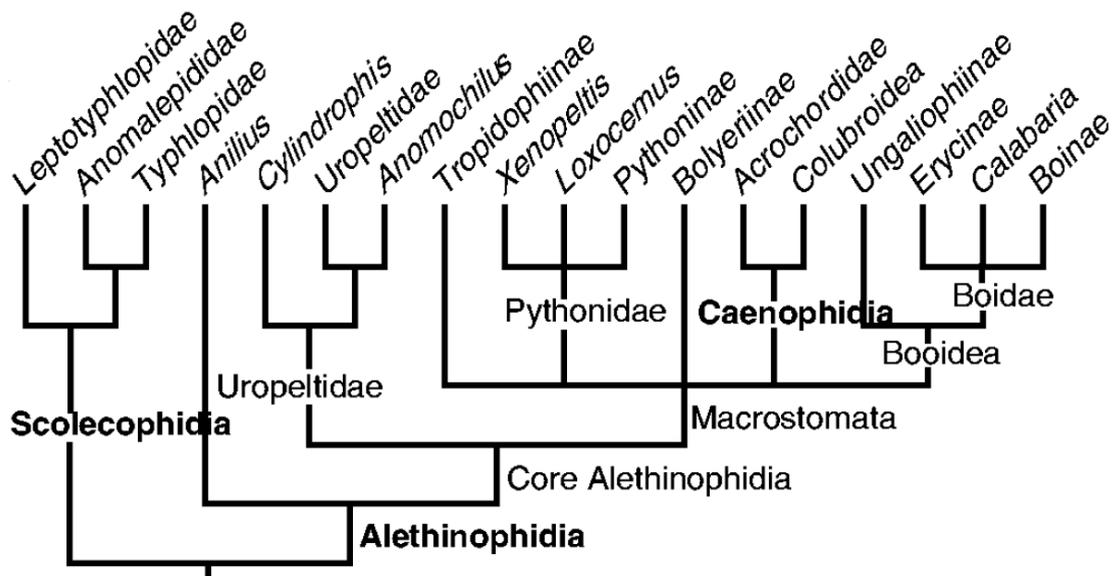


Figura 3: Relaciones filogenéticas de las serpientes actuales. Modificado de Lee *et al.* (2007).

LAS SERPIENTES FÓSILES

El registro de las serpientes se documenta desde el Jurásico medio (Caldwell *et al.*, 2015) pero es recién para el Cretácico que los hallazgos son más significativos en cantidad, calidad y diversidad. Sin embargo, todo el registro fósil de las serpientes resulta ser muy fragmentario, fundamentalmente consistente en vértebras aisladas y fragmentarias de difícil determinación sistemática que proveen escasa información filogenética, habiendo pocos especímenes que se hayan encontrado completos o semi-completos y articulados. No obstante, algunos fósiles de serpientes del Cretácico y Paleógeno que se han preservado extraordinariamente son sumamente informativos para realizar análisis filogenéticos que proveen el marco de las interpretaciones sobre el origen y la evolución basal del grupo (fig. 4 y 5) (Lee y Caldwell, 1998; Caldwell, 1999; Tchernov *et al.*, 2000; Lee y Scanlon, 2002; Lee *et al.*, 2007; Conrad, 2008; Gauthier *et al.*, 2012; Palci *et al.*, 2013; Hsiang *et al.*, 2015; Martill *et al.*, 2015; Streicher y Wiens, 2016).

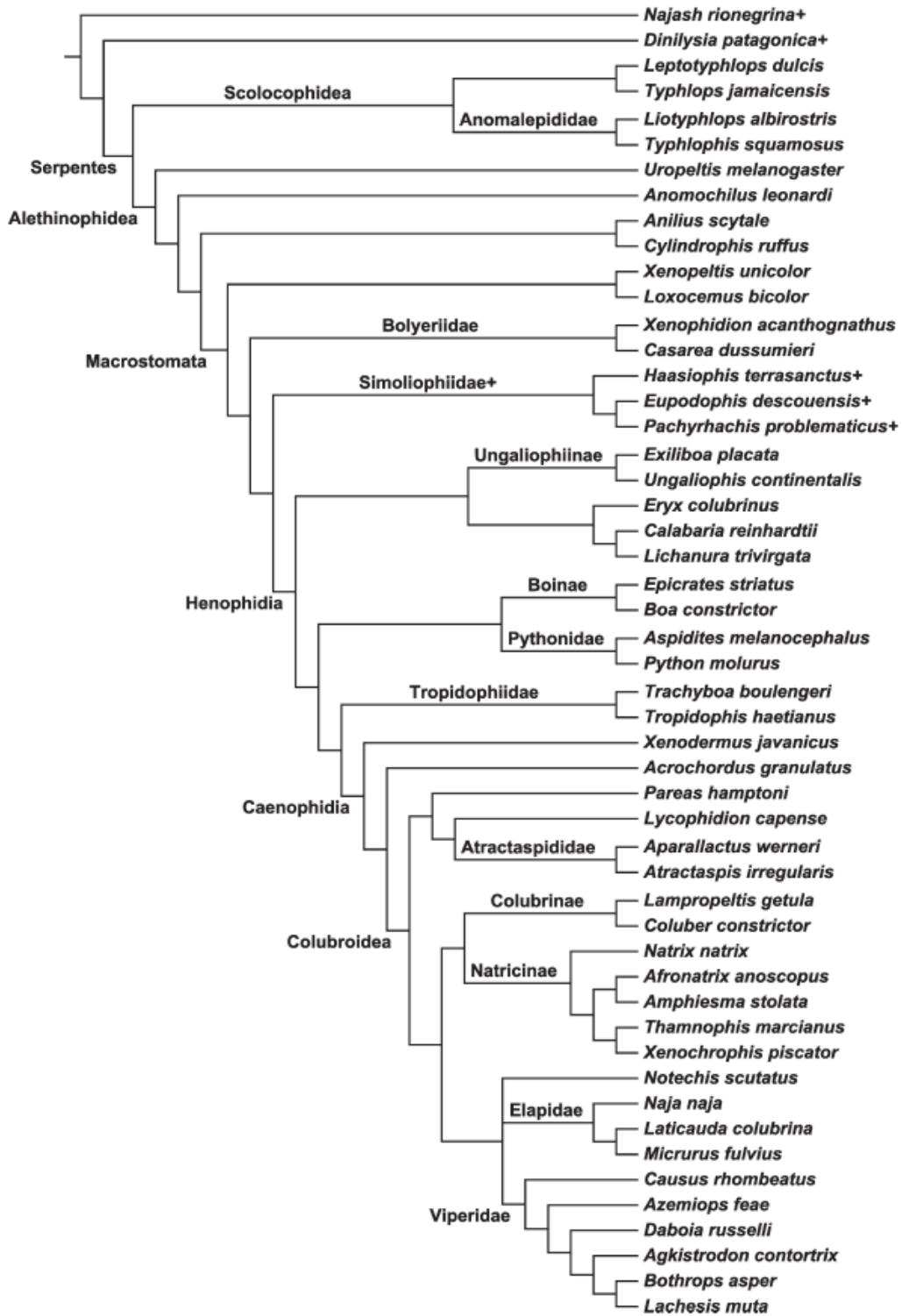


Figura 4: Relaciones filogenéticas de las serpientes actuales y fósiles. Modificado de Gauthier *et al.*, 2012.

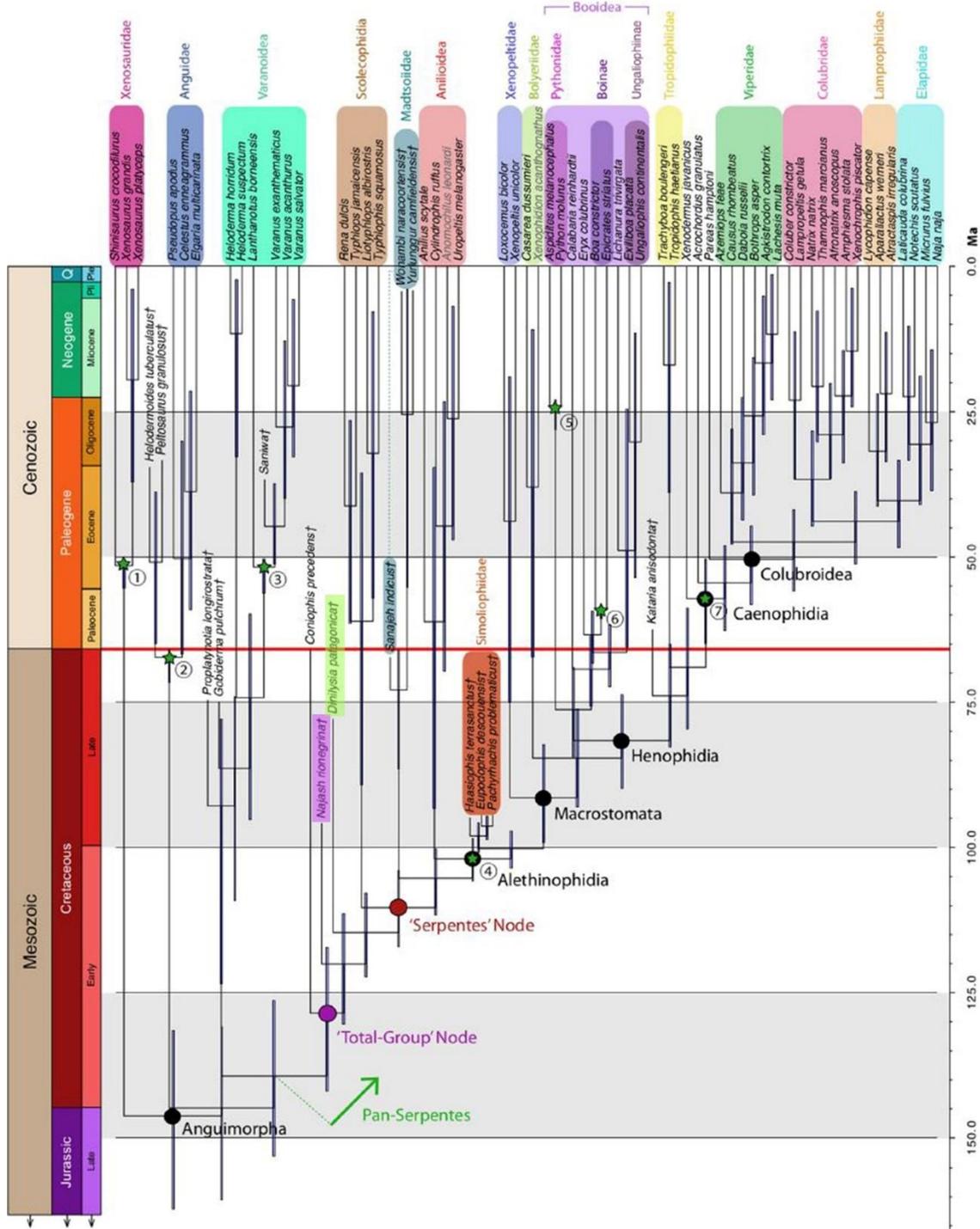


Figura 5: Relaciones filogenéticas de las serpientes actuales y fósiles. Tiempos de divergencia inferidos utilizando el árbol restringido en BEAST. Modificado de Hsiang *et al.*, 2015.

En particular, en América del Sur se ha documentado una importante cantidad de fósiles de serpientes que, aunque restringidos a unas pocas especies, son sumamente informativos acerca de la anatomía, filogenia y hábitos de vida de las formas más basales del grupo (Albino, 1996, 2007, 2011a; Albino y Brizuela 2014a). Algunos de los materiales que proceden de la Argentina han sido especialmente importantes en este



sentido (ej. *Najash rionegrina*, *Dinilysia patagonica*, Fig 4 y 5). De esta manera, es un tema particularmente interesante para ser abordado en una Tesis Doctoral, en especial al disponer de materiales inéditos.

Grupo	Taxón	Edad	Provincia
<i>Ophidia</i>	<i>Najash rionegrina</i>	Cenomaniano-Turoniano	Río Negro
<i>Ophidia</i>	<i>Dinilysia patagonica</i>	Santoniano-Campaniano	Neuquén y Río Negro
M a d t s o i i d a e	<i>Alamitophis argentinus</i>	Campaniano-Maastrichtiano	Río Negro y Chubut
	<i>Alamitophis elongatus</i>	Campaniano-Maastrichtiano	Río Negro
	<i>Patagoniophis parvus</i>	Campaniano-Maastrichtiano	Río Negro
	<i>Rionegrophis madtsoioides</i>	Campaniano-Maastrichtiano	Río Negro
	<i>Madsoia</i> cf <i>M. bai</i>	Riochiquense	Chubut
	<i>Madtsoia bai</i>	Casamayoreense	Chubut
	<i>Madtsoia</i> sp.	Deseadense	Chubut
<i>Anilioidea</i>	<i>Australophis aniliooides</i>	Campaniano-Maastrichtiano	Río Negro
B o i d a e	<i>Chubutophis grandis</i>	Casamayoreense	Chubut
	<i>Waincophis australis</i>	Casamayoreense	Chubut
	? Boa	Casamayoreense	Chubut
	Boinae indet.	Mustersense	Chubut
<i>Macrostomata</i>	Macrostomata indet.	Casamayoreense	Salta
<i>Serpentes</i>	Material inédito	Peligrense	Jujuy

Tabla 1: Cuadro simplificado de distribución geográfica y estratigráfica de las serpientes Cretácicas y Paleógenas de la Argentina.

Según este registro, entre todas las formas de serpientes cretácicas y paleógenas sudamericanas, *Dinilysia patagonica* se destaca por tener un vasto registro fósil del Santoniano al Campaniano, aunque acotado al norte de la Patagonia (Albino, 2007,



2011a). Los materiales incluyen numerosos cráneos, varios de ellos en excepcional estado de conservación, y gran cantidad de vértebras, en su mayor parte articuladas. Es una serpiente bien estudiada en relación a su anatomía y relaciones filogenéticas (Smith-Woodward, 1901; Estes *et al.*, 1970; Albino & Caldwell, 2003; Caldwell & Calvo, 2008; Zaher & Scanferla, 2012). Sin embargo, la mayoría de los trabajos han dado poca o ninguna importancia al esqueleto postcraneano, ya que las vértebras han sido descritas sólo por Hecht (1982) y Rage y Albino (1989), sobre la base únicamente del holotipo y el espécimen MLP 79-II-27-2 al 17 respectivamente. De esta manera, resulta de gran interés realizar una revisión de la anatomía postcraneana de la especie. Asimismo, dos nuevos cráneos articulados y la conservación de un excepcional molde endocraneano natural que están disponibles para su estudio proveerían información anatómica adicional sobre esta serpiente. El estudio del molde endocraneano en particular representa el primer análisis de tejidos blandos en serpientes fósiles. Tanto el estudio osteológico de los materiales craneanos y postcraneanos como el análisis del encéfalo ayudan a profundizar en el entendimiento de los hábitos de vida de *Dinilysia patagonica*.

Con respecto al Paleógeno, el registro fósil demuestra la potencial importancia sistemática y biogeográfica de nuevos materiales fósiles. En este aspecto cobra especial interés un esqueleto articulado de una serpiente paleógena en muy buen estado de conservación procedente de niveles de La Formación Mealla de Mina Aguilar, provincia de Jujuy (Peligrense). Considerando que las descripciones ya publicadas sobre serpientes paleógenas son de Patagonia, este registro resulta particularmente importante por provenir del Noroeste Argentino (NOA). Este material se encuentra totalmente inédito e incluye el postcráneo, formado por una columna vertebral casi completa, la cual está enteramente disponible para su análisis.

OBJETIVOS

El objetivo general de este trabajo es realizar el análisis anatómico de restos inéditos de serpientes del Cretácico y Paleógeno de Argentina, así como analizar la distribución espacial y temporal de las serpientes durante el Cretácico y Paleógeno sudamericano en el marco de la evolución climática y faunística continental.

Los objetivos específicos son:



- ✿ Analizar la anatomía de material inédito craneano, endocraneano y postcraneano de serpientes, entre los cuales se incluye material procedente de la Formación Bajo de la Carpa de la localidad Barreales Norte y ciudad de Neuquén, provincia del Neuquén (Cretácico), y de la Fm Mealla de la localidad de Mina Aguilar, provincia de Jujuy (Paleógeno).
- ✿ Estudiar la anatomía externa del encéfalo en las serpientes *Erythrolamprus poecilogyrus*, *Lygophis anomalus*, *Philodryas patagoniensis*, *Thamnodynastes strigatus* y *Xenodon dorbignyi* (familia Dipsadidae) con el fin de aportar al conocimiento de la anatomía del sistema nervioso de las serpientes, reconocer sus variaciones y relacionar las mismas con su hábito de vida, y de esta manera poder interpretar mejor lo observado en el molde endocraneano natural de *Dinilysia patagonica*.
- ✿ Realizar el estudio de revisión sistemática del taxón de la Fm Mealla en relación a las serpientes madtsoideas, en base a un análisis de los caracteres postcraneanos de los Madtsoiidae incluyendo al Taxón A.
- ✿ Estimar el tamaño de la serpiente cretácica *Dinilysia patagonica*, y de la serpiente inédita de la Fm Mealla sobre la base de medidas vertebrales. En base a estos datos y de las características anatómicas interpretar la paleoecología.
- ✿ Analizar la diversidad y distribución cronológica y biogeográfica de las serpientes durante el Cretácico y Paleógeno sudamericano a fin de determinar las diferencias entre las latitudes altas, medias y bajas.

HIPÓTESIS

1- La participación del hueso parietal en la apertura del foramen del nervio trigémino en *Dinilysia patagonica* está sujeta a una variación post-natal, observación dada por Scanferla y Bhullar (2014).

2- El molde endocraneano natural de la serpiente cretácica *Dinilysia patagonica* brinda una visión detallada de la anatomía del encéfalo de esta serpiente.

3- Las características del molde natural del oído interno de *Dinilysia patagonica* corrobora las observaciones de Yi y Norell (2015) sobre la base de las reconstrucciones 3D del oído interno de esta serpiente.



4- La anatomía craneana y postcraneana, más el tamaño de *Dinilysia patagonica* se corresponde con el modo de vida fosorial propuesto por Yi y Norell (2015).

5- Los restos postcraneanos de la serpiente procedente de la Fm Mealla corresponden a un nuevo taxón extinto de serpiente.

6- La diversidad taxonómica, en tamaños y en hábitos de serpientes del Cretácico y Paleógeno sudamericano estuvo relacionada con la evolución climático-ambiental del subcontinente.

ABREVIATURAS INSTITUCIONALES

AM: Museo de Australia

AMNH: Museo Americano de Historia Natural, Nueva York

CGM: Museo Geológico Egipcio, El Cairo, Egipto

CNP-ME: Colección de moldes endocraneanos del Centro Nacional Patagónico (CENPAT), Puerto Madryn, Argentina

DGM: Departamento Nacional de Produção Mineral de Rio de Janeiro, Brasil

FMNH: The Field Museum, Chicago

GSI: Servicio Geológico de la India, Calcuta

LPB (FGGUB): Laboratorio de Paleontología, Facultad de Geología y Geofísica, Universidad de Bucarest, Bucarest, Rumania

MACN-PV N: Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Sección Paleontología de Vertebrados, Colección Neuquén, CABA, Argentina

MACN-PV RN: Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Sección Paleontología de Vertebrados, Colección Río Negro, CABA, Argentina

MCNA: Museo de Ciencias Naturales de Álava, Vitoria, España

MLP: Museo de La Plata, División Paleontología de Vertebrados, La Plata, Argentina

MLP-R: Museo de La Plata, sección Zoología de Vertebrados, División Herpetología, Reptiles, La Plata, Argentina

MPCA: Museo Paleontológico ‘Carlos Ameghino’, Cipolletti, Río Negro

MPEF: Museo Paleontológico Egidio Feruglio, Chubut, Argentina

NTM: Museo del Territorio del Norte, Darwin

PVL: Colección paleontología de vertebrados Fundación Miguel Lillo

QMF: Colección paleontológica del Museo de Queensland, Australia

SAMP: Museo del Sur de Australia, Paleontología, Adelaide, Australia



UA: Universidad de Antananarivo, Antananarivo, Madagascar.

UNMDP-O: Universidad Nacional de Mar del Plata, Colección Herpetológica, Sección Osteología, Mar del Plata, Argentina.

WIF/A: Wadia Institute of Himalayan Geology, Dehradun, India.

Capítulo 2



Materiales y Métodos



MATERIALES UTILIZADOS

En el presente trabajo de tesis doctoral se estudiaron diferentes materiales actuales y fósiles.

☼ Material estudiado en mano *.

☼ Material estudiado a través de fotografías y bibliografías.

225/GSI/PAL/CR/10 *Madtsoia pisdurensis* (dos vértebras precloacales posteriores articuladas)

AM 3154 *Madtsoia bai* (cuarenta y cinco vértebras torácicas posteriores, con sus costillas articuladas)

AM 3155 *Madtsoia bai* (dos vértebras completas y una tercera fragmentada)

AM F92050 *Wonambi naracoortensis* (vértebra posterior)

CGM C 10022 *Gigantophis garstini* (Holotipo, vértebras precloacales articuladas con costillas)

CNP-ME 146 molde endocraneano de látex de *Boa constrictor occidentalis* *

CNP-ME 147 molde endocraneano de látex de *Boa constrictor occidentalis* *

CNP-ME 148 molde endocraneano de látex de *Hydrodynastes gigas* *

DGM 1311 *Madtsoia camposi* (Holotipo, vértebra mediana)

FMNH PR 2546 *Madtsoia madagascariensis* (vértebra anterior)

FMNH PR 2549 *Madtsoia madagascariensis* (vértebra posterior)

FMNH PR 2551 *Madtsoia madagascariensis* (vértebra media)

FMNH PR 2554 *Madtsoia madagascariensis* (vértebra posterior anterior)

FMNH PR 2555 *Madtsoia madagascariensis* (vértebra posterior media)

FMNH PR 2556 *Madtsoia madagascariensis* (vértebra cloacal)

FMNH PR 2557 *Madtsoia madagascariensis* (vértebra postcloacal)

FMNH PR 2571 *Madtsoia madagascariensis* (extremo proximal de costilla)

GSI/GC/ 2903 *Sanajeh indicus* (parte del Holotipo, cuatro vértebras articuladas)

LPB [FGGUB] v.547/1 *Nidophis insularis* (Holotipo, vértebra media)

MACN- N 104 *Dinilysia patagonica* (parte posterior de cráneo y mandíbula) *

MACN- N 115 *Dinilysia patagonica* (13 ½ vértebras dorsales y pequeñas costillas) *

MACN- N 116 *Dinilysia patagonica* (fragmentos vertebrales y costillas, 7 ½, 3 ½, 6 ½, 4 ½, 1 vértebra dorsal aislada, 4 ½, 3 ½ cervicales, 20 fragmentos sin preparación) *

MACN- N 25 *Dinilysia patagonica* (5 vértebras y fragmentos de costillas) *

MACN- N 26 *Dinilysia patagonica* (11 vértebras y fragmentos de costillas) *



- MACN- N 27 *Dinilysia patagonica* (cráneo y mandíbula incompletos y 5 vértebras cervicales) *
- MACN- RN 1013 *Dinilysia patagonica* (cráneo casi completo) *
- MACN- RN 1014 *Dinilysia patagonica* (cráneo posterior) *
- MACN- RN 1015 *Dinilysia patagonica* (cráneo posterior y fragmentos con vértebras asociadas) *
- MACN- RN 1016 *Dinilysia patagonica* (vértebras precloacales y caudales) *
- MACN- RN 1017 *Dinilysia patagonica* (46 vértebras precloacales vistas dorsalemente)*
- MACN- RN 1018 *Dinilysia patagonica* (8 vértebras precloacales) *
- MACN- RN 1019 *Dinilysia patagonica* (6 segmentos con vértebras precloacales) *
- MACN- RN 1021 cf *Dinilysia patagonica* (35 vértebras precloacales) *
- MACN- RN 1101 *Dinilysia patagonica* (fragmento de mandíbula y maxilar) *
- MACN- RN 976 *Dinilysia patagonica* (bloque de sedimento con restos articulados probablemente correspondiente a más de un individuo) *
- MACN-CH 1008 *Waincophis australis* (una vértebra troncal)
- MACN-RN 27 *Alamitophis argentinus* (Holotipo, una vértebra mediana)
- MACN-RN 32 *Rionegrophis madtsoiodes* (Holotipo, vértebra mediana)
- MACN-RN 33 *Patagoniophis parvus* (Holotipo, vértebra posterior)
- MACN-RN 34 *Patagoniophis parvus* (vértebra incompleta)
- MACN-RN 35 *Patagoniophis parvus* (vértebra incompleta)
- MACN-RN 38 *Alamitophis elongatus* (vértebra mediana incompleta)
- MCF-PVPH 517 *Dinilysia patagonica* (cráneo posterior, atlas y axis articulados al mismo y 26 vértebras incompletas en 6 segmentos de columna vertebral con fragmentos de costillas) *
- MCNA 5337 *Menarana laurasiae* (Holotipo, vértebra mediana)
- MCNA 5387 *Herensugea karistiorum* (Holotipo, vértebra mediana)
- MLP 26-410 *Dinilysia patagonica* (holotipo, cráneo casi completo, esqueleto postcraneano parcialmente conservado, incluyendo 52 vértebras repartidas en 11 segmentos de columna con fragmentos de costillas) *
- MLP 79- II - 27 - 1 *Dinilysia patagonica* (cráneo posterior incompleto dejando expuesto un molde endocraneano) *
- MLP 79- II - 27 - 2 al 17 *Dinilysia patagonica* (fragmentos de vértebras precloacales) *



- MLP 83-III-1-150 *Chubutophis grandis* (holotipo: Vértebra troncal casi completa) *
- MLP 91-IV-1-127 *Waincophis australis* (vértebra troncal casi completa) *
- MLP 91-IX-1-73 *Waincophis australis* (vértebra troncal casi completa) *
- MLP 92-XI-21-8 *Waincophis australis* (dos vértebras troncales) *
- MLP-R 5555 *Bothrops alternatus* *
- MLP-R 5969 *Salvator merianae* (cráneo desarticulado) *
- MLP-R 6029 *Salvator merianae* (cráneo articulado) *
- MLP-R 6030 *Malayopython reticulatus* (cráneo articulado) *
- MLP-R 6031 *Bothrops alternatus* (cráneo articulado) *
- MLP-R 6032 *Philodryas olfersii?* (cráneo articulado) *
- MLP-R 6033 *Teius oculatus* (cráneo articulado) *
- MLP-R 6098 *Bothrops alternatus* *
- MLP-R 6099 *Bothrops alternatus* *
- MLP-R 6101 *Bothrops alternatus* *
- MLP-R 6102 *Bothrops alternatus* *
- MLP-R 6103 *Bothrops alternatus* *
- MLP-R 6105 *Bothrops alternatus* *
- MLP-R 6108 *Bothrops alternatus* *
- MLP-R 6113 *Bothrops alternatus* *
- MLP-R 6130 *Bothrops alternatus* *
- MLP-R 6131 *Bothrops alternatus* *
- MLP-R 6462 *Erythrolamprus poecilogyrus* (material endocraneano) *
- MLP-R 6463 *Erythrolamprus poecilogyrus* (material endocraneano) *
- MLP-R 6464 *Thamnodynastes strigatus* (material endocraneano) *
- MLP-R 6465 *Lygophis anomalus* (material endocraneano) *
- MLP-R 6466 *Lygophis anomalus* (material endocraneano) *
- MLP-R 6467 *Philodryas patagoniensis* (material endocraneano) *
- MLP-R 6468 *Philodryas patagoniensis* (material endocraneano) *
- MLP-R 6469 *Xenodon dorbignyi* (material endocraneano) *
- MLP-R 6487 *Boa constrictor occidentalis* (cráneo articulado) *
- MLP-R 6488 *Boa constrictor occidentalis* (cráneo articulado) *
- MLP-R 6489 *Boa constrictor occidentalis* (cráneo articulado) *
- MNHN MAJ 5 *Madtsoia madagascariensis* (Holotipo, vértebra posterior)



- MPCA 390-398 *Najash rionegrina* (Holotipo, vértebras precloacales, cloacales y postcloacales)
- MPCA 400 *Najash rionegrina* (región sacra)
- MPEF-PV 1351 *Dinilysia patagonica* (26 vértebras precloacales articuladas con costillas, vista dorsal) *
- MPEF-PV 643 *Alamitophis argentinus* (vértebra troncal)
- NTM P 8695-245 *Yurlunggur camfieldensis* (parte del Holotipo, vértebra mediana-posterior)
- PVL 4714 - material inédito (esqueleto postcraneano casi completo, formado por 90 vértebras incompletas articuladas distribuidas en 8 segmentos de columna, con sus respectivas costillas parcialmente conservadas) *
- QMF 19023 *Patagoniophis australiensis* (vértebra anterior)
- QMF 19023 *Patagoniophis* cf *P. parvus* (vértebra anterior)
- QMF 19024 *Patagoniophis australiensis* (vértebra caudal)
- QMF 19024 *Patagoniophis* cf *P. parvus* (vértebra caudal)
- QMF 19027 *Patagoniophis australiensis* (vértebra posterior)
- QMF 19027 *Patagoniophis* cf *P. parvus* (vértebra posterior)
- QMF 19710 *Patagoniophis australiensis* (Holotipo, vértebra mediana a posterior)
- QMF 19710 *Patagoniophis* cf *P. parvus* (vértebra mediana)
- QMF 19717 *Patagoniophis australiensis* (vértebra mediana)
- QMF 19717 *Patagoniophis* cf *P. parvus* (vértebra mediana)
- QMF 19729 *Alamitophis* cf *A. argentinus* (vértebra troncal)
- QMF 19729 *Alamitophis tingamarra* (Holotipo, vértebra posterior)
- QMF 19732 *Alamitophis* cf *A. argentinus* (vértebra caudal)
- QMF 19732 *Alamitophis tingamarra* (vértebra caudal)
- QMF 19734 *Alamitophis tingamarra* (vértebra mediana)
- QMF 19735 *Alamitophis tingamarra* (vértebra anterior)
- QMF 19741 *Nanowana godthelpi* (serie vertebral)
- QMF 20240 *Patagoniophis australiensis* (cuarta vértebra cervical)
- QMF 22806 *Patagoniophis australiensis* (tercera vértebra cervical)
- QMF 23038 *Wonambi barriei* (Holotipo, vértebra media)
- QMF 23043 *Nanowana schrenki* (vértebra mediana)
- QMF 40189 *Wonambi barriei* (vértebra caudal)



- SAMP 30178 *Wonambi narracoortensis* (vértebra caudal y región proximal de costilla)
- UA 9684-1 *Menarana nosymena* (parte del holotipo, vértebra media)
- UA 9684-2 *Menarana nosymena* (parte del holotipo, vértebra posterior)
- UA 9687-1 *Menarana nosymena* (vértebra anterior)
- UA 9941 *Adinophis fisaka* (Holotipo, una vértebra posterior casi completa)
- UNMdP-O 44 *Boa constrictor occidentalis* (Cráneo articulado, vértebras y costillas) *
- UNMdP-O 45 *Boa constrictor occidentalis* (Cráneo articulado, vértebras y costillas) *
- UNMdP-O 46 *Boa constrictor occidentalis* (Cráneo desarticulado, vértebras y costillas)*
- UNMdP-O 47 *Boa constrictor occidentalis* (cráneo articulado) *
- UNMdP-O 50 *Boa constrictor occidentalis* (cráneo articulado) *
- UNMdP-O 54 *Hydrodynastes gigas* (cráneo articulado) *
- WIF/A 2267 *Platyspondylophis tadkeshwarensis* (vértebra anterior)
- WIF/A 2271 *Platyspondylophis tadkeshwarensis* (vértebra anterior)
- WIF/A 2272 *Platyspondylophis tadkeshwarensis* (Holotipo, vértebra posterior)

MÉTODOS

Preparación de los materiales

Fósiles

Entre los materiales de estudio, tanto el holotipo de *Dinilysia patagonica* (material postcraneano de MLP 26-410), como el ejemplar MLP 79-II-27-1 correspondiente a la misma especie, se prepararon mecánicamente. A su vez, en el ejemplar MLP 79-II-27-1 se extrajo la región derecha de los huesos craneanos con el fin de dejar completamente expuesto el molde endocraneano natural; estos huesos eran: el parietal, el proótico derecho, el segmento derecho del supraoccipital, y una porción del otoccipital derecho. La extracción de estos huesos expuso el relleno sedimentario de los espacios que ocuparon en vida el encéfalo posterior, nervios, vasos sanguíneos y el oído interno rodeado por los delicados canales semicirculares.

El cráneo y vértebras del ejemplar MCF-PVPH 517 fueron preparados mecánicamente y cubiertos por Paraloid B-72 diluido en acetona para fijar los pequeños fragmentos que se desprendían de los huesos.

El ejemplar PVL 4714 en la preservación original el esqueleto estaba compuesto por un cráneo y un total de 106 vértebras articuladas incluidas en un bloque sedimentario,



representando un individuo casi completo. Durante la preparación, el esqueleto fue seccionado en nueve secciones continuas y nueve vértebras aisladas. Una parte del tronco medio-posterior con un número desconocido de vértebras no se conserva en el material. Las vértebras fueron enumeradas de manera continua, comenzando por el número 1 (asignado al atlas) al 61 (última vértebra antes del segmento faltante). Luego la enumeración se retoma y la asignación numérica comienza nuevamente, pero en este caso los números son acompañados por un apóstrofe (ej. 1'). El esqueleto postcraniano se preparó mecánicamente bajo lupa binocular extrayendo los sedimentos que lo cubrían.

Actuales

Se prepararon esqueletos y ejemplares completos de formas actuales, que fueron incorporados a las colecciones del Museo de La Plata.

Los ejemplares actuales que fueron preparados para realizar el estudio del sistema nervioso se colectaron en la ruta provincial N° 11, en el tramo que conecta La Plata con Magdalena, en la provincia de Buenos Aires, durante los meses de noviembre y diciembre del año 2015 y 2016. Los animales se encontraban muertos a los lados de la ruta luego de haber sido arrollados por los vehículos. Se efectuó en el campo un análisis preliminar de la destrucción de los cráneos y del estado de descomposición. Se incluyeron en alcohol al 70%, siendo previamente inyectados con formaldehído al 10%.

Se analizaron los encéfalos y los huesos que lo rodean en *Erythrolamprus poecilogyrus* (2), *Thamnodynastes strigatus* (1), *Lygophis anomalus* (2), *Philodryas patagoniensis* (2) y *Xenodon dorbignyi* (1), todas serpientes de hábito generalizado terrestre de superficie, más precisamente, de pastizales. Fueron diseccionados tanto por el plano sagital como por el longitudinal. Se extrajo capa por capa las fibras musculares hasta llegar a los huesos del cráneo donde se observaron la relación de los huesos con las regiones del encéfalo como los nervios craneales. En algunos casos, los huesos fueron extraídos por medio del bisturí y pinzas de disección.

Introducción a la osteología de las serpientes

La terminología osteológica que se utilizó sigue a distintos autores. En el caso del cráneo se sigue a Estes *et al.* (1970), Caldwell y Albino (2002), De Iuliis y Pulerà (2011), y Zaher y Scanferla (2012); en cuanto a las vértebras se sigue a Bullock y Tanner (1966), Rage y Albino (1989), Ikeda (2007), Carnona *et al.* (2010) y Albino



(2011b). Para la anatomía de tejidos blandos se utilizaron los términos extraídos de Auen y Langebartel (1977), Wyneken (2007), Paulina Carabajal (2009) y Olori (2010).

✿ **Nomenclatura del esqueleto craneano:** La descripción de la morfología craneana se realizó considerando cráneo y mandíbulas por separado. En el cráneo se identifica el neurocráneo que es la estructura ósea que rodea al encéfalo y órganos de los sentidos. Formando el piso de la cavidad endocraneana el neurocráneo recibe el nombre de basicráneo.

Las estructuras se describen en cuatro vistas principales: dorsal, ventral, lateral y posterior. La mandíbula se describe en vista externa (labial) e interna (lingual). Los huesos y su disposición en el cráneo y las mandíbulas de las serpientes se muestran en las figuras 6, 7, 8, 9, 10 y 11.

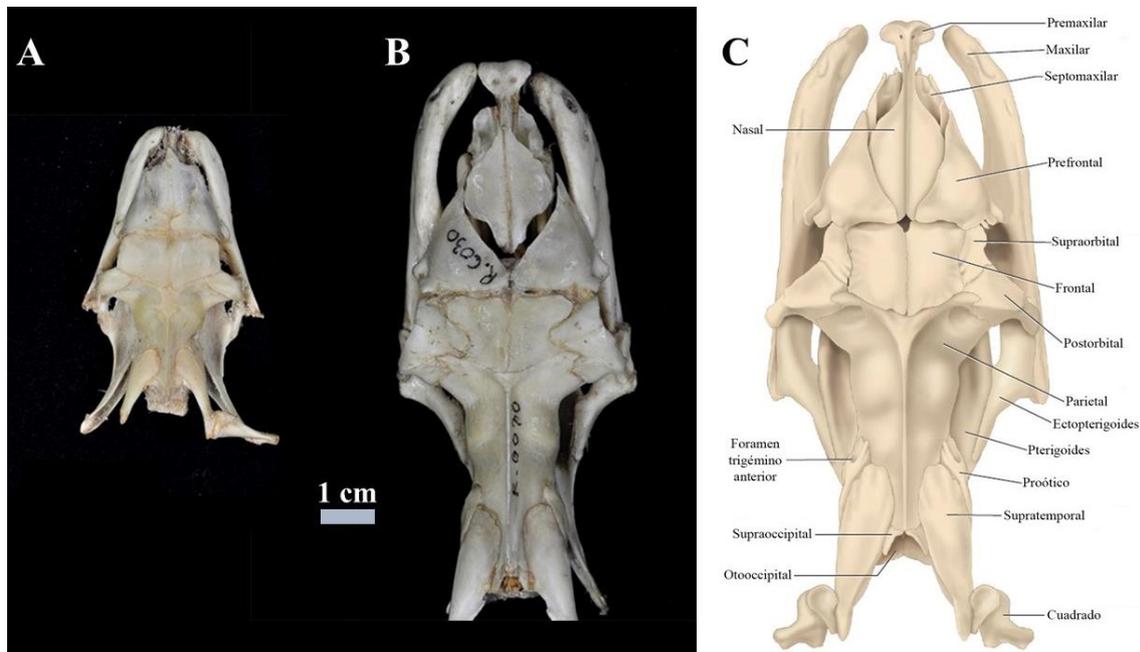


Figura 6: Anatomía craneana dorsal en serpientes actuales. A, *Boa constrictor occidentalis*; B, *Malayopython reticulatus*; C, dibujo de cráneo de *Python sp.* tomado y modificado de De Iuliis y Pulerà (2011). (Fotos tomadas por Melina Velasco).

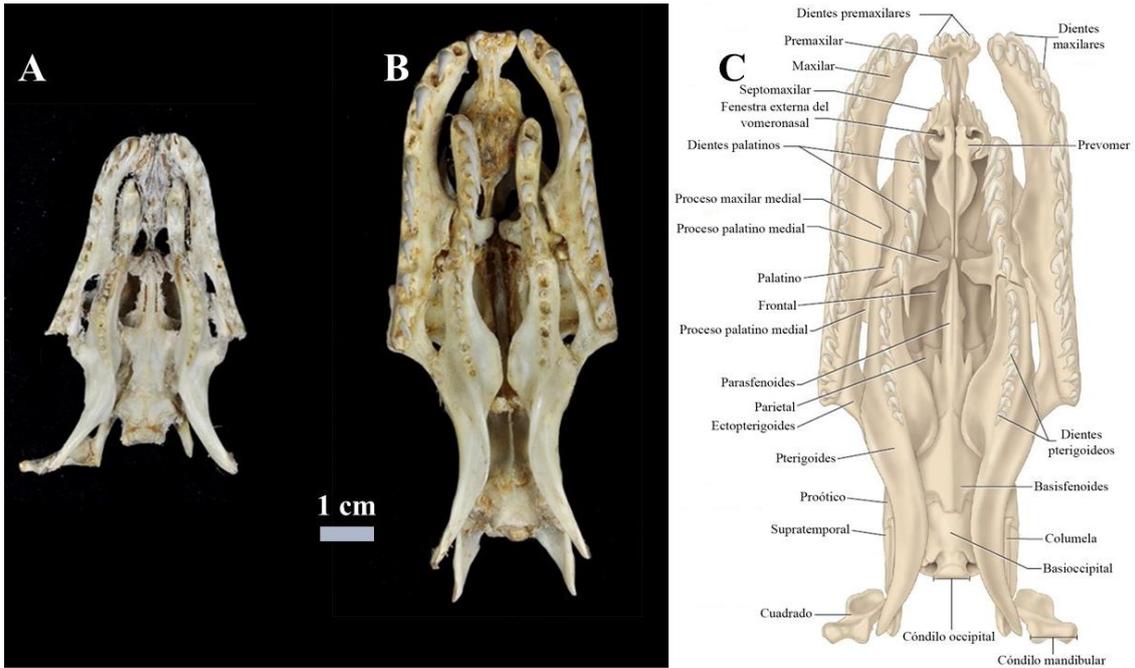


Figura 7: Anatomía craneana ventral en serpientes actuales. A, *Boa constrictor occidentalis*; B, *Malayopython reticulatus*; C, dibujo de cráneo de *Python sp.* tomado y modificado de De Iuliis y Pulerà (2011). (Fotos tomadas por Melina Velasco).

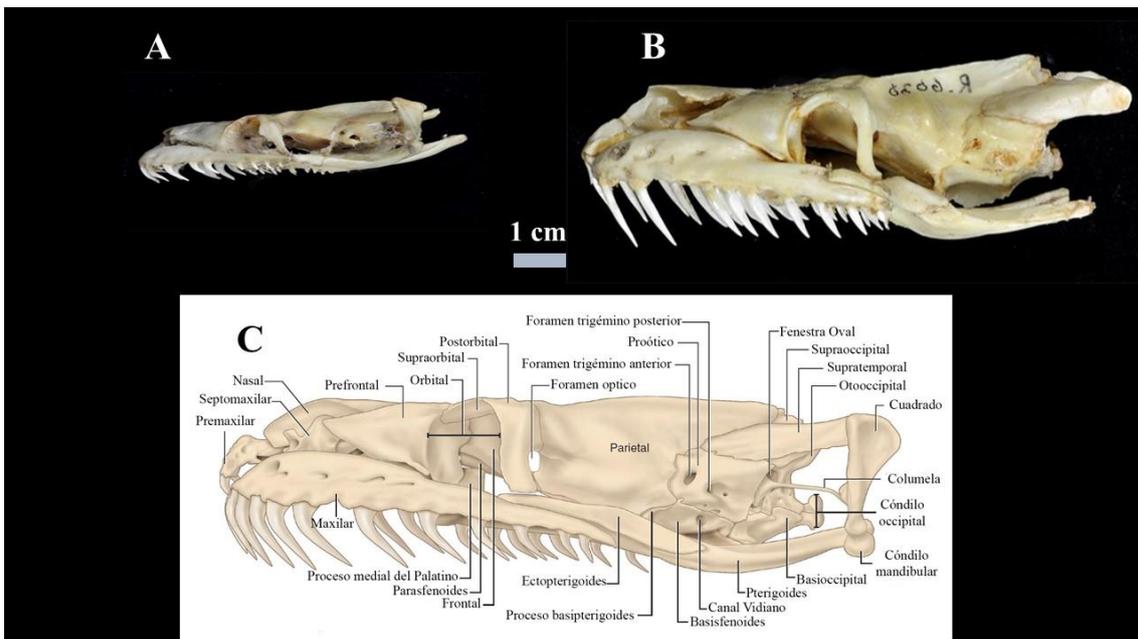


Figura 8: Anatomía craneana lateral en serpientes actuales. A, *Boa constrictor occidentalis*; B, *Malayopython reticulatus*; C, dibujo de cráneo de *Python sp.* tomado y modificado de De Iuliis y Pulerà (2011). (Fotos tomadas por Melina Velasco).

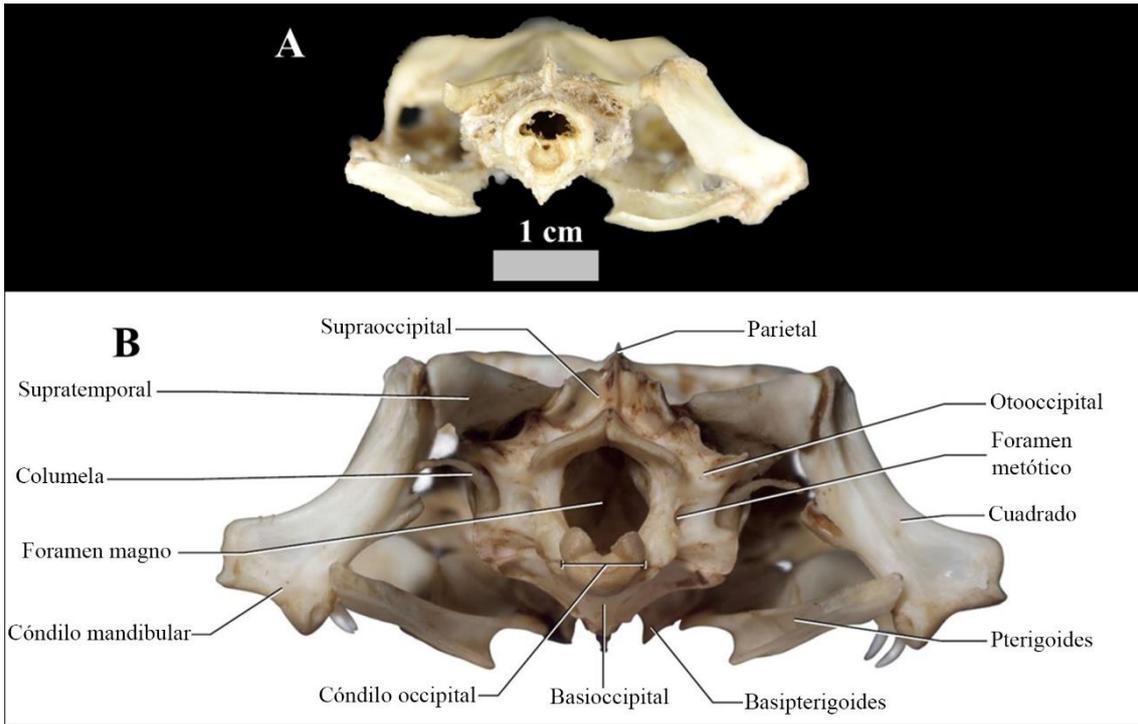


Figura 9: Anatomía craneana posterior en serpientes actuales. A, *Boa constrictor occidentalis*; B, dibujo de cráneo de *Malayopython reticulatus* tomado y modificado de De Iuliis y Pulerà (2011). (Fotos tomadas por Melina Velasco).

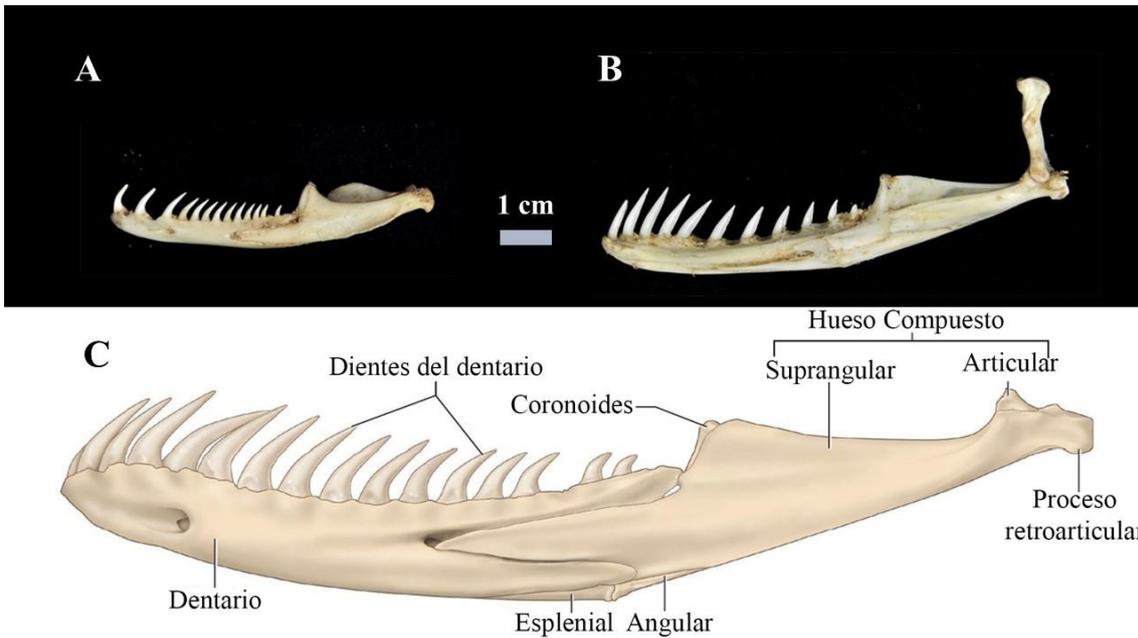


Figura 10: Anatomía mandíbula inferior en vista externa. A, *Boa constrictor occidentalis*; B, *Malayopython reticulatus*; C, dibujo de cráneo de *Python sp.* tomado y modificado de De Iuliis y Pulerà (2011). (Fotos tomadas por Melina Velasco).

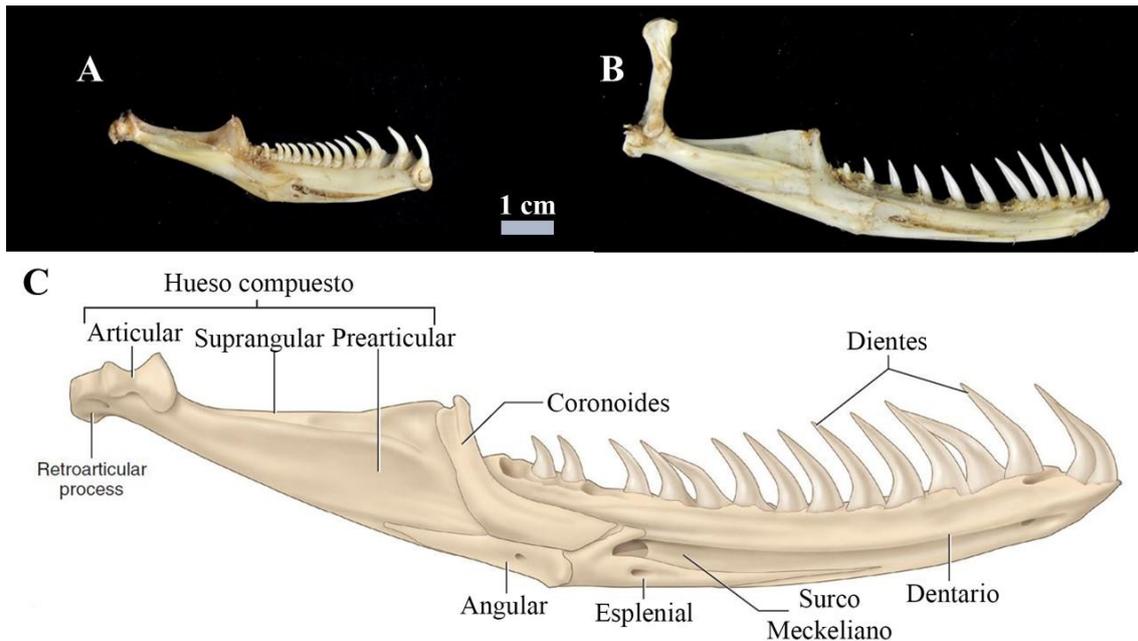


Figura 11: Anatomía mandíbula inferior en vista interna. A, *Boa constrictor occidentalis*; B, *Malayopython reticulatus*; C, dibujo de cráneo de *Python sp.* tomado y modificado de De Iuliis y Pulerà (2011). (Fotos tomadas por Melina Velasco).

✿ **Nomenclatura del esqueleto postcraneano:** Debido a la ausencia de cintura y miembros anterior y la presencia de cintura y miembros posteriores reducidos en algunos grupos, en el postcráneo de las serpientes es posible reconocer sólo tres regiones generales (figura 12): precloacal (dorsal o troncal), cloacal y postcloacal (caudal) (Hoffstetter y Gasc, 1969). La región precloacal se extiende desde el cráneo hasta la abertura de la cloaca, e incluye el mayor número de vértebras, pudiendo llegar al extremo de 500. Además, esta región está caracterizada por la presencia de costillas simples articuladas al cuerpo vertebral. La primera vértebra de la región precloacal es el atlas que articula con el cóndilo occipital del cráneo. A continuación del atlas se encuentra el axis que, junto con el primero, permiten los movimientos de la cabeza. Las vértebras que continúan posteriormente al axis tienen todas una morfología similar (figura 13), aunque en algunos casos, es posible distinguir diferencias sutiles entre vértebras precloacales anteriores, medianas y posteriores, donde las anteriores (o “cervicales”) portan una hipoapófisis en la superficie ventral del centro vertebral, mientras que en las medianas y posteriores la hipoapófisis es reemplazada por una carena hemal de variable desarrollo (Hoffstetter y Gasc, 1969; Rage y Albino, 1989; Albino, 2011b). La región cloacal está caracterizada por las vértebras circunscriptas a la zona en que se abre la abertura cloacal, en un número que varía de 2 a 5 vértebras (figura 14). Las costillas de las vértebras cloacales son bífidas y fusionadas al cuerpo



vertebral (linfoapófisis) (Hoffstetter y Gasc, 1969). La región postcloacal (o caudal) se extiende desde la cloaca hasta el extremo de la cola, donde el número de vértebras varía desde un 10 al 50% de la longitud de la región precloacal. En esta región no se observan costillas articuladas, sino que las mismas son reemplazadas por las pleuroapófisis que son simples y fusionadas a las vértebras (figura 14). Ventralmente, en lugar de carena hemal puede presentarse una estructura impar como una corta hipoapófisis o una estructura par, por donde pasan los vasos linfáticos y son denominadas hemapófisis.

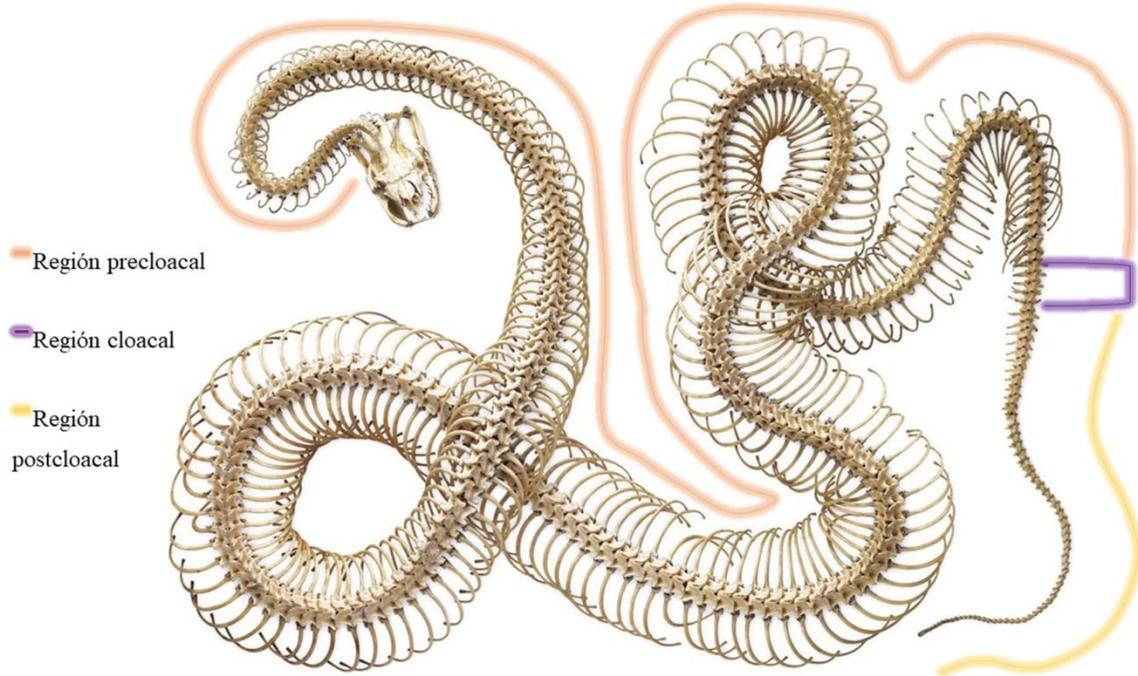


Figura 12: Regiones de la columna vertebral.

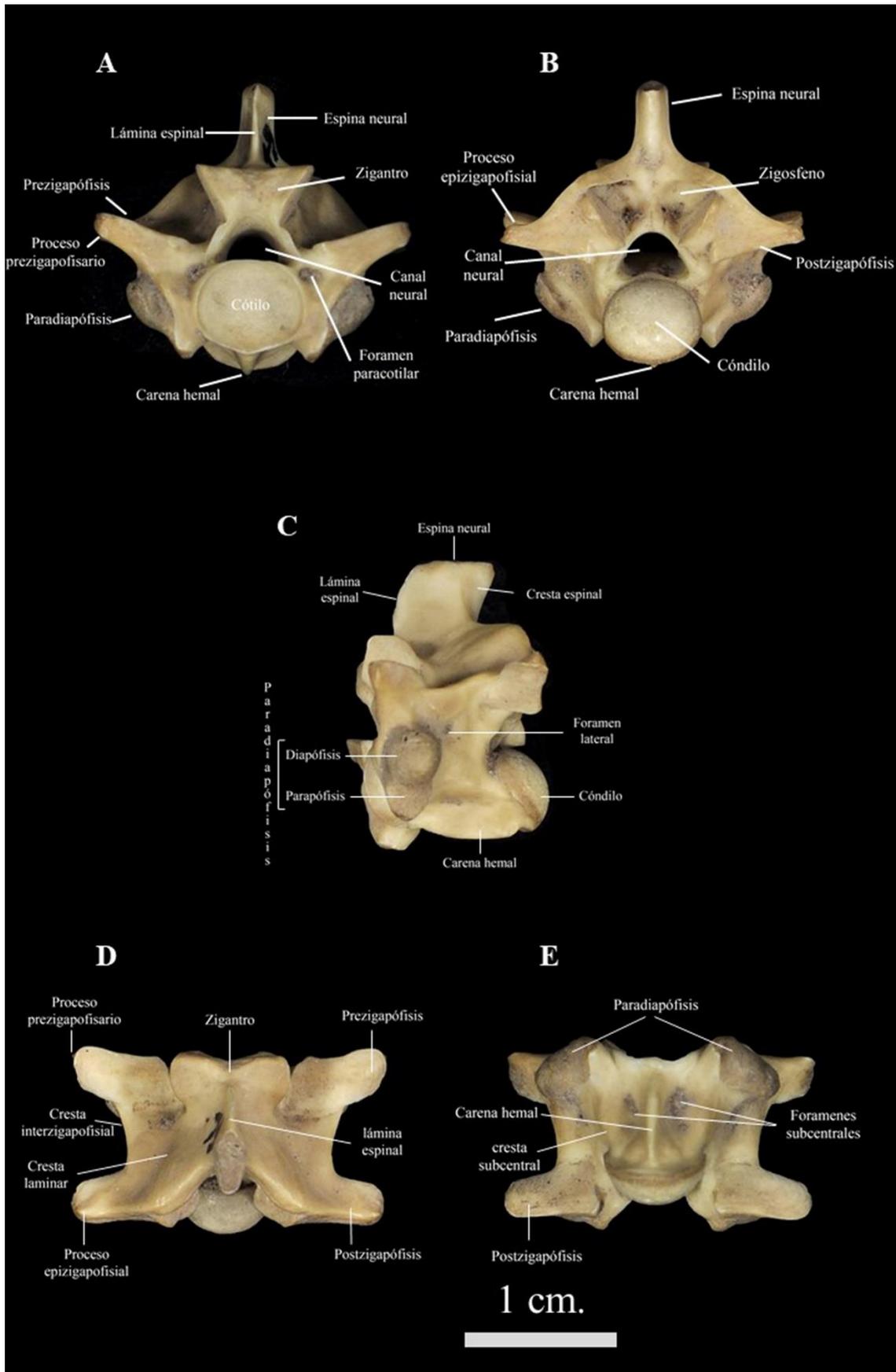


Figura 13: Anatomía de una vértebra de *Boa constrictor occidentalis*. A, vista anterior; B, vista posterior; C, vista lateral; D, vista dorsal; E, vista ventral. (Fotos tomadas por Melina Velasco).

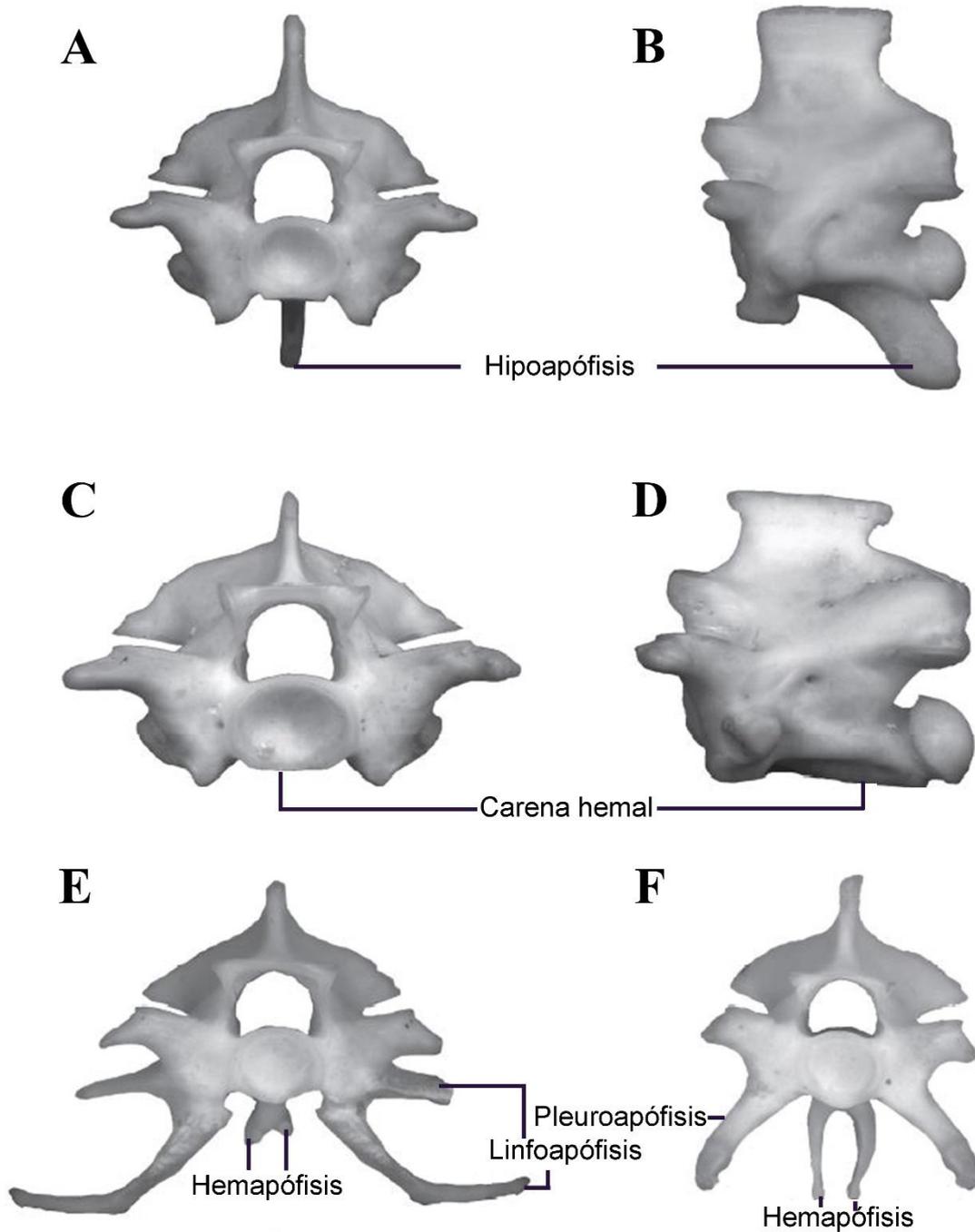


Figura 14: Tipos generalizados de vértebras según la región a la que pertenece. A, vértebra dorsal anterior, vista anterior; B, vértebra dorsal anterior, vista lateral; C, vértebra dorsal mediana o posterior, vista anterior; D, vértebra dorsal mediana o posterior, vista lateral; E, vértebra cloacal; F, vértebra postcloacal. (Modificado de Carmona *et al*, 2010).

Introducción al encéfalo

🌿 *Nomenclatura relacionada con los tejidos blandos* (figura 15, 16, 17 y 18): El sistema nervioso de los reptiles es tubular, de organización lineal, de superficie lisa (sin convoluciones), con cierto grado de flexión en su longitud (Wyneken, 2007). La cavidad cerebral está limitada por un cráneo tubular compuesto rostralmente por los



cartílagos etmoidales, lateralmente por la serie de los huesos óticos, ventralmente por el basisfenoides y laterosfenoides, y caudalmente por la serie occipital (Wyneken, 2007). El cráneo tubular está recubierto por los huesos supraoccipital, parietal y los frontales, reconociéndose un espacio subdural (ventral a la duramadre) y un espacio epidural (dorsal a la duramadre).

El encéfalo, está constituido por la región anterior, medio y posterior, presenta los órganos de los sentidos y desde las diferentes regiones del encéfalo parten los nervios craneales. El encéfalo de las serpientes ocupa gran parte del espacio endocraneal, y presenta una flexión entre el encéfalo medio y posterior, que hace que la región ventral del encéfalo posterior se disponga ventralmente al encéfalo medio. Otro carácter anatómico de destacar es que en este grupo de animales se presentan doce pares de nervios craneales y no trece como en la mayoría de los tetrápodos; esto está dado por la ausencia del par once, ya que este nervio es encargado de inervar el músculo *cucularis*, que en las serpientes no está desarrollado (Auen y Langebartel, 1977).

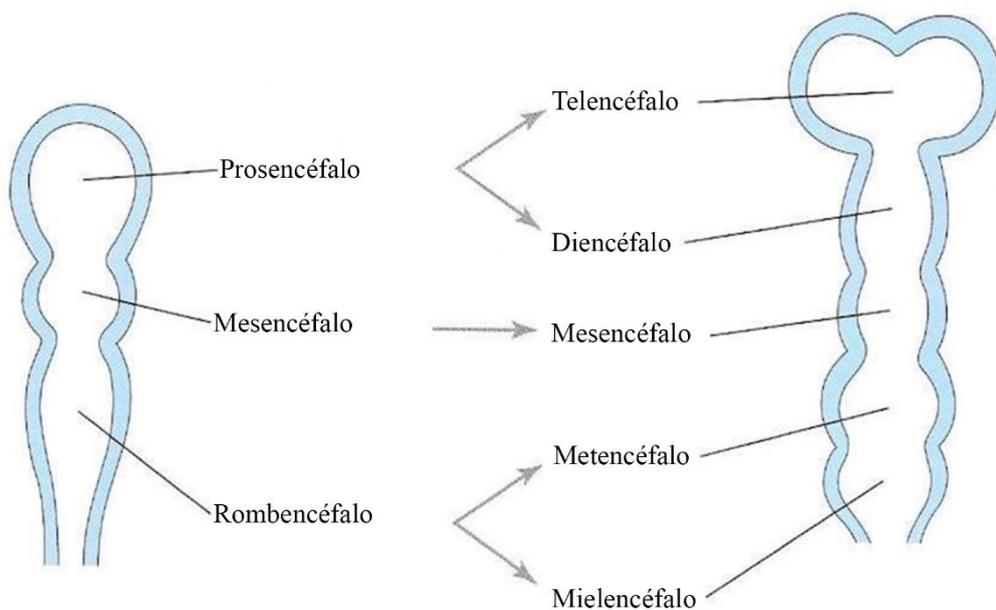


Figura 15: Regiones del encéfalo embrionarias. (Modificado de Mtui *et al*, 2015)

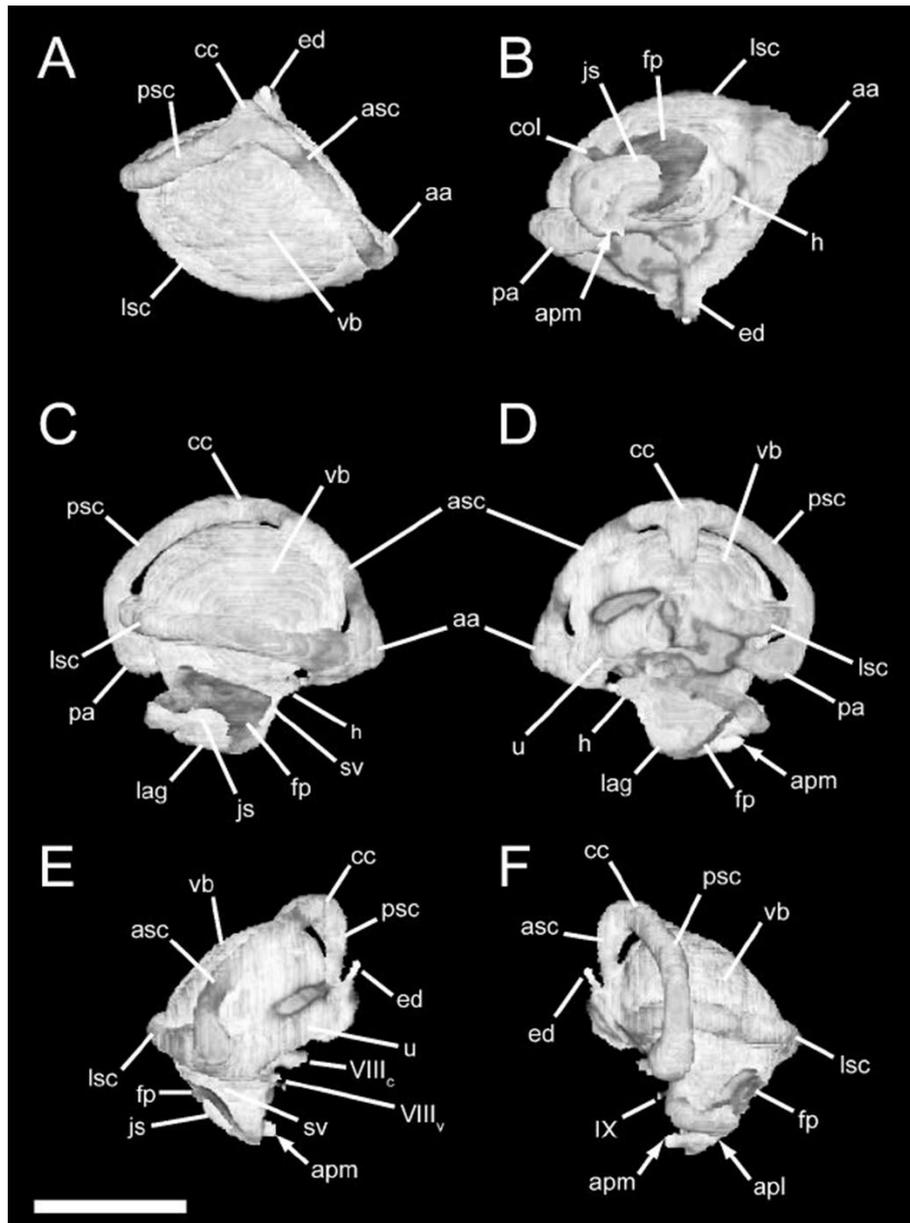


Figura 18: Anatomía del oído interno derecho de *Uropeltis woodmasoni*. A, vista dorsal; B, vista ventral; C, vista lateral; D, vista medial; E, vista anterior; F, vista posterior. Abreviaturas: aa, ampula anterior; apl, apertura lateral del receso timpánico; apm, apertura medial del receso timpánico; asc, canal semicircular anterior; cc, common crus; col, porción ósea de la columela; ed, ducto endolinfático; fp, pie de la columela; h, helicotrema; IX, nervio glossofaríngeo; js, seno juxtastapedial; lag, lagena (cóclea); lsc, canal semicircular lateral; pa, ampula posterior; psc, canal semicircular posterior; sv, porción vestibular de la cisterna perilinfática; u, utrículo; vb, vestibulo; VIIIc, rama coclear del nervio ótico; VIIIv, rama vestibular del nervio ótico. (Tomado de Olori, 2010).

Metodología de análisis

La sistemática general utilizada proviene de Hsiang *et al.* (2015).

Para el análisis anatómico tanto craneal como vertebral se utilizó un microscopio estereoscópico. Las fotografías fueron tomadas con diferentes cámaras digitales. Los especímenes fueron medidos mediante el calibre Digital Caliper 0-150 mm. Las medidas tomadas corresponden a aquellas detalladas por Albino (2011b).

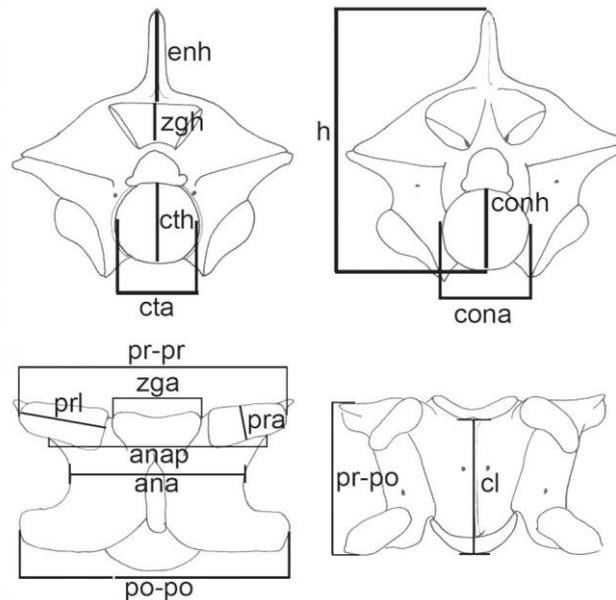


Figura 19: Medidas utilizadas en los análisis; 1, vistas anterior; 2, posterior; 3, dorsal; 4, ventral. ana, ancho arco neural; anap, ancho arco neural posterior a prezigapófisis; cl, longitud centro vertebral; cona, ancho cóndilo; conh, altura cóndilo; cta, ancho cótilo; cth, altura cótilo; enh, altura espina neural; h, altura vértebra; pra, ancho prezigapófisis; prl, longitud prezigapófisis; po-po, distancia postzigapofisaria; pr-pr, distancia prezigapofisaria; pr-po, distancia interzigapofisaria; zga, ancho zigósfero; zgh, altura zigósfero. Tomado de Albino, 2011.

A estas medidas se adicionaron: zgp: profundidad del zigósfero, medido desde el borde anterior del zigósfero hasta el inicio de la espina neural en vista dorsal; y ped: profundidad de la escotadura posterior del arco neural, medida desde el borde posterior del arco neural hasta la línea virtual posterior que une los márgenes de las postzigapófisis en vista dorsal.

También se realizó microtomografía computarizada con el equipo Bruker SkyScan 1173 en las instalaciones de Y-Tec, Berisso, sobre la región cloacal y caudal del ejemplar PVL 4714. Las exposiciones fueron realizadas en corte espiral de 70 micrones (micrómetros=0.07 milímetros).

Con el fin de establecer las relaciones filogenéticas del nuevo taxón procedente del Paleógeno de la provincia de Jujuy, se utilizó la matriz de datos de Vasile *et al.* (2013). Esta matriz, generada por estos autores, evaluó la posición filogenética de 16 especies de madtsoideos más dos especies externas al nodo Serpentes. El ejemplar de la Formación Mealla se incluye en este análisis dado que presenta caracteres que la agrupa dentro de la familia Madtsoiidae como son ausencia del proceso prezigapofisario, presencia de forámenes paracotilares y la presencia de forámenes parazigantrales. La utilización de esta matriz en la presente tesis se debe a que no hay una filogenia actual consensuada que incluya tanto a los madtsoideos como al resto de las serpientes.



La matriz incluye un total de 143 caracteres, entre los cuales 96 son craneanos y 47 postcraneanos. Los caracteres craneanos son eliminados del análisis debido a que el 90% de los ejemplares analizados no presentan conservación del cráneo. Se incluyeron las 23 especies existentes de madtsoideos conocidos hasta la actualidad, dos serpientes basales como stem group (*Najash rionegrina* y *Dinilysia patagonica*) y el ejemplar en estudio (Taxón A).

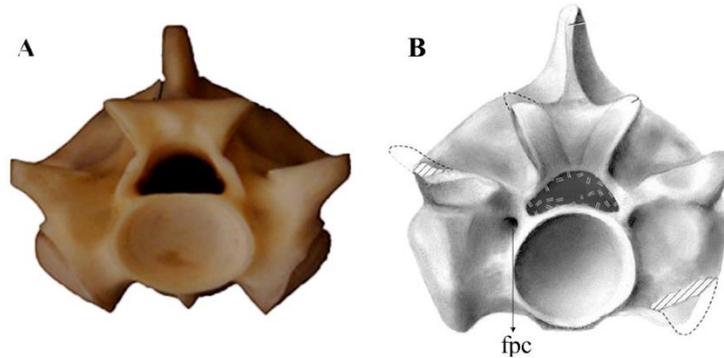
Debido a que para esta Tesis se estudiará el material disponible de la especie cretácica *Dinilysia patagonica* (Cap. III), será posible recodificar los caracteres postcraneanos utilizados por Vasile *et al.* (2013). Además, se anexaron en la comparación, especies de madtsoideos que fueron descritas con posterioridad al trabajo de Vasile *et al.* (2013), como son el caso de *Adinophis fisaka* (Pritchard *et al.*, 2014) y *Platyspondylophis tadkeshwarensis* (Smith *et al.*, 2016). También se incluyen las siguientes especies de madtsoideos que fueron omitidas por Vasile *et al.* (2013): *Alamitophis argentinus* (Albino 1986), *Patagoniophis parvus* (Albino 1986), *Rionegrophis madtsoiodes* (Albino 1986), *Madtsoia pisdurensis* (Mohabey *et al.*, 2011) y *Wonambi barriei* (Scanlon y Lee, 2000). En los casos en que el material no fue accesible, los caracteres se analizan a partir de las imágenes que permiten reevaluar muchos de los estados considerados por Vasile *et al.* (2013) para las distintas especies. Estos datos son tomados de trabajos originales: *Adinophis fisaka* (Pritchard *et al.*, 2014); *Alamitophis argentinus* (Albino, 1986 y 2000; Scanlon, 1993); *Alamitophis elongatus* (Albino, 1994); *Alamitophis tingamarra* (Scanlon, 2005); *Gigantophis garstini* (Andrews, 1901: Hoffstetter 1961b); *Herensugea karistiorum* (Rage, 1996); *Madtsoia bai* (Simpson, 1933); *Madtsoia camposi* (Rage, 1998); *Madtsoia madagascariensis* (Hoffstetter 1961a; LaDuke *et al.*, 2010); *Madtsoia pisdurensis* (Mohabey *et al.*, 2011); *Menarana laurasiae* (Rage, 1996); *Menarana nosymena* (LaDuke *et al.*, 2010); *Nanowana godthelpi* (Scanlon, 1997); *Nanowana schrenki* (Scanlon, 1997); *Nidophis insularis* (Vasile *et al.*, 2013); *Patagoniophis australiensis* (Scanlon, 2005); *Patagoniophis parvus* (Albino, 1986; Scanlon, 1993); *Platyspondylophis tadkeshwarensis* (Smith *et al.*, 2016); *Rionegrophis madtsoiodes* (Albino, 1986); *Sanajeh indicus* (Wilson *et al.*, 2010); *Wonambi barriei* (Scanlon y Lee, 2000); *Wonambi narracoortensis* (Smith, 1976; Barrie, 1990; Scanlon, 1995; Rieppel *et al.*, 2002); *Yurlunggur camfieldensis* (Scanlon, 1992).



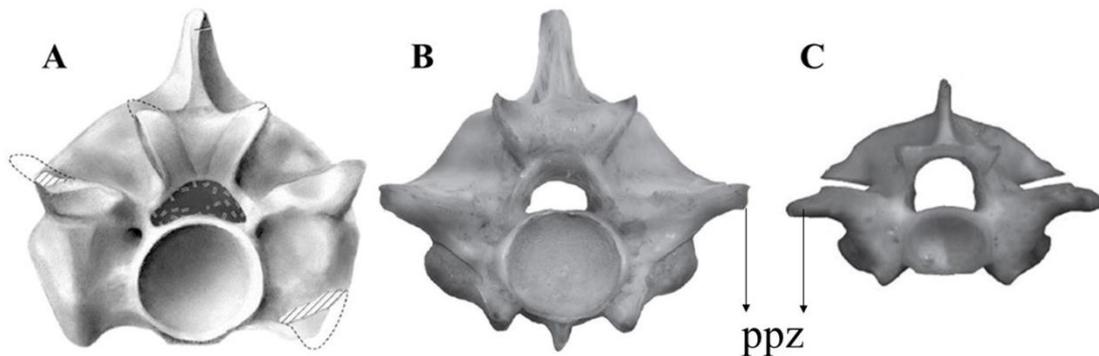
El análisis de la matriz de datos se realizó mediante el programa TNT (Goloboff *et al.*, 2008).

🌿 Lista de caracteres y sus estados (Vasile *et al.*, 2013):

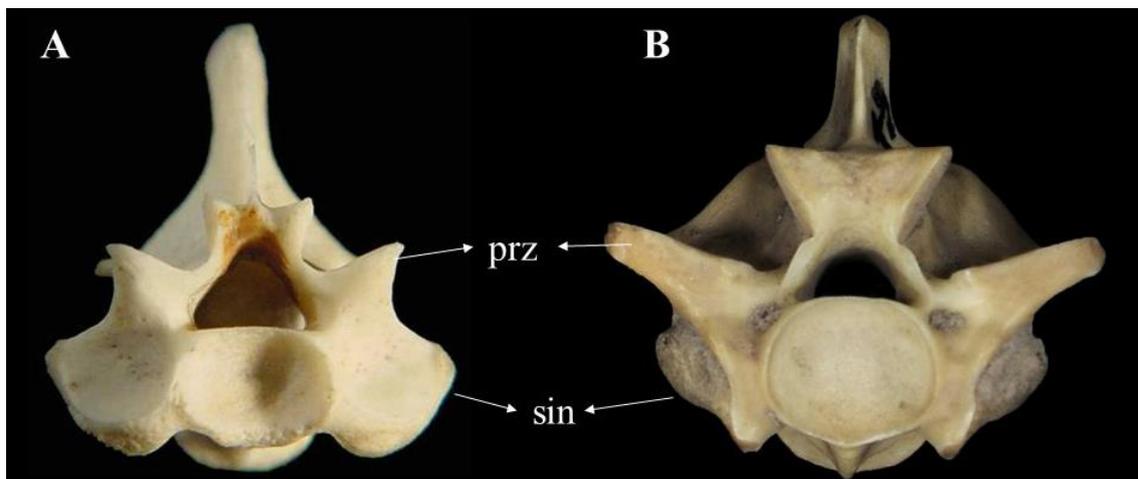
1. Forámenes paracotilares (fpc) bien desarrollados y consistentemente distribuidos: **(0)** ausente (A); **(1)** presente (B).



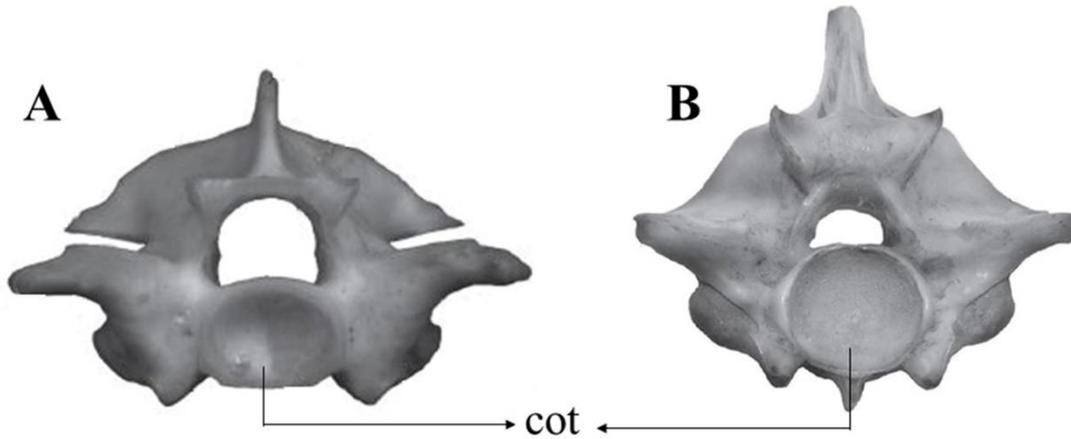
2. Proceso prezigapofisario (ppz): **(0)** ausente (A); **(1)** corto (B); **(2)** elongado (C).



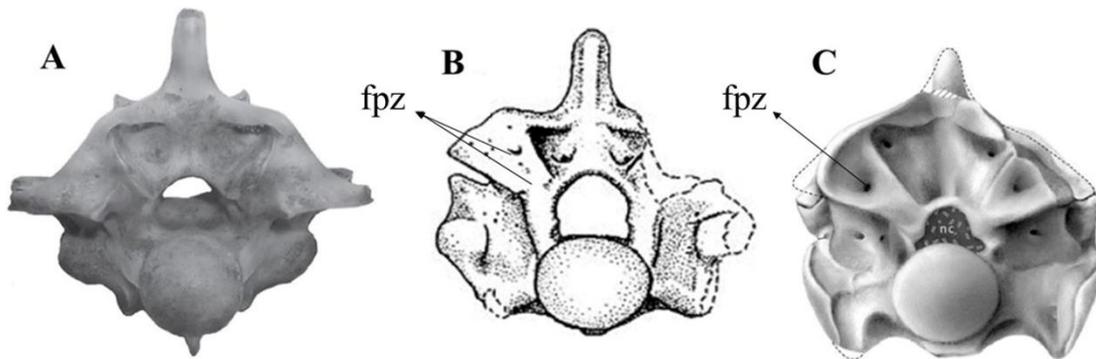
3. Extensión lateral de las paradiapófisis = sinapófisis (sin): **(0)** extendidas lateralmente alcanzando o sobrepasando el extremo de las prezigapófisis (prz) (A); **(1)** las prezigapófisis se extienden lateralmente más allá de las sinapófisis (B).



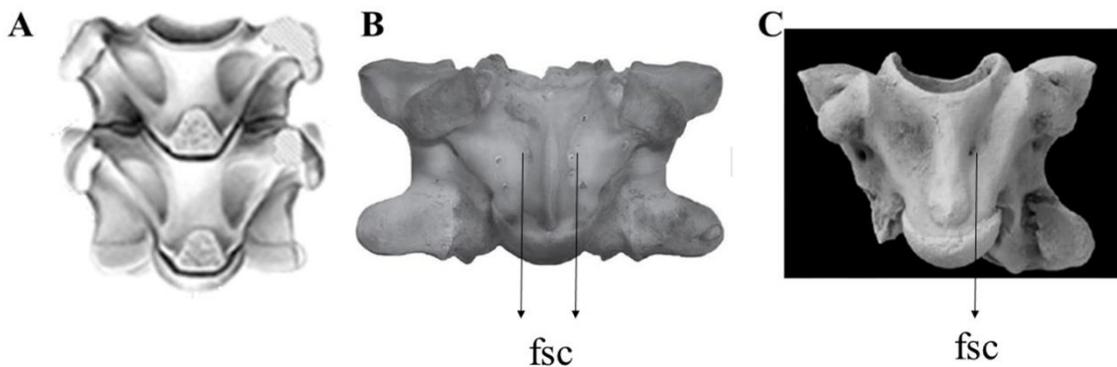
4. Forma del cótilo (cot) en vértebras precloacales: **(0)** fuertemente ovoide (A); **(1)** aproximadamente circular (B).



5. Forámenes parazigantales (fpz): **(0)** ausente (A); **(1)** presente, forámenes pequeños múltiples (B); **(2)** presente, par de forámenes grandes (C).



6. Forámenes subcentrales (fsc): **(0)** ausente (A); **(1)** simétricos y pareados (B); **(2)** tamaño asimétrico o foramen único (C).



7. Superficie ventral del centro en vértebras troncales medianas: **(0)** lisa (A); **(1)** prominencia mediana que se extiende desde el cótilo hasta el cóndilo por toda la superficie ventral (carena hemal = ch) (B).



A



B



8. Fosa perilinfática subcentral en vértebras precloacales posteriores: **(0)** ausente (A); **(1)** presente (B).

A



B



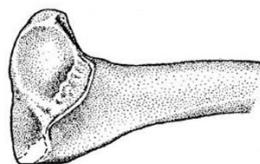
9. Linfoapófisis cloacales: **(0)** ausentes; **(1)** presentes, tres o menos (imagen); **(2)** presentes en número de cuatro.



10. Número de vértebras caudales: **(0)** >50% del número de precloacales; **(1)** aproximadamente 10% o menos del número de precloacales.

11. Costillas, tubérculo costal (tc) (tubérculo o proceso tuberculiforme, proceso dorsal): **(0)** ausente; **(1)** presente.

A

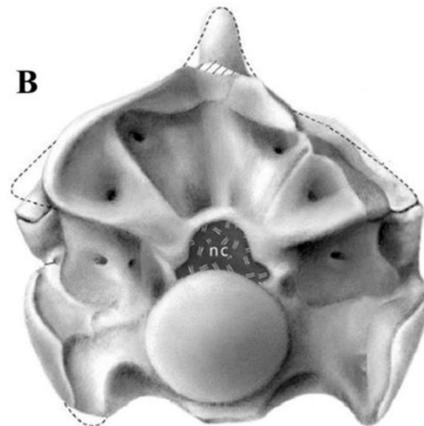
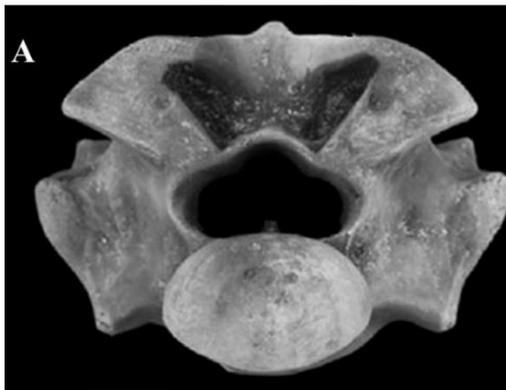


B

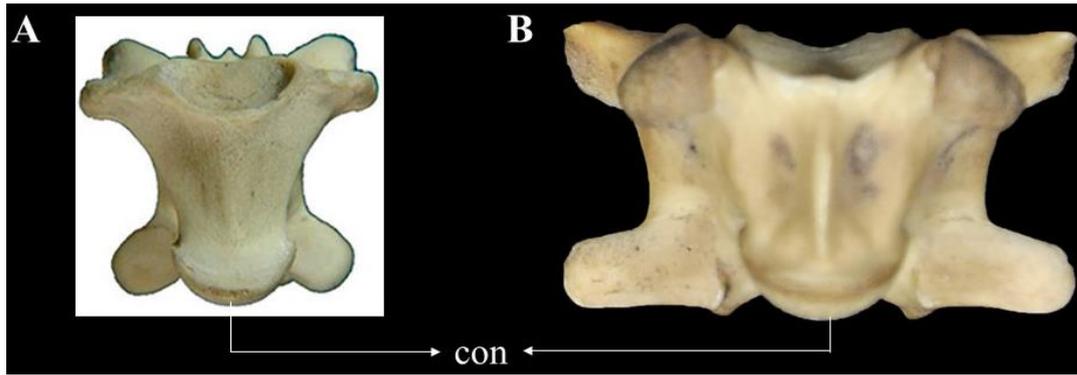




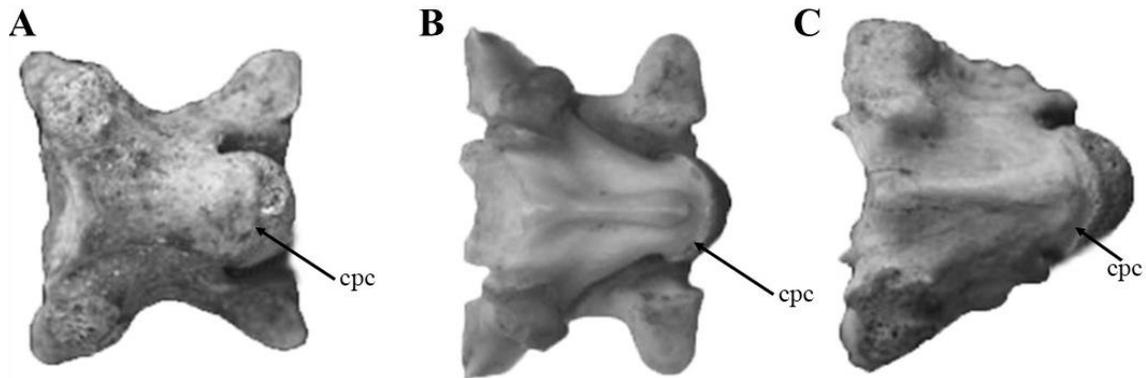
12. Cintura pectoral y extremidades anteriores: **(0)** presente; **(1)** ausente.
13. Tibia, fibula, y patas posteriores: **(0)** presente; **(1)** ausente.
14. Fémur con buen desarrollo del trocánter femoral: **(0)** presente; **(1)** fémur corto, sin trocánter; **(2)** fémur ausente.
15. Pelvis: **(0)** apoyada sobre las vértebras cloacales del esqueleto axial; **(1)** pelvis no apoyada sobre el esqueleto axial; **(2)** pelvis ausente.
16. Número de vértebras precloacales: **(0)** <120; **(1)** 120–160; **(2)** 160–200; **(3)** >200.
17. Número de vértebras caudales: **(0)** >20; **(1)** <20.
18. Proceso dorsoposterior del arco neural del atlas: **(0)** presente, bien desarrollado; **(1)** ausente o muy poco desarrollado.
19. Intercentro II: **(0)** no fusionado a la región anterior del centro del axis, conectado suturalmente como máximo; **(1)** fusionado a la región anterior del centro del axis.
20. Cóndilo en vértebras troncales medianas: **(0)** oval, dimensión sagital mucho menor que el diámetro transversal; **(1)** redondeado, dimensión sagital similar al diámetro transversal.



21. Cóndilo en vértebras troncales medianas: **(0)** orientado muy dorsalmente, borde ventral (como máximo) de la superficie del cóndilo expuesta en vista ventral (A); **(1)** orientado posteriormente o posterodorsalmente, gran parte de la superficie del cóndilo expuesta en vista ventral (B).



22. Constricción precondilar del centro vertebral (cpc): **(0)** ausente o muy débil (A); **(1)** moderada (B); **(2)** fuerte (C).



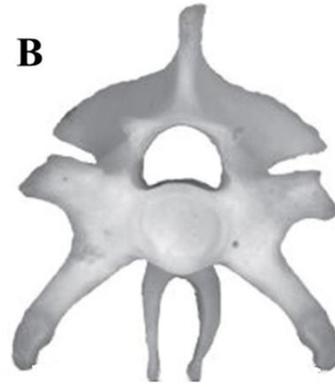
23. Orientación de las zigapófisis en vértebras troncales medianas: **(0)** muy inclinadas medialmente, 30° o más respecto a la horizontal; **(1)** moderadamente inclinada medialmente, entre $15\text{--}30^\circ$ respecto a la horizontal; **(2)** no inclinada medialmente, $<15^\circ$ respecto a la horizontal.

24. Hipoapófisis: **(0)** presente en ocho vértebras cervicales anteriores o menos; **(1)** presente hasta por lo menos en diez vértebras cervicales, pero ausente en la región troncal media y posterior; **(2)** presente en todo el tronco, pero poco desarrolladas en las vértebras posteriores; **(3)** presente en todo el tronco, bien desarrolladas a todo lo largo del mismo.

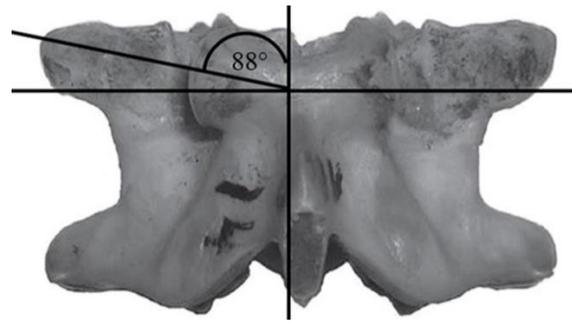
25. Vértebras caudales, proyecciones posteroventrales: **(0)** presentes; **(1)** ausentes.

26. Elementos posteroventrales de las vértebras caudales: **(0)** articulados con el centro; **(1)** fusionados con el centro.

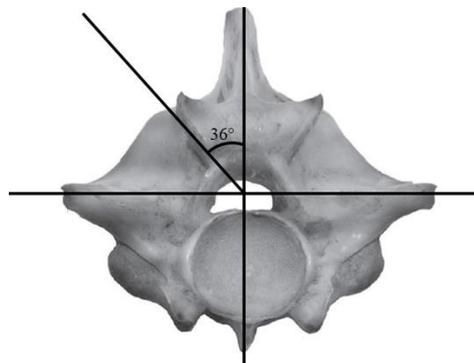
27. Elementos posteroventrales de las vértebras caudales: **(0)** distalmente fusionados (chevrons) (A); **(1)** distalmente separados (hemapófisis) (B); **(2)** elemento medial simple (hipoapófisis caudal).

**A****B**

28. Costillas: **(0)** delgadas en todo el cuerpo; **(1)** engrosadas y fuertemente osificadas (paquiositosis) en la región media del cuerpo.
29. Región cervical: **(0)** presente, al menos las primeras 20 vértebras anteriores llevan costillas más cortas y delgadas que el resto de las vértebras; **(1)** ausente, sólo las vértebras más anteriores llevan costillas cortas y delgadas.
30. Tamaño del cuerpo: **(0)** grande, >5 m; **(1)** tamaño mediano, 2–5 m; **(2)** pequeño, <2 m en longitud.
31. Índice de elongación de la vértebra, expresado como proporción del ancho mínimo del arco neural con respecto a la longitud del centro (ana/cl): **(0)** elongada, proporción <0.9; **(1)** acortado, relación cercana a 1; **(2)** corta, proporción >1.2.
32. Índice de la forma de la vértebra, expresado como el ancho total a la longitud total, medido en vista dorsal (po-po/pr-po): **(0)** larga, proporción <1; **(1)** en forma cuadrada, relación entre 1–1.35; **(2)** ancha, proporción >1.4.
33. Índice de constricción de la vértebra, expresado como el ancho mínimo del arco neural al ancho total, medido a nivel del borde lateral de las zigapófisis (ana/po-po): **(0)** constricción escasa, proporción igual o >0.67; **(1)** constricción marcada, proporción <0.67.
34. Carena hemal estrecha y filosa: **(0)** ausente; **(1)** presente.
35. Forma del canal neural: **(0)** abovedado; **(1)** trifoliado.
36. Tamaño relativo del canal neural: **(0)** pequeño, de sección transversal aproximadamente la mitad o menos que la del cótilo; **(1)** grande, de sección transversal cercana a la de cótilo.
37. Proyección de la faceta articular de la prezigapófisis: **(0)** eje principal orientado antero-lateralmente (<60° respecto al plano sagital); **(1)** moderadamente orientado lateralmente, eje principal que diverge entre 60-80° del plano sagital; **(2)** evertido lateralmente, eje principal que diverge 80° o más desde el plano sagital (imagen).



38. Facetas de inclinación del zigósfeno en relación a la vertical: **(0)** ligeramente inclinadas, ángulo $<25^\circ$; **(1)** moderadamente inclinadas, ángulo entre $25-35^\circ$; **(2)** marcadamente inclinadas, ángulo $>35^\circ$ (imagen).

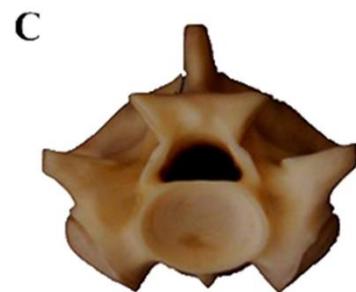
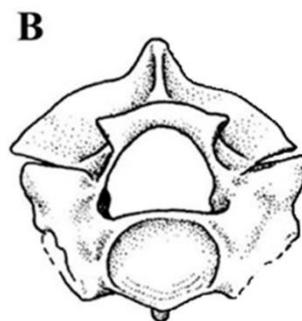
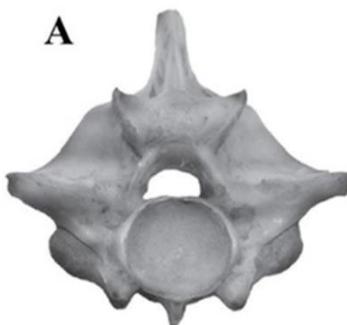


39. Ancho del zigósfeno, expresado como proporción del ancho del zigósfeno respecto al ancho del cótilo, en vista anterior (zga/cta): **(0)** ancho, relación cercana a 1; **(1)** angosto, proporción significativamente <1 .

40. Índice de la forma del zigósfeno, expresado como la proporción del ancho del zigósfeno respecto al espesor del zigósfeno (zga/zgh): **(0)** delgado, radio >3.5 ; **(1)** espeso, radio <3.5 .

41. Zigósfeno, borde anterior en vista dorsal (zgp/zga): **(0)** profundamente cóncavo, relación de la profundidad con el ancho >0.1 ; **(1)** ligeramente cóncavo, relación <0.1 ; **(2)** recto; **(3)** trilobulado.

42. Morfología del techo del zigósfeno: **(0)** dorsalmente cóncavo (A); **(1)** dorsalmente convexo (B); **(2)** horizontal (C).





43. Margen ventral de las parapófisis: **(0)** alto, dorsal al margen ventral del cótilo (A); **(1)** proyectado ventralmente, a nivel o ventral al margen ventral del cótilo (B).

A



B

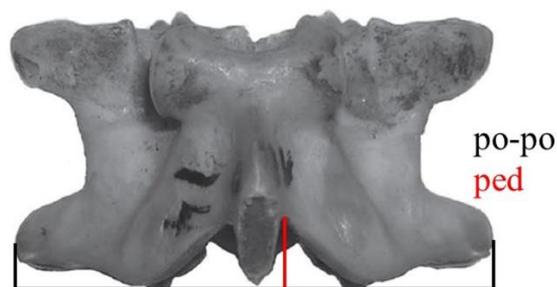


44. Altura relativa de la espina neural, expresada como la altura de la espina neural (medida desde el borde dorsal del zigósfero) respecto a la altura total de la vértebra ((enh/h) x100): **(0)** alta, >30%; **(1)** moderada, entre 15–30%; **(2)** baja, <15%.

45. Tamaño relativo de la espina neural, expresado como relación de la altura de la espina neural (ver 144) respecto a la altura del cóndilo (enh/conh): **(0)** alto, cerca o >1; **(1)** moderado, entre 0.5–0.9; **(2)** bajo, <0.5.

46. Tubérculo posterior de la espina neural: **(0)** ausente; **(1)** presente.

47. Profundidad de la muesca posteromediana del arco neural, expresada como la proporción del ancho de las postzigapófisis con respecto a la profundidad de la escotadura posterior (po-po)/ped: **(0)** levemente escotada, relación >6.5; **(1)** marcadamente escotada, exponiendo la mayor parte del cóndilo, relación <6.5.





✿ Matriz de datos: Listado de caracteres en los ejemplares recodificados

Taxón	Caracteres
<i>Najash rionegrina</i>	00012?11111100001?1111210110?11101010???1?0220?
<i>Dinilysia patagonica</i>	01110111??11122??0011121??0?122011102000110010
<i>Adinophis fisaka</i>	10002111?????????0001?????22200000211?1022?1
<i>Alamitophis argentinus</i>	1010211???1????????0012?0110?211010001103211111
<i>Alamitophis elongatus</i>	1011211????????????1012?101??201110102003111101
<i>Alamitophis tingamarra</i>	10112111??1????????1112?0110?211010111003012200
<i>Gigantophis garstini</i>	10012011????????????0101?????012011011111211101
<i>Herensugea karistiorum</i>	1011121????????????1102?????2011100120122022?0
<i>Madtsoia bai</i>	1010210???1????????00121???0?022001022111101101
<i>Madtsoia camposi</i>	10002110??1????????001210110?022001012012111101
<i>Madtsoia madagascariensis</i>	10002100??1????????111110000?011001020111100001
<i>Madtsoia pisdurensis</i>	10012011????????????1112?????022001011012011101
<i>Menarana laurasiae</i>	1010201????????????0011?????122011011110001111
<i>Menarana nosymena</i>	10112101??1????????1111?????0?121000000110101100
<i>Nanowana godthelpi</i>	101021112????????????01111?11??20111101112211100
<i>Nanowana schrenki</i>	?010?11????????????01111?11??2110101021011122?0
<i>Nidophis insularis</i>	10102111??1????????1012?0010?211110102003211111
<i>Patagoniophis australiensis</i>	10112111??1????????1111?????0?211110101000211110
<i>Patagoniophis parvus</i>	10102111??1????????011210120?201010102001112211
<i>P. tadkeshwarens</i>	00002111????????????0112?????022001112101212201
<i>Rionegrophis madtsoiodes</i>	10?1?111????????????011???????12??101?111?11????
<i>Sanajeh indicus</i>	?0012????????????1???????0?1?20?0?1???22????00
<i>Wonambi barriei</i>	10001?1?1?1?????????0?1110100?1???100?011?2000??
<i>Wonambi narracoortensis</i>	100121111?1?????3???101110010?022010022110100001
<i>Yurlunggur camfieldensis</i>	10002211????????????001111?1?0?122000021111002211
Taxon A	10112111111112201??111110100?221011101010011110

Paleoecología

Se estima el tamaño de las serpientes fósiles mediante un análisis cuantitativo. Se utilizó el método propuesto por Head *et al.* (2009). Estos autores, por medio de una regresión lineal, estimaron el tamaño del boideo paleógeno sudamericano *Titanoboa*



cerrejonensis. La regresión se realizó sobre la base de la distancia postzigapofisiaria (po-po) que representa el ancho máximo del arco neural y que estaría correlacionada positivamente con el tamaño corporal de las serpientes. Los datos fueron tomados sobre las vértebras precloacales ubicadas en la posición 60 y 65 por ciento respectivamente. Esta estimación realizada por Head *et al.* (2009) consideró como variables las medidas tomadas sobre vértebras de boideos actuales (Boidae) de tamaño corporal total conocido (LT), con los cuales *Titanoboa cerrejonensis* estaría relacionada. No es sabido si dicha correlación entre la distancia postzigapofisiaria y el tamaño corporal es extrapolable a otras especies no emparentadas con los boideos. Es de destacar que las columnas de las serpientes presentan un incremento paulatino en el tamaño de las vértebras, que luego de llegar al máximo comienzan a disminuir nuevamente, de forma pausada, en su tamaño hacia la región cloacal.

La Tabla 2 utilizada para la obtención de la ecuación lineal fue tomada de Scanferla (2010) quien modificó las medidas de la tabla original de Head *et al.* (2009).



<i>Especie</i>	<i>LHC</i>	<i>LT</i>	<i>60% (mm)</i>	<i>65% (mm)</i>
<i>Acrantophis dumerili</i>	1423	1535	6,38	6,53
<i>Acrantophis dumerili</i>	1900	2040	19,66	19,04
<i>Acrantophis dumerili</i>	2390	2480	23,5	21,42
<i>Boa constrictor</i>	1355	1606	12,92	12,64
<i>Boa constrictor</i>	2970	3220	27,67	27,08
<i>Boa constrictor</i>	3129	3434	28,2	28,01
<i>Candoia carinata</i>	803	867	11,22	10,96
<i>Candoia caninus</i>	1216	1450	12,2	11,8
<i>Corallus enhydris</i>	1360	1734	10,79	10,54
<i>Epicrates anguilifer</i>	1960	2330	17,61	17,97
<i>Epicrates cenchria</i>	1195	1380	11,54	11,27
<i>Epicrates cenchria</i>	1070	1210	10,65	10,22
<i>Epicrates inornatus</i>	1450	1700	11,66	11,58
<i>Epicrates striatus</i>	1385	1770	11,2	10,85
<i>Epicrates striatus</i>	1950	2250	15,09	15,08
<i>Epicrates subflavus</i>	1490	1720	10,8	10,66
<i>Eunectes murinus</i>	2110	2470	17,1	17,26
<i>Eunectes murinus</i>	2910	3320	24,32	23,99
<i>Eunectes notaeus</i>	2190	2510	17,67	17,24
<i>Eunectes notaeus</i>	2310	2690	24,33	23,12
<i>Sanzinia madagascarensis</i>	1423	1760	16,15	15,69

Tabla 2: Medidas postzigapofisarias utilizadas para la obtención de las medidas longitudinales. LHC longitud hocico-cloaca, LT longitud total. Medidas en mm. Modificado de Scanferla, 2010.

De esta tabla de medidas, por medio del programa de libre acceso Gnuplot, se obtuvieron las ecuaciones de regresión lineal para los ejemplares de *Dinilysia*.

Para vértebras ubicadas al 60%:

🌿 Longitud hocico-cloaca (LHC)

$$y = 95,9161x + 253,059$$

🌿 Longitud total (LT)

$$y = 100,754x + 435,857$$

Para vértebras ubicadas al 65%:

🌿 Longitud hocico-cloaca (LHC)

$$y = 100,416x + 216,932$$



✿ Longitud total (LT)

$$y = 105,98x + 389,999$$

Por el medio de este programa, se obtuvo la matriz de correlación entre los parámetros ajustados, arrojando una correlación entre la pendiente y la ordenada al origen de -0.94. Los parámetros son fuertemente correlacionados, por lo que dichos parámetros no son independientes uno de otro.

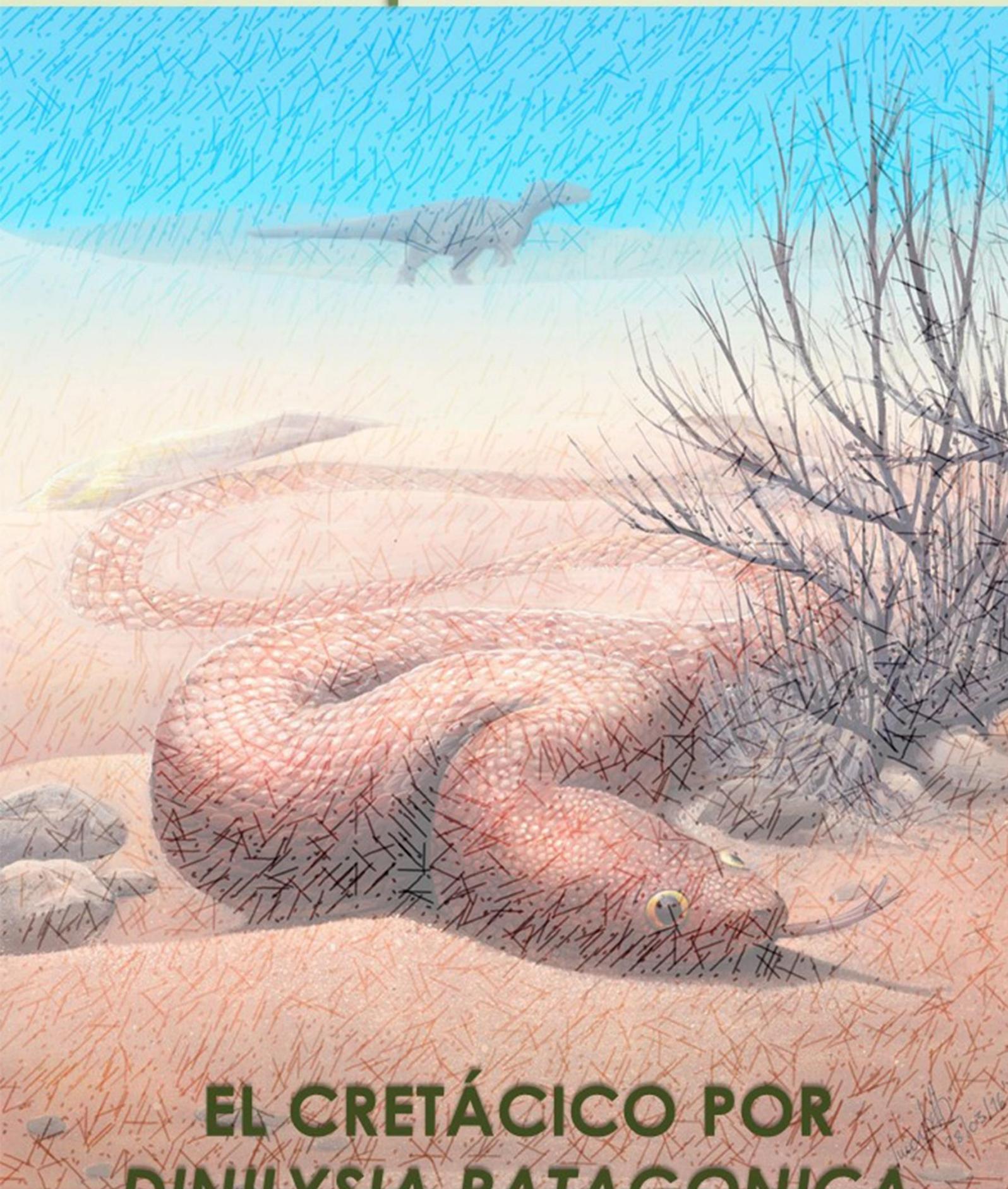
Los valores de pendientes y ordenadas son los mismos que el trabajo original, por lo que el R^2 es el mismo del trabajo de Head *et al*, 2009, ya que se utilizan los mismos datos que el trabajo original.

Incertidumbre dado en la:

	Pendiente	ordenada
LHC 60	95.9161 ± 9.599	253.059 ± 166.4
LT 60	100.754 ± 11.31	435.857 ± 196.1
LHC 65	100.416 ± 9.295	216.932 ± 157.3
LT 65	105.98 ± 10.86	389.999 ± 183.7

El error a usar en la estimación de tamaño es el de la ordenada, ya que es un error uniforme que no depende de x .

Capítulo 3



**EL CRETÁCICO POR
DINILYSIA PATAGONICA**



RESUMEN DE ANTECEDENTES SOBRE SERPIENTES CRETÁICAS DE AMÉRICA DEL SUR

Las serpientes cretácicas sudamericanas presentan una mayor diversidad específica en el sur del subcontinente. El registro ubicado más al norte del subcontinente se encontró en el Cenomaniano de Venezuela. Está fue una serpiente de hábito completamente marino, *Lunaophis aquaticus* (Albino *et al.*, 2016). Mientras tanto en Brasil, se obtuvo el registro más antiguo para América del Sur. Este posible ofidio del Aptiano, *Tetrapodophis amplectus*, presentar los cuatro miembros conservados (Martill *et al.*, 2015). Puede considerarse una serpiente por presentar un gran número de vértebras prelocales y articulación zigantro-zigósfeno. Mientras que en el Cenomaniano se recuperó una pequeña serpiente *Seismophis serpentionalis* (Hsiou *et al.*, 2014). Esta serpiente probablemente esté relacionada con *Najash rionegrina* (Hsiou *et al.*, 2014) serpiente que proviene de la provincia de Río Negro. Para el Turoniano-Santoniano, se identifica una vértebra de una serpiente no determinada (Bertini y Bonfim, 1998) y vértebras prelocales medianas articuladas pertenecientes al actual grupo de los Anilioidea y un ofidio que hasta el momento no ha sido determinado (Bertini, 1994; Zaher *et al.*, 2003; Candeiro, 2007). Fachini e Iori (2009) y Fachini y Hsiou (2011) dan a conocer el primer registro de una serpiente 'anilioide' para Brasil. En Argentina, los registros se concentran en la Patagonia. Geocronológicamente *Najash* es la primera serpiente registrada para la Argentina (Cenomaniano-Turoniano, Apesteguía y Zaher, 2006). Este ofidio que mantiene sus miembros posteriores reducidos, se encuentra como restos en un muy buen estado de conservación. Son numerosos los registros de cráneos articulados desde tamaños muy pequeños a grandes, con moldes endocraneanos preservados, y esqueletos postcraneanos completos y articulados de diferentes tamaños (obs. pers.). Durante el Santoniano-Campaniano de las provincias del Neuquén y Río Negro, se registra la serpiente primitiva *Dinilysia patagonica* (Smith-Woodward, 1901; Estes *et al.*, 1970; Hecht, 1982; Rage y Albino, 1989; Caldwell y Albino, 2002; Scanferla y Canale, 2007; Caldwell y Calvo, 2008; Zaher y Scanferla, 2012; Palci y Caldwell, 2014; Scanferla y Bhullar, 2014; Triviño y Albino 2015; Triviño *et al.*, 2018). Esta serpiente, que tiene una distribución más amplia que *Najash*, tiene la particularidad de presentar una conservación excepcional tanto de sus huesos como del encéfalo.



La mayor diversidad se registra en el Campaniano-Maastrichtiano de Argentina por medio de vértebras aisladas y fragmentarias. Tres especies de Madtsoiidae de Río Negro *Rionegrophis madtsoioides*, *Patagoniophis parvus* y *Alamitophis argentinus*, (Albino, 1986). *Alamitophis argentinus* también se registra en la provincia del Chubut (Albino, 2000). Una segunda especie de *Alamitophis* es *A. elongatus*, de la provincia de Río Negro (Albino, 1994). Otra serpiente es *Australophis aniliooides*, un Anilioidea de la provincia de Río Negro (Gómez *et al.*, 2008). Para la misma localidad se registró una serpiente aún indeterminados (Gómez, 2011).

INTRODUCCIÓN: NUEVAS EVIDENCIAS ANATÓMICAS DE *DINILYSIA PATAGONICA*

El Cretácico de la Patagonia Argentina es reconocido a nivel mundial por presentar numerosos depósitos con abundantes y diversos restos fósiles, entre los cuales se encuentran varias formas de serpientes. Entre ellas se destaca *D. patagonica*, con restos, tanto craneanos como vertebrales, que se han preservado en forma excepcional.

Los numerosos materiales asignados a esta serpiente provienen de sedimentos correspondientes al Grupo Neuquén (subgrupo Río Colorado) aflorantes en localidades del Santoniano al Campaniano de las provincias de Río Negro y Neuquén (Rage y Albino, 1989; Bonaparte, 1991; Caldwell y Albino, 2002; Albino y Caldwell, 2003; Albino, 2007; Scanferla y Canale, 2007; Caldwell y Calvo, 2008; Filippi y Garrido, 2012; Zaher y Scanferla, 2012; Scanferla y Bhullar, 2014; Triviño y Albino 2015). Estos materiales han sido objeto de un sinnúmero de análisis e interpretaciones desde la descripción original de la especie realizada en 1901 por Smith-Woodward, y han aportado información significativa con relación al origen y evolución basal de las serpientes.

Es de destacar que tempranamente en el desarrollo de las concepciones evolutivas y únicamente sobre la base de estudios de la Anatomía Comparada, los científicos vislumbraron las posibles relaciones entre las serpientes y distintas formas de lagartos. Algunos estudiosos, como Nopsca (1877-1933) y Cope (1840-1897) sostenían que las serpientes derivaban de *ancestros acuáticos*, reconociendo una firme vinculación con los mosasaurios, grandes lagartos marinos del Cretácico. Sin embargo, otros investigadores consideraban otra hipótesis, en la cual las serpientes provendrían de *ancestros fosoriales*, posiblemente de un grupo extinguido y desconocido de pequeños



lagartos que acostumbraba a cavar y enterrarse para transcurrir ocultos gran parte de su existencia. Entre otros, esta hipótesis era sostenida por Owen (1804-1892) y Marsh (1831-1899) y un poco más recientemente por Bellairs y Underwood (1950) y Rieppel (1988). En la actualidad, la posición basal de *Dinilysia patagonica* en la mayoría de los análisis filogenéticos (Caldwell, 1999; Rage *et al.*, 2007; Zaher y Scanferla, 2012; Caldwell *et al.*, 2015) contradice la visión tradicional de que todas las serpientes primitivas eran pequeñas, fosoriales y que comían pequeñas presas como invertebrados (Albino y Caldwell, 2003). Las posiciones filogenéticas alternativas de *Dinilysia* demuestran que serpientes terrestres de tamaño mediano-grande y con capacidad de consumir presas de diversas formas y tamaños habrían aparecido tempranamente en la evolución del grupo (pre-macrostromados) (Albino y Caldwell, 2003; Albino, 2007, 2011a; Albino y Brizuela, 2014). Además, junto con el registro de las formas basales *Tetrapodophis amplexus*, *Najash rionegrina* y los extintos madtsoideos, la presencia de *Dinilysia patagonica* solo en territorio sudamericano sugiere que la diversificación más temprana de las serpientes terrestres probablemente ocurrió en Gondwana (Albino, 2011a, Albino y Brizuela, 2014a).

En el presente capítulo se realiza el reestudio del postcráneo del holotipo (MLP 26-410) de *Dinilysia patagonica*, que solo fue estudiado en 1982 por Hecht. Este material, colectado por Santiago Roth a fines del siglo XIX proviene del Santoniano de la provincia del Neuquén (Fig. 24c), de los estratos de la Formación Bajo de La Carpa, y consiste en vértebras distribuidas en once fragmentos precloacales. Los restos correspondientes al ejemplar MCF-PVPH 517, que también se estudiaron para la presente Tesis, se extrajeron de los sedimentos de la localidad de Barreales Norte, ubicada aproximadamente a 45 Km., al sur del volcán Auca Mahuida, de la provincia del Neuquén (Fig. 24▲). Como en el holotipo, este material proviene de la Formación Bajo de la Carpa y consta de seis fragmentos vertebrales y la porción posterior de un cráneo. Por último, se estudia el material MLP 79-II-27-1, proveniente de las inmediaciones de la sede de la Universidad Nacional de Comahue, cercano a la confluencia de los ríos Limay y Neuquén, provincia del Neuquén (Fig. 24c). Consta de la porción posterior de un cráneo que conservó el molde endocraneano natural del encéfalo posterior de *Dinilysia*. El estudio osteológico y del encéfalo, junto con el cálculo del tamaño permitieron realizar una aproximación al modo de vida de esta excepcional serpiente cretácica.



CARACTERIZACIÓN FILOGENÉTICA DE *DINILYSIA PATAGONICA* A TRAVÉS DEL TIEMPO

Como ya se ha mencionado, la presencia de serpientes en el registro fósil generalmente se reconoce a partir del hallazgo de vértebras aisladas y, a menudo, fragmentarias; sin embargo, en el caso de la especie *Dinilysia patagonica* la preservación esquelética es muy completa ya que incluye cráneos articulados y numerosas vértebras, mayormente articuladas en porciones de columna o columnas casi completas. A partir de estos materiales de extraordinaria conservación es posible conocer en detalle la anatomía de esta serpiente e inferir su posible hábito de vida, para aportar en relación al origen y evolución basal del grupo.

Desde su descripción original en 1901 por Smith-Woodward, las propuestas sobre la relación de *Dinilysia* con otras formas de serpientes fueron un punto relevante de discusión. Smith-Woodward (1901) destacó que *Dinilysia* exhibía caracteres osteológicos craneales únicos, que no se encuentran en ninguna serpiente viviente, como así también caracteres que claramente demuestran su condición ofidia en combinación con otros afines a los de los lagartos. Romer (1956) reconoció la condición singular de *Dinilysia* y erigió una nueva familia dentro del grupo de los Booidea (boideos y afines), a la cual denominó Familia Dinilysiidae. Recién en 1970, Estes, Frazzetta y Williams realizaron una redescrición detallada del cráneo del holotipo proponiendo que *D. patagonica* constituye una rama filogenética particular desprendida del tronco que conduce a anélidos y boideos. En un análisis con un mayor enfoque evolutivo, Rage (1977) interpreta que *Dinilysia* es el grupo hermano de los Macrostromata, el gran grupo de serpientes aletinofidias que incluyen a los Booidea y otras serpientes derivadas, pero excluye a los Aniliidae y formas afines. En contraste, para Rieppel (1979) *Dinilysia patagonica* constituye el grupo hermano de los Alethinophidia, es decir, de todas las serpientes modernas excepto los Scolecophidia. Hecht (1982) realizó por primera vez la descripción de la morfología vertebral de esta serpiente y consideró que era una forma más primitiva que los anélidos y boideos, coincidiendo a grandes rasgos con la postura de Estes *et al* (1970) y Rieppel (1979). En 1989, Rage y Albino realizaron la descripción de material vertebral adicional de *Dinilysia patagonica* que permitió un mejor conocimiento de la anatomía de su esqueleto postcraneano y de la variación en la morfología de las vértebras a lo largo de la columna vertebral. A partir del hallazgo de nuevos materiales craneanos en años más



recientes y el reestudio de los cráneos conocidos bajo una óptica cladística, *Dinilysia patagonica* fue incluida en análisis filogenéticos que incorporaban también a otras formas de serpientes, no sólo actuales sino también extintas (Caldwell, 1999; Rieppel y Zaher, 2000; Scanlon y Lee, 2000; Tchernov *et al*, 2000; Lee y Scanlon, 2002; Scanlon, 2006; Conrad, 2008; Zaher y Scanferla, 2012; Vasile *et al*, 2013; Rio y Mannion, 2017). Resumidamente, pueden definirse dos posturas principales sobre las relaciones de *Dinilysia* a partir de estos análisis: en una se la reconoce como el Grupo Hermano de Alethinophidia (Fig. 20), mientras que en otra resulta el Grupo Hermano de todas las serpientes modernas (Scolecophidia + Alethinophidia) (Fig. 21, 22 y 23). En cualquier caso, la relevancia de esta serpiente en la interpretación de la evolución temprana del grupo resulta evidente.

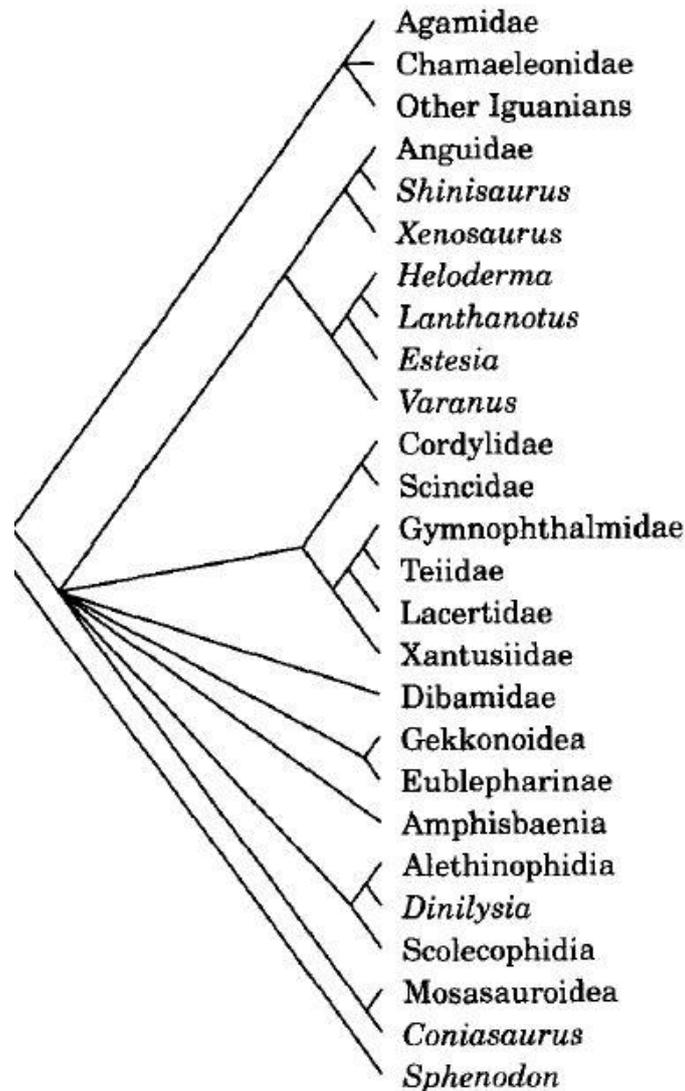


Figura 20: Cladograma donde a *Dinilysia* se la reconoce como el Grupo Hermano de Alethinophidia. Extraído de Caldwell, 1999.

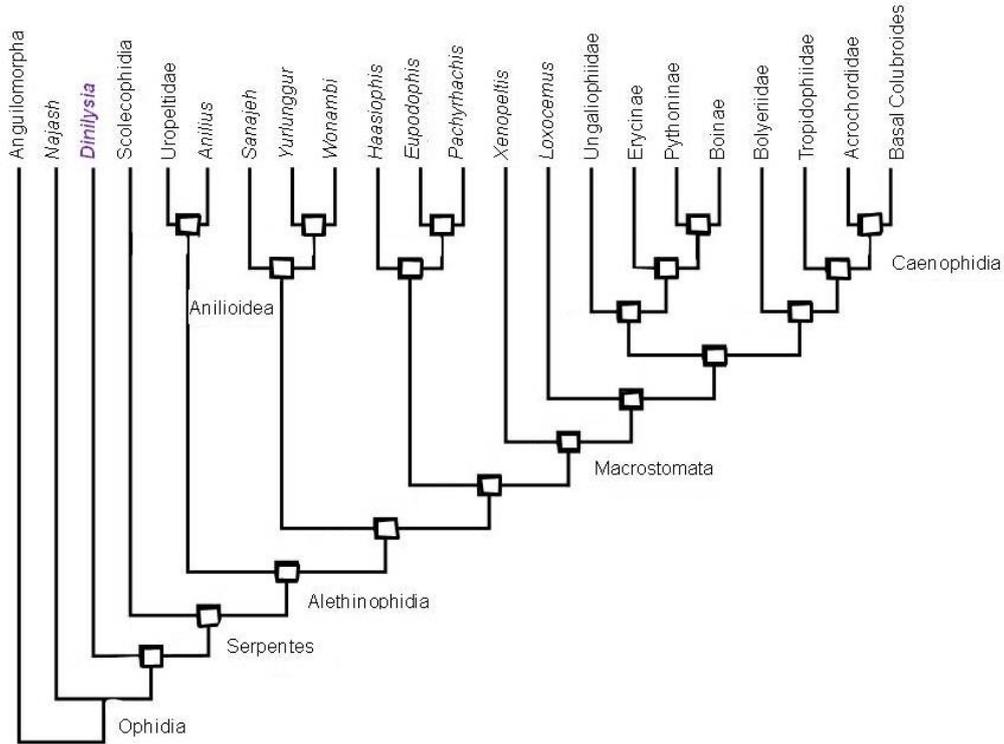


Figura 21: Cladograma donde a *Dinilyisia* se la reconoce como el Grupo Hermano de todas las serpientes modernas (Scolecophidia + Alethinophidia). Basado en Zaher y Scanferla, 2012.

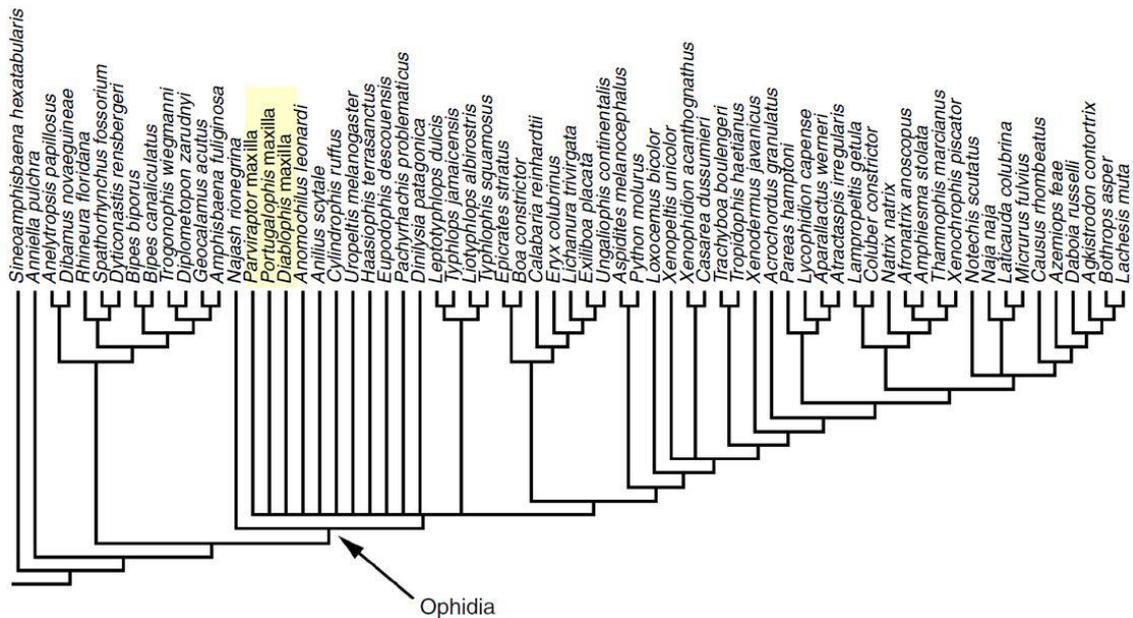


Figura 22: Cladograma donde *Dinilyisia* forma parte de la politomía de las serpientes mesozoicas, y se ubica como especie más externa próxima a todas las serpientes modernas (Scolecophidia + Alethinophidia). Extraído de Caldwell *et al.*, 2015.

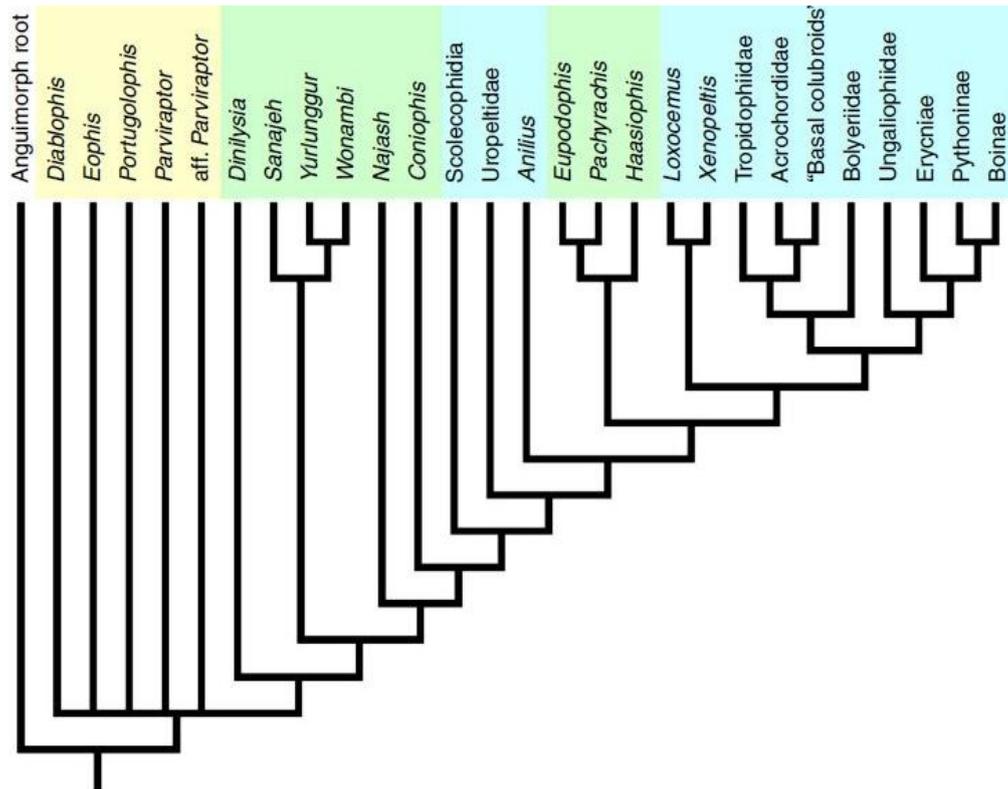


Figura 23: Cladograma de consenso estricto, donde *Dinilyisia* forma parte de la base de todas las serpientes fósiles y vivientes (Scolecophidia + Alethinophidia). Extraído de Caldwell *et al*, 2015.

PROCEDENCIA Y DATOS HISTÓRICOS

Entre las colecciones de material de vertebrados del Grupo Neuquén realizadas por Santiago Roth durante sus campañas a la Patagonia en el siglo XIX, se reconocen los primeros restos fósiles de serpientes de Argentina. Como parte de estos hallazgos se encuentran tanto el holotipo de *Dinilyisia patagonica* (MLP 26-410) como un cráneo (MLP 79-II-27-1) que permanecía inédito. Ambos materiales proceden de una localidad denominada Boca del Sapo, en sedimentos conocidos inicialmente como “Estratos con Dinosaurios” que afloran en la confluencia de los ríos Limay y Neuquén. Hoy en día se interpreta que dicha localidad se sitúa en las proximidades de la edificación perteneciente a la sede de la Universidad Nacional de Comahue, en la ciudad de Neuquén, provincia del Neuquén (Fig. 24c). Los denominados por Roth como “Estratos con Dinosaurios” se refieren a los afloramientos de la Formación Bajo de la Carpa de la cuenca Neuquina, siendo ésta la formación más antigua del subgrupo Río Colorado, Grupo Neuquén, la cual es referible al Santoniano (Cretácico tardío, Garrido, 2010).

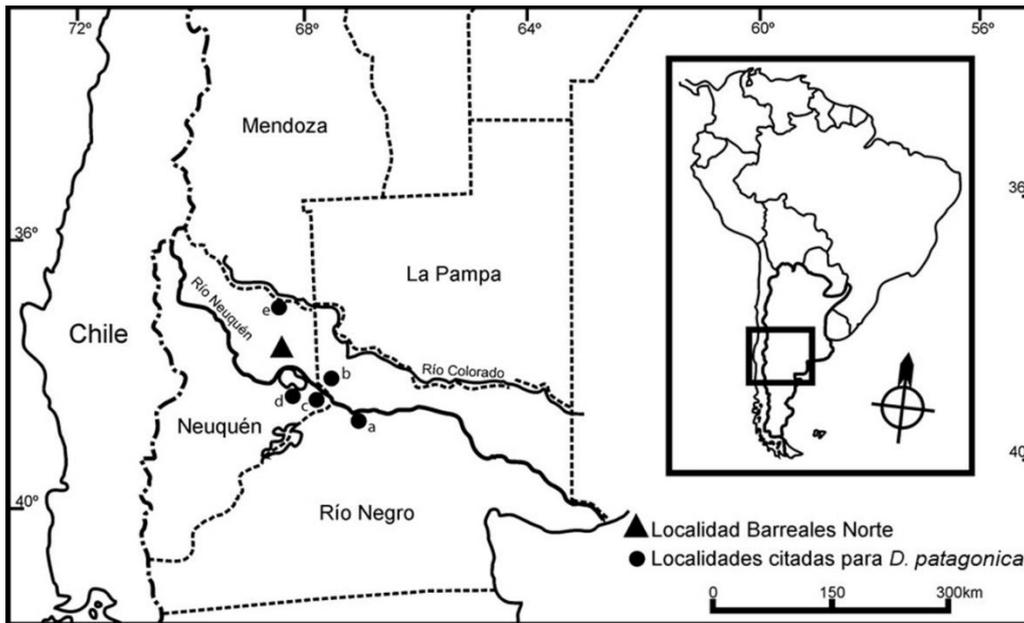


Figura 24: Posición geográfica de las localidades de hallazgo de *Dinilysia patagonica*. El triángulo indica la localidad Barreales Norte. Los círculos indican localidades donde se han citado ejemplares de *Dinilysia* a, Paso Córdoba; b, Cinco Saltos; c, Ciudad de Neuquén; d, Aguada Toledo; e, Rincón de los Sauces. (Triviño y Albino, 2015).

Hasta el siglo pasado el único material descrito de *Dinilysia patagonica* era el holotipo (Smith-Woodward, 1901; Estes *et al*, 1970; Hecht, 1982) y porciones de columna vertebral correspondientes a otro individuo (Rage y Albino, 1989). Estos últimos restos provenían de los entornos de la ciudad de Neuquén, probablemente de la misma localidad y niveles que el holotipo.

En el año 2002, Caldwell y Albino realizan una revisión del cráneo del holotipo incluyendo también nuevos cráneos y algunos restos postcraneos que fueron colectados durante los últimos años. Entre estos materiales, además de aquellos que provenían de la Formación Bajo de la Carpa de los terrenos adyacentes a la Universidad Nacional de Comahue, se encontraban restos provenientes de la localidad de Granja Tripailao, ubicada al sur del Río Negro, en las cercanías de Paso Córdoba, provincia de Río Negro (Fig. 24a). De esta manera la distribución pasada de *Dinilysia* incluyó sedimentos más orientales de la misma formación. Más tarde, Albino (2007) cita nuevos especímenes procedentes de niveles más jóvenes (Formación Anacleto) aflorantes en la localidad de Cinco Saltos, en la provincia de Río Negro (Fig. 24b), que extienden el biocrón de la especie hasta el Campaniano. En el mismo trabajo, también menciona un cráneo bien preservado proveniente de los niveles de la Fm. Bajo de la Carpa que se expone en Barreales Norte, aproximadamente 45km al sur del volcán Auca Mahuida, provincia del Neuquén (Fig. 24▲), ampliando el rango conocido de distribución de la



especie hacia el Oeste. Al mismo tiempo, Scanferla y Canale (2007) confirman la presencia de esta especie para el Campaniano en una nueva localidad de la provincia de Neuquén (Aguada Toledo, Fig. 24d). Caldwell y Calvo (2008) profundizan en la descripción de uno de los cráneos y parte anterior de la columna vertebral articulada analizados preliminarmente por Caldwell y Albino (2002). Más recientemente, Filippi y Garrido (2012) describen una vértebra aislada procedente de la localidad Puesto La Rinconada, a 25 km al sudeste de Rincón de los Sauces, provincia del Neuquén (Fig. 24e), que también corresponde a la Formación Anacleto, corroborando una vez más la presencia de la especie durante el Campaniano.

CONTEXTO GEOLÓGICO

Los depósitos continentales del Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina han recibido la atención de numerosos investigadores desde finales del siglo XIX. Sin embargo, los primeros estudios en profundidad fueron realizados por geólogos de la Comisión Geológica de Yacimientos Petrolíferos Fiscales (YPF) durante las décadas de 1930-1940 y de 1960-1970.

Es de notar que durante el siglo XIX los nombres asignados a estos depósitos eran indicativos de los fósiles que portaban. Algunos de los nombres recibidos son los asignados por Santiago Roth: “Tobas y Areniscas con Dinosaurios” (Roth, 1898), “Formación de Dinosaurios” (Roth, 1899) y “Dinosiurier-Sandstein” (Roth, 1908). La denominación “Estratos con dinosaurios” denominada por Santiago Roth sólo es observada en las fichas de las colecciones de Paleontología de Vertebrados del Museo de La Plata. Estos sedimentos, luego de ser llamado de diferentes modos, recibieron el nombre de Grupo Neuquén, denominado así por primera vez por Stipanovic *et al.* (1968) (Tabla 3).

Ma	Sist	Piso	Formación	Subgrupo	Gp
75 —	C R E T A C I C O	Campaniano	Anacleto	Río Colorado	Neuquén
		Santoniano	Bajo de La Carpa		
85 —		Coniaciano	Plottier portezuelo	Río Neuquén	
		Turoniano	Cerro Lisandro		
95 —		Cenomaniano	Huincul	Río Limay	
			Candeleros		

Tabla 3: procedencia estratigráfica de materiales asignados a *Dinilysia patagonica*



El Grupo Neuquén es una sucesión de depósitos continentales limitados tanto en la base como en el techo por discordancias. Litológicamente es una sucesión de capas rojas de areniscas, fangolitas y grauvacas con muy pocos conglomerados. Estos depósitos se vinculan a un origen fluvial y estaría intercalado con episodios eólicos y lacustres someros. Los niveles superiores del Grupo Neuquén corresponden al Subgrupo Río Colorado (Tabla 3) denominado por Cazau y Uliana (1973).

El Subgrupo Río Colorado está representado por una alternancia de fangolitas, areniscas cuarzolíticas y conglomerados polimícticos, presentando variaciones en la granulometría y el color de acuerdo con su posición dentro de la cuenca (Garrido, 2010). Está constituido por dos formaciones definidas en función a su composición litológica, mapeabilidad, distribución y continuidad regional. Su caracterización e identificación es dada por los sedimentos, las relaciones faciales, los paleoambientes y los caracteres estratigráficos. Ellas son la Fm Bajo de la Carpa (inferior) atribuida al Santoniano y la Fm Anacleto (superior) datada como Campaniano Temprano a Medio (Tabla 3). Todos los materiales fósiles estudiados en la presente Tesis provienen de la Formación Bajo de la Carpa.

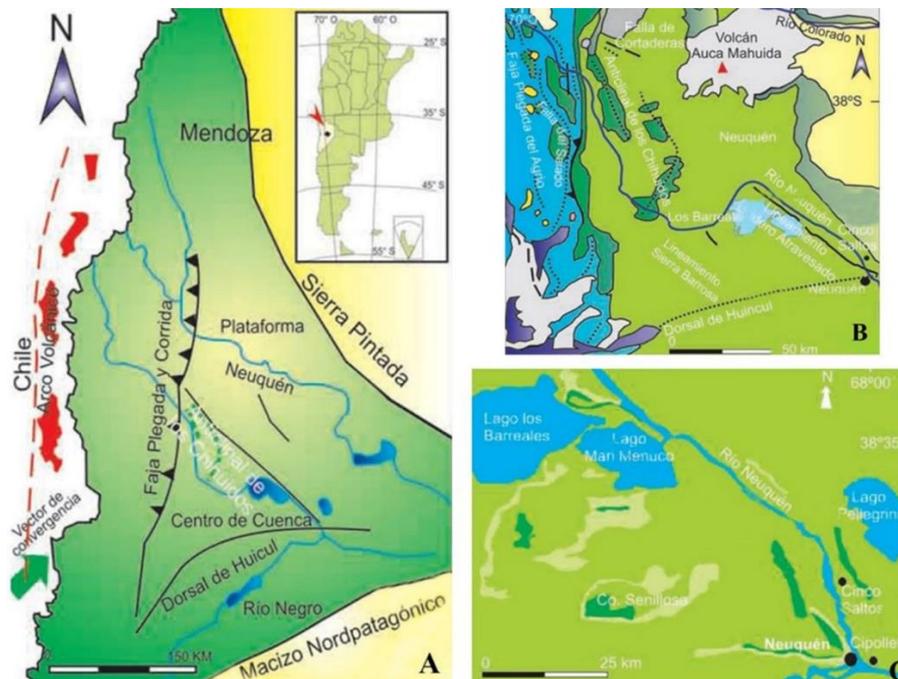


Figura 25: A) Mapa geológico de la cuenca neuquina (en verde). B) vista del grupo Neuquén (en verde claro). C) vista de las formaciones Bajo de La Carpa (en verde oscuro) y Anacleto (en verde claro). Modificados de Sánchez *et al*, 2013.

La *Formación Bajo de la Carpa* (Herrero Ducloux, en Fossa Mancini 1938) está compuesta por una sucesión de depósitos continentales psamíticos formados por areniscas cuarzolíticas, interstratificación de horizontes pelíticos de fangolitas rojizas



poco consolidadas, seguidas por depósitos limo-arenosos gris-verdosos y verde-amarillentos (Garrido, 2010).

El ambiente de la Formación está marcado por una variación lateral de facies gradando desde depósitos fluvial a planicies de inundación distales con fuerte participación de sedimentitas de origen eólico. En particular en el área de las bardas de Neuquén, donde se hallaron gran parte de los materiales de *D. patagonica*, dominan depósitos de planicies de inundación distal con presencia de sistemas fluviales efímeros asociados a depósitos de dunas eólicas de moderado desarrollo, bajo condiciones climáticas cálidas y semiáridas. (Garrido, 2010).

La Formación Bajo de la Carpa está caracterizada por la presencia de numerosos fósiles, entre los que se incluyen saurópodos (*Bonitasaura salgadoi*) y los primeros registros de huevos (*Megaloolithus patagonicus*). Los terópodos están representados por alvarezsáuridos y abelisáuridos de pequeña talla (*Achillesaurus manazzonei*, *Alvarezsaurus calvoi* y *Velocisaurus unicus*), y también por aves enanthiornites (*Neuquenornis volans* y *Patagopteryx deferrariisi*). Hay abundantes y diversos cocodrilos (*Notosuchus terrestris*, *Cynodontosuchus rothi*, *Comahuesuchus brachybuccalis*, *Peirosaurus tormini*, *Neuquensuchus universitas* y *Wargosuchus australis*). Los restos de tortugas son escasos e incluyen quélidos (*Lomalatachelys neuquina*) y una pleurodira podocnemidoidea. Se han encontrado también restos de dipnoos, constituidos por placas dentarias de *Ceratodus kaopen*. Entre esta abundante fauna de vertebrados se destaca la serpiente *Dinilysia patagonica* (Garrido, 2010; Leanza *et al*, 2004).

La edad de la Formación Bajo de la Carpa no ha sido datada con métodos absolutos hasta el momento, debido a lo cual, su asignación al Santoniano está determinada por el contenido fósil y sus relaciones estratigráficas (Garrido, 2010).

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

REPTILIA Linnaeus, 1758

SQUAMATA Oppel, 1811

OPHIDIA Latreille, 1804

DINILYSIIDAE Romer, 1959

Dinilysia Smith-Woodward, 1901

Especie tipo. *Dinilysia patagonica* Smith-Woodward, 1901; designación original. Santoniano de la provincia del Neuquén, Argentina.



Distribución geográfica y estratigráfica: Santoniano a Campaniano de las provincias de Neuquén y Río Negro, Argentina.

Dinilysia patagonica Smith-Woodward, 1901

Diagnosis. La diagnosis del género es la misma que el de la especie, ya que se trata, hasta el momento, de un género monotípico. *Dinilysia patagonica* se distingue del resto de los ofidios por la siguiente combinación de caracteres: cráneo grande, dorsoventralmente aplanado, con la región parieto-occipital que ocupa la mitad de la longitud del cráneo; otoccipital con largos procesos paraoccipitales extendidos más allá del nivel del cóndilo y adosados al supratemporal; cresta sagital del parietal bien desarrollada y continua con la cresta del supraoccipital; proótico en forma de I cursiva; basioccipital con un par de tubérculos en su porción posterobasal; presencia de pequeños dientes en el palatino; las vértebras son más cortas que anchas; zigapófisis largas y fuertemente inclinadas sobre el plano horizontal; proceso prezigapofisario corto; arco neural deprimido y con borde posterior rectilíneo; zigósforo escotado; espina neural bien desarrollada; forámenes laterales presentes; forámenes subcentrales próximos al plano sagital; y costillas con proceso pseudotuberculiforme.

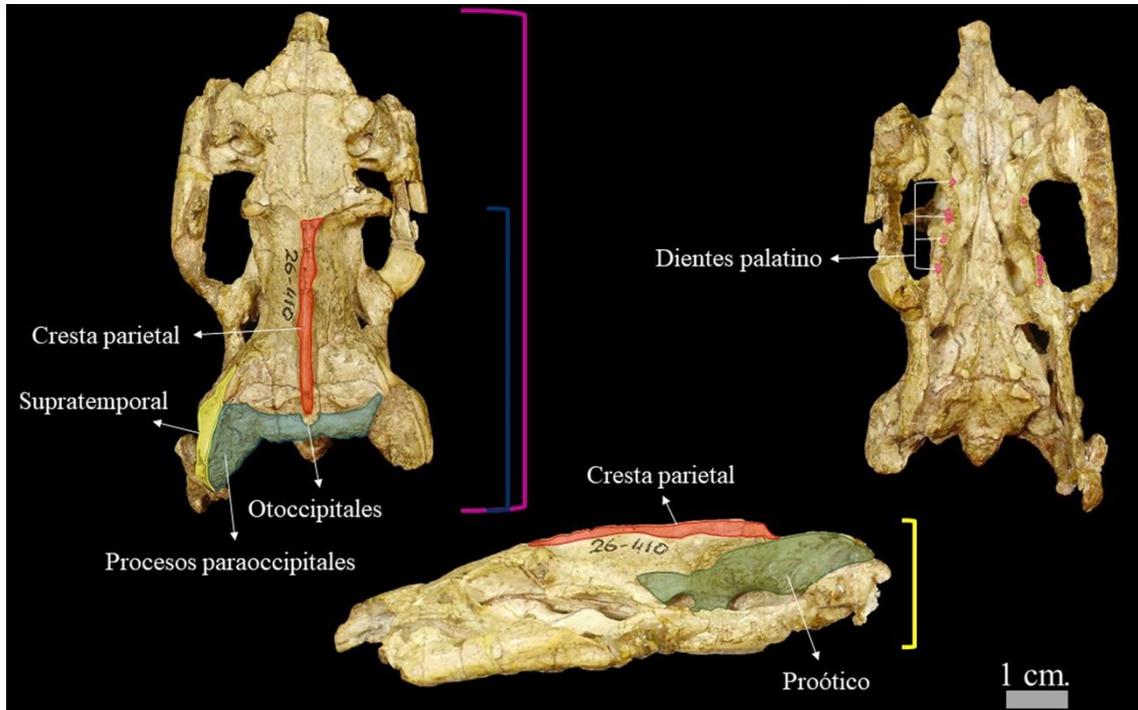


Figura 26: vista dorsal, ventral y lateral izquierdo del cráneo holotipo de *Dinilysia patagonica* (MLP 26-410) con la marcación de los caracteres que distinguen a la especie. Escala 10 mm.



Holotipo:

MLP 26-410 (Fig. 27-40). El material holotipo de *Dinilysia patagonica* incluye un cráneo articulado casi completo originariamente descrito por Smith-Woodward (1901) y redescrito por Estes *et al.* (1970). Las vértebras asociadas a este cráneo fueron analizadas en principio por Hecht (1982). Este material vertebral incluye en la actualidad 52 vértebras precloacales articuladas separadas en once segmentos de columna vertebral en gran parte con sus correspondientes costillas preservadas en forma incompleta. En la presente sección de la Tesis se describen los restos vertebrales del holotipo de *Dinilysia patagonica*.

Material referido:

MCF-PVPH 517 (Fig. 41-42). Porción posterior de un cráneo articulado que incluye un fragmento del hueso compuesto izquierdo. Contiene atlas y axis, y seis secciones de columna vertebral con vértebras precloacales articuladas. Material inédito estudiado durante el desarrollo de la Tesis y dado a conocer en Triviño y Albino (2015).

MLP 79-II-27-1 (Fig. 43-44, 51-55). Porción posterior de un cráneo articulado. Incluye el molde endocraneano natural del encéfalo posterior, parte de los nervios craneales, el oído interno derecho con sus respectivos canales semicirculares y vasos sanguíneos, venosos y arteriales. Tanto el cráneo como el molde endocraneano constituyen materiales inéditos estudiados durante el desarrollo de la Tesis y dados a conocer en Triviño *et al.* (2018).

Procedencia geográfica. El material holotipo (MLP 26-410) procede de Boca del Sapo, ciudad de Neuquén, provincia del Neuquén, Argentina (Fig. 24c). Con respecto al material MLP 79-II-27-1, fue colectado en la misma localidad, pero años posteriores al hallazgo del material tipo.

El ejemplar MCF-PVPH 517 proviene de Barreales Norte, aproximadamente a 45 Km. al sur del volcán Auca Mahuida, en la provincia del Neuquén (Fig. 24▲).

Procedencia estratigráfica. Todos los especímenes mencionados proceden de sedimentitas correspondientes a la Formación Bajo de la Carpa, Subgrupo Río Colorado, Grupo Neuquén (Santoniano, Cretácico Superior).



I. OSTEOLOGÍA

I.a. Holotipo: Redescrición de la anatomía vertebral

Conservación del material holotipo. En la actualidad, el material postcraneano conservado del holotipo de *Dinilysia patagonica* consiste en un total de 52 vértebras (Tabla 4), dos de las cuales estaban desarticuladas y preparadas en detalle, mientras que las restantes se encontraban formando parte de once segmentos de columna vertebral integrados por más de una vértebra. En la mayoría de los casos dichas vértebras contienen los extremos proximales de sus costillas asociadas.

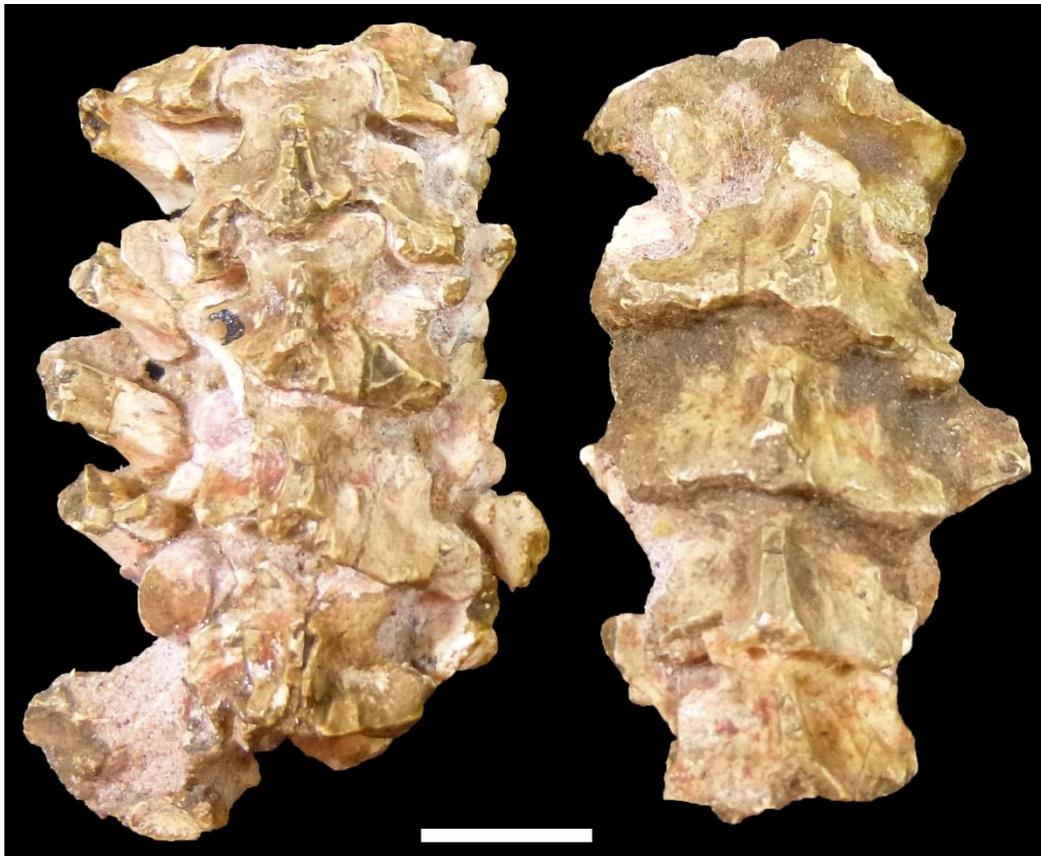


Figura 27: vista dorsal de dos secciones correspondientes a la región posterior de la columna vertebral de *D. patagonica* (MLP 26-410). Escala 10 mm.



Segmento	Vértabras	Posición	Comentarios	Hecht (1982)
1	3 ½	Anterior		Sección 1. Tres o cuatro vértebras, pudiendo estar atlas y axis
2	1 ½	Anterior		Sección 2: dos porciones, con un total de 5 vértebras post-cervicales
3	3 ½	Mediana	Con costillas	
Vértebra aislada media				
4	5	Mediana		Sección 3: tres porciones: a. con 8 vértebras, de las cuales se extrajo una vértebra para preparación; b. ocho vértebras y c. cinco vértebras.
Vértebra aislada posterior				
5	4	Posterior	2 vértebras posteriores	Sección 4. siete vértebras correspondientes a una sección apenas posterior a la sección 3. Se preparó una vértebra. Quedan 5 en el bloque original
6	6	Posterior	Estos segmentos articulan entre si	Sección 5. Posiblemente articulada con la 6. Incluye seis vértebras
7	8 ½	Posterior		Sección 6. nueve vértebras
8	7	Posterior		Sección 7. siete vértebras
9	5 ½	Posterior	Articulación del segmento 9 y 10 entre si	Sección 8. 8 vértebras, donde la 7ª se separa por la superficie articular de la 6ª.
10	1 ½	Posterior		
11	4	Posterior		Sección 9. 3 vértebras

Tabla 4: Numeración consecutiva de los segmentos de columna vertebral del material de *D. patagonia* (MLP 26-410). Se indica número de vertebras, posición asignada y caracteres destacados de la preservación general. Se compara con las secciones y el número original de vértebras observado por Hecht (1982).

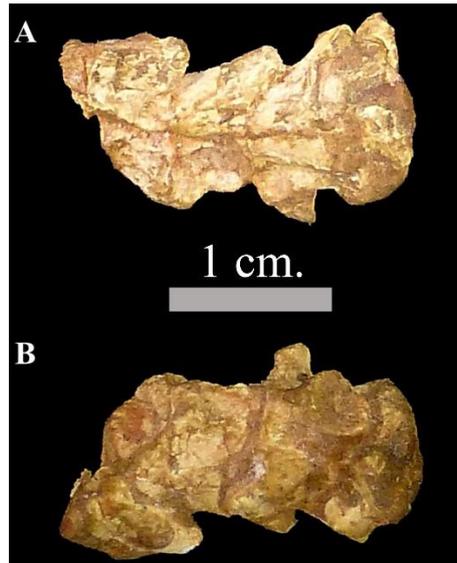


Figura 28: Segmento 1 de *D. patagonica* (MLP 26-410). (A) Vista dorsal, (B) vista ventral.

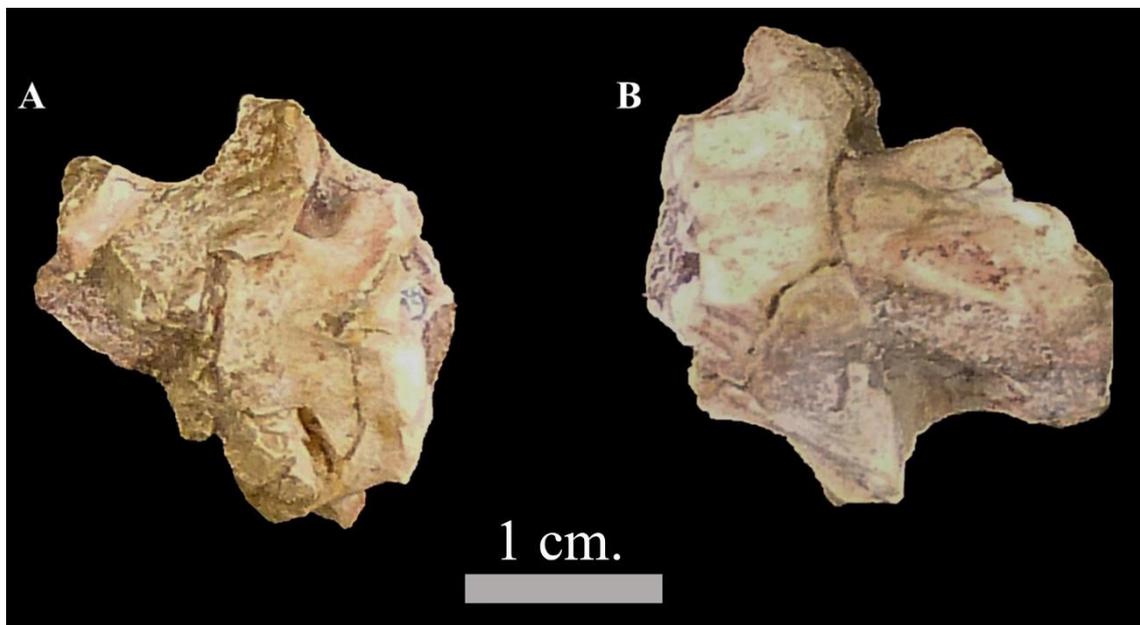


Figura 29: Segmento 2 de *D. patagonica* (MLP 26-410). (A) Vista dorsal, (B) vista ventral.

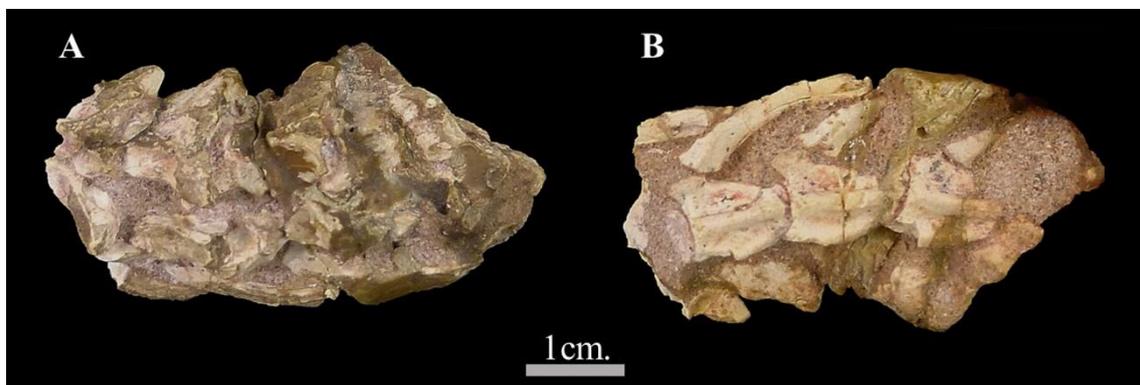


Figura 30: Segmento 3 de *D. patagonica* (MLP 26-410). (A) Vista dorsal, (B) vista ventral.

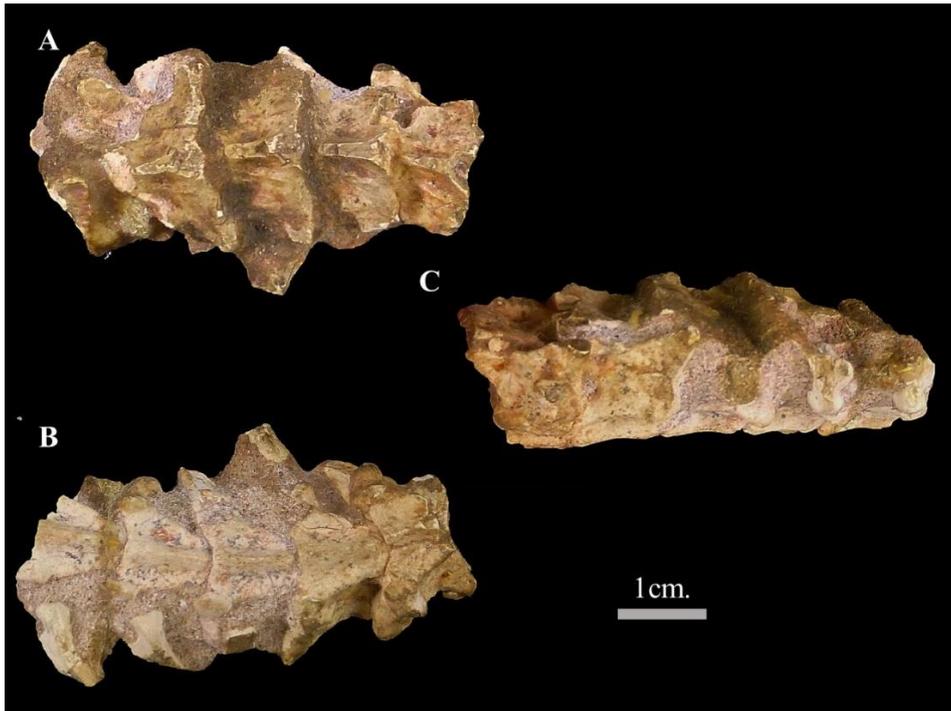


Figura 31: Segmento 4 de *D. patagonica* (MLP 26-410). (A) Vista dorsal, (B) vista ventral, (C) Vista lateral.

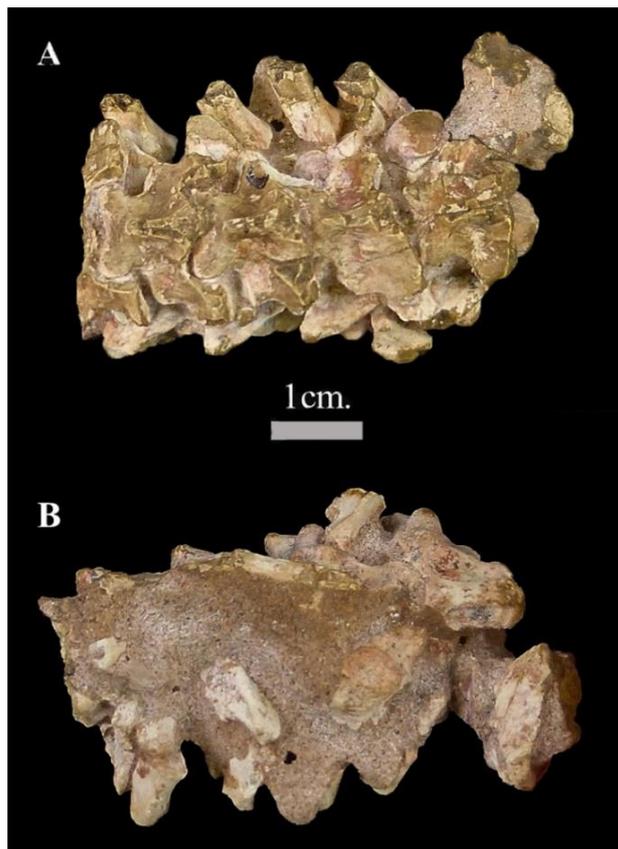


Figura 32: Segmento 5 de *D. patagonica* (MLP 26-410). (A) Vista dorsal, (B) vista ventral.

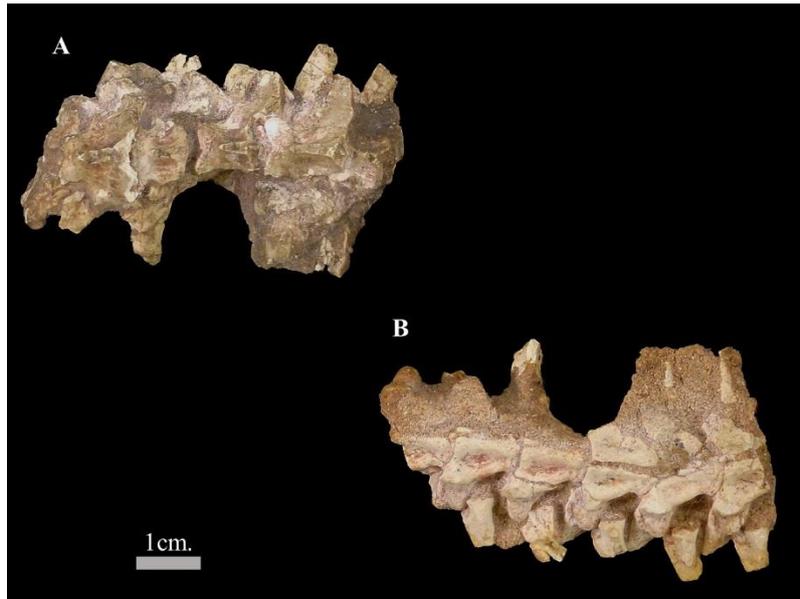


Figura 33: Segmento 6 de *D. patagonica* (MLP 26-410). (A) Vista dorsal, (B) vista ventral.

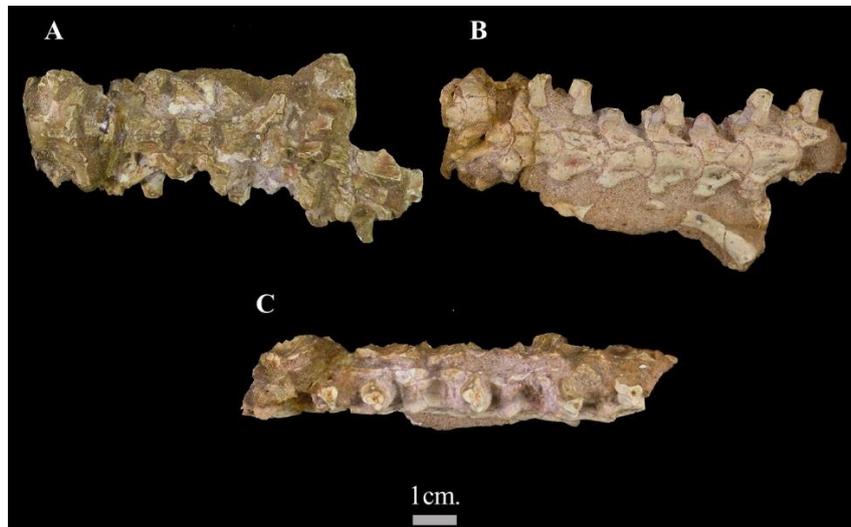


Figura 34: Segmento 7 de *D. patagonica* (MLP 26-410). (A) Vista dorsal, (B) vista ventral, (C) vista lateral.

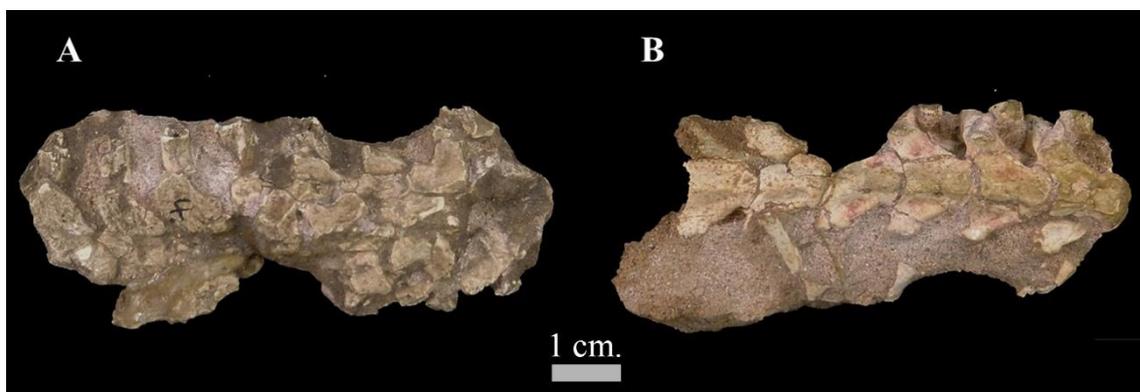


Figura 35: Segmento 8 de *D. patagonica* (MLP 26-410). (A) Vista dorsal, (B) vista ventral.

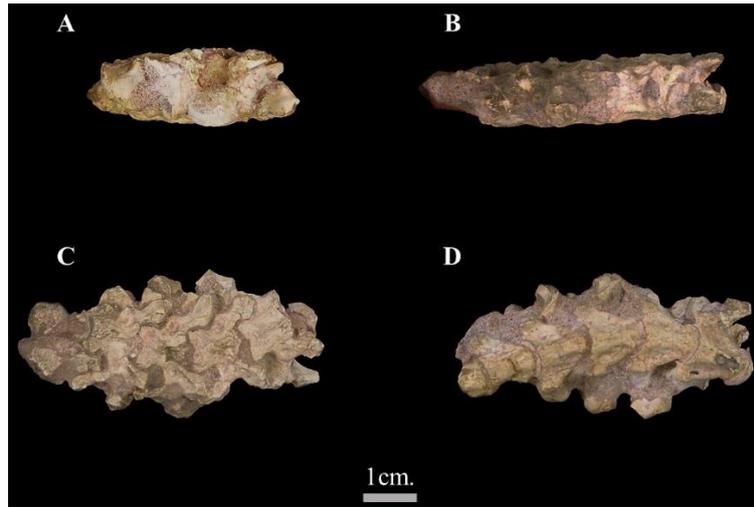


Figura 36: Segmento 9 de *D. patagonica* (MLP 26-410). (A) Vista posterior, (B) vista lateral, (C) vista dorsal, (D) vista ventral.

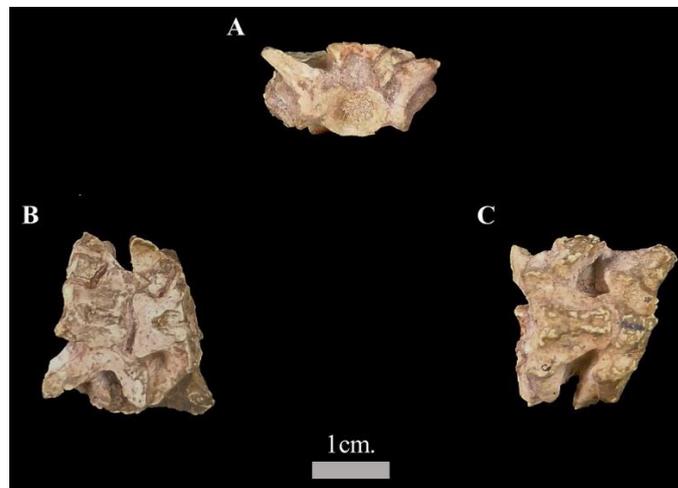


Figura 37: Segmento 10 de *D. patagonica* (MLP 26-410). (A) Vista anterior, (B) vista dorsal, (C) vista ventral.

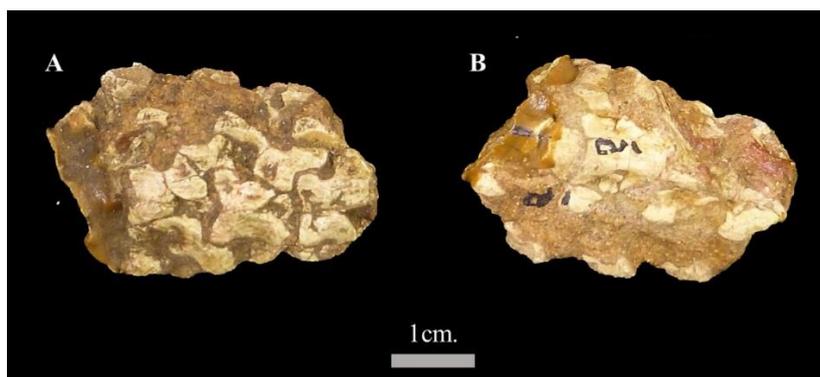


Figura 38: Segmento 11 de *D. patagonica* (MLP 26-410). (A) Vista dorsal, (B) vista ventral.

Todas las vértebras conservadas pertenecen a la región precloacal. Siguiendo el criterio expuesto por Rage y Albino (1989) se identificaron vértebras asignables a la región precloacal anterior (dos secciones, Figs. 28 y 29), región precloacal mediana (dos secciones, Figs. 30 y 31) y región precloacal posterior (siete secciones, Figs. 32 a 38)



(Tabla 4). Las vértebras que se encuentran desarticuladas y preparadas en todas sus vistas pertenecen una a la región precloacal mediana y otra (descrita por Hecht como perteneciente a la región precloacal posterior), pertenecería al primer tramo de la región precloacal posterior (vértebra posterior anterior). Ambas vértebras habrían sido de ubicación próxima entre sí, dado el tamaño y la forma de la carena hemal. El gran deterioro de las vértebras impidió tomar medidas de todas ellas (Tabla 5).

Medidas	<i>Dinilysia patagonica</i>		
	Vértebra mediana (ilustrada por Hecht)	Vértebra posterior anterior	Vértebra posterior. 1 ^{er} vértebra Segmento 10
ana	11.55	14.46	12.39
anap	14.05	16.05	14.00
cl	10.47	10.53	8.14
cona	5.48	7.02	7.32 última vértebra segmento 9
conh	4.49	6.40	5.29 última vértebra segmento 9
cta	6.04	8.29	8.45
cth	6.23	6.70	6.60
enh	Rota	Rota	Rota
H	13.24	14.43	10.97 última vértebra segmento 9
po-po	Roto	Roto	18.57
prl	4.89	6.44	5.86
pr-po	11.99	14.52	13.10
pr-pr	17.04	Roto	Roto
zga	8.12	9.28	Roto
zgh	2.10	3.33	2.16

Tabla 5: Principales medidas tomadas en las vértebras reestudiadas: ana, ancho arco neural; anap, ancho arco neural posterior a prezigapófisis; cl, longitud centro vertebral; cona, ancho cóndilo; conh, altura cóndilo; cta, ancho cótilo; cth, altura cótilo; enh, altura espina neural; H, altura vértebra; pra, ancho prezigapófisis; prl, longitud prezigapófisis; po-po, distancia postzigapofisiaria; pr-pr, distancia prezigapofisiaria; pr-po, distancia interzigapofisiaria; zga, ancho zigósfero; zgh, altura zigósfero. Medidas en mm.

Las regiones ventrales de las vértebras de los diferentes segmentos se distinguen con claridad, esto no ocurre con las vistas dorsales, anterior, posterior y lateral ya que el material está muy erodado. Se estima que ha sufrido un significativo deterioro y pérdida de algunos de los componentes a posteriori de la descripción realizada por Hecht (1982), ya que este autor mencionó un total de 69 vértebras preservadas, mientras que en este estudio se reconocen solo 52 vértebras.



Con el fin de documentar el estado actual del material se detallan los segmentos conservados y las medidas que se pudieron obtener (Tablas 4 y 5).

Descripción.

Vértebras. El primer elemento que se observa en la sección 1 es el atlas y axis fusionados entre sí (Fig. 28). No hay diferenciación entre los dos cuerpos vertebrales. El atlas se presenta como una proyección lateroanterior del axis, el cual presenta un cuerpo vertebral muy reducido. En el caso del axis, se ha perdido la hipoapófisis, debido a la no fusión de este elemento con el intercentro, mientras que, en la tercera vértebra del segmento, la hipoapófisis, de posición posterior, ha perdido el intercentro y no está fusionada.

En los restantes segmentos de columna pueden distinguirse las vértebras precloacales medianas de las posteriores por presentar la constricción interzigapofisaria más profunda y mayor distancia entre pre- y postzigapófisis. En vista ventral, las vértebras medianas presentan una carena hemal bien desarrollada, sobresaliente y delgada, mientras que en las posteriores la carena hemal es aplanada y ancha. Además, el centro vertebral es más robusto y el cóndilo es más grande y oval respecto a las medianas.

La vértebra precloacal mediana (Fig. 38), que está desarticulada y preparada en detalle, es más ancha que larga y alta (Tabla 5). En la vista anterior se observa que el canal neural es trilobulado y de sección transversal equivalente al ancho del cótilo. El zigósforo es grande, más ancho que el cótilo, delgado y de techo ligeramente convexo (Tabla 5). Las carillas articulares están dirigidas lateroventralmente, con una inclinación moderada respecto a la vertical. Los forámenes paracotilares están presentes a ambos lados del cótilo. Las prezigapófisis se extienden lateralmente; nacen a nivel del techo del canal neural y están bien inclinadas respecto a la horizontal. En el extremo distal de la prezigapófisis se encuentra el corto proceso prezigapofisario. El cótilo es subcircular, profundo, con un contorno bien delimitado por un reborde marcado. Lateralmente al cótilo y ventralmente a las prezigapófisis se encuentran las paradiapófisis. Son estructuras masivas que se orientan latero-ventralmente, no alcanzan el nivel del extremo prezigapofisario y sobrepasan un poco el borde inferior del cótilo. Se distingue la porción ventral (parapófisis) de la dorsal (diapófisis). En vista posterior el arco neural es poco abovedado y el cóndilo es de forma casi circular (Tabla 5). El zigantro es profundo con un foramen en el interior de cada foseta. La carilla de articulación es ovalada, más larga que ancha (Tabla 5). La postzigapófisis se expande lateralmente. Es



de resaltar, que no se encuentra fosa ni foramen parazigantral. En vista lateral se distingue que el centro vertebral es corto, menor que la longitud del arco neural. La espina neural nace en la base del zigósforo y llega hasta el borde posterior del arco neural; está bien definida y desarrollada, aunque en pocas vértebras se conservó casi completa, demostrando una altura moderada que termina en un tubérculo posterior. Ventralmente a la cresta interzigapofisaria, hay dos forámenes laterales de cada lado, ubicados en diagonal. Son de diferente tamaño, siendo el ventral más grande que el dorsal. El eje principal del cóndilo está poco inclinado en relación a la horizontal. La paradiapófisis está representada por una marcada parapófisis ventral de contorno cuadrangular y de superficie plana, que se distingue de la diapófisis dorsal por una constricción bien marcada. La diapófisis es elipsoidal y se eleva en el plano. En vista dorsal se observa que, aunque el arco neural está posteriormente roto, tiene el borde posterior rectilíneo y que la espina neural se desarrolla desde el nacimiento del zigósforo y aumenta su espesor hacia la región posterior, terminando en un reborde lobulado que sobrepasa ligeramente el margen posterior del arco neural. El zigósforo es grande, anteriormente cóncavo. Las prezigapófisis se orientan anterolateralmente. En esta vista, se observa que la superficie de articulación de la prezigapófisis es de sección elipsoidal. El proceso prezigapofisario es corto y agudo. En las vértebras articuladas este proceso se distingue sobrepasando la articulación entre pre y postzigapófisis. Pre- y postzigapófisis están conectadas por la cresta interzigapofisaria, que es marcada y profunda (Tabla 5). En vista ventral es posible observar el centro vertebral corto y ancho, de sección triangular, con las crestas subcentrales marcadas divergentes anteriormente. La carena hemal es prominente y delgada, nace en el margen ventral del cótilo y llega hasta la constricción precondilar, la cual es moderada. En esta misma vista se observa que en el tercio posterior, a ambos lados de la carena, se ubican los forámenes subcentrales.

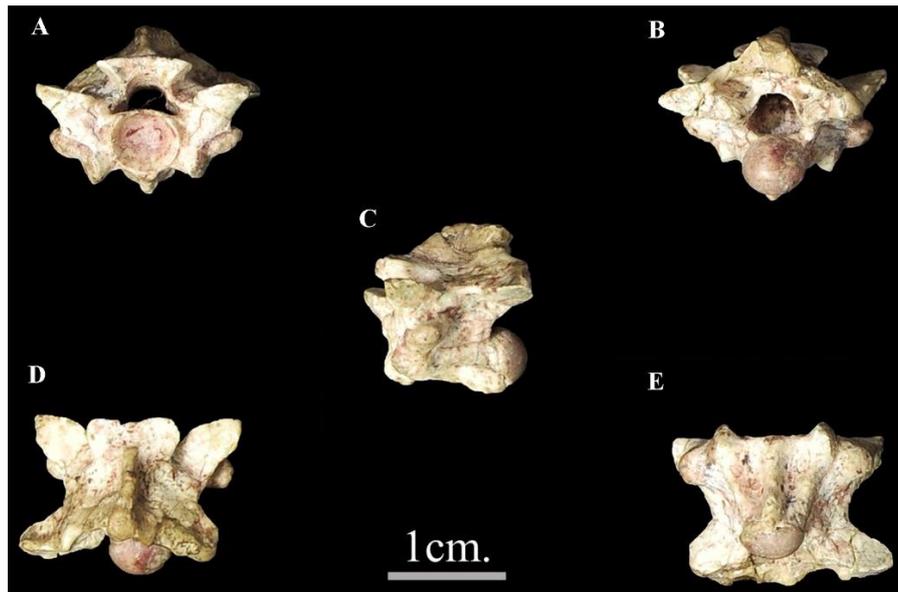


Figura 39: Anatomía de la vértebra preloacal mediana. A, vista anterior; B, vista posterior; C, vista lateral; D, vista dorsal; E, vista ventral.

La vértebra preloacal posterior anterior que correspondería a una posición inmediatamente continua a la preloacal mediana (Fig. 39) está desarticulada y preparada; es de mayor tamaño que la mediana, y mucho más ancha que larga y alta, aún presentando rota la prezigapófisis izquierda (Tabla 5). En vista anterior el zigósforo es más robusto que en la vértebra mediana (Tabla 5), sus carillas articulares se encuentran inclinadas 45° respecto a la vertical. El canal neural presenta su sección transversal mas grande que el cótilo, su forma es trilobulada y está aún más marcada que en las vértebras medianas. La prezigapófisis alcanza la constricción del canal neural y está bien inclinada respecto a la horizontal. El proceso prezigapofisario es también agudo y pequeño. El cótilo es grande, más ancho que alto (Tabla 5). A su lado se observan los forámenes paracotilares. Las paradiapófisis son conservativas en sus características. En la vista posterior se advierte que el arco neural es aplanado. Del zigantro sólo están conservadas las fosas donde se aloja un foramen zigantrol en cada una. El cóndilo es más ancho que alto. En la vista lateral se observa que el zigósforo es grande. Su techo es levemente cóncavo y su carilla articular es de contorno subcircular. Se presentan dos forámenes laterales dispuestos en una diagonal por debajo de la cresta interzigapofisaria. El cóndilo es prominente y con una constricción precondilar moderada. En vista dorsal se observa que falta parte del techo vertebral posterior, lo cual permite visualizar el cóndilo vertebral. De la espina neural sólo está conservada su base. El zigósforo tiene el margen anterior levemente cóncavo, aunque faltan los



extremos anteriores del mismo. La prezigapófisis derecha está completa, presentando un pequeño fragmento del proceso prezigapofisario. La prezigapófisis es más larga que en la vértebra anteriormente descrita (Tabla 5) y se dirige lateroanteriormente, sobrepasando el margen anterior del zigósforo. La postzigapófisis tiene el borde posterior recto y perpendicular al eje sagital de la vértebra. Entre pre- y postzigapófisis se desarrolla una marcada cresta interzigapofisaria, que determina en una constricción media menos profunda que en la vértebra mediana (Tabla 5). Por último, en la vista ventral se observa que el centro vertebral es muy ancho anteriormente por divergencia de las crestas subcentrales, mientras que en la parte posterior se angosta. La carena hemal es un poco más ancha que en las vértebras medianas, pero sigue estando bien definida lateralmente. Los forámenes subcentrales se localizan a ambos lados de la carena aproximadamente en la mitad del centro vertebral.

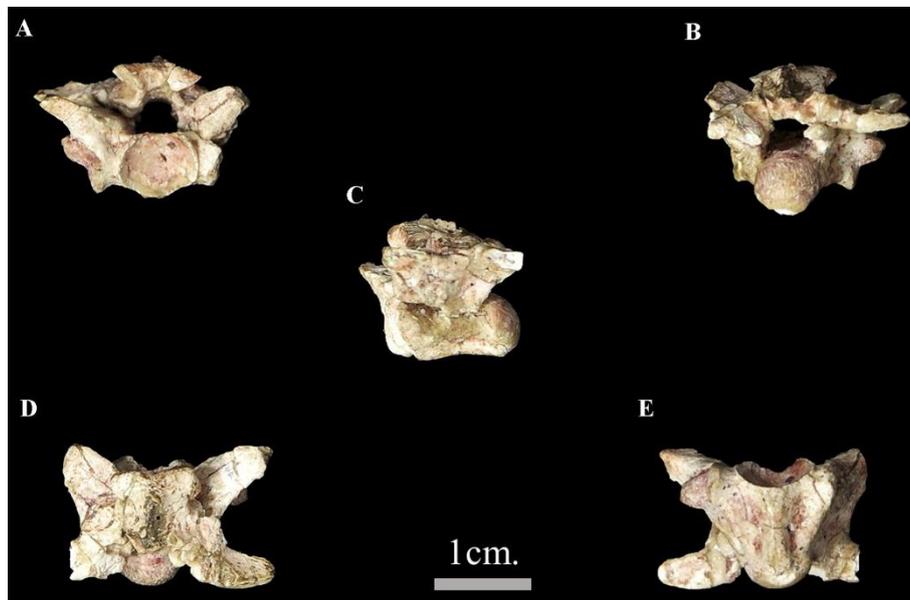


Figura 40: Anatomía de la vértebra preloacal posterior. A, vista anterior; B, vista posterior; C, vista lateral; D, vista dorsal; E, vista ventral.

La vértebra preloacal de posición más posterior que está bien conservada para su descripción (Figs. 36 y 37) se encuentra aún articulada al segmento 10, pero se pueden distinguir y medir todas sus caras exceptuando la posterior dado que aún sigue articulada. Es una vértebra más ancha que larga y alta, pero su tamaño relativo es mucho menor a la vértebra posterior anterior (Tabla 5). En vista anterior el zigósforo es más pequeño y delgado respecto a las vértebras predescritas. Sus carillas articulares se inclinan a más de 45° respecto de la horizontal y son significativamente más cortas que en las vértebras anteriormente descritas. El canal neural está cubierto de sedimento,



pero se nota su menor tamaño y su forma trilobulada es más marcada que en las vértebras anteriores. La prezigapófisis se encuentran más inclinadas respecto la horizontal que en la vértebra mediana, de manera que el extremo dorsal alcanza el techo del canal neural. El proceso prezigapofisario es agudo, pero de menor desarrollo que en las vértebras precedentes. El cótilo es más ancho que alto, dando una forma deprimida (Tabla 5). Sobre el lateral izquierdo se observa uno de los forámenes paracotilares, que se ubica junto al canal neural. Las paradiapófisis tanto en vista anterior como lateral mantienen las mismas características que en la vértebra dorsal media. En vista lateral no se observa el zigósforo. No se distinguen los forámenes laterales sobre las paredes del arco. En vista dorsal se observa la espina neural que nace en la base del zigósforo y se dirige posteriormente, pero sólo se distingue por su base, ya que falta completamente. El zigósforo es de menores dimensiones que en las vértebras predescritas, pero el margen anterior es más profundamente cóncavo en relación con la vértebra mediana. Las prezigapófisis están presentes, aunque sólo la izquierda está completa. Son relativamente más cortas y se dirigen lateroanteriormente, sobrepasando levemente el nivel del margen anterior del zigósforo. En el extremo de la prezigapófisis derecha se observa un pequeño fragmento del proceso prezigapofisario. La postzigapófisis tiene el borde posterior recto y perpendicular al eje sagital vertebral. La cresta interzigapofisaria está bien desarrollada y define una constricción media bien marcada (Tabla 5). En vista ventral, el cuerpo vertebral conserva la sección triangular, con un marcado ensanchamiento anterior. La carena hemal es fuertemente aplanada, ancha y poco desarrollada sin estar bien definida lateralmente. Los forámenes subcentrales a ambos lados de la carena, se ubican sobre el plano sagital del cuerpo vertebral.

Las vértebras restantes, correspondientes a los segmentos de columna articulada, pueden ser solo observados en vista dorsal y ventral, y no muestran diferencias respecto a las vértebras desarticuladas descritas en las líneas previas, de acuerdo con la región a la que se adjudican (Tabla 4).

Costillas. Las costillas se encuentran mayormente asociados a las secciones vertebrales en su extremo más proximal, como fragmentos distales de costillas no articulados con la vértebra. La superficie de articulación de las costillas con la vértebra es de forma plana, con una leve constricción media separando dorsalmente al tubérculo y ventralmente al capítulo. La sección trasversal de este elemento es triangular, con el ángulo de menor grado dirigido ventralmente. Este extremo puntiagudo ventral es la



lámina anteroventral, delgada y muy angulosa, que recorre la costilla ventralmente desde su articulación con la paradiapófisis hasta donde la costilla se vuelve más delgada (extremo distal de la zona articular-cabeza de la costilla). Dorsalmente sobresaliendo del tubérculo de la cabeza de la costilla se encuentra un pequeño proceso pseudotuberculiforme, que articula dorsodistalmente con la paradiapófisis de las vértebras.

Comentarios sobre las vértebras del holotipo:

Los caracteres vertebrales que definen a la especie son la presencia de vértebras más cortas que anchas con zigapófisis largas y bien inclinadas sobre el plano horizontal. Está presente el proceso prezigapofisario, triangular y corto. El arco neural es deprimido y tiene el borde posterior rectilíneo. El zigósforo en vista dorsal es cóncavo e incrementa su escotadura hacia las vértebras precloacales más posteriores. La espina neural está bien definida y desarrollada, aunque es de relativamente baja altura. Presentan forámenes laterales y subcentrales próximos al plano sagital. Los forámenes paracotilares pueden o no estar presentes, pero siempre están ausentes los forámenes parazigantales.

Es de destacar que en el trabajo de Hecht (1982) sobre este material se reconocían las dos primeras vértebras descritas en esta Tesis como vértebra precloacal mediana y vértebra precloacal posterior. Este autor se basaba en la propuesta de Holman (1979) para distinguir la morfología entre vértebras precloacales. Las descripciones vertebrales realizadas en la presente Tesis, en cambio, están basadas en la opinión de Rage y Albino (1989), por lo que se reconocieron una vértebra anterior y dos posteriores (una de posición más distal que la otra).

Con respecto a las variaciones intracolumnares de las vértebras de *Dinilysia patagonica* se destaca que el Segmento 1, formado por tres vértebras y media, y el Segmento 2, formado por una vértebra y media, corresponderían a las vértebras más anteriores de la región precloacal. Son las más pequeñas de esta región, el S. 1 presenta el cuerpo vertebral no fusionado ventralmente, mientras que en el S. 2, los cuerpos vertebrales ya se encuentran fusionados en su línea media, y presentan una corta hipoapófisis. El zigósforo está muy poco desarrollado anteriormente, pero en vista dorsal, es un elemento casi tan ancho como el ancho del arco neural (ana). El canal neural es levemente trilobulado, proporcionalmente grande, más alto que ancho. A lo largo de la región anterior de la columna, las vértebras aumentan progresivamente de



tamaño en sentido craneocaudal. Además de la presencia de hipoapófisis, las vértebras anteriores del tronco se diferencian de las medianas por tener una mayor altura general. Las variaciones más notables entre las regiones troncal mediana y posterior se expresan en la progresiva disminución del tamaño; la menor altura general de la vértebra, con arco y espina más bajos. El zigósforo hacia las vértebras posteriores se va haciendo progresivamente más cóncavo en vista dorsal, y en vista anterior se hace más convexo. Las prezigapófisis se hacen más largas a medida que disminuye el tamaño del cuerpo vertebral. El canal neural en las vértebras prelocales mediana y las primeras vértebras prelocales posteriores es más ancho que alto, se hace más trilobulado y es de destacar que es más ancho que el cótilo. Hacia las vértebras prelocales más posteriores el canal neural disminuye considerablemente de tamaño. Al contrario del canal neural, el cóndilo y cótilo aumentan progresivamente de tamaño y cambian su forma, pasando de ser subcircular en las vértebras prelocales medianas, a ovalado y deprimido en las vértebras prelocales posteriores. Por último, en vista ventral se observa el ensanchamiento y aplanamiento progresivo de la carena hemal desde las vértebras prelocales medianas hacia las posteriores.

Las variaciones intraespecíficas de *Dinilysia patagonica* se observo en vértebras troncales medianas. Una de las principales problemáticas en realizar estas comparaciones es el estado de preservación de los fósiles. Aunque hay muy buenos ejemplares conservados, todos se encuentran articulados e incluidos en los sedimentos portadores, observándose solo la vista dorsal y la ventral. El desarrollo del proceso prezigapofisario es variable, aunque siempre es corto, en algunos ejemplares sobresale del extremo de la prezigapófisis como un pequeño proceso agudo, mientras que en otros no sobresale. Varía la altura de la espina y del arco neural, que incluso puede ser poco abovedado, lo que modifica la altura general de la vértebra. La constricción media de las vértebras (ana) también se ve modificada, ya que en algunos ejemplares está mucho más marcada que en otros. Respecto al zigósforo, aunque en todos es levemente cóncavo anteriormente, puede presentar en pocos ejemplares una concavidad y un ancho un poco mayor en comparación con ejemplares de tamaños semejantes. Sobre la cara ventral, tanto en vértebras prelocales medianas como en posteriores se ven diferencias en la carena hemal, siendo éstas en el desarrollo de la misma, pudiendo estar más o menos bien delimitadas lateralmente y angulosas (en el caso de las medianas) o menos aplanadas y anchas (en las posteriores).



Observando otros ejemplares de *Dinilysia patagonica* que formaron parte del material de estudio comparativo se pueden estimar algunas posibles variaciones ontogenéticas en las vértebras. Las vértebras precloacales medianas presenta variación en el tamaño, encontrándose ejemplares, como en el caso de MLP 79-II-27-9 que presenta vértebras de mayor tamaño, con una distancia prezigapofisaria de 29,09mm y postzigapofisaria de 29,05mm. En cambio, en el ejemplar MACN-RN 976 se encuentran vértebras con una distancia máxima postzigapofisaria de 26,65mm, dando un ejemplar de menor tamaño corporal incluso que el holotipo. El ejemplar MACN-N 116 posee prezigapófisis fuertemente más inclinadas respecto al plano horizontal. En los ejemplares MACN-RN 1016, MACN-RN 1019 y MLP 79-II-27-2 al 17 se observa un arco neural casi plano en vista posterior. Estas tres diferencias notorias en los restos fósiles estudiados podrían tratarse de variaciones intraespecíficas o bien debidas a la edad de los ejemplares.

I.b. Material referido. Ejemplar MCF-PVPH 517

Conservación. El ejemplar de *Dinilysia patagonica* catalogado bajo el número MCF-PVPH 517 y procedente de la localidad Barreales Norte (Fig. 24▲) fue analizado detalladamente durante el transcurso de la presente Tesis y publicado en Triviño y Albino (2015). El material consiste en un cráneo incompleto, atlas, axis y bloques de vértebras precloacales articuladas, que presentan una conservación deficiente. Del cráneo sólo se conserva la mitad posterior, incluyendo un fragmento del hueso compuesto izquierdo. El cráneo se encuentra con mayor conservación del lado izquierdo, presentando los siguientes huesos: parietal, proótico, supratemporal, supraoccipital, otooccipitales, basioccipital, basiparasfenoides, palatino, pterigoides, cuadrado y hueso compuesto. El cráneo articula posteriormente con fragmentos del atlas y axis. En el mismo bloque sedimentario se conservaron seis secciones de la columna vertebral con vértebras precloacales articuladas que se interpretan correspondientes al mismo individuo.

Descripción cráneo. Sólo se conserva la mitad posterior del cráneo. Los huesos que están presentes en este material son:

✿ El parietal es un hueso de origen dérmico del techo craneano ubicado en la región media-posterior del cráneo, que posee sus paredes laterales descendientes ventralmente. Está presente casi en su totalidad faltando únicamente el extremo anterior



medio donde entraría en contacto con los frontales aquí faltantes. En el extremo anterior es angosto y se expande transversalmente a la altura de la región ótica (Fig. 41). En esta última región, el parietal entra en contacto con el supraoccipital y el otooccipital, donde con este último contacta por medio de una proyección posterior en forma de cuña. Es acá donde se observa una fractura en diagonal del parietal, dejando un fragmento posterior del parietal menor, que en Estes *et al* (1970) recibió el nombre de astilla del proótico. En la zona media dorsal, corriendo en sentido anterodorsal, se presenta la cresta parasagital la cual está rota anteriormente. Es una cresta alta, más ancha en su extremo anterior y a medida que corre en sentido posterior se hace más estrecha. Sobre el lateral izquierdo, que es el de mejor conservación, el parietal entra en contacto con el proótico y el supratemporal. El parietal desciende lateralmente cubriendo las paredes del neurocráneo continuando su contacto con el proótico. Por la presencia de sedimento, no se observa si interviene o no en la formación del margen anterior del foramen trigémino.

✿ Se conserva parte del proótico izquierdo, el cual es un hueso relativamente grande que se encuentra representado por su mitad dorsal y el proceso anterodorsal que limita el margen dorsal del foramen trigémino. Dicho proceso, en este material, se observa como sobrepuesto al parietal. Hacia la zona posterior, el proótico se encuentra muy deteriorado, aunque se advierte por debajo del supratemporal una delgada cresta, la misma es la cresta prootica que rodea dorsalmente a la fenestra oval.

✿ En la vista ventral, sobre el lateral derecho, al faltar parte de los huesos del basicráneo, se observa la región ótica. Es una cavidad elipsoidal, elongada anteroposteriormente, que concuerda con la posición de la cavidad del oído medio de esta serpiente.

✿ El supratemporal izquierdo se preservó parcialmente, su forma es lanceolada, y se extiende más allá del nivel del cóndilo occipital junto con el proceso paraoccipital del otooccipital. El supratemporal sobre su lateral externo contacta anteroventralmente con el proótico y posteroventralmente con el cuadrado. Sobre el lateral derecho o interno de este hueso se encuentra la proyección en cuña del parietal y el proceso paraoccipital del otooccipital.

✿ El supraoccipital se conservó completamente, es un hueso posterodorsal impar, corto y ancho. Limita anteriormente con el parietal mediante una sutura irregular y caudalmente con los otooccipitales. En la zona media presenta la creta sagital muy erosionada, que se continua con la cresta presente en el parietal. A ambos lados de la



cresta sagital se aprecian crestas muy marcadas que nacen en el borde más anterior del hueso y se extienden posterolateralmente, siendo especialmente protuberantes en los extremos laterales.

✿ Los otooccipitales se ubican en el extremo posterodorsal del cráneo, la porción del plano occipital no es perceptible dado a que se mantienen articuladas al cráneo el atlas y axis. Es un hueso anteroposteriormente delgado pero expandido lateralmente, aunque es de destacarse que posteriormente presenta un expandido proceso paraoccipital izquierdo, el cual supera distalmente el nivel del cóndilo occipital y se inclina dorsomedialmente. Sobre el lateral izquierdo contacta anteriormente con el supraoccipital y el parietal, mientras que lateralmente con el supratemporal. Sobre los otooccipitales, en su línea media, se introduce una corta expansión del supraoccipital a modo de continuación de la cresta sagital.

✿ El basioccipital muy deteriorado, se ubica en el plano ventral del cráneo y solo se ha conservado el lateral izquierdo. Este hueso hacia el extremo posterior del cráneo se angosta formando la base del cóndilo occipital. Su límite anterior con el basiparásfenoides no es muy claro, por la presencia de numerosas líneas de fractura. Es de destacarse, que en su región posterior están ausentes los tubérculos de *Dinilysia* por el fuerte desgaste, pero es de destacar que se encuentra una concavidad media que se continua en el basiparásfenoides.

✿ El basiparásfenoides se conservó casi en su totalidad, siendo continuo al basioccipital. Es cruzado por dos fracturas que desplazaron el fragmento medio hacia la derecha; estas fracturas están localizadas anteriormente a los procesos basipterigoideos. El segmento desplazado conservó un fragmento del canal vidiano. Hacia el extremo anterior del proceso basipterigoideo, sobre el lateral izquierdo contacta con el proceso interno del pterigoideo. Es desde este punto que el basiparásfenoides comienza a angostarse hacia el extremo anterior. Sobre la superficie media presenta la concavidad que es continúa con la del basioccipital y se conserva en toda su longitud.

✿ Formando parte del arco palato-maxilar, el palatino izquierdo se conservó en varios fragmentos no continuos, uno de los cuales articula con el pterigoideo. En este material, los fragmentos del palatino conservado no presentan alvéolos dentales. En la base del cráneo, lateralmente y superponiéndose al basiparásfenoides, hay fragmentos de palatino que conforman las porciones que se expanden hacia la línea media del



cráneo contactando con el basiparásfenoides, conformando los límites laterales del canal coanal.

✿ El único pterigoides conservado es el izquierdo. Es un elemento macizo dirigido anteroposteriormente sobre el plano externo del tercio posterior del cráneo. Sobre la superficie ventral presenta el proceso interno que articula con el proceso basipterigoideo izquierdo. Anteriormente está unido al palatino y lateralmente con el ectopterigoides aquí ausente. Este último hueso dejó en la cara externa del pterigoides una marca ovalada, más ancha que alta, y de superficie irregular. El sitio de contacto es posterior a la línea de sutura pterigoides-palatino.

✿ Solo se conservó el cuadrado izquierdo casi completo, su tamaño es grande, trirradiado, robusto, y corto, articulado dorsalmente con el supratemporal. Se observan claramente dos de sus tres ejes, de los cuales el eje posteroventral contacta con la superficie articular del hueso compuesto, mientras que el posterodorsal, que es el más robusto, corre paralelo al supratemporal extendiéndose caudalmente más allá del nivel del cóndilo occipital.

✿ De la mandíbula se conservó el fragmento posterior del hueso compuesto izquierdo que está articulado al cuadrado. Posterodorsalmente se encuentra el proceso retroarticular, que es una depresión que rodea ventralmente al cóndilo del eje posteroventral del cuadrado. En el extremo anterior del hueso compuesto se observa una pequeña cresta, poco marcada, que representa a la cresta surangular de la fosa aductora. Esta cresta se ubica en la cara lateral del hueso compuesto, es poco marcada, siendo una pequeña repisa, cóncavo en sentido dorsal del hueso compuesto.

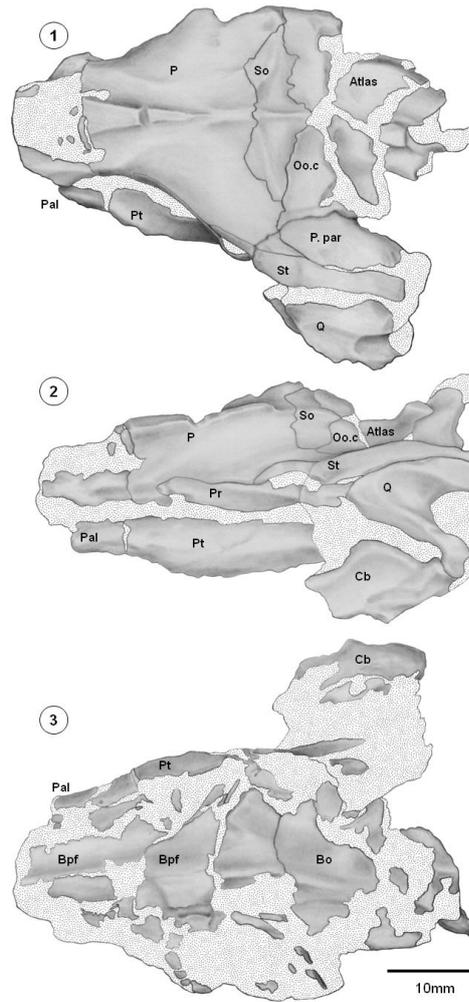


Figura 41. Porción posterior del cráneo articulado de *Dinilyisia patagonica* (MCF-PVPH 517) en vistas dorsal (1), lateral izquierda (2) y ventral (3). Abreviaturas: Bsf, basiparásfenoides; Bo, basioccipital; Cb, hueso compuesto; Eo, otoccipital; Pal, palatino; P, parietal; P. par, proceso paraoccipital; Po, proceso paraoccipital; Pr, proótico; Pt, pterigoides; Q, cuadrado; So, supraoccipital; St, supratemporal.

Descripción vértebras y costillas. Se preservaron fragmentos de atlas y axis articulados al cráneo. El atlas está representado por dos medios arcos neurales grandes y bien conservados, que habrían estado unidos dorsalmente en la línea media, mientras que el axis está muy deteriorado, sin características que resaltar.

En el resto del esqueleto postcraneano, se conservaron seis segmentos de vértebras articuladas (MCF-PVPH 517-1 a MCF-PVPH 517-6) entre las cuales se identificaron vértebras prelocales medianas y posteriores (sensu Rage y Albino, 1989). Cada segmento contiene una cantidad variable de vértebras: MCF-PVPH 517-1 y MCF-PVPH 517-4 contienen cada una seis vértebras prelocales medianas, mientras que MCF-PVPH 517-5 contiene cinco vértebras prelocales posteriores. Los segmentos MCF-PVPH 517-2, MCF-PVPH 517-3 y MCF-PVPH 517-6 presentan cada uno tres vértebras, pero en estos segmentos no se pudo establecer la ubicación que tenían en la



columna vertebral. Algunas de las vértebras estudiadas están articuladas con la parte proximal de sus respectivas costillas.

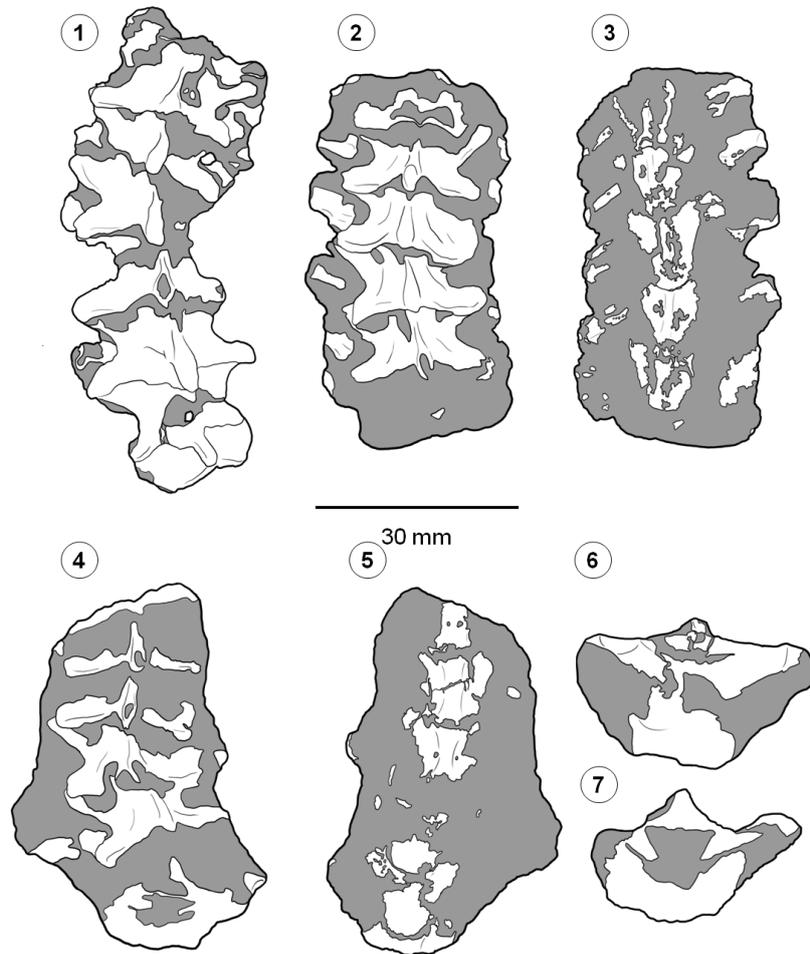


Figura 42. Secciones con vértebras precloacales articuladas. Sección MCF-PVPH 517-1 en vista dorsal (1), MCF-PVPH 517-4 en vista dorsal (2) y ventral (3), MCF-PVPH 517-5 en vista dorsal (4), ventral (5), anterior (6) y posterior (7).

En general las vértebras son de tamaño mediano como las del holotipo, siendo más anchas que altas y largas. Su conservación es variable, pero las características generales en todos los segmentos son homogéneas desde el punto de vista taxonómico. Además, tanto el cráneo como las vértebras se presentaban asociadas a un mismo bloque sedimentario, lo que indica que se trata de un único individuo. En vista dorsal las vértebras precloacales medianas presentan el arco neural ancho, con el margen posterior rectilíneo. La espina neural que nace sobre el techo del zigósfeno, se engrosa posteriormente sobrepasando el borde posterior del arco neural. En uno de los segmentos se observa bien conservado el zigósfeno, que tiene borde anterior cóncavo. Las pre- y postzigapófisis están desarrolladas lateralmente y presentan la superficie de articulación larga y ovalada. La constricción interzigapofisaria es corta y profunda.



Sobre el extremo distal de las prezigapófisis se observa el proceso prezigapofisario que es corto y agudo. La vista anterior, solo se puede observar en los segmentos MCF-PVPH 517-1 y MCF-PVPH 517-5. En esta vista se distingue un arco neural bajo y deprimido, con el canal neural pequeño y trilobulado. Las prezigapófisis son largas, fuertemente inclinadas sobre la horizontal alcanzando el nivel del techo del zigósforo. Dado que la preservación es mala, no se puede asegurar la presencia de forámenes paracotilares. En la vista posterior, se puede distinguir el arco neural deprimido y el cóndilo semiesférico. El zigantro está relleno de sedimento. Las postzigapófisis son largas y se encuentran inclinadas sobre el plano horizontal. En la vista lateral se observa la espina neural alta, larga e inclinada posteriormente, culminando en un tubérculo posterodorsal. El centro vertebral en estos restos es corto. Las paradiapófisis tienen las superficies diapofisaria y parapofisaria poco diferenciadas. En un solo fragmento se puede ver un foramen lateral de contorno bastante circular y grande. En vista ventral se nota el centro vertebral de forma triangular, siendo más ancho en el extremo anterior. Los forámenes subcentrales se encuentran cerca del plano sagital de la vértebra. La carena hemal es una estructura desarrollada, delgada y bien delimitada en las vértebras precloacales medianas, mientras que, en las posteriores, es un elemento poco desarrollado, aplanado y ancho.

Se conservaron algunos fragmentos de costillas asociados a las secciones vertebrales. En la sección MCF-PVPH 517-1 se preservó un segmento proximal de costilla, en el cual se observa la lámina anteroventral y el proceso pseudotuberculiforme dorsal que completa el contacto con la paradiapófisis.

Comentarios. Sobre la base del material MCF-PVPH 517 se realizaron algunas observaciones complementarias a lo conocido sobre el cráneo de esta especie. En el trabajo de Estes *et al* (1970) asignaron como astilla del proótico lo que correspondería a un fragmento posterior del parietal que está separado del resto del hueso por una fractura, observada también en este ejemplar de estudio. Al igual que lo mencionado por Scanferla y Bhullar (2014), en el material de estudio no se llega a observar que el parietal intervenga en la formación del margen anterior del foramen trigémino como sí ocurre en los cráneos MLP 26-410, MLP 79-II-27-1, MACN-N 27 y MACN-RN 1014. En el ejemplar MACN-N 104, que es el cráneo de menor tamaño encontrado hasta el momento, el parietal participa en gran medida en el margen anterior del foramen del nervio trigémino, mientras que en el cráneo más grande conocido de *Dinilysia*



patagonica (MACN-RN 1015) el parietal queda totalmente excluido del foramen del nervio V. Esta condición permite inferir que tal variación podría estar vinculada a la edad del individuo. Esto es consistente con lo referido por Scanferla y Bhullar (2014) respecto que trata una variación ontogenética postnatal. Algo llamativo es que entre el supraoccipital y el parietal se observa una sutura irregular mientras que en el resto de los cráneos de *Dinilysia* la sutura es recta. Esta diferencia podría deberse a variación intraespecífica.

Con respecto a las vértebras, a pesar de su escasa preservación puede notarse que son vértebras grandes, robustas, anchas y cortas, que presentan una espina neural más alta que la del holotipo; la misma se extiende craneocaudalmente y culmina en un tubérculo posterior. A diferencia del holotipo, el zigósforo es menos escotado y el canal neural, aunque es trilobulado, es de dimensiones menores. También, a diferencia de las vértebras aisladas del holotipo, donde se observaron los forámenes paracotilares, en este ejemplar su presencia es dudosa.

I.c. Material referido. Ejemplar MLP 79-II-27-1.

Conservación. El ejemplar MLP 79-II-27-1, que proviene de la localidad de Neuquén, en las cercanías del predio de la Universidad Nacional de Comahue (Figs. 24, 25), fue estudiado durante el desarrollo de esta Tesis y publicado en Triviño *et al.* (2018).

El material consiste en la porción posterior de un cráneo articulado con una preservación excepcional ya que se conservó el molde endocraneano mostrando parte del encéfalo posterior, algunos de los nervios craneanos, vasos sanguíneos venosos y arteriales, así como el oído interno derecho con sus canales semicirculares. Este material es de gran importancia ya que es el primer registro de un molde de tejidos blandos en serpientes. Esta información es especialmente relevante en relación con las hipótesis sobre el posible hábito de vida de esta serpiente (véase II. ANATOMIA ENDOCRANEANA).

El tamaño que presenta este cráneo, en comparación con el holotipo se detallan en la Tabla 6.



Medidas	MLP 26-410	MLP 79-II-27-1
Altura	18.73 (borde posterior del cráneo)	17.49 (región anterior del basioccipital)
Altura del cóndilo occipital	4.40	4.65
Ancho del cóndilo occipital	7.11	6.80

Tabla 6: Comparación de medidas entre el cráneo del holotipo MLP 26-410 y el material MLP 79-II-27-1. Medidas en mm.

Descripción cráneo.

Neurocráneo. Luego de la preparación del material, para la observación del molde endocraneano, se conservó la parte posterior e izquierda de los restos óseos del cráneo (Figs. 43 y 44).

✿ El parietal, forma la parte posterior del techo y las paredes laterales del neurocráneo. Sobre el lateral izquierdo se observa el contacto de este con el proótico, y como a su vez el parietal forma el límite anterior del foramen trigémino, carácter que se observa en los cráneos de menor tamaño de *D. patagonica*. Al comparar los dos laterales del cráneo, se interpreta que el parietal cubre la región dorsal del oído interno y al encéfalo posterior. Dorsoposteriormente contacta con el supraoccipital mediante una sutura transversal irregular.

✿ El proótico izquierdo, que es el único que se mantuvo, es un hueso relativamente grande y que, al igual que el parietal, constituye la pared lateral del neurocráneo. Presenta la forma típica en *I* de la especie. En su extremo más anterior, por medio de proyecciones ventrales y dorsales limita posteriormente al foramen del nervio trigémino. Sobre este mismo hueso, pero en una posición más posterior al foramen del trigémino se encuentra una única y pequeña abertura, por donde pasa el nervio facial, foramen facial. Ambos forámenes están separados en su salida y consiste cada uno de una única abertura.

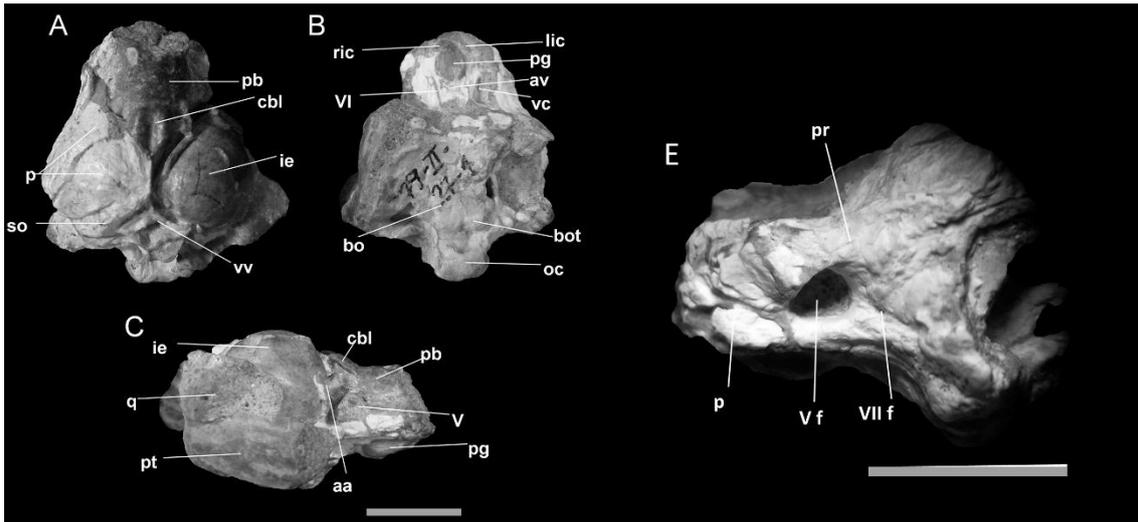


Figura 43. Cráneo de *Dinilysia patagonica*, MLP 79-II-27-1. La barra de escala equivale a 10 mm. (A) Vista dorsal, (B) vista ventral, (C) vista lateral derecha y (D) vista lateral izquierda. Abreviaturas: aa, ampolla anterior; av, vasos aórticos; bo, basioccipital; bot, tubérculos basioccipitales; cbl, cerebelo; ie, oído interno; lic, carótida interna izquierda; oc, cóndilo occipital; p, parietal; pb, encéfalo posterior; pg, glándula pituitaria; pr, proótico; pt, pterigoides; q, cuadrado; ric, carótida interna derecha; so, supraoccipital; V, nervios trigémino; VI, abducen los nervios; vc, canal vidiano; Vf, foramen nervio trigémino; VII f, foramen nervio facial; vv, vasos vasculares.

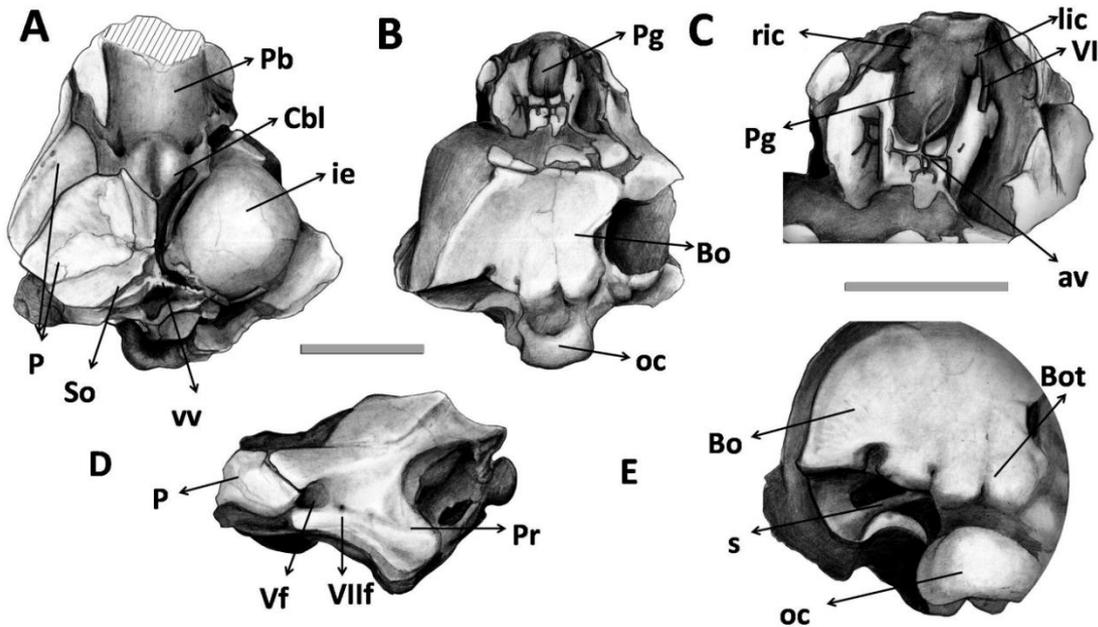


Figura 44. Cráneo de *Dinilysia patagonica*, MLP 79-II-27-1. La barra de escala equivale a 10 mm. (A) Vista dorsal, (B) vista ventral, (C) vista ventroanterior aumentada, (D) vista lateral, (E) visión ventroposterior aumentada. Abreviaturas: av, vasos aórticos; bo, basioccipital; bot, tubérculos basioccipitales; cbl, cerebelo; ie, oído interno; lic, carótida interna izquierda; oc, cóndilo occipital; p, parietal; pb, encéfalo posterior; pg, glándula pituitaria; pr, proótico; q, cuadrado; ric, carótida interna derecha; s, estribos; so, supraoccipital; V f, foramen nervio trigémino; VI, nervio abducen; VII f, foramen nervio facial; vv, vasos vasculares.

🌿 La región occipital, compuesta por los huesos supraoccipital, otooccipital y basioccipital forman la porción dorsal, posterior y ventral del cráneo. El supraoccipital, es el único de los tres huesos que presenta un origen mixto, se ubica dorsoposteriormente al parietal al cual se encuentra unido mediante una sutura en zigzag



y es anterior a los otooccipitales. Este hueso cubre el extremo más posterior del mielencéfalo. Los otooccipitales se ubican en el extremo posterodorsal del cráneo limitado anteriormente con el supraoccipital y parietal, su límite ventral se encuentra limitado por el basioccipital, con el cual forman el cóndilo occipital elipsoidal y deprimido dorsoventral de esta serpiente. En cambio, los otooccipitales junto a una pequeña porción del supraoccipital, forman el foramen magno, que es por donde salía la médula espinal. La porción otooccipital del canal neural, próximo al foramen magno, se encuentran un par de forámenes; el más anterior se corresponde con la salida de la cavidad endocraneana del nervio vago mientras que por el posterior con la salida del nervio hipogloso. El foramen metótico más nervio XII abre externamente, cerca del cuello del cóndilo occipital y por encima de los otooccipitales. Los nervios glossofaríngeos, vago, hipogloso, saldrían del cráneo a través de este último foramen.

🌸 El piso del neurocráneo, que recibe el nombre de *basicráneo*, presenta el basioccipital de manera completa. Este es un hueso impar ubicado en el plano ventral y posterior del cráneo. Ventralmente presenta un par de tubérculos basioccipitales que se han observado también en otros ejemplares de *Dinilysia*, estando ubicados en la porción anterior al cóndilo occipital. Este hueso posteromedialmente se angosta formando parte del cóndilo occipital.

🌸 El piso del basiparásfenoides se ha perdido y ha dejado al descubierto los elementos que corren por su interior. Queda al descubierto el molde de la glándula pituitaria proximalmente circundada por el molde del nervio abducen (VI) y más externamente por los surcos correspondientes al canal vidiano. Las carótidas internas y la rama ventral del nervio facial (rama palatina o nervio vidiano) pasan a través del canal vidiano. A su vez se reconocen numerosos vasos sanguíneos que habrían irrigado la base del encéfalo.

🌸 El extremo posterior del cráneo se encuentra el pterigoides derecho reemplazado en su totalidad por areniscas rojas, sin conservación del hueso. Es robusto, y se localiza en una posición casi ventral al oído interno, y ventralmente al fragmento del hueso cuadrado, que también fue reemplazado en su totalidad por el sedimento circundante. Este hueso, que articula ventralmente con el pterigoides, rodea al oído interno tanto en vista dorsal como lateral, ubicándose ventral al canal semicircular lateral.

Comentarios. Como en el caso del ejemplar MCF-PVPH 517, el cráneo MLP 79-II-27-1 corresponde a la especie extinta *Dinilysia patagonica*. Ambos ejemplares están



representados por la porción posterior del cráneo, y sus dimensiones son semejantes, siendo más pequeños que el cráneo del holotipo. Los caracteres que los identifica como *Dinilysia* es la presencia de un cráneo comprimido dorsoventralmente, con un mayor desarrollo transversal en la región posterior; el parietal ubicado en el techo craneano presenta una sutura irregular con el supraoccipital que también está ubicado en el techo craneano. El proótico, que es de gran desarrollo, presenta una forma en I cursiva, y forma el límite posterior y dorsal del foramen trigémino en ambos casos. Este hueso también en los dos casos presenta los forámenes del trigémino y del facial independientes y de carácter únicos. En el caso de MLP 79-II-27-1 se ven los tubérculos basales del basioccipital, mientras que en el material de Barreales norte se ve el otooccipital con largos procesos paraoccipitales que están extendidos más allá del nivel del cóndilo y adosados al supratemporal lanceolado. También en este mismo ejemplar se distingue una cresta sagital del parietal bien desarrollada que se continua con la cresta del supraoccipital. Estos dos caracteres, por la extracción de los huesos del lateral derecho, para la observación del molde endocraneano, no son observados.



II. ANATOMÍA ENDOCRANEANA

II. a. Generalidades.

Introducción a la morfología del endocráneo A lo largo del tiempo los estudios paleoneurológicos se basaron exclusivamente en el análisis de moldes endocraneanos naturales o artificiales de diferentes vertebrados (Edinger, 1975; Hopson, 1979; Jerison, 1973). El uso de Tomografía computarizada de rayos X de alta resolución ha incrementado más recientemente el acceso a un mayor número de moldes endocraneanos artificiales del sistema nervioso en un gran rango de vertebrados fósiles, especialmente mamíferos y arcosaurios (Witmer *et al.*, 2008 y la bibliografía allí citada). En particular, los estudios de paleoneurología en serpientes eran inexistentes (Hopson, 1979), hasta que Yi (2013; 2015), Yi y Norell (2015) y Palci *et al.* (2017) analizaron aspectos de la anatomía del oído interno en una variedad de serpientes actuales y extintas a través de reconstrucciones de moldes internos tridimensionales digitales del oído interno y del laberinto obtenidos a partir de tomografías computadas. Entre el material estudiado por estos autores, se encuentra un ejemplar de *Dinilysia patagonica* (MACN-RN 1014).

Como se mencionó anteriormente el cráneo MLP 79-II-27-1 de *Dinilysia patagonica* contiene un molde endocraneano natural que constituye un hallazgo inédito para el grupo de las serpientes. Con el fin de interpretar la anatomía endocraneana representada por este molde natural es requisito previo puntualizar algunos aspectos específicos de la representatividad del material fósil y de la morfología del sistema nervioso en reptiles, y especialmente, en serpientes.

¿Qué representa exactamente un molde endocraneal natural? Un molde interno es el relleno sedimentario de una cavidad que forma una estructura tridimensional; por lo tanto, lo que se conoce como un molde endocraneano natural es el relleno de la cavidad intracraneal que contiene al encéfalo con sus nervios craneales, las meninges que los cubren y protegen, como así también los vasos sanguíneos. Estos moldes pueden proporcionar aproximaciones de la morfología cerebral, con la posibilidad de ver detalles de algunas estructuras superficiales del encéfalo (Macrini *et al.*, 2006).

En los reptiles actuales, según el trabajo de Starck, 1979, el volumen ocupado por el encéfalo en la cavidad intracraneana no determina la relación topográfica entre el



encéfalo y el cráneo. El tamaño del encéfalo está determinado por el tamaño del cuerpo, mientras que el volumen de cada segmento cerebral depende del desarrollo de los órganos de los sentidos (Starck, 1979). En numerosos reptiles, el encéfalo es más pequeño que la cavidad intracraneana que ocupa. Starck (1979) nos recuerda que estas relaciones no sólo muestran diferencias interespecíficas, sino también diferencias ontogenéticas y posiblemente sexuales. Wyneken (2007) sugiere que el sistema nervioso de los reptiles es relativamente simple en su estructura anatómica, pero presenta una mayor diversidad funcional de acuerdo con los comportamientos específicos de las especies y la adaptación a los diversos nichos que ocupen.

Según Hopson (1979), el encéfalo de los reptiles no rellena completamente la cavidad craneal, sino que los elementos extra neurales ocupan parte del espacio intracraneal. Esto significa que el molde endocraneano muestra el espacio previamente ocupado por el encéfalo y el espacio intracraneal, proporcionando sólo una visión superficial de la topografía del encéfalo (Hopson, 1979; Jerison, 1969; Larsson *et al*, 2000; Norman y Faiers, 1996; Wyneken, 2007). En este sentido, se observa un espacio subdural bien desarrollado en tortugas marinas, *Sphenodon* y muchos lagartos, mientras que la mayoría de las tortugas y los cocodrilos presentan un espacio subdural moderado. En contraste, este espacio se ve muy reducido en serpientes y anfisbenas (Starck, 1979). Dado esto último, Wyneken (2007) considera que los espacios endocraneales de las serpientes nos brindan una copia más fiel de la morfología del encéfalo que en otros grupos de reptiles actuales.

Recientemente, Olori (2010) realizó un análisis de un molde endocraneano digital de un uropéltido (Uropeltidae: *Uropeltis woodmasoni*) obtenido por tomografía computada tridimensional. A partir de sus observaciones propuso que la relación entre el cráneo y la cavidad endocraneana en esta serpiente es similar a la de los mamíferos, con la posibilidad de que dicha cavidad esté, entonces, completamente ocupada por el encéfalo. Esta condición en el cráneo del uropéltido puede ser interpretada como consecuencia del alto grado de fusión de los huesos del cráneo en estas serpientes por sus hábitos de vida fosoriales extremos, determinando una cavidad craneal completamente cerrada (Olori, 2010).

Es de destacar que la anatomía del encéfalo de reptiles es relativamente simple, presentando en vista dorsal una superficie suave, con una disposición de las diferentes estructuras que lo componen una tras otra. Estas estructuras son: 1) el encéfalo anterior,



asociado con los órganos sensoriales que se desarrollan en la cápsula nasal, y relacionado con el olor y la integración sensorio-motriz; 2) el encéfalo medio, asociado con la cápsula óptica, que realiza el procesamiento visual, así como los papeles neuroendocrinos; 3) el encéfalo posterior, asociado con la cápsula ótica, que lleva a cabo el papel de la audición y el equilibrio, y también actúa en la homeostasis (Wyneken, 2007).

Estructura del encéfalo de serpientes actuales y anatomía endocraneal. Como parte de esta Tesis se realizó un análisis exhaustivo de la anatomía externa del encéfalo en las serpientes *Erythrolamprus poecilogyrus*, *Lygophis anomalus*, *Philodryas patagoniensis*, *Thamnodynastes strigatus* y *Xenodon dorbignyi* (familia Dipsadidae) con el fin de aportar al conocimiento de la anatomía del sistema nervioso de las serpientes, reconocer sus variaciones y relacionar las mismas con su hábito de vida, y de esta manera poder interpretar mejor lo observado en el molde endocraneano natural de *Dinilysia patagonica*.

Disposición de los huesos. El sistema óseo que rodea el espacio epidural se estudió en *Lygophis anomalus* y *Xenodon dorbignyi* (Fig. 44). En vista dorsal, cubriendo al encéfalo, desde la región anterior hasta la posterior se encuentran los siguientes huesos: nasales cubriendo las fibras nerviosas que van hasta la región de la narina (nervio olfatorio (I)); frontales cubriendo la longitud de los tractos olfatorios; parietales dorsalmente al telencéfalo, diencéfalo (encéfalo anterior) y mesencéfalo (encéfalo medio); y, por último, los supraoccipitales cubriendo el metencéfalo y mielencéfalo (encéfalo posterior).

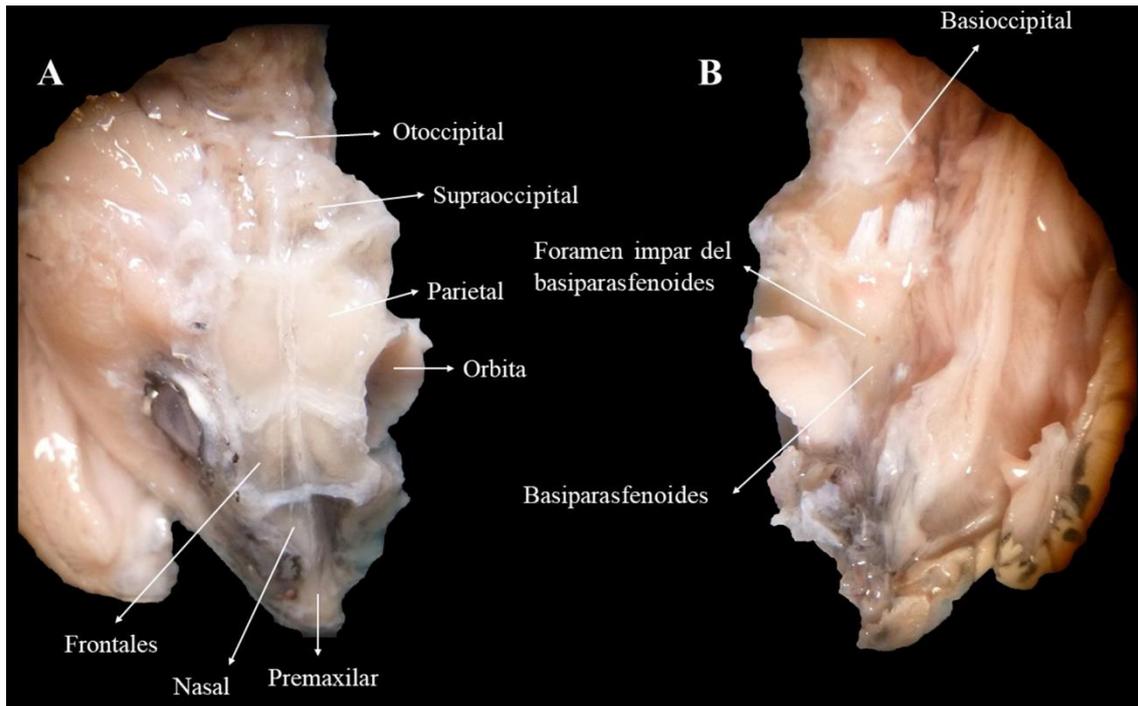


Figura 45. Huesos que protegen al encéfalo en *Xenodon dorbignyi*. (A) vista dorsal; (B) vista ventral.

En vista lateral, el hueso nasal cubre los tractos olfatorios, el frontal los bulbos olfatorios, el parietal los lóbulos telencefálicos y la zona posterior a esta queda cubierta por el proótico y otoccipital.

En vista ventral (Fig. 45), solo se encuentran dos huesos que forman el piso del cráneo, el basioccipital y parabasiéfenoides. El basioccipital es un hueso corto y ancho que cubre la parte posterior y ventral del encéfalo posterior. Anteriormente, se encuentra un hueso único que proviene de la fusión del basisfenoides y el parasfenoides, el parabasiéfenoides, que cubre ventralmente el resto del sistema nervioso. Sobre este hueso, donde comienza a estrecharse, se localiza un par de forámenes en la pared lateral, correspondientes al canal vidiano. Son los forámenes anteriores de la estructura por la cual pasa al exterior del cráneo la rama palatina del nervio facial (nervio Vidiano). Anteriormente a estos forámenes, y en el plano medio del cráneo, se localiza un único foramen, foramen no pareado del parabasiéfenoides (Di Pietro *et al*, 2014), aún desconocida su funcionalidad.

Morfología del encéfalo. En las cinco especies se observa una estructura generalizada y semejante del encéfalo (Fig. 46). La misma se localiza en el plano medio del cráneo, con sus elementos dispuestos en forma lineal y con una superficie completamente lisa. En vista dorsal, los lóbulos se sitúan consecutivamente y presentan



un desarrollo decreciente de sus tamaños. En vista lateral estos lóbulos están ubicados uno tras otro, a excepción de la parte anterior del encéfalo posterior que se dispone ventralmente al encéfalo medio. Esta disposición está dada por la única flexión del encéfalo que se localiza en dicho lugar.

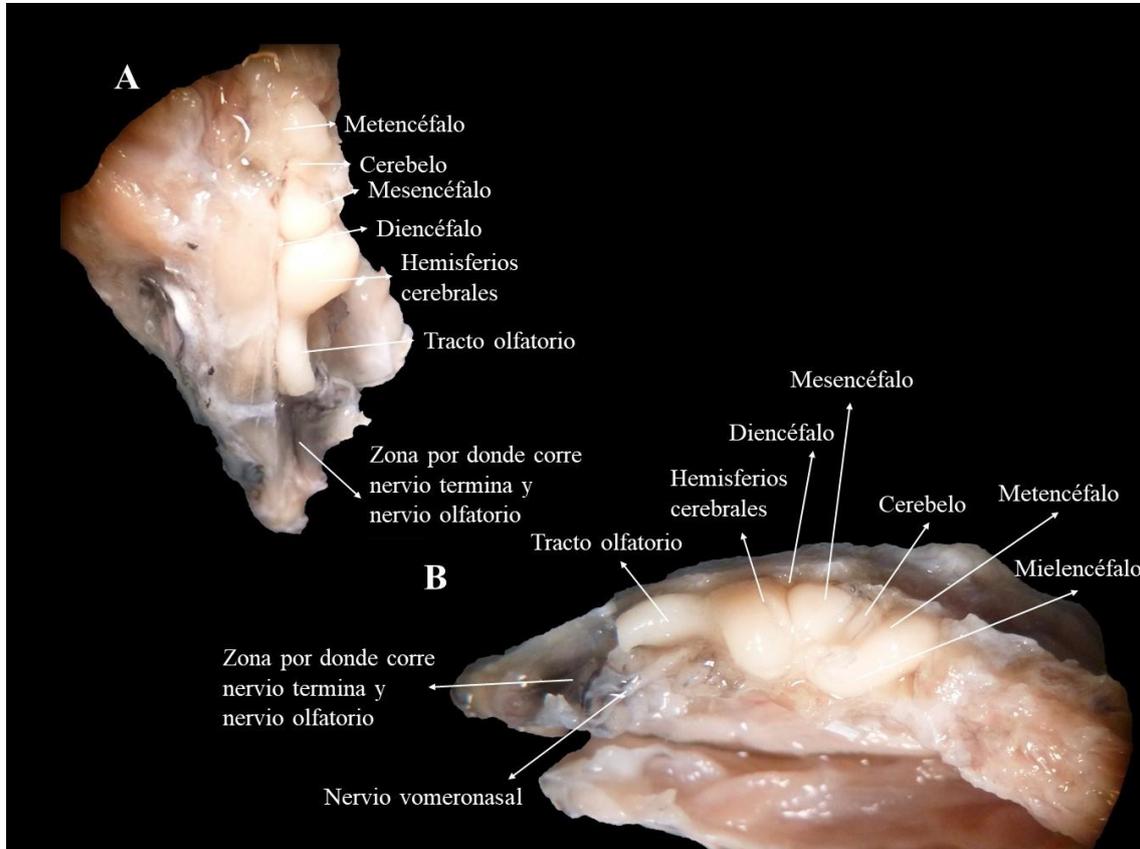


Figura 46. Regiones anatómicas del encéfalo en *Xenodon dorbignyi*. (A) vista dorsal; (B) vista lateral.

El encéfalo anterior (Fig. 46), compuesto por el telencéfalo y el diencéfalo, se extiende desde el margen anterior de los frontales hasta el borde posterior de los ojos. En vista dorsal, predomina la presencia de dos masas abultadas, de apariencia compacta, dispuestas conjuntamente y desarrolladas a la altura de los ojos (telencéfalo). Desde la zona más anterior de estas estructuras, parten hacia la región frontal del cráneo, los tractos olfatorios que llegan hasta las narinas por medio de finas proyecciones del nervio terminal y olfatorio. En la zona posterior del telencéfalo, en el límite con el encéfalo medio, y ubicado en la línea media hay una pequeña estructura perteneciente al diencéfalo, formando, posiblemente, el complejo pineal. En vista lateral, en contacto con la superficie interna de los huesos que los recubren, se ubican las mismas estructuras, una tras otra. Los bulbos olfatorios son estructuras delgadas que se proyectan desde la región anterior y superior de los hemisferios cerebrales hacia la parte



anterior del cráneo. Se curvan levemente hacia la base del cráneo, siguiendo la forma del hueso que los contiene. Por debajo de los bulbos se encuentra un pequeño espacio libre ocupado por tejidos blandos que protegen la región ventral de las proyecciones delanteras del encéfalo anterior. Inmediatamente por detrás están los hemisferios cerebrales, que, en esta vista, se ven como dos masas rectangulares, compactas, que ocupan todo el espacio entre los huesos que las contiene. Seguidamente se ubica el diencéfalo representado por dos estructuras muy pequeñas, una de posición dorsal, complejo pineal, y otra ventral, el quiasma óptico, incluyendo su tracto ocular que se dirige y localiza como una masa uniforme y compacta en la zona posterior de los ojos. Por detrás del quiasma se localizaría la glándula pituitaria, aquí no visualizada.

El encéfalo medio (Fig. 46), compuesto únicamente por el mesencéfalo, se dispone por detrás de los hemisferios cerebrales teniendo su límite posterior a la altura de la sutura del parietal con el supraoccipital. En vista dorsal es un pequeño lóbulo que disminuye su tamaño hacia el encéfalo posterior. En vista lateral está dorsalmente limitado por la parte interna del parietal y ventralmente por la médula oblonga. Es triangular y se ubica en el espacio que existe entre el encéfalo anterior y el posterior. Entre la región media y posterior del encéfalo está la flexión que ubica a este último elemento ventralmente al mesencéfalo.

El encéfalo posterior (Fig. 46), presenta las raíces de la mayoría de los nervios craneanos (V-XII) y está formado, en gran parte, por la médula oblonga. Este elemento ocupa la región ventral del encéfalo, desde el borde posterior del ojo hasta el foramen magno. Dorsalmente, la médula oblonga se desarrolla desde la zona posterior al cerebelo hasta convertirse en la médula espinal, que sale definitivamente del cráneo. La única estructura diferenciada del tercer lóbulo es el cerebelo, ubicado inmediatamente por detrás del mesencéfalo, en la línea media del encéfalo. Es de tamaño pequeño y al igual que el resto del encéfalo, de superficie lisa. No se encuentra dividido a lo largo de su superficie. Por detrás de él, en vista lateral, se localiza una zona sin tejido nervioso, muy vascularizado, relacionado con el plexo cefalorraquídeo posterodorsal del encéfalo.

En un ejemplar de *Philodryas patagoniensis* (Fig. 47) se conservó un tejido fino y delicado que recubre al encéfalo, protegiéndolo de la superficie interna de los huesos que lo rodean. Esta estructura protectora se corresponde con las meninges cerebrales. Son estructuras que protegen al encéfalo de cualquier daño que pueda tener. En las serpientes, las meninges son solo dos: la más externa es la duramadre, que está



compuesta de tejido conectivo y protege al encéfalo de los golpes, y la más interna, en contacto con el encéfalo, es la meninge secundaria, delicada y encargada de transportar a través de ella los vasos sanguíneos que nutren al encéfalo; esta última es la que se visualiza cubriendo al encéfalo.

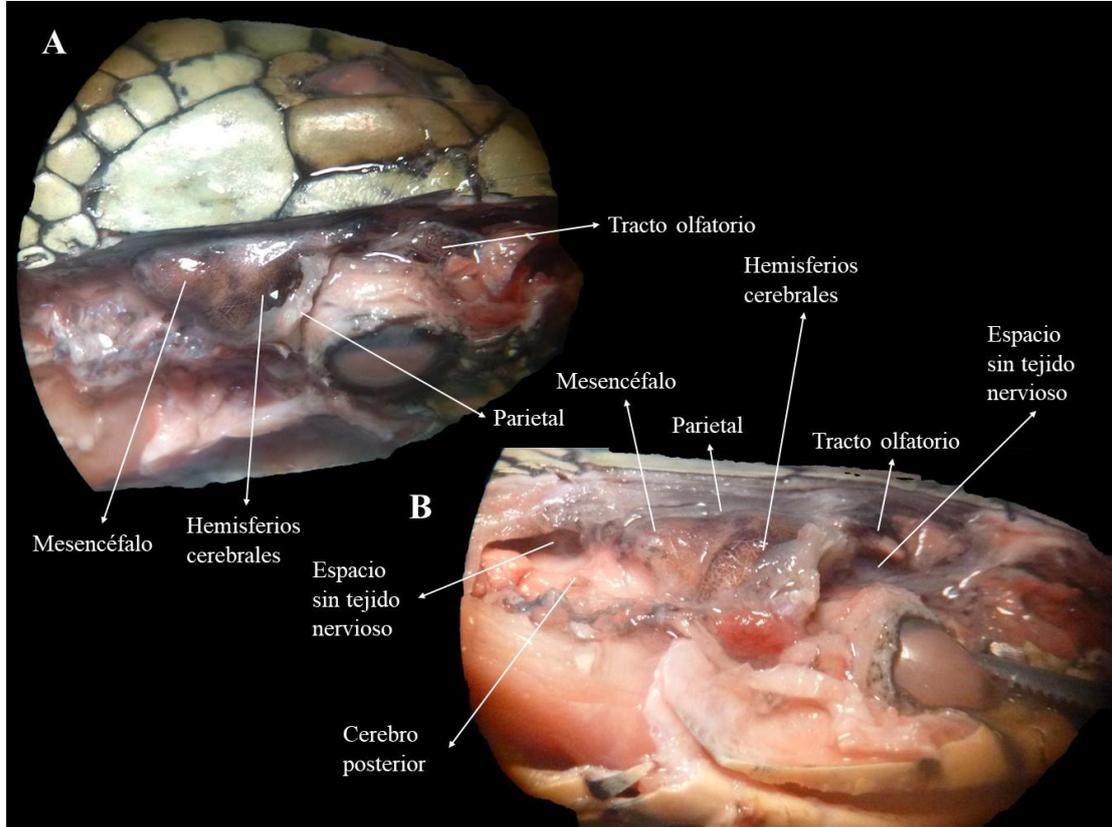


Figura 47. Regiones cerebelares cubiertas por delgado tejido protector, meninges, en *Philodryas patagoniensis*. (A) vista dorsal; (B) vista lateral con observación de los espacios no ocupados por el encéfalo.

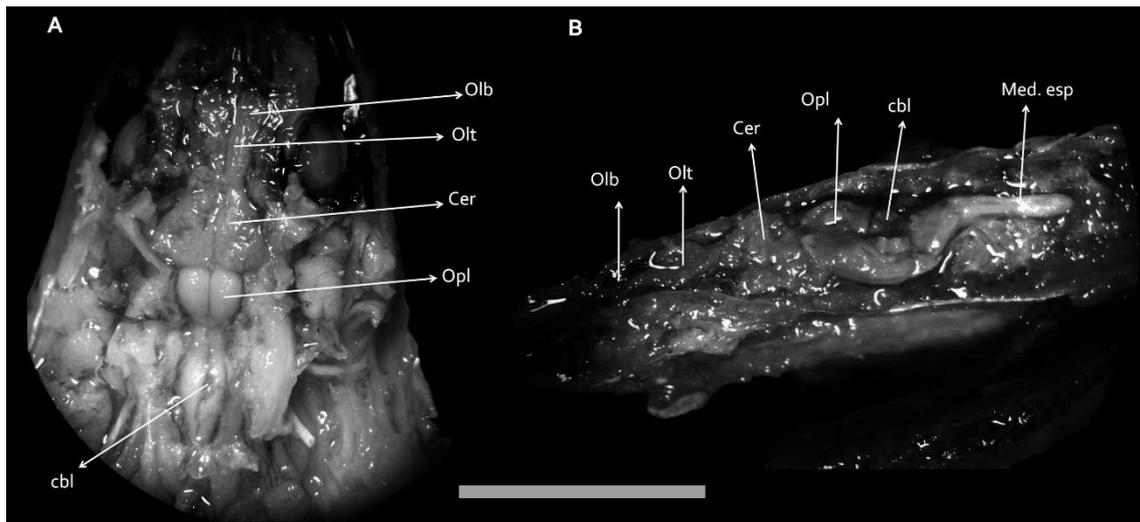


Figura 48. Disección del cráneo de *Erythrolamprus poecilogyrus*. La barra de escala equivale a 10 mm. (A) Vista dorsal, (B) vista lateral izquierda. Abreviaturas: cbl, cerebelo; cer, cerebro; spm, médula espinal; olb, bulbo olfatorio; olt, tracto olfatorio; opl, lóbulo óptico.

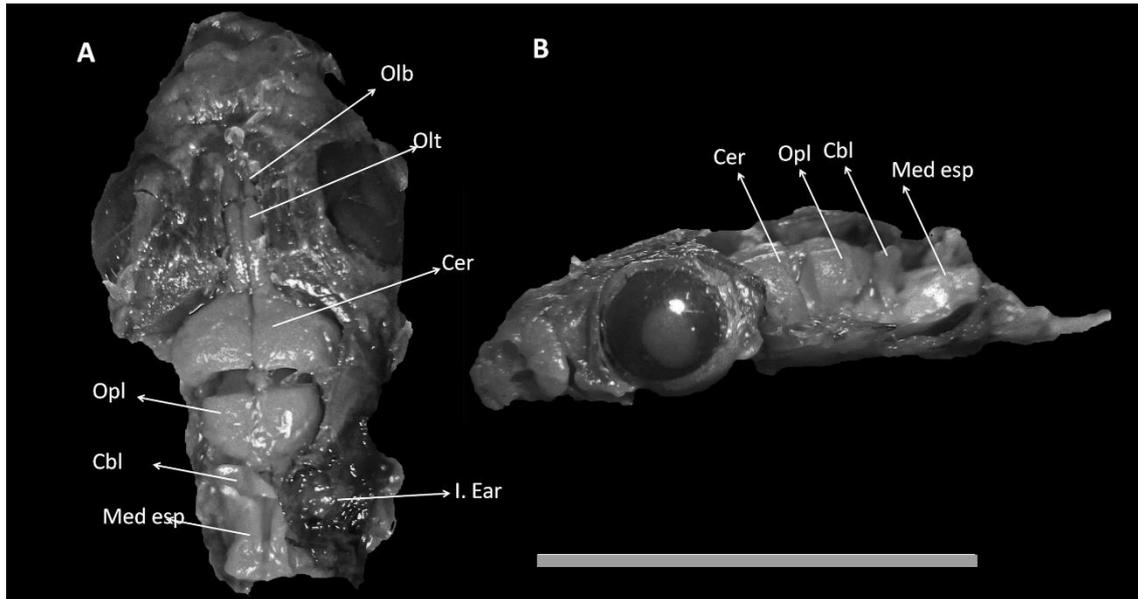


Figura 49. Disección del cráneo de *Thamnodynastes strigatus*. La barra de escala equivale a 10 mm. (A) Vista dorsal, (B) vista lateral izquierda. Abreviaturas: b, huesos; cbl, cerebelo; cer, cerebro; i ear, oído interno; spm, médula espinal; olb, bulbo olfatorio; olt, tracto olfatorio; opl, lóbulo óptico.

Nervios craneales. En los materiales estudiados se vieron algunos de los nervios craneales. El tracto del nervio olfatorio (I), se proyecta desde el tramo anterior de los lobulos olfatorios. Sus fibras nerviosas son largas y delgadas, no distinguiéndose si el nervio terminal (0) está o no asociado a él. Su longitud depende de la ubicación de la narina ya que inerva el epitelio olfatorio, captando la información sensorial de los sacos nasales. Ventral al lobulo olfatorio, cerca de la base del telencéfalo, parte una proyección nerviosa correspondiente al nervio vomeronasal (Fig. 46), que se desarrolla en forma diagonal en sentido ventroanterior, proyectándose hacia el paladar de la serpiente. Esta estructura llega a la región anterior del ojo, y se proyecta al exterior a través del margen posterior de la cápsula nasal (formada dorsalmente por el nasal, anteriormente por el premaxilar y ventralmente por el septomaxilar), a través de la fenestra vomeronasal externa. Esta última está formada por el septomaxilar (anteriormente) y el prevómer (posteriormente). El nervio vomeronasal inerva el órgano de Jacobson de las serpientes, captando los estímulos externos transmitiéndolo al encéfalo. Su origen en el encéfalo es muy próximo al lobulo olfatorio. Ventralmente al nervio vomeronasal se encuentra el pequeño bulbo accesorio del olfatorio, el cual deriva, al igual que el nervio I, de la placoda del encéfalo anterior (en el pasado se creía que derivaban de la placoda olfatoria). Su función es semejante al nervio olfatorio, detectando las señales químicas de los olores del ambiente. El nervio óptico (Fig. 50), más correctamente llamado tracto óptico, debido a que no es un verdadero nervio



craneano (II), se discierne detrás de la masa compacta dispuesta en la parte posterior del ojo. Son dos proyecciones que se originan en el quiasma óptico, ubicado en la base del diencefalo. Su función es captar la información sensorial de la retina y transportarla al tálamo y al tectum óptico.

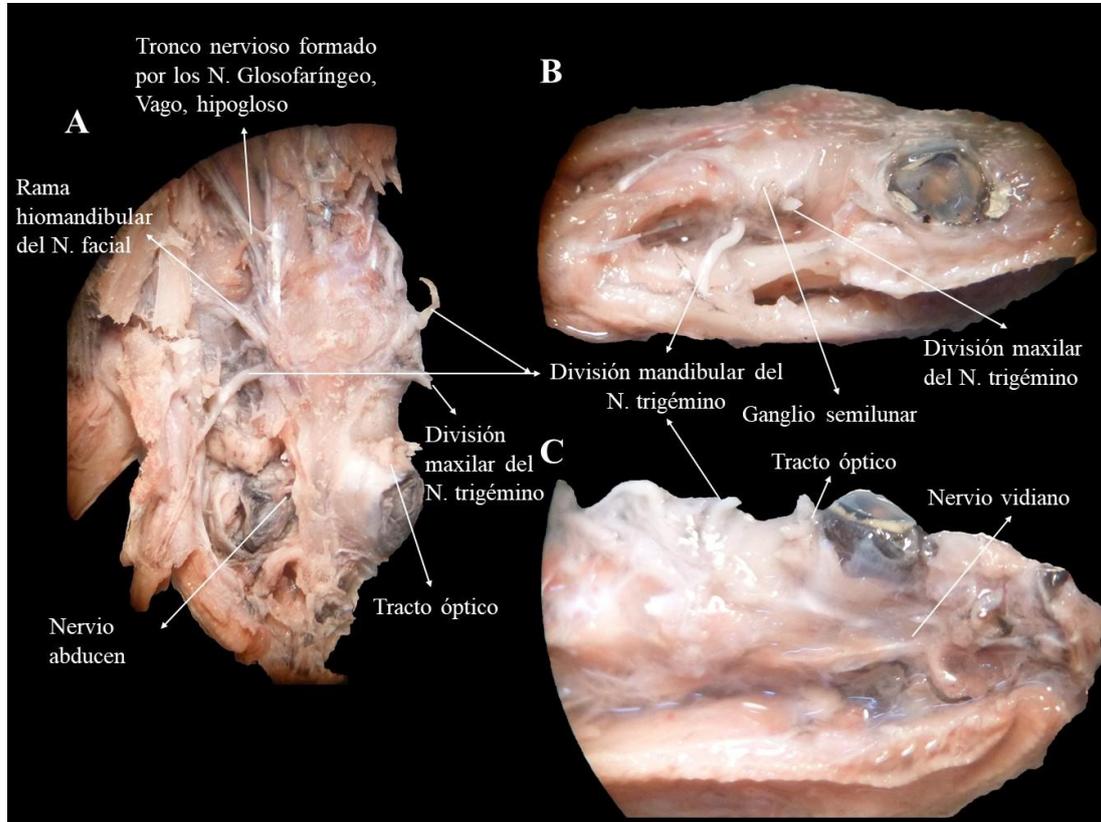


Figura 50. Nervios craneales. (A) vista dorsal en *Xenodon dorbignyi*. (B) vista lateral en *Lygophis anomalus*; (C) vista ventral en *Lygophis anomalus*.

Los nervios Oculomotor (III) y el Troclear (IV) no han sido observados en estas disecciones. El nervio de mayor dimensión es el trigémino (V) (Fig. 50). El foramen por el que sale al exterior se encuentra detrás del ojo, sobre el hueso proótico. Por fuera del foramen se encuentra una estructura nerviosa correspondiente al ganglio semilunar, desde donde parten las ramas del trigémino. Es posible observar dos de las ramas nerviosas del trigémino, ambas externas al cráneo; la primera, es la división maxilar (V_2) que se dirige a la región más anterior del cráneo, mientras que la segunda rama es la división mandibular (V_3), que va hacia la mandíbula inferior. La rama V_2 sale de una porción más anterior del ganglio semilunar, se dirige anteriormente por la mandíbula superior, controlando la piel que rodea los dientes. En cambio, la rama V_3 sale de la zona ventral del ganglio dirigiéndose hacia el hueso compuesto, al cual entra por la fosa posterosuperior, captando las sensaciones de la mandíbula inferior y controla los



músculos abductores de la mandíbula. El nervio abducen (VI) (Fig. 50), se observa en la región interna del ojo como dos ramas nerviosas que llegan desde la región media del cráneo. Su función es controlar el musculo recto posterior del ojo. Detrás del ganglio semilunar, se desarrolla la rama hiomandibular (VII_D) del nervio facial (VII) (Fig. 50), que se dirige posteriormente y es la encargada de inervar la musculatura facial, y las glándulas salivales y lacrimales. La rama ventral del nervio facial, llamada palatina (VII_V), ingresa al interior del cráneo nuevamente por el foramen posterior del canal vidiano, y sale por la abertura anterior del mismo canal recibiendo el nombre de nervio vidiano. Este nervio se dirige hacia la región anterior de los ojos por la línea media del paladar de la serpiente. Por último, en la zona posterior del cráneo, saliendo de la región occipital, se encuentran tres fibras nerviosas gruesas, que se direccionan posteriormente juntas debido a que están rodeadas por tejido conjuntivo que las mantiene unidas. Son los nervio glossofaríngeo (IX), vago (X) e hipogloso (XII) (Fig. 50), que, exceptuando por la rama dorsal del nervio X, se redirigen anteriormente hacia el cráneo para inervar la lengua, faringe, glotis, hioides y glándulas salivales.

Disposición cerebral y espacio ocupado en la cavidad endocraneana. La posición del encéfalo está delimitada en la cavidad craneana por los huesos del neurocráneo que comprende ventralmente al basicráneo (Fig. 45 y 46). La cavidad craneana que contiene al encéfalo puede presentar un espacio vacío entre los huesos y el encéfalo, espacio subdural (ventralmente a la duramadre) y un espacio epidural (dorsalmente a la duramadre) (Wyneken, 2007) (Fig. 47). Como se ha mencionado previamente, Olori (2010) hipotetiza que la relación entre el cráneo y la cavidad endocraneal en serpientes fosoriales de la familia Uropeltidae es similar a la de los mamíferos, existiendo la posibilidad de que dicho espacio esté completamente ocupado por el encéfalo.

Esta hipótesis ha sido contrastada en la presente Tesis sobre la base del análisis del sistema nervioso de los colúbridos (Colubridae) que fue utilizado en este trabajo.

En los cortes longitudinales de los cráneos se observa que el encéfalo ocupa la totalidad del espacio que existe en la cavidad intracraneana, sin que se conserve ningún área vacía entre el mismo y los huesos que lo circundan. De esta manera, se observa claramente que en los colúbridos analizados la ocupación del espacio intracraneano por parte del encéfalo es del 100%. Por el contrario, en los cortes sagitales de los cráneos se identifican dos pequeñas regiones que no están ocupadas por material neuronal. Estos espacios que no llevan tejidos pertenecientes al encéfalo, están ubicados por debajo de



los lóbulos nasales (región ventral del encéfalo) y por detrás del cerebelo (región dorsal del encéfalo). Por consiguiente, la cavidad craneal estaría ocupada por material neuronal aproximadamente en un 90%, mientras que el porcentaje faltante estaría definido por los espacios que contienen material extra cefálico.

Olori (2010) planteó su hipótesis sobre la base de un molde digitalizado de un uropéltido (*Uropeltis woodmasoni*) e interpretó que la relación estrecha entre el cráneo y la cavidad endocraneal podría ser una consecuencia del alto grado de fusión de los huesos del cráneo en este grupo de serpientes fosoriales que poseen un cráneo compacto para cavar y enterrarse activamente. En la reconstrucción tridimensional del encéfalo de *Uropeltis woodmasoni* se observa que la anatomía cerebral es simple, con pequeñas diferencias entre las tres regiones principales (encéfalo anterior, medio y posterior). En los colúbridos analizados en esta Tesis, en cambio, se observa un alargamiento de los tractos olfatorios, los lóbulos ópticos bien desarrollados y un área del oído reducida. Estas serpientes presentan en común una anatomía cerebral simple, con una disposición lineal y consecutiva de las regiones cerebrales. Sus lóbulos presentan, desde el telencéfalo hacia el extremo próximo a la médula espinal, un decrecimiento en sus tamaños. En toda su longitud, el encéfalo tiene la superficie externa lisa, sin convoluciones (Wyneken, 2007). Se reconoce una única flexión cerebral entre el encéfalo medio y el posterior, ubicándose gran parte de la médula oblonga por debajo del encéfalo medio, llegando hasta el límite posterior de la órbita ocular.

Al estimar que el encéfalo ocupa cerca del 90% de la cavidad intracraneana, cuando se realizan reconstrucciones tridimensionales de tomografías computadas, hay que tener en cuenta que la reconstrucción no va a ser fiel en la región posterior al cerebelo y ventralmente a los bulbos olfatorios. Es de esperar que en las reconstrucciones tridimensionales del encéfalo de las serpientes no se estaría copiando de forma completa la estructura del encéfalo, sino, más bien, la forma del encéfalo junto con los tejidos blandos que lo cubren; por lo que la información que brindan dichas reconstrucciones sería parcial a excepción del encéfalo anterior (a excepción de los tractos olfatorios) y medio que rellenan la cavidad endocraneal por completo.



II.b. Descripción del molde endocraneano natural de Dinilysia patagonica (79-II-27-1)

Conservación. El ejemplar MLP 79-II-27-1 es la porción posterior de un cráneo que incluye parte de un molde endocraneano natural sobre su lado derecho y dorsal. El molde endocraneano de este ejemplar estaba parcialmente expuesto pero la remoción de los huesos que se realizó durante la preparación del material (véase Materiales y Métodos) descubrió la mayor parte del relleno sedimentario que ocupaba los espacios dejados por la descomposición de los tejidos blandos del encéfalo, nervios, vasos sanguíneos y oído interno derecho.

El molde interno natural conservado en el espécimen MLP 79-II-27-1 muestra el encéfalo posterior, es decir, lo que es llamado embrionariamente como romboencéfalo (cerebelo y médula oblonga). La porción embrionaria correspondiente al prosencéfalo está expuesta en vista ventral, encontrándose representado por el diencéfalo que contiene la glándula pituitaria, la cual se extiende ventralmente.

Esta porción de encéfalo conservada es horizontal, sin flexiones entre regiones. El molde a su vez incluye copia de algunos nervios craneales, el oído derecho (medio e interno) y las impresiones relacionadas con elementos circulatorios cráneo-cerebrales venosos y arteriales (Figuras 43 y 44).

Encéfalo. En vista ventral, el molde de la glándula pituitaria es observado como una expansión del diencéfalo. La posición de esta glándula es posterior, junto a la salida del nervio trigémino (Figs. 43 y 44). Esta posición posterior de la glándula pituitaria se interpreta como la proyección ventral de la glándula que está en contacto con la base del encéfalo posterior. Los vasos relacionados con el sistema circulatorio ventral del cráneo están inmediatamente detrás de la glándula. El Nervio Abducen (VI) rodea los vasos sanguíneos y externo a dicho nervio se encuentra el molde del sistema del canal vidiano. Las carótidas internas, que salen de sus respectivos canales vidianos, entran en la parte más anterior de la glándula pituitaria.

El encéfalo posterior se observa en vista dorsal; está formado por dos regiones más pequeñas, el metencéfalo y el mielencéfalo. Las estructuras observadas en el encéfalo posterior del molde son las siguientes: Cerebelo, los núcleos de los Nervios Craneales V, VI y VII, y médula Oblonga. Se observa que el cerebelo y los núcleos de los nervios craneales V, VI y VII forman parte del metencéfalo. Anteriormente y muy próximo al oído interno el nervio trigémino (V) y el nervio facial (VII) se ramifican hacia el



exterior. La raíz del nervio trigémino es más grande que la raíz del nervio facial y está situada con anterioridad a él. El nervio abducen (VI) se observa en la región ventral del metencéfalo, posterior a la salida del nervio trigémino y corre cerca de la glándula pituitaria, siendo su recorrido interno al canal vidiano.

El molde del cerebelo se localiza a la altura de la región media del parietal, donde este hueso comienza a estrecharse lateralmente. El cerebelo consiste en una estructura simple (*corpus cerebelli*) separada en dos hemisferios longitudinales por un surco anteroposterior en el que habría corrido el seno venoso longitudinal dorsal que drena el encéfalo (Figs. 43, 44 y 45). Ventral al cerebelo está la médula oblonga y el cuarto ventrículo. Los nervios trigémino (V), abducen (VI) y facial (VII) salen de la médula oblonga. El mielencéfalo está formado por el bulbo raquídeo y desde esta región salen los nervios craneales posteriores, es decir, el glosofaríngeo (IX), el vago (X) y el hipogloso XII). Según Auen y Langebartel, 1977, el nervio accesorio del vago (XI) está ausente en las serpientes dado a que el músculo *cucularis* no está desarrollado en este grupo de animales.

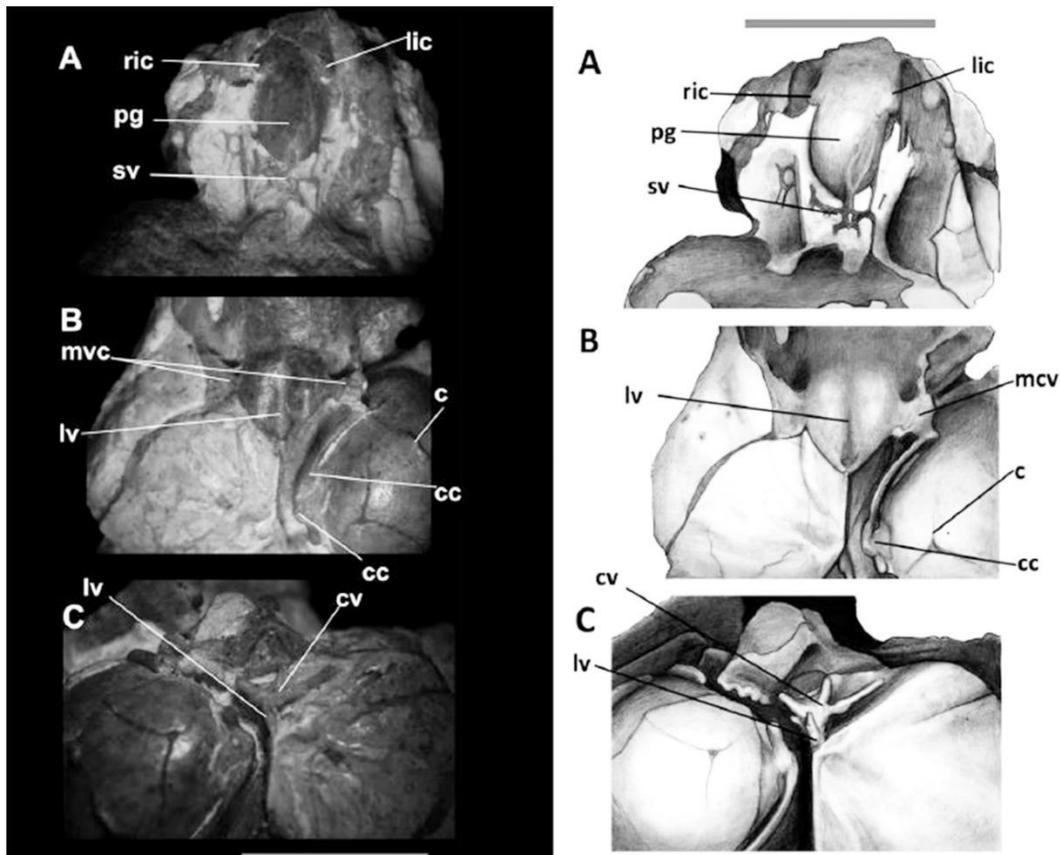


Figura 51. Vasos sanguíneos. La barra de escala equivale a 10 mm. (A) vista posterior de los vasos sanguíneos, (B) vista medial, (C) vasos arteriales, (D) vasos arteriales, (E) vista medial de los vasos venosos, (F) vista posterior de los vasos sanguíneos. Abreviaturas: c, capilares; cc, common crus; cv, vena cerebral; lic, carótida interna izquierda; lv, seno venoso longitudinal dorsal; mcv, vena cerebral mediana; pg, glándula pituitaria; sv, senos venosos; ric, carótida interna derecha.



Nervios craneanos. El molde endocraneano sólo conserva el relleno sedimentario correspondiente a los nervios trigémino (V), abducen (VI) y facial (VII).

El nervio trigémino (V) se origina en el metencéfalo y sale del neurocráneo a través de un único y gran foramen ubicado anterior al oído interno (se visualiza sobre el lateral izquierdo) (Figuras 43 y 44). Este nervio, por medio de sus diferentes ramas, inerva los músculos de la mandíbula y algunas regiones del ojo. El ganglio trigémino correspondiente a este nervio [= gasser (gasseriano) o lunar] se localiza exteriormente al encéfalo, ya que se observa un único foramen para la salida de este nervio. El nervio está compuesto por cuatro ramas que tienen componentes motor-sensitiva (Figuras 46 y 47). Según Auen y Langebartel, 1977, las cuatro ramas del trigémino son la V₁ (rama oftálmica, que presenta solo componente sensorial), V₂ (rama maxilar, solo con componente sensorial), V₃ (rama mandibular, que presenta componente sensorial y motor) y V₄ (rama pterigoidea, que presenta solo componente motor). Las cuatro ramas del nervio trigémino, son las encargadas de inervar la mayor parte de la región craneana. La rama oftálmica, que es la rama más anterior del nervio, viaja hacia el extremo anterior del cráneo pasando por encima del ojo, para inervar las glándulas que se encuentran en dicha zona. La rama maxilar, viaja también hacia el extremo anterior del cráneo, pero por los huesos de la mandíbula superior, inervando la piel de los dientes, como las estructuras termorreceptores presente en Boidae y Viperidae. En cambio, la rama mandibular desciende desde el ganglio hacia la mandíbula inferior levantando las sensaciones de la mandíbula como también inervando la musculatura abductora de la misma. Por último, la rama pterigoidea, que la describen únicamente Auen y Langebartel, 1977, tras salir del ganglio semilunar se dirige ventralmente para entrar junto a la rama palatina del nervio facial al foramen posterior del canal vidiano. Esta rama inerva la musculatura que realiza el movimiento de la mandíbula superior como los huesos prevomers y el cuadrado.

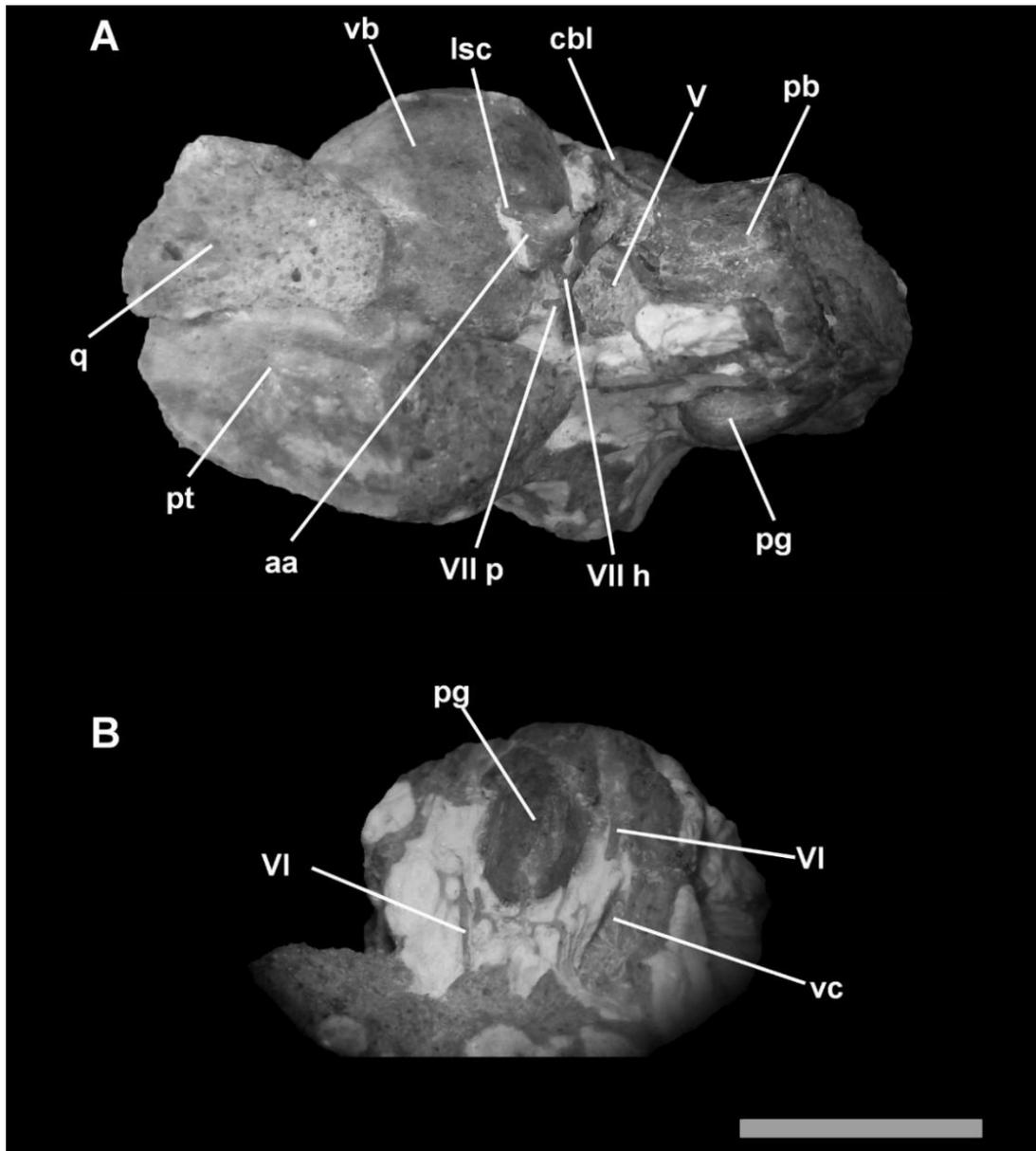


Figura 52. Molde endocraneal natural. La barra de escala equivale a 10 mm. (a) vista lateral derecha, (b) vista ventral anterior. abreviaturas: aa, ámpula anterior; cbl, cerebelo; lsc, canal semicircular lateral; pb, encéfalo posterior; pg, glándula pituitaria; pt, pterigoides; q, cuadrado; V, nervio trigémino; VI, nervio abducen; VII h, rama hiomandibular del nervio facial; VII p, rama palatina del nervio facial; vb, vestíbulo; vc, canal vidiano.

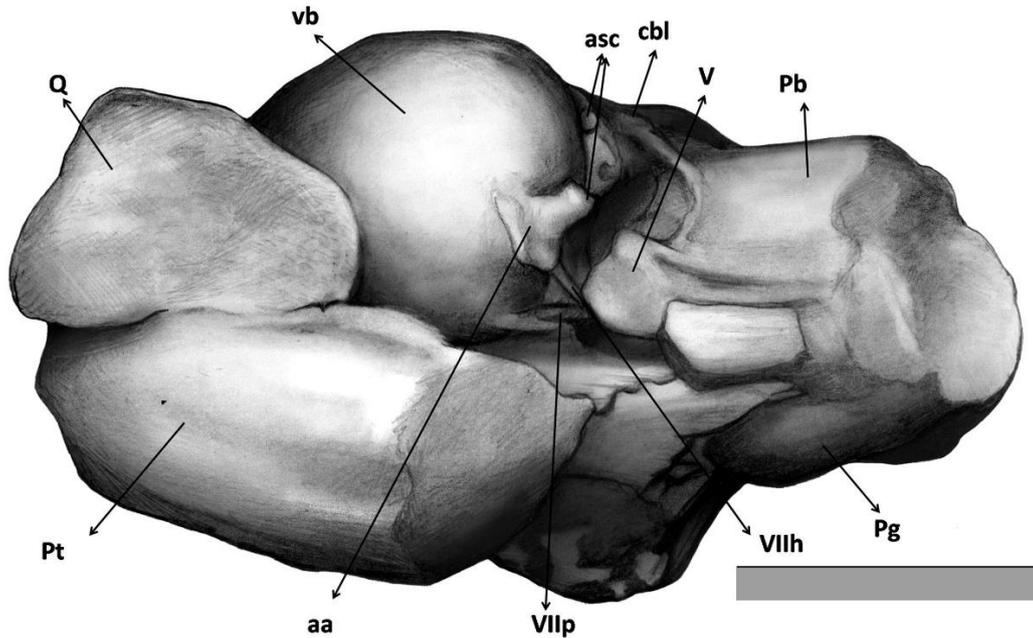


Figura 53. Diagrama de la vista lateral del molde endocraneal natural. La barra de escala equivale a 10 mm. abreviaturas: aa, ámpula anterior; asc, canal semicircular anterior; cbl, cerebelo; pb, encéfalo posterior; pg, glándula pituitaria; pt, pterigoides; q, cuadrado; V, nervio trigémino; VII h, rama hiomandibular del nervio facial; VII p, rama palatina del nervio facial; vb, vestibulo.

El nervio abducen (VI) salen de la región ventral del metencéfalo, posterior a la salida del nervio trigémino (Figs. 45 y 46) y corre paralelo a la glándula pituitaria a través del piso del cráneo. Este nervio ingresa por la superficie posterodorsal al ojo innervando el musculo recto posterior.

El nervio facial (VII) se origina en la pared lateral del metencéfalo, posterior a la raíz del nervio trigémino (Fig. 46 y 47). Presenta una rama dorsal (rama hiomandibular) que corre lateroventralmente hacia el borde externo del molde, inmediatamente anterior al oído interno; y una rama ventral (rama palatina), que se dirige hacia el foramen posterior del canal vidiano al que entra para innervar la región ventral de la mandíbula (glándulas gustativas). Externamente, en el proótico, es posible observar un único foramen independiente del receso del trigémino. Este foramen recibe el nombre de foramen facial.

Oído. El área que es cruzada por una gran columela (estribo) se localiza ventrolateralmente, vista desde el plano occipital (Figuras 45 y 50). El extremo distal de este elemento está en contacto con el cuadrado. Su eje principal está dirigido hacia la parte ventral del oído interno y entra en contacto con él a través de la placa basal (pie columelar) que descansa sobre la ventana oval.

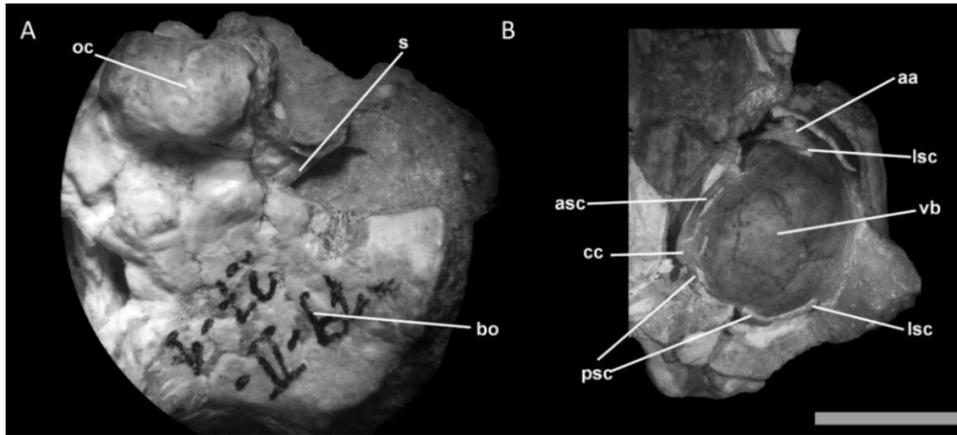


Figura 54. (A) Vista ventral del oído medio. (B) Oído interno derecho. La barra de escala equivale a 10 mm. Abreviaturas: aa, ámpula anterior; asc, canal semicircular anterior; bo, basioccipital; cc, common crus; lsc, canal semicircular lateral; oc, cóndilo occipital; psc, canal semicircular posterior; s, columela; vb, vestíbulo.

Se conserva el molde interno natural del oído interno derecho. Es una estructura compacta y masiva situada detrás de la base del nervio trigémino. El oído interno está representado predominantemente por un gran elemento central, el vestíbulo, que habría contenido una gran masa central, el estatolito, cuando el animal estaba vivo (Figs. 47, 50, 51, 52 y 53).

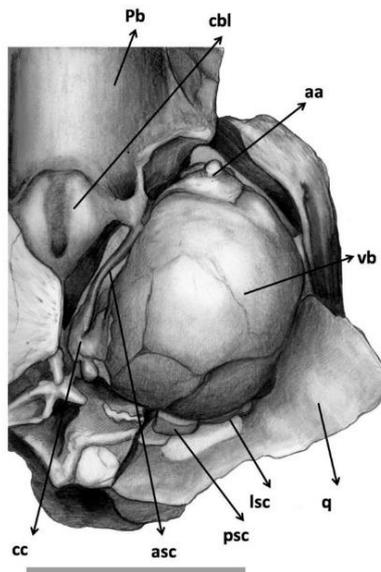


Figura 55. Diagrama Oído interno derecho. La barra de escala equivale a 10 mm. Abreviaturas: aa, ámpula anterior; asc, canal semicircular anterior; cbl, cerebelo; cc, common crus; lsc, canal semicircular lateral; pb, encéfalo posterior; psc, canal semicircular posterior; q, cuadrado; vb, vestíbulo.

El vestíbulo es de forma elipsoidal (aunque en vista lateral es esférico) y de aspecto compacto. Está dirigido hacia el plano medio del cráneo, pasando sobre la médula oblonga y por detrás de los pequeños lóbulos del cerebelo. El vestíbulo está rodeado por los canales semicirculares que son muy finos y estrechos: canal anterior, posterior y lateral. Estos delicados canales mantienen su diámetro continuo y se curvan suavemente



alrededor del vestíbulo. El canal lateral es largo y está situado en un plano horizontal cerca del vestíbulo y del cuadrado. Entre el canal semicircular lateral y el vestíbulo no hay presente ningún hueso que los separe haciendo que las dos estructuras estén muy próximas entre sí. Los canales semicirculares anteriores y posteriores se originan de los extremos anterior y posterior del vestíbulo, respectivamente. Se dirigen en sentido vertical y lateral hacia el plano medio del cráneo. En vista dorsal, los tres canales forman una estructura de cucurucho (cono aplanado conectado a una semiesfera) alrededor del vestíbulo. Los canales anterior y posterior forman los lados del cono, mientras que el canal lateral produce el contorno de la semiesfera. La ámpula anterior se conservó conectando el canal anterior y el pequeño fragmento del canal lateral. La ámpula es una estructura compacta con una prominencia anterior. Se observa en el extremo anterior del vestíbulo, muy cerca de la raíz del nervio trigémino. En la unión entre los canales semicirculares anterior y posterior, se observa un common crus de muy pequeña dimensión. Los canales semicirculares están conectados formando diferentes ángulos: entre los canales anterior y posterior se forma un ángulo mayor a 90° , mientras que, entre los canales lateral y posterior, así como entre los canales anterior y lateral, el ángulo es de alrededor 90° .

Circulación craneocerebral venosa y arterial. En el molde endocraneano de *Dinilysia* se conservaron también los rellenos sedimentarios de los vasos sanguíneos del encéfalo. Los moldes de los vasos sanguíneos venosos corren a lo largo de la superficie dorsal del encéfalo (Fig. 46), discurren a lo largo de la línea media del cráneo (seno venoso longitudinal dorsal) y en la región posterior se divide en ramas venosas que pasan a llamarse venas cerebrales posteriores. Estas venas salen del neurocráneo a través del foramen yugular. Sobre el oído interno, más precisamente sobre el vestíbulo, se ven pequeños canales que se dirigen hacia la región media del encéfalo, siendo éstos los vasos que drenan el oído interno (son vasos delgados y ramificados). Dichos vasos, en el extremo rostral del cerebelo, confluyen en el seno venoso longitudinal dorsal.

En la región ventral del molde se observa un surco que demarca la posición del canal vidiano, en él se encuentra las huellas de la arteria carótida interna (que forma la arteria carótida cerebral cuando entra en el encéfalo) (Fig. 46). Esta arteria alcanza el extremo anterior de la glándula pituitaria, entrando e irrigando al encéfalo desde la base del cráneo. La carótida izquierda, al salir del canal vidiano, ya transformada en la carótida cerebral, presenta un diámetro ligeramente mayor que la carótida derecha.



Comentarios. El material estudiado en esta sección constituye el primer registro de un molde endocraneano natural de una serpiente extinta. Como se ha mencionado, la paleoneurología en serpientes no es conocida en la literatura y la neuroanatomía de actuales es muy poco documentada (Auen y Langebartel, 1977; Edinger, 1896).

La salida de los nervios craneales es evidenciada y conservada en los cráneos de los reptiles (Breazile, 1979; Paulina Carabajal, 2009; Romer, 1956; Saveliev, 2008). En el trabajo de Rieppel y Zaher (2000) sobre serpientes actuales, se destaca que la salida del nervio facial puede ser por dos medios distintos: 1) las dos ramas del nervio salen por forámenes separados o 2) una de las dos ramas penetra al interior del canal vidiano, por lo cual, sólo es visible un único foramen sobre el proótico, por donde sale la rama dorsal del nervio. El estudio realizado en este trabajo permite confirmar que lo que se observa en los diferentes materiales de *Dinilysia* se corresponde con el caso 2 (Estes *et al*, 1970; Zaher y Scanferla, 2012).

En comparación entre el molde endocraneano natural de *D. patagonica* con la observación de los moldes de látex y de las secciones de los cráneos de colúbridos y boideos semiacuáticos y terrestres (véase Materiales y Métodos), se ven las siguientes diferencias estructurales anatómicas: sobre la vista lateral en los ejemplares actuales fue posible reconocer dos flexiones, una entre el metencéfalo y el mielencéfalo (flexión pontina, el mielencéfalo se expone ligeramente hacia una posición más dorsal), y otra entre el mesencéfalo y el prosencéfalo (flexión cefálica, donde el prosencéfalo está expuesto hacia una posición dorsal). En vista dorsal, se marcan diferencias notorias entre los encéfalos de los ejemplares actuales diseccionados y el fósil analizado. En los ejemplares actuales, se ve una marcada diferenciación entre los lóbulos del encéfalo, estando principalmente desarrollado el primer lóbulo (telencéfalo) sobre los lóbulos ópticos. Otro encéfalo de un ejemplar actual fue analizado a través de la bibliografía. Este material proviene de Olori (2010), quien reconstruyó el molde endocraneano de una serpiente fosorial actual de la familia Uropeltidae (*Uropeltis woodmasoni*). Su reconstrucción resulta en un encéfalo de forma simple, con poca diferenciación entre las tres áreas principales: encéfalo anterior, medio y posterior. En el molde endocraneano natural de *Dinilysia patagonica* la morfología es muy similar a lo observado por Olori (2010); es decir, el encéfalo no presenta una fuerte diferenciación entre el tamaño de los lóbulos y, en vista lateral, se desarrolla en plano horizontal, sin flexiones. Teniendo en cuenta que tanto *Uropeltis* (Uropeltidae) como *Dinilysia* resultan en una posición basal



en los análisis filogenéticos recientes (Hsiang *et al*, 2015), la similitud de sus moldes endocraneanos podrían estar relacionada a una condición basal del sistema nervioso en ambas, pero también, ser consecuencia de un modo de vida comparable. Es de destacar, que esta anatomía simple del sistema nervioso es también observada por Allemand *et al*. (2017) en las formas fosoriales analizadas.



III. PALEOECOLOGÍA

III. a. Estimación de tamaño

Según estimaciones realizadas sobre el tamaño general del cráneo y vértebras de *Dinilysia patagonica* se considera que se trata de una serpiente de entre 1500 y 2000mm de longitud (Smith-Woodward, 1901; Albino y Caldwell, 2003). Como el tamaño máximo es un factor importante en relación a los hábitos de vida de las serpientes, en este trabajo de Tesis se realizó un análisis cuantitativo para llegar a una más robusta aproximación al tamaño de esta serpiente con datos estadísticos.

El material vertebral correspondiente al holotipo (MLP 26-410) y al ejemplar MCF-PVPH 517 se encuentran muy erodados, por lo cual no se observan postzigapófisis en buen estado para realizar las mediciones exactas y poder estimar el tamaño de estos ejemplares. Por consiguiente, el cálculo de tamaño de *Dinilysia patagonica* se realizó sobre la base de los ejemplares MACN- RN 976 y MLP 79-II-27-2 al 17 (Tabla 7). En base a estos cálculos, se realizaron las rectas de regresión (Fig. 56) donde se ve una correlación muy buena entre las variables.

<i>Ejemplar</i>	<i>Vértebra al 60%</i>	<i>Vértebra al 65%</i>	<i>Promedio</i>
MACN- RN 976 LHC	1981,475	2016,38	1998,93
MACN- RN 976 LT	2251,44	2289,16	2270,30
MLP 79-II-27-2 al 17 LHC	2185,77	2119,81	2152,79
MLP 79-II-27-2 al 17 LT	2466,05	2398,32	2432,18

Tabla 7: Cálculo de tamaño de *D. patagonica*, LHC longitud hocico-cloaca, LT longitud total. Medidas dadas en mm.

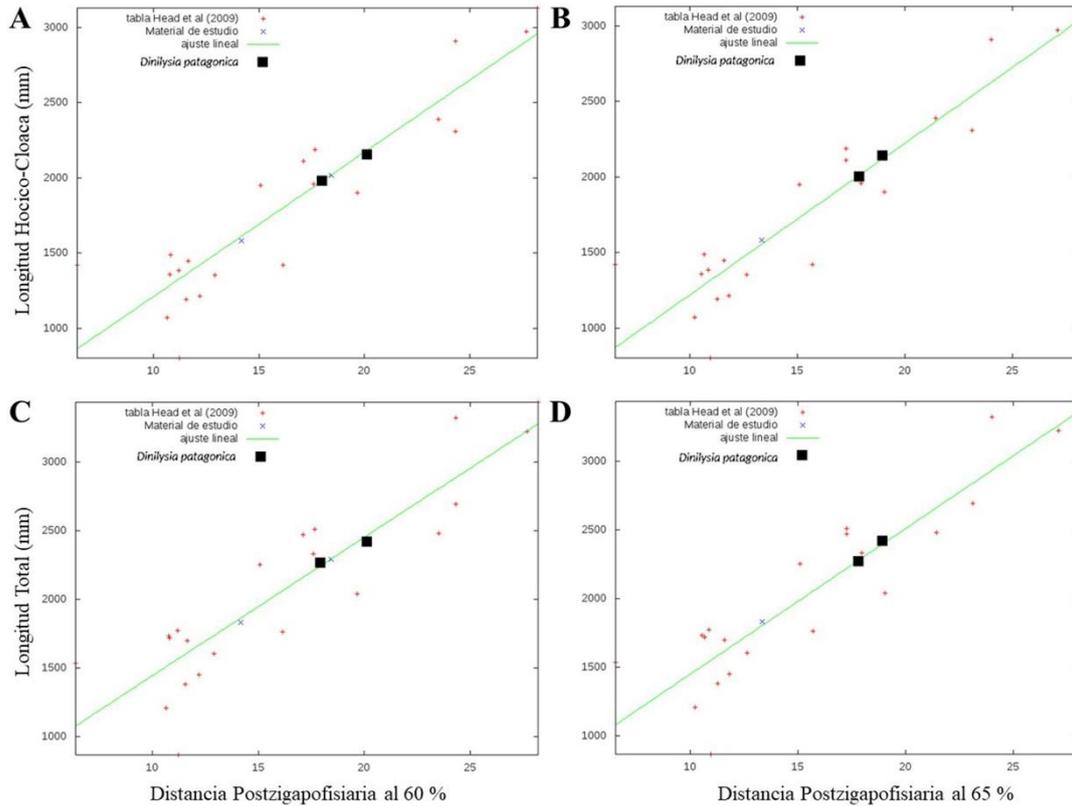


Figura 56. Rectas de regresión para el cálculo de tamaño de *Dinilysia patagonica*. (A) Longitud hocico-cloaca al 60%, (B) longitud hocico-cloaca al 65%, (C) longitud corporal total al 60%, (D) longitud corporal total al 65%.

Al observar los valores obtenidos por regresión lineal, la longitud total de los ejemplares medidos oscila entre $2270 \pm 189,9$ mm y $2432 \pm 189,9$ mm.

Para contrastar la validez del método de Head *et al.* (2009) se calculó la regresión lineal en un ejemplar de *Boa constrictor occidentalis* cuyo tamaño en vida era conocido.

Ejemplar	Vértebra al 60%	Vértebra al 65%	Promedio	LHC en vida
UNMdP-O 44 LHC	2021,75	2013,37	2017,56	1870,00
UNMdP-O 44 LT	2293,76	2285,98	2289,87	2050,00

Tabla 8: Cálculo de tamaño de *B. constrictor occidentalis*, comparación con las medidas reales (LHC en vida). LHC longitud hocico-cloaca, LT longitud total. Medidas dadas en mm.

Con el análisis estadístico se estima que el largo total de *Boa constrictor occidentalis* es de $2289,87 \pm 189,9$, dando un límite inferior de 2099,97 y uno superior de 2479,77. Al saber que el largo total en vida de este ejemplar era de 2050mm, los límites calculados quedan por fuera del tamaño real. Tras el análisis se puede comprobar que el modelo de regresión lineal planteado por Head *et al.* (2009) y utilizado en esta Tesis no es exacto, pero sí próximo. Esta sobre estimación en tamaño en este ejemplar es de



49,97mm y 429,77mm. Dado esta diferencia en los resultados del uso del método propuesto por Head *et al.* (2009) es posible que el tamaño calculado para *Dinilysia* no concuerde con el tamaño real que presentaba, ya que se desconoce el número total de vértebras que presenta la especie y teniendo en cuenta que, en el trabajo de estos autores, la ecuación de regresión solo fue utilizada y realizada para un total de 21 ejemplares de la familia Boidae. Sin embargo, como esta estimación de tamaño corporal resulta por exceso, puede considerarse que la longitud total de esta serpiente en etapa adulta habría sido mayor a 2080,1 mm y menor a 2621,9 mm (promedio de LT calculado = 2351mm).

III.b. Modo de vida de Dinilysia patagonica

Según Wyneken (2007) la forma y el tamaño del encéfalo y de los órganos de los sentidos podrían estar relacionados con el estilo de vida de las serpientes. Aun así, se ha demostrado que las restricciones impuestas por el medio ambiente y el patrón de actividad de la serpiente, tienen un impacto en la forma de la cabeza, independientemente de las relaciones filogenéticas (Fabre *et al.*, 2016; Segall *et al.*, 2016). Estas limitaciones ecológicas también afectan la morfología del molde cerebral (Allemand *et al.*, 2017). Estos últimos autores, realizaron reconstrucciones tridimensionales de encéfalos de serpientes actuales. Ellos vieron que la morfología está relacionada con el hábito de vida de la serpiente. Por lo tanto, las especies fosoriales tienen un molde endocraneano con un desarrollo menor de los hemisferios cerebrales y el tectum óptico no es visible o está ausente, al igual que la glándula pituitaria. Las especies marinas exhiben un molde interno más alargado, los hemisferios cerebrales presentan un desarrollo lateral pobre y están proyectados solo en el plano antero-posterior, el tectum óptico es claramente visible y la glándula pituitaria se desarrolla ventralmente. Los moldes cerebrales de serpientes terrestres y arbóreas difieren de los marinos por la gran extensión lateral de los hemisferios cerebrales. Finalmente, Allemand *et al.* (2017) concluyen que es difícil distinguir un patrón común para las serpientes semiacuáticas. A su vez, dentro de la misma ecología, se puede observar una gran variabilidad en la morfología del molde endocraneano cerebral.

Por otro lado, según Yi (2013; 2015), Yi y Norell (2015) el tamaño del vestíbulo en el oído interno estaría relacionado con el estilo de vida de las serpientes. Estos autores analizaron el oído interno de 34 especies de serpientes actuales y fósiles, y 10 especies de lagartos y anfisbénidos. La muestra incluía serpientes actuales de tres hábitos de



vida: acuáticos, generalistas terrestres y excavadores. Según Yi y Norell (2015), las especies excavadoras muestran un canal semicircular lateral parcialmente unido al vestíbulo; en contraste, las especies acuáticas muestran una mayor distancia entre el canal semicircular lateral y el vestíbulo. Las serpientes terrestres no excavadoras tendrían un estado intermedio entre estos dos tipos.

Analizando una reconstrucción tridimensional del molde endocraneano de *Dinilysia patagonica* tomado sobre el ejemplar MACN-RN 1014, Yi y Norell (2015) concluyeron que esta serpiente comparte con los modernos escamosos excavadores un gran vestíbulo esférico, un gran foramen oval y canales semicirculares estrechos en el oído interno. El vestíbulo ocupa la mayor parte del espacio definido por los tres canales semicirculares y entra en contacto con el canal lateral (Yi y Norell, 2015). Debido a que esta morfología sólo aparece en escamosos que cavan activamente madrigueras subterráneas, Yi y Norell (2015) concluyen que *Dinilysia* tendría hábitos fosoriales.

Palci *et al.* (2017) reestudian el oído interno de serpientes actuales e incluyen a *Dinilysia* en sus análisis. En su trabajo amplían el número de muestras, pasando de 44 especies en Yi y Norell (2015) a 81 especies. Incluyen ejemplares de los cinco hábitos de vida; terrestres generalista, fosorial (activo y semifosorial), acuático, arbóreo y semiacuático. En sus resultados obtienen que el gran vestíbulo central es característico tanto en formas de hábitos fosoriales como en ciertas formas semiacuáticas, aunque existen formas semifosoriales sin el vestíbulo agrandado. Estos autores encontraron que, a excepción de *Loxocemus*, todas las serpientes actuales con oídos internos similares a *Dinilysia* tienen una preferencia ecológica que incluye madrigueras y hábitats húmedos. Dado esto, estos autores concluyen que los hábitos semiacuáticos no pueden ser rechazados para *Dinilysia*.

El estudio del molde endocraneano natural junto con el del oído interno de *Dinilysia patagonica* realizado en esta Tesis, nos permite confirmar que esta serpiente poseía un vestíbulo expandido y elipsoidal ocupando casi por completo el espacio circunscripto por los canales semicirculares. El canal semicircular lateral está muy cerca del vestíbulo, sin la existencia de huesos entre ellos, y a su vez, estos dos elementos no se encuentran fusionados entre sí. Esta morfología coincide tanto con la descrita por Yi y Norell (2015) para serpientes fosoriales como con la observada por Palci *et al* (2017) para serpientes fosoriales y semiacuáticas.



Desafortunadamente, Yi y Norell (2015) pasaron por alto la sugerencia previa de un posible modo de vida semifosorial para esta serpiente (Albino y Caldwell, 2003). Es decir, la posibilidad de que *Dinilysia* fuera una serpiente parcialmente activa de superficie, que podría transcurrir parte de su tiempo oculta debajo de un suelo no consolidado removido por sí misma. Los hábitos de vida extremos (excavadores activos que viven bajo tierra la mayor parte de su tiempo, como scolecofidios, uropéltidos, anélidos, y anfisbénidos) son acompañados por rasgos relevantes del cuerpo completamente ausentes en *Dinilysia patagonica*, tales como un pequeño tamaño, reducción y lateralización de los ojos, vértebras con espinas neurales reducidas o ausentes y arcos neurales deprimidos (Albino y Caldwell, 2003). En contraste, *Dinilysia* se caracteriza por un tamaño corporal de mediano a grande (entre dos y 2,60 metros), y textura robusta evidenciada por el tamaño y forma general de sus vértebras y longitud y espesor de sus costillas. Además, esta serpiente presenta órbitas grandes y dorsalmente expuestas, espinas neurales de las vértebras relativamente altas, y arcos neurales deprimidos (Albino y Caldwell, 2003). Todas estas características en *Dinilysia* son compatibles con un modo de vida semifosorial o semiacuático (Albino y Caldwell, 2003). Además, el cráneo de esta serpiente es grande (alrededor de 10cm de largo), con una región posterior expandida, mientras que la región anterior parece ser más delicada debido a una probable articulación libre entre el premaxilar y el maxilar. Esta condición no sería compatible con una excavación activa por medio del cráneo sobre sustratos terrosos, bastante compactados, como es el caso de las verdaderas serpientes fosoriales que tienen cráneos de pequeño tamaño con un hocico consolidado y rígido que les permite socavar y remover completamente el sedimento para generar galerías donde adentrarse y protegerse (Cundall y Rossman, 1993). La región posterior ensanchada del cráneo de *Dinilysia* se podría asociar con una probable delimitación de un cuello, proporcionando una buena adaptación para remover un suelo no consolidado. Así, el oído interno muy grande, con el canal semicircular lateral cerca del vestíbulo podría explicarse considerando un modo de vida semifosorial para esta serpiente.

Por otra parte, la suposición realizada por Palci *et al* (2017) respecto a que *Dinilysia* pudo haber sido una serpiente semiacuática debe ser considerada con cautela. Estos autores comprobaron que la anatomía del oído presente en *Dinilysia* también es observado en especies actuales, pero es de destacar que la anatomía del encéfalo no es



semejante a las especies semiacuáticas, sino más bien a las formas fosoriales y semifosoriales (Olori, 2010; Allemand *et al.*, 2017).

La columela de *Dinilysia* es grande y masivo, y conecta el cuadrado con la ventana oval, haciendo posible la transmisión de la vibración desde el ambiente hacia el oído interno a través de él. Esta característica también fue observada por Frazzetta (1999) en *Xenopeltis unicolor*, donde el estribo tiene una base mayor que la longitud total del hueso. *Xenopeltis unicolor* es una serpiente de tamaño relativamente pequeño que no supera el metro de longitud (Greene, 2000), pero tiene un cuerpo bastante robusto, con un neurocráneo posterior ancho, con el hueso cuadrado corto y triangular, y órbitas relativamente grandes en posición dorsal (Frazzetta, 1999). Estas mismas características son observadas en *D. patagonica* (véase I. Osteología). Teniendo en cuenta que *X. unicolor* es una de las serpientes actuales más robustas que desarrolla una forma de vida semifosorial, es posible que *D. patagonica* también haya desarrollado hábitos similares.

En conclusión, las características encontradas en el cráneo, las vértebras y el molde endocraneano natural de *Dinilysia patagonica* en su conjunto apoyan la hipótesis de un modo de vida semifosorial para esta serpiente. Es posible que *Dinilysia* mantuviera su voluminoso cuerpo descansando bajo sedimentos no consolidados, dejando sus grandes ojos dorsales expuestos sobre el mismo y captando las vibraciones del suelo a través de la columela y de esta pasando a su enorme oído interno que les permitiría la detección de cualquier presa o predador cercano.

Dado el tamaño corporal y contextura general craneana y postcraneana de *Dinilysia patagonica* es posible considerar que dentro de sus posibles presas podrían encontrarse varias formas de tetrápodos que forman parte de la fauna asociada en los niveles de las formaciones Bajo de la Carpa y Anacleto donde se han identificado restos de *Dinilysia*. Es razonable interpretar que probablemente las formas herbívoras pequeñas y medianas hayan sido sus presas más frecuentes, pero no se descartaría que predaran también sobre omnívoros y carnívoros de pequeño porte, o crías de los mismos. Entre sus posibles presas podrían considerarse dinosaurios, aves y cocodriliformes.

En las asociaciones faunística de la formación Anacleto se ha identificado la presencia de un pequeño lagarto (Brizuela y Albino, 2011) que, aparte de *Dinilysia*, es el único escamoso que se registra en todo el Subgrupo Río Colorado. Es notable, no obstante, la gran abundancia de materiales asignables a esta serpiente, que incluye un gran número cráneos, vértebras articuladas, e incluso esqueletos bastante completos,

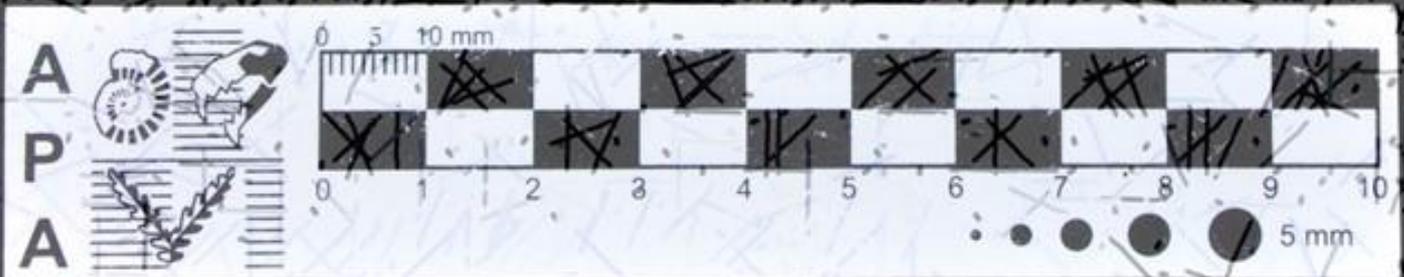
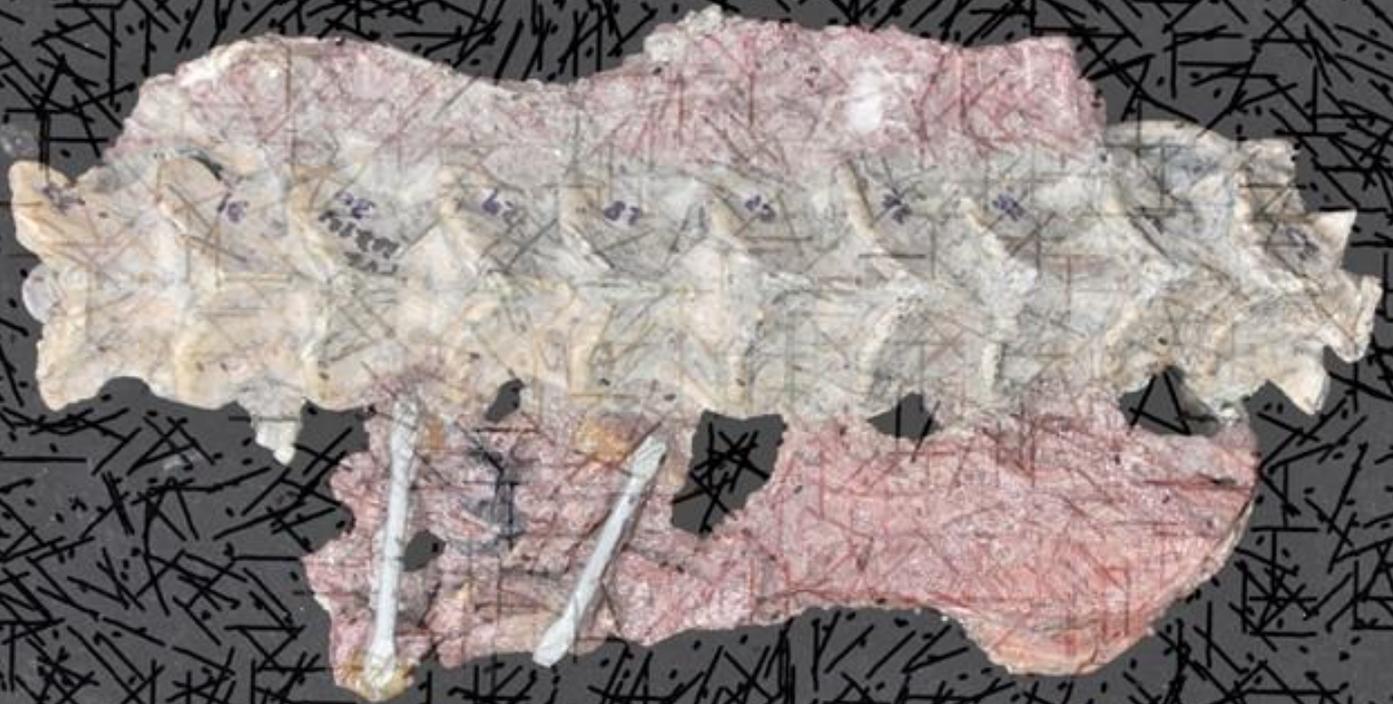


con relación al único y muy fragmentario resto de lagarto. En general, la presencia de serpientes para el Cretácico sudamericano, incluyendo formas desde pequeñas hasta medianas como es el caso de *Dinilysia*, es significativamente mayor que los hallazgos documentados de lagartos, los cuales son taxonómicamente diversos, pero poco numerosos en número de ejemplares (Albino y Brizuela, 2014a).



Figura 57. Reconstrucción de *Dinilysia patagonica*.

Capítulo 4



**PALEOGENO: UNA
NUEVA SERPIENTE DEL
NOROESTE DE
ARGENTINA**



RESUMEN DE ANTECEDENTES SOBRE SERPIENTES PALEÓGENAS DE AMÉRICA DEL SUR

Durante el Paleógeno sudamericano el registro de serpientes evidencia un notorio incremento respecto al Mesozoico (Albino y Brizuela 2014b). Los registros paleógenos más antiguos son del Paleoceno temprano de Bolivia (Tiupampense) que incluyen un “anilioideo”, al menos dos géneros de boideos, un tropidófidio y el Macrostromata *Kataria anisodonta* (de Muizon *et al.*, 1983; Rage, 1991; Scanferla *et al.*, 2013). Además de los registros de Bolivia, el Boinae gigante *Titanoboa cerrejonensis* fue descrito para el Paleoceno medio superior de Colombia (Head *et al.*, 2009). Rage (1981) mencionó la presencia del género basal *Coniophis* para el Paleoceno tardío-Eoceno temprano de Perú; pero, sin dudas, la fauna de serpientes del Itaboraiense (Eoceno temprano) de Brasil es una de las más ricas y diversas de América del Sur (Albino 1990, 1993; Rage 1998, 2001, 2008). Incluye la serpiente basal *Coniophis* cf. *precedens*, el “anilioideo” *Hoffstetterella brasiliensis*, el madtsoideo *Madtsoia camposi*, los boideos *Waincophis pressulus*, *W. cameratus*, *Corallus priscus*, y *Hechtophis austrinus*, el ungaliophiinae *Paraungaliophis pricei*, los boideos *Itaboraiophis depressus* y *Paulacoutophis perplexus*, y serpientes caenophidias (Albino, 1990; Rage, 1998, 2001, 2008). En contraste con Brasil, el Itaboraiense de Patagonia sólo ha dado madtsoiideos y boines indeterminados (Albino, 1993).

Los escamosos del Eoceno de Argentina están principalmente representados en el Riochiquense (Eoceno temprano) y Casamayorenses (Eoceno medio-tardío) de la Patagonia (Simpson, 1933, 1935; Hoffstetter, 1959; Albino, 1987, 1993, 1996a, 2011a, 2012; Albino y Carlini, 2008). Se reconoce el madtsoideo *Madtsoia bai*, el gran boine *Chubutophis grandis*, el género viviente *Boa*, y el boideo pequeño *Waincophis australis*, entre otros (Simpson, 1933, 1935; Hoffstetter, 1959; Albino, 1987, 1993, 2011a; Albino y Carlini, 2008). Recientemente fue descrito el único registro para el Mustersense (Eoceno medio-tardío) de la Patagonia (Albino, 2012). Finalmente, el Oligoceno patagónico sólo ha provisto un único resto de serpiente del Deseadense (Oligoceno tardío) (Albino y Brizuela, 2014b).

Al contrario del rico y diverso registro paleógeno de la Patagonia, en el Noroeste de Argentina (NOA) se han identificado solamente restos parciales correspondientes al Eoceno temprano de la provincia de Salta (Albino, 1993) y un ejemplar casi completo del Paleoceno de la provincia de Jujuy, siendo este último objeto del presente capítulo.



Periodo	Época	Edad	SALMA
Paleógeno	Oligoceno	Chattiano	Deseadense
		Rupeliano	Tinguiririquense
	Eoceno	Priaboniano	Mustersense
		Bartoniano	Casamayoreense
		Luteniano	
		Ypresiano	Riochiquense
			Itaboraiense
	Paleoceno	Thanetiano	Peligrense
		Selandiano	
		Daniano	Tiupampense

Tabla 9: Escala estratigrafía del Paleógeno (Modificado de Gelfo *et al.*, 2009).

El material de esta serpiente se corresponde con el primer registro obtenido de niveles de la Formación Mealla (Subgrupo Santa Bárbara, Grupo Salta) aflorantes en la



provincia de Jujuy (NOA). Se trata de un esqueleto postcraneano de un integrante de la familia Madtsoiidae conservado casi en su totalidad, y articulado (PVL 4714).

El material fue colectado a fines de la década de los '80 por el Dr. Jaime Powell, paleontólogo de la Fundación Miguel Lillo, Tucumán. Los restos fueron extraídos en un único bloque, donde los huesos preservados se encontraban articulados y muy completos, indicando una fosilización in situ. Se trata de la primera serpiente que se recupera en territorio de la provincia de Jujuy, y, junto con los restos de lagartos (Tupinambinae) y serpientes provenientes de la Fm. Lumbrera de la provincia de Salta (Albino, 1993; Brizuela y Albino, 2016), constituyen los únicos registros de escamosos del NOA.

Los restos postcraneanos de esta serpiente han sido identificados como pertenecientes a la extinta familia Madtsoiidae, siendo éste el primer registro del grupo en el NOA.

LOS MADTSOIIDAE, UN GRUPO EXTINTO DE SERPIENTES

Los madtsoideos son posiblemente un clado monofilético de serpientes extintas. La familia fue definida por Hoffstetter en 1961, sobre la base de caracteres vertebrales como son la ausencia de proceso prezigapofisario, la presencia de forámenes parazigantrales y la presencia constante de forámenes paracotilares. Otra característica habitual mencionada para las vértebras de los madtsoideos es la presencia de diapófisis muy desarrolladas y extendidas lateralmente, excediendo el nivel del extremo prezigapofisario, especialmente en las vértebras posteriores del tronco (Hoffstetter, 1961; Albino, 1986, 2000; Rage, 1991; Scanlon, 1992, 2005; Augé y Rage, 2006; Mohabey *et al*, 2011; Pritchard *et al*, 2014; Rage *et al*, 2014; McCartney y Seiffert, 2015; Venczel *et al*, 2015; Smith *et al*, 2016). Sobre la base de nuevos trabajos, donde se discuten las relaciones filogenéticas de los madtsoideos teniendo en cuenta caracteres tanto vertebrales como craneales, se redefinen las sinapomorfias de este grupo de serpientes (Vasile *et al.*, 2013; Rio y Mannion, 2017). Las dos sinapomorfias más evidentes son la presencia constante de forámenes paracotilares bien desarrollados (convergencia con los paquiofideos y macrostomados superiores, a excepción de la mayoría de los boideos) y la presencia de forámenes parazigantrales pareados y grandes (convergente con *Najash rionegrina*, y con ciertos ericines, boines y colúbridos) (Vasile *et al.*, 2013).



La mayoría de los restos conocidos de madtsoideos consisten en vértebras aisladas o secciones vertebrales, que proceden de los ambientes continentales del Gondwana Cretácico. Hasta la actualidad se conocen 23 especies en 14 géneros, siendo el primer género descrito *Gigantophis*, del Eoceno medio de Egipto (Andrews, 1901). Este autor incluye a *Gigantophis* en la familia Boidae, por sus semejanzas con *Python*. En las ilustraciones de *Gigantophis* se ven marcados los forámenes parazigantrales, aunque Andrews (1901) no los menciona en la descripción, como tampoco alude a la ausencia del proceso prezigapofisario, dos características que Hoffstetter (1961) utilizaría para definir una subfamilia particular dentro de los Boidae (subfamilia Madtsoiinae), la cual incluiría a *Gigantophis* y a un nuevo género sudamericano (*Madtsoia*). Fue George Simpson (1933) quien, al analizar porciones de columna vertebral de una gran serpiente hallada en el Paleógeno de la Patagonia Argentina (provincia de Chubut), describe el género y especie *Madtsoia bai*.

Posteriormente a los trabajos de Andrews (1901), Simpson (1933) y Hoffstetter (1959, 1961), el registro de madtsoinos se incrementó considerablemente y se extendió cronológicamente, ampliando significativamente el mayor conocimiento sobre su osteología. Esto permitió que la subfamilia Madtsoiinae fuera elevada al rango de familia, considerando que sus particularidades serían sinapomorfias diagnósticas. Actualmente, los Madtsoiidae tienen un rango temporal de 100Ma, estando presentes desde el Cenomaniano hasta el Pleistoceno superior (Lawrence, 2000; LaDuke *et al.*, 2010). Los restos son más frecuentes en los continentes del Gondwana, pero también hay registros laurasiáticos (LaDuke *et al.*, 2010) (Fig. 57). Actualmente, los registros conocidos proceden de Francia, España, India, Rumania, América del Sur (Argentina, Brasil y probablemente Bolivia), África (Marruecos, Libia, Egipto, Nigeria y Sudan), Madagascar y Australia (Hoffstetter, 1959, 1961a, 1961b; Smith, 1976; Hass 1979, 1980; Albino 1986, 1987, 1993, 1996a, 2000, 2007, 2012; Scanlon 1992, 1993, 1995, 1997, 2005; Caldwell y Lee 1997; Rage 1996, 1999; Rage y Werner, 1999; Tchernov *et al.*, 2000; Rage *et al.*, 2003, 2004; Mohabey *et al.*, 2011; Rage *et al.*, 2014; McCartney y Seiffert, 2015; Venczel *et al.*, 2015; Smith *et al.*, 2016). Hay incertidumbre de que haya registros de madtsoideos en Florida, Estados Unidos (Mohabey *et al.*, 2011; Palci *et al.*, 2014).

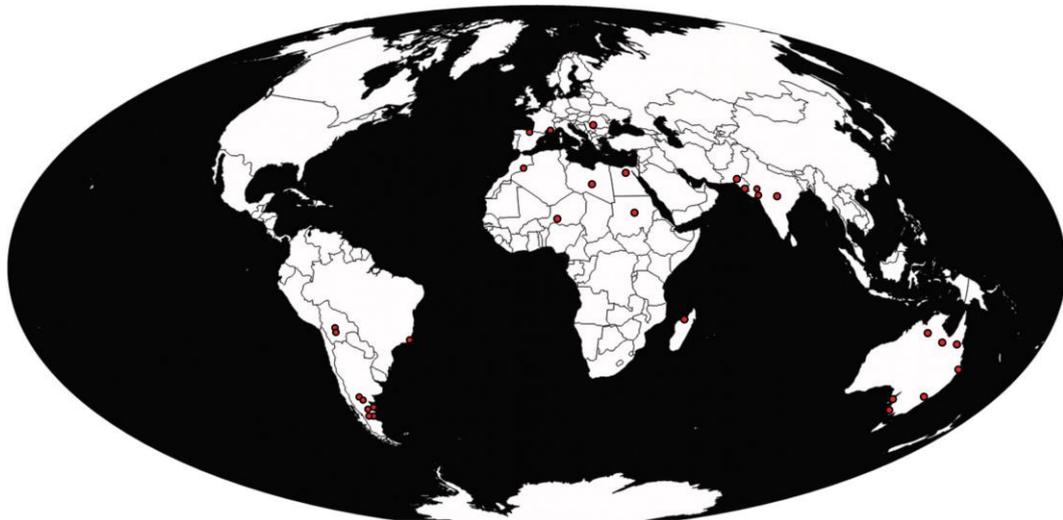


Figura 58: Distribución geográfica de Madtsoiidae, Rio *et al.*, 2017

La ubicación filogenética de Madtsoiidae en el clado Ophidia sigue siendo incierta. Para algunos autores, los madtsoideos son aletínofidios (Fig. 59) (Zaher y Scanferla, 2012; Vasile *et al.*, 2013) mientras que para otros es el grupo hermano de Alethinophidia (Fig. 60) (Hsiang *et al.*, 2015). En los últimos años, hay autores que consideran que este grupo de serpientes se ubicarían por fuera del clado Serpentes, como formas basales de Ophidia (Fig. 61) (Scanlon y Lee, 2000, 2002; Scanlon, 2006; Caldwell *et al.*, 2015). Una de las principales causas que lleva a estos desacuerdos es la escasez de materiales craneales de la mayoría de los géneros que han sido identificados como madtsoideos (Rio y Mannion, 2017) que hacen dudosa su monofilia.

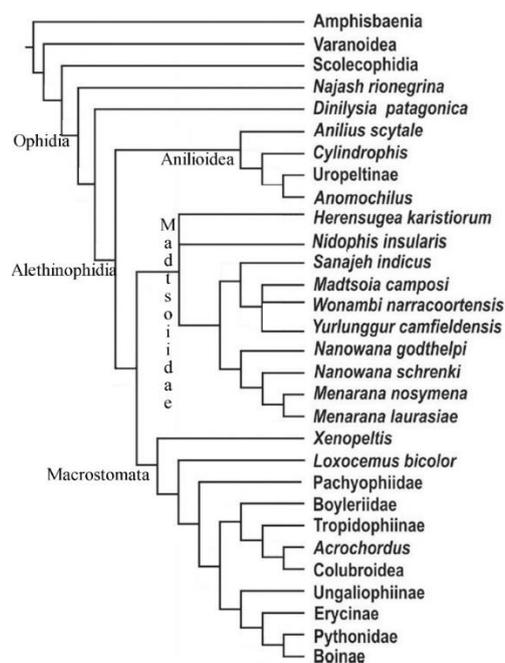


Figura 59: Madtsoiidae como grupo hermano de Macrostromata. Modificado de Vasile *et al.*, 2013

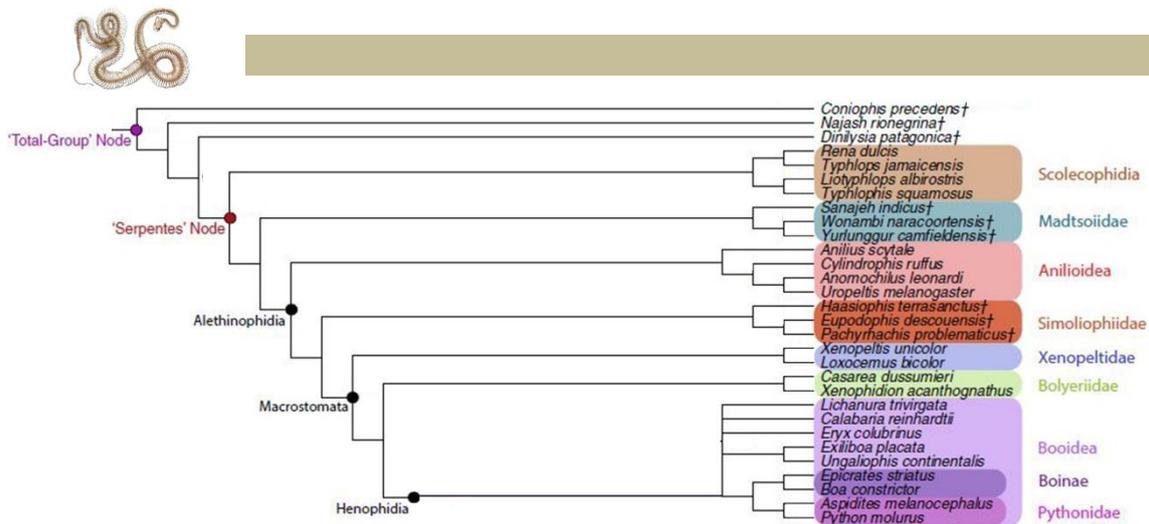


Figura 60: Madtsoiidae como grupo hermano de los Alethinophidia. Modificado de Hsiang *et al.*, 2015

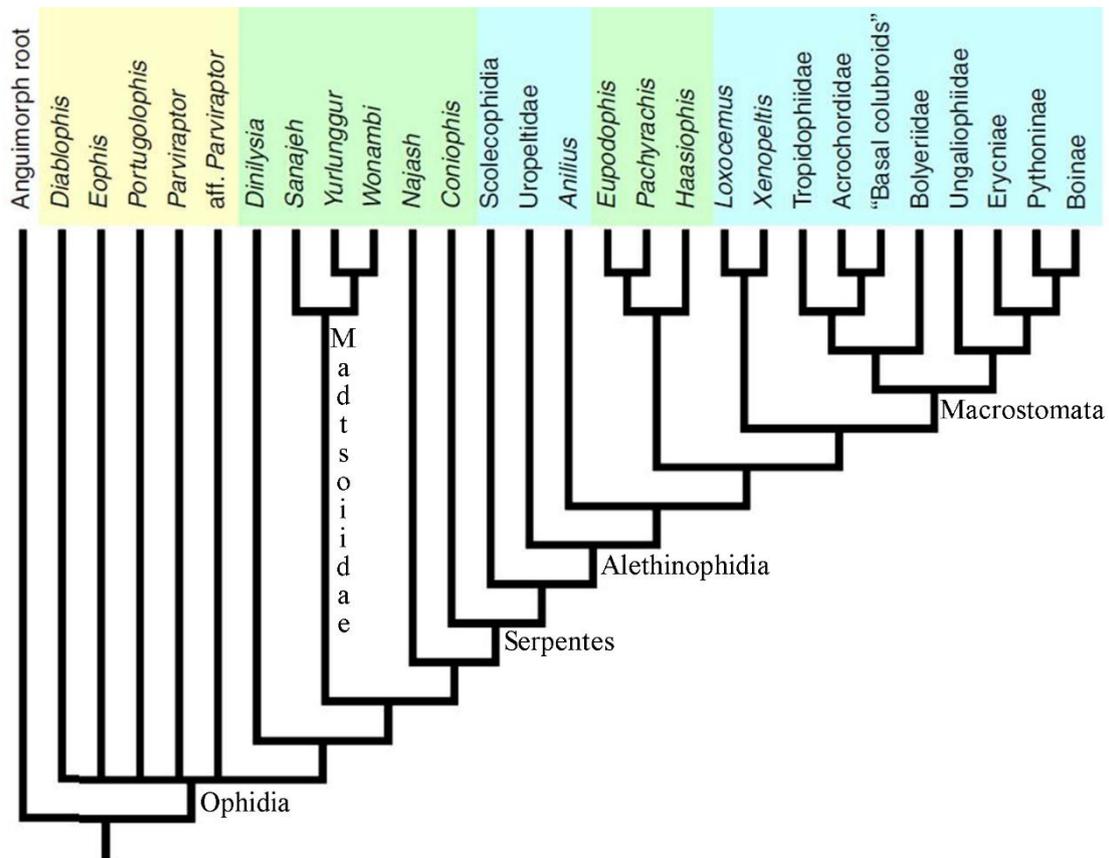


Figura 61: Madtsoiidae como grupo hermano de Serpentes. Modificado de Caldwell *et al.*, 2015

Las especies de madtsoideos que se han reconocido hasta la actualidad son:

Adinophis fisaka (Maastrichtiano de Madagascar, Pritchard *et al.*, 2014); *Alamitophis argentinus* (Campaniano-Maastrichtiano de Argentina, Albino, 1986); *Alamitophis elongatus* (Campaniano-Maastrichtiano de Argentina, Albino, 1994); *Alamitophis tingamarra* (Tingamarra, Eoceno inferior de Australia, Scanlon, 2005); *Gigantophis garstini* (Eoceno superior de Libia y Egipto, Paleoceno de Pakistán, Andrews, 1901); *Herensugea karistiorum* (Campaniano de España, Rage, 1996); *Madtsoia bai*



(Paleoceno de Argentina, Simpson, 1933); *Madtsoia camposi* (Maastrichtiano de Brasil, Rage, 1998); *Madtsoia madagascariensis* (Maastrichtiano de Madagascar, LaDuke *et al.*, 2010); *Madtsoia pisdurensis* (Maastrichtiano de la India, Mohabey *et al.*, 2011); *Menarana laurasiae* (Campaniano de España, Rage, 1996); *Menarana nosymena* (Maastrichtiano de Madagascar, LaDuke *et al.*, 2010); *Nanowana godthelpi* (Mioceno inferior de Australia, Scanlon, 1997); *Nanowana schrenki* (Mioceno inferior de Australia, Scanlon, 1997); *Nidophis insularis* (Maastrichtiano de Rumania, Vasile *et al.*, 2013); *Patagoniophis australiensis* (Tingamarra, Eoceno inferior de Australia, Scanlon, 2005); *Patagoniophis parvus* (Campaniano-Maastrichtiano de Argentina, Albino, 1986); *Platyspondylophis tadkeshwarensis* (Eoceno inferior de la India, Smith *et al.*, 2016); *Rionegrophis madtsoiodes* (Campaniano-Maastrichtiano de Argentina, Albino, 1986); *Sanajeh indicus* (Maastrichtiano de la India, Wilson *et al.*, 2010); *Wonambi barriei* (Oligoceno superior-Mioceno inferior de Australia, Scanlon y Lee, 2000); *Wonambi narracoortensis* (Pleistoceno-Plioceno inferior de Australia, Smith, 1976); y *Yurlunggur camfieldensis* (Mioceno medio de Australia, Scanlon, 1992).

En los últimos análisis filogenéticos realizados se incluyen 16 y 19 de las 23 especies existentes resultando en los siguientes cladogramas respectivamente (Fig. 62):

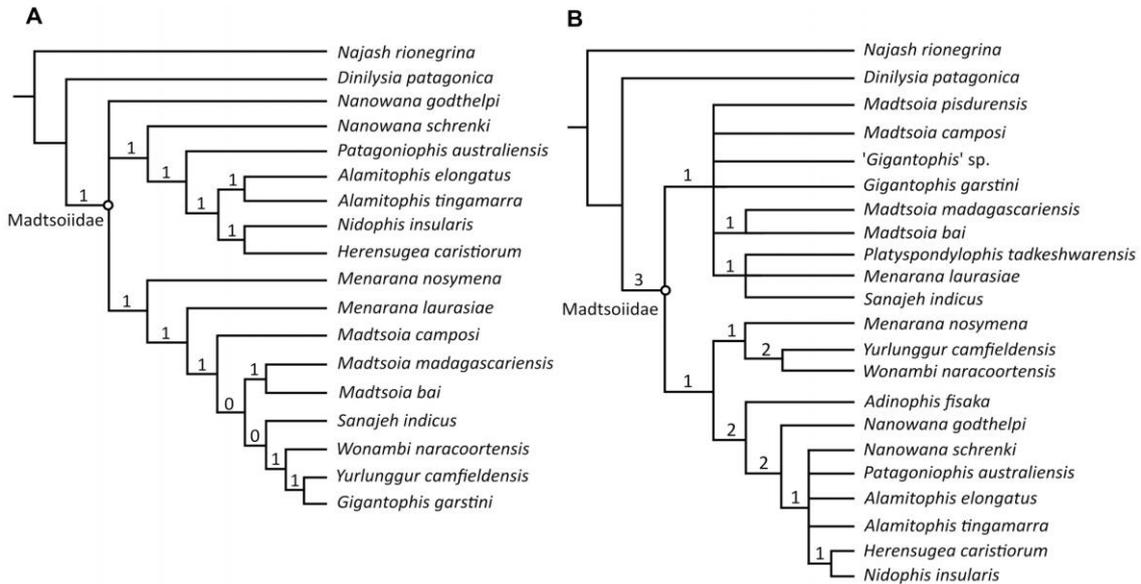


Figura 62: Árboles filogenéticos. A, Vasile *et al.*, 2013 con 16 especies de Madtsoiidae y 143 caracteres; B, Rio y Mannion, 2017 con 19 especies de Madtsoiidae y 148 caracteres (Tomado de Rio y Mannion, 2017).

En base al Cladograma de mayor soporte (Fig. 63), Rio *et al.* (2017) plantean un Cladograma relacionando la distribución estratigráfica y geográfica de los madtsoideos,



pero en la misma se excluyen tres especies sudamericanas (*Alamitophis argentinus*, *Patagoniophis parvus* y *Rionegrophis madtsoiodes*).

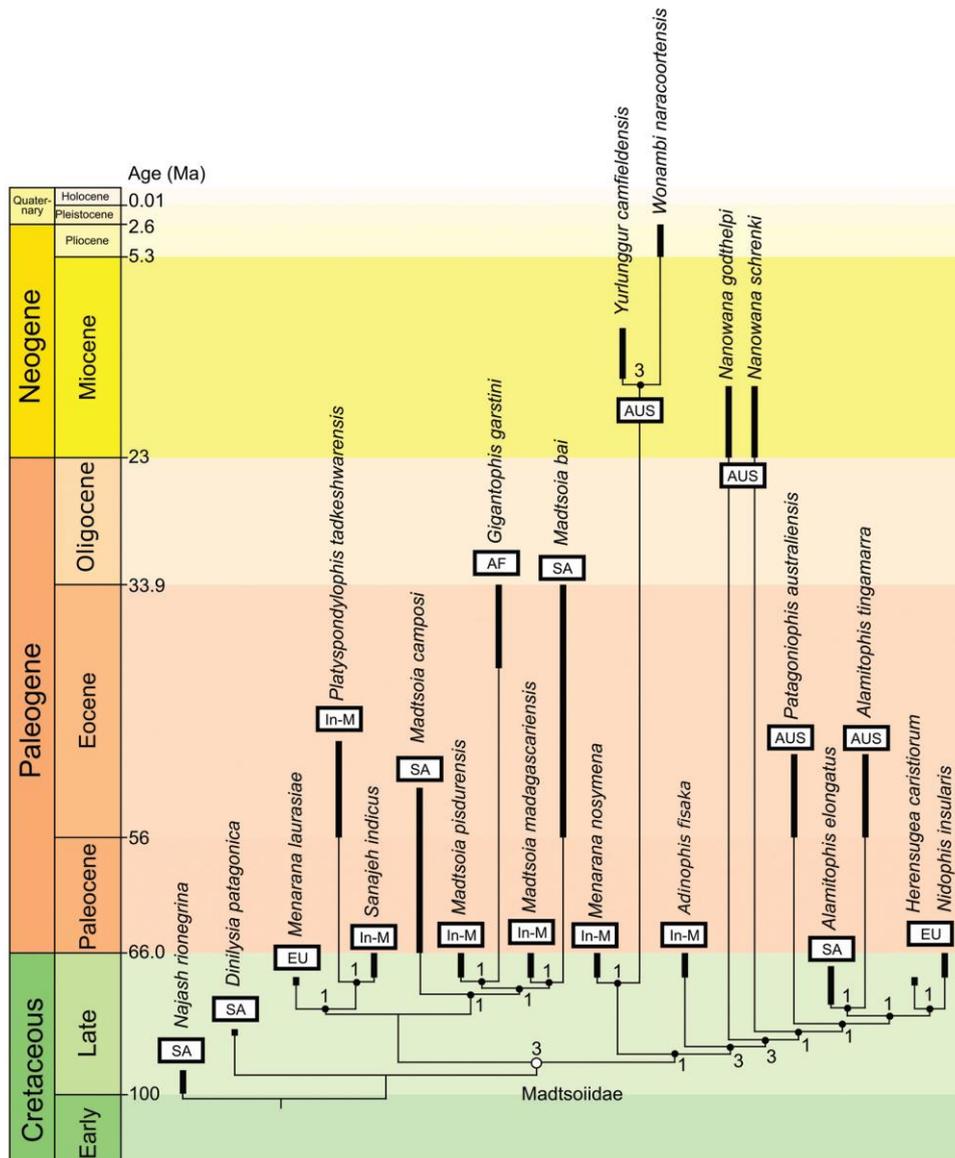


Figura 63: Árbol temporal más parsimonioso. Rangos de edad (incluida la incertidumbre estratigráfica) según la literatura publicada y la Base de datos de Paleobiología. Escala de tiempo modificada de la escala de tiempo geológica de la Sociedad Geológica de América (Walker *et al.*, 2012). Distribución geográfica de los taxones dados debajo de los nombres de los taxones. Abreviaturas: AF, África; AUS, Australia; UE, Europa; In-M, Indo-Madagascar; SA, Sudamérica. Tomado de Rio *et al* (2017).

Venzel *et al.* (2015) plantea que los registros cretácicos extragondwánicos corresponden a ejemplares de pequeño porte, con poca diversidad en hábitos de vida, como es el caso de *Nidophis insularis*, ejemplar que habría sido de hábitos semifosoriales. En cambio, los registros gondwánicos incluyen formas de mayor tamaño y con mayor diversidad de hábitat, un ejemplo sería *Madtsoia*, algunas de cuyas especies habría alcanzado los 10 metros de longitud, mientras que otras son más



pequeñas y delicadas (Simpson, 1933; Hoffstetter, 1961; Rage, 1996, 1998, 1999; LaDuke *et al*, 2010; Mohabey *et al*, 2011; McCartney y Seiffert, 2015; Smith *et al*, 2016).

Como se mencionó, hace unos años se colectó material de serpientes en el Noroeste de Argentina (NOA) que se identifica como perteneciente a la familia Madtsoiidae, de manera que el registro del grupo se vería incrementado con la incorporación de un nuevo género, el cual es descrito en el presente capítulo.

CONTEXTO GEOLÓGICO

El Subgrupo Santa Bárbara (Grupo Salta) constituye una secuencia característica del Paleógeno del NOA, con sus formaciones Mealla, Maíz Gordo y Lumbreira. El material estudiado en este capítulo procede de sedimentos de la Formación Mealla aflorantes en cercanías de Mina Aguilar (km 29 en el camino desde Tres Cruces a Aguilar), provincia de Jujuy.

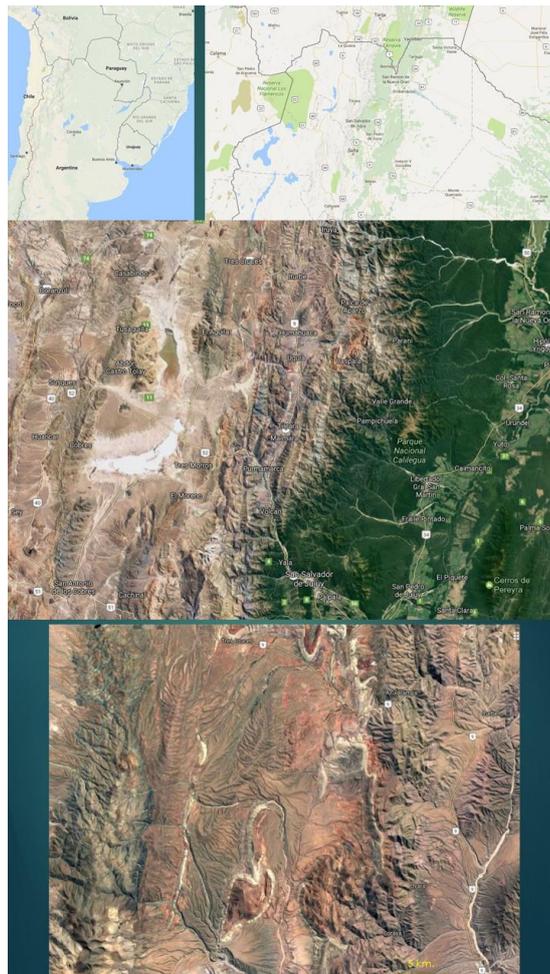


Figura 64: Mapas geográficos de la zona donde fue colectado el material de estudio. Mapas obtenidos de Google Maps y Google Eart.



Período	Época	Edad	SALMA	Grupo	Subgrupo	Formación	
Paleógeno	Oligoceno	Chattiano	Deseadense	Salta	Santa Bárbara	Lumbrera	
		Rupeliano	Tinguiririquense				
	Eoceno	Priaboniano	Mustersense				
		Bartoniano	Casamayoreense				
		Luteniano					
		Ypresiano	Riochiquense				
			Itaboraiense				
		Paleoceno	Thanetiano				Peligrense
			Selandiano				
	Daniano	Tiupampense	Balbuena				Olmedo/Tunal Yacoraite

Tabla 10: Escala estratigráfica del Grupo Salta, subgrupo Santa Bárbara. Modificado de Marquillas *et al*, 2005, y Andrews *et al*, 2017.

Los depósitos del Subgrupo Santa Bárbara (Paleoceno-Eoceno) corresponden a la etapa final de *postrift* reconocida para los depósitos superiores del grupo Salta. Este subgrupo se caracteriza por tener frecuentes registros de tortugas de agua dulce (Pelomedusidae) y mamíferos (Notoungulata, *Simpsonotus praecursor*)

Dentro de este Subgrupo se destaca la *Formación Mealla*, conocida antiguamente como Margas Coloradas Inferiores o Wi de la Formación Santa Bárbara. Es una sucesión de grano y estratodecreciente que grada de conglomerado a limolita, de color pardo-rojizo con un conspicuo desarrollo de paleosuelos. El conglomerado es fino con matriz soporte, redondeado a sub redondeado, con 80% de clastos irregulares y el resto de grauvaca gris-verdosa y arenisca cuarzosa. Se intercalan delgados niveles de arenisca mediana a fina; los estratos son de base erosiva e irregular, algunos de ellos con laminación entrecruzada de bajo ángulo, pero en general predominan los bancos macizos a causa de la intensa bioturbación por perforaciones verticales de organismos y raíces. La unidad se completa con una sucesión limosa con algunos niveles arenosos finos. El conjunto limoso es macizo, con nódulos carbonáticos y pedotúbulos. La arenisca es mediana a fina, bioturbada, con niveles de paleosuelo. El ambiente de depósito correspondería a un sistema fluvial con canales de baja sinuosidad en una



planicie aluvial que alcanzaría mayor desarrollo hacia el tercio superior de la Formación Mealla, donde ocurriría el abandono del canal y el predominio de los procesos de agradación (La *agradación* es la acumulación de sedimentos en los ríos y arroyos, ocurre cuando los sedimentos de un río superan la cantidad que dicho río puede arrastrar en su cauce). Se interpreta que la presencia de paleosuelos múltiples evidenciaría la condensación del registro por baja tasa de sedimentación (Sánchez y Marquillas, 2010; Andrews *et al*, 2017).

En relación al ambiente de sedimentación de la Formación Mealla, la presencia de lutitas rojas, yeso y anhidrita evidencian una cuenca cerrada de régimen continental con escasa o esporádica influencia marino-litoral (Moreno, 1970). La sedimentación fluvial tuvo lugar en las subcuencas Metán y Alemania. La presencia de capas de acúmulo de canales laterales y las sucesiones gruesas de limolitas se interpretan como depositadas en un sistema fluvial sinuoso con amplias llanuras de inundación. En las subcuencas de El Rey y Lomas de Olmedo, los depósitos sugieren un lago cerrado y muy poco profundo. En las zonas litorales, las facies clásticas de grano fino dominaban mientras que en el lago central se acumulaban capas evaporíticas. Pandanaceae y Palmae dominan la asociación palinológica aludiendo la posibilidad que el agua sea salobre. *Myriophyllumpollenites* sp. y *Azolla* sp. son características de aguas tranquilas. A su vez, la presencia de Ulmaceae y Aquifoliaceae revelan un ambiente forestal subtropical, aunque, los granos de polen de Ephedraceae sugieren periodos de sequía (Marquilla *et al*, 2005).

La reconstrucción paleoambiental de la formación Mealla muestra un lodo fluvial extenso que se inundaba temporalmente con canales sinuosos permanentes que drenaban la llanura. La presencia de los notoungulados y el polen de Ulmaceae reafirman la presencia de vegetación forestal.

Respecto a la edad, los afloramientos de la Formación Mealla del sur-suroeste de Tres Cruces en Jujuy se correlacionó con la edad Riochiquense de Patagonia, debido al primer registro de los Henricosborniidae (Pascual *et al*, 1981). Posteriormente, Marshall *et al*. (1997) correlacionaron esta formación con la base del Selandiano, por compartir elementos faunísticos en común con el Peligrense. Dicha correlación entre La Formación Mealla del NOA y el Peligrense de Patagonia es dificultosa, ya que estas localidades se encuentran separadas por una gran distancia (Gelfo *et al*, 2009). Por lo



tanto, la posición relativa de los fósiles no es suficiente para establecer una relatividad cronológica.

Mientras que Quattrocchio *et al.* (1997) asignan esta formación al Tanetiano (Paleoceno) y Woodburne *et al.* (2014) sugieren una edad mamífero pre-Itaboraiense basado en la presencia del notoungulado *Simpsonotus*, Gelfo *et al.* (2009) sostienen la postura tradicional de referirla al Riochiquense (Eoceno temprano). Recientemente, Hyland *et al.* (2015) propusieron para esta unidad una edad aprosmada de 59 Ma (Selandiano-Tanetiano), en base a métodos magnetoestratigráficos, en coincidencia con las primeras interpretaciones cronológicas de Quattrocchio y colaboradores.

PALEONTOLOGÍA SISTEMÁTICA

REPTILIA Linnaeus, 1758

SQUAMATA Oppel, 1811

OPHIDIA Latreille, 1804

MADTSOIIDAE Hoffstetter, 1961

Gen. et sp. nov.

Diagnosis. Madtsoideo de tamaño pequeño-mediano (menor a 2mt) caracterizado por la siguiente combinación de caracteres postcraneos: vértebras corta y cuadrangular, con las prezigapófisis extendidas lateralmente más allá de las sinapófisis y a su vez estas ultimas presentan el margen ventral al nivel del margen ventral del cótilo. El cótilo es aproximadamente circular. Las vértebras troncales anteriores presentan una hipoapófisis hasta por lo menos en diez cervicales, en la región troncal media presentan una carena hemal estrecha y filosa, mientras que, en las posteriores, junto a la carena hemal presentan una fosa perilinfática subcentral. Las vértebras cloacales llevan linfoapófisis en número de tres o menos, mientras que de las vértebras caudales lleva elementos posteroventrales fusionados al centro. La región cervical esta ausente, estando presente en las vértebras más anteriores costillas cortas y delgadas, vértebras caudales en un 10% o menos del número de presacras, siendo un número menor de 20. El canal neural es trifoliado de sección transversal cercana a la de cótilo. El cóndilo es redondeado, presentando una constricción precondilar moderada, y esta orientado posteriormente o posterodorsalmente. Las zigapófisis en las vértebras troncales medianas están inclinadas entre 15–30° respecto a la horizontal, mientras que el zigósforo esta inclinado en



relación a la vertical (25°–35°). El zigósforo es de consistencia espesa. La espina neural es de altura moderada con un tubérculo posterior. Las costillas presentan un tubérculo costal.

Material. **PVL 4714**, esqueleto casi completo, muy poco deformado, constituido por 88 vértebras articuladas entre sí y con sus respectivas costillas. El material está seccionado en 8 bloques consecutivos. En el fragmento número 6 hay una pequeña discontinuidad entre los tamaños de las vértebras que lo componen, la cual se debería a una región de vértebras faltante en la conservación del fósil.



I. OSTEOLÓGÍA

Conservación. En la preservación original el esqueleto estaba compuesto por un cráneo y un total de 106 vértebras articuladas incluidas en un bloque sedimentario, representando un individuo casi completo. La sección que contiene el cráneo, atlas, axis y las primeras once vértebras articuladas (PVL 4714-1) no estuvo disponible para realizar esta descripción; por lo tanto, en este texto se describen las ocho secciones de elementos postcraneales con las que se cuenta. Estas secciones están constituidas por vértebras articuladas, vértebras aisladas y costillas. Las vértebras documentan la variación morfológica a lo largo de la mayor parte de la columna vertebral. La región precloacal de la columna está representada por siete secciones consecutivas (PVL 4714-2 a PVL 4714-8) y cuatro vértebras aisladas, que fueron extraídas del bloque para ser preparadas en detalle. La vértebra número 33' es la primera vértebra que lleva linfoapófisis y define el comienzo de la región cloacal, que está representada por un total de tres vértebras incluidas en la sección PVL 4714-9. La presencia de pleuroapófisis en la vértebra 36' marca el comienzo de la región caudal, que está constituido por una vértebra ubicada en una sola sección (PVL 4714-9). Una vértebra precloacal mediana de la sección PVL 4714-4 se encuentra bien conservada y fue elegida para ser descrita en detalle, mientras que el resto de las vértebras que conforman la columna vertebral se utilizaron para documentar la variación morfológica intracolumnar.

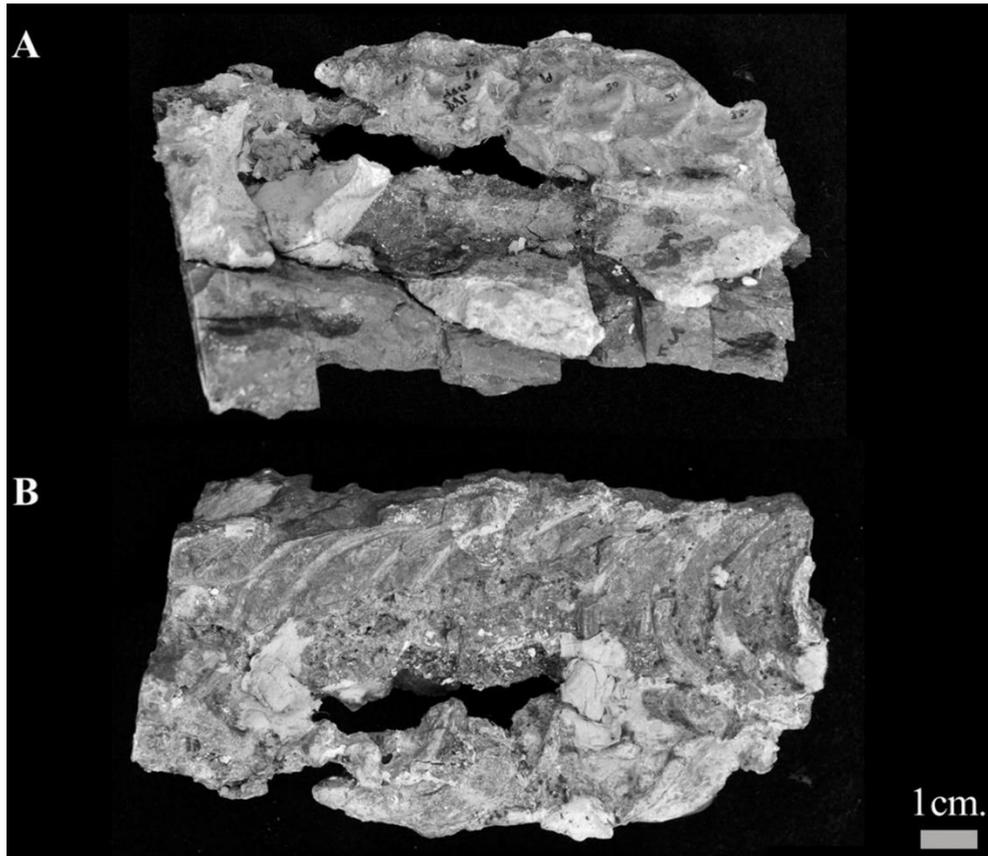


Figura 65: Segmento 2 del Taxón A. (A) Vista dorsal, (B) vista ventral. (Foto tomada por M. Velasco).

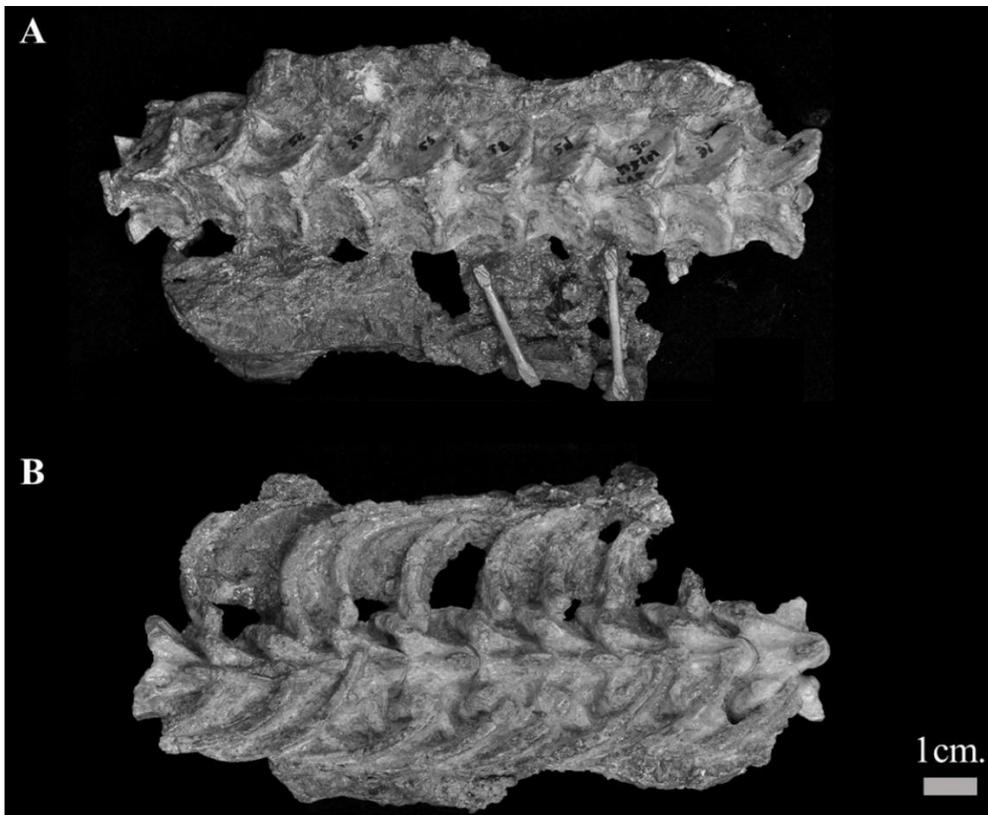


Figura 66: Segmento 3 del Taxón A. (A) Vista dorsal, (B) vista ventral. (Foto tomada por M. Velasco).

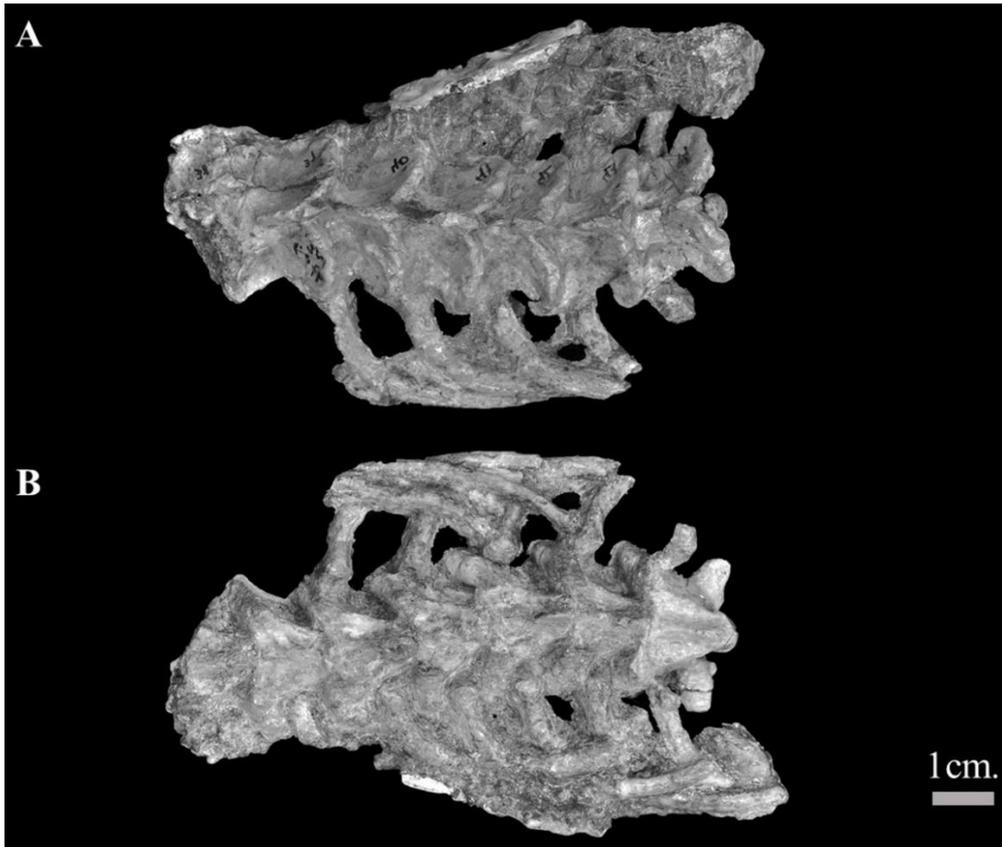


Figura 67: Segmento 4 del Taxón A. (A) Vista dorsal, (B) vista ventral. (Foto tomada por M. Velasco).

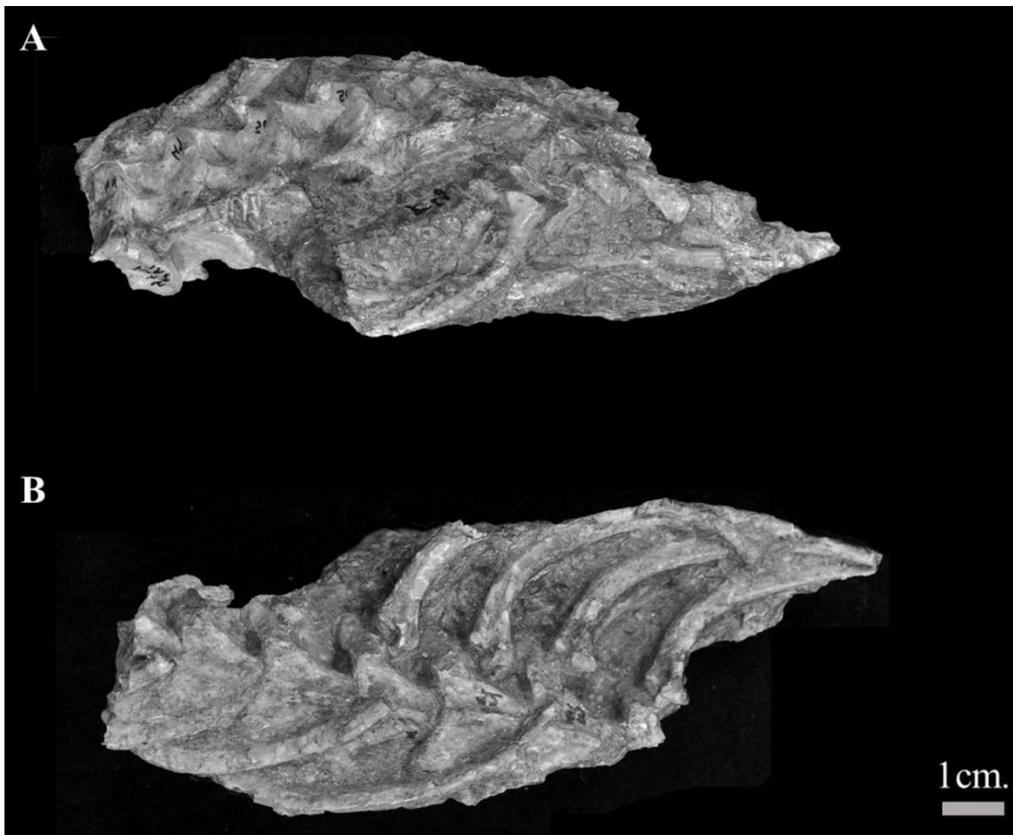


Figura 68: Segmento 5 del Taxón A. (A) Vista dorsal, (B) vista ventral. (Foto tomada por M. Velasco).

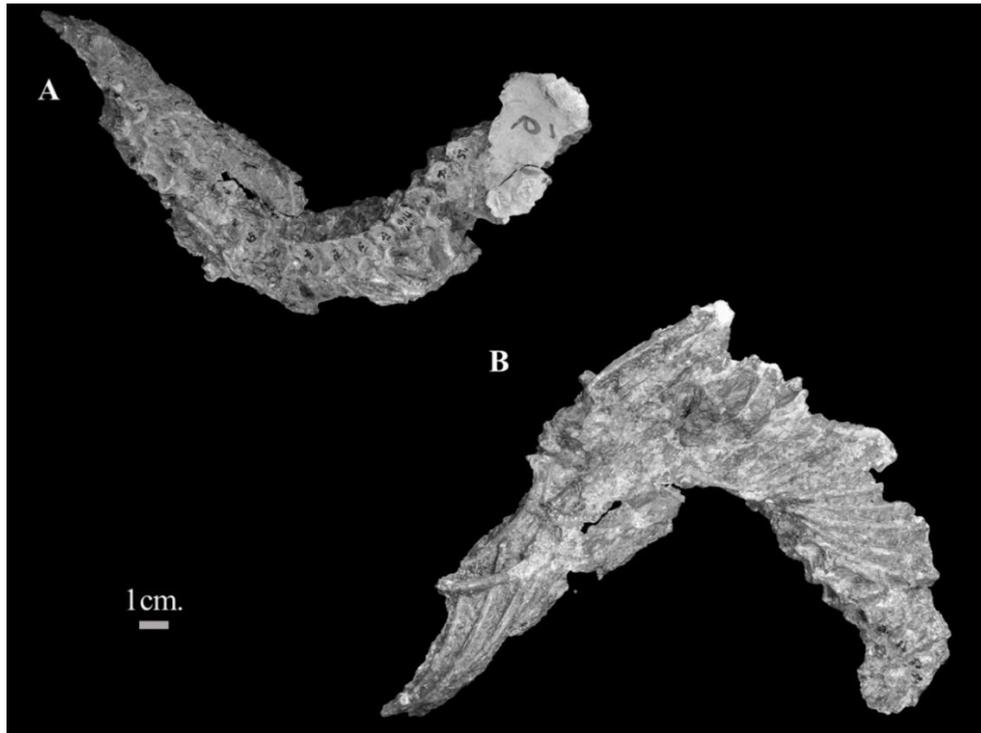


Figura 69: Segmento 6 del Taxón A. (A) Vista dorsal, (B) vista ventral. (Foto tomada por M. Velasco).

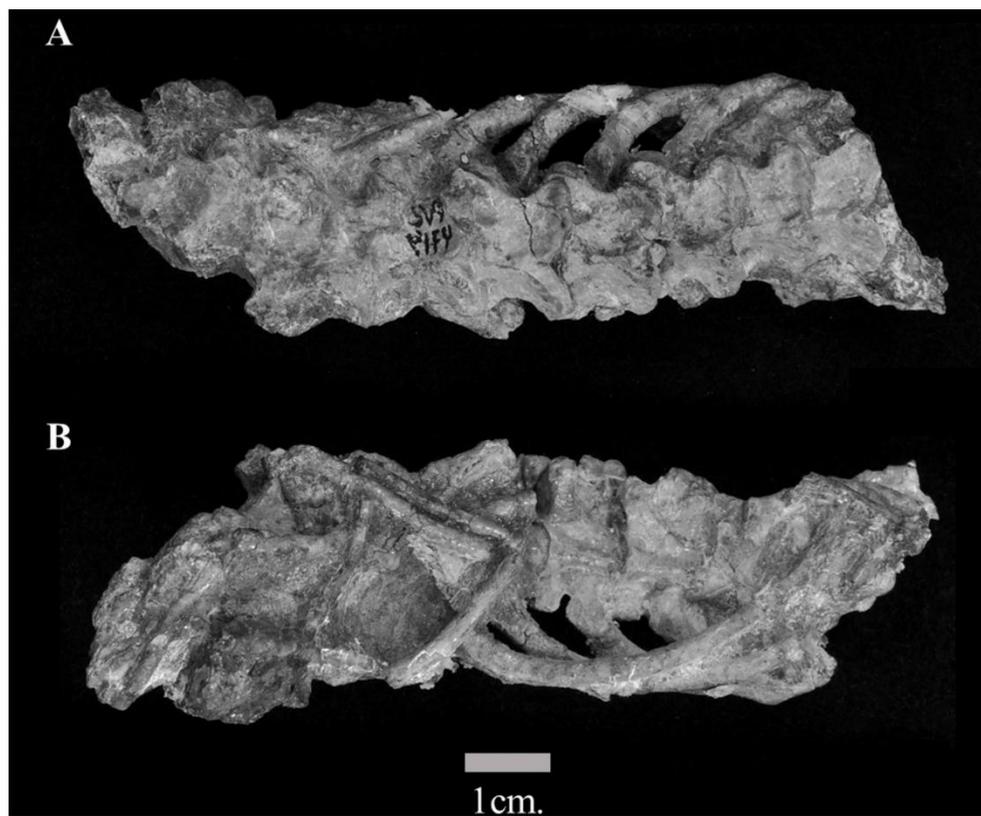


Figura 70: Segmento 7 del Taxón A. (A) Vista dorsal, (B) vista ventral. (Foto tomada por M. Velasco).

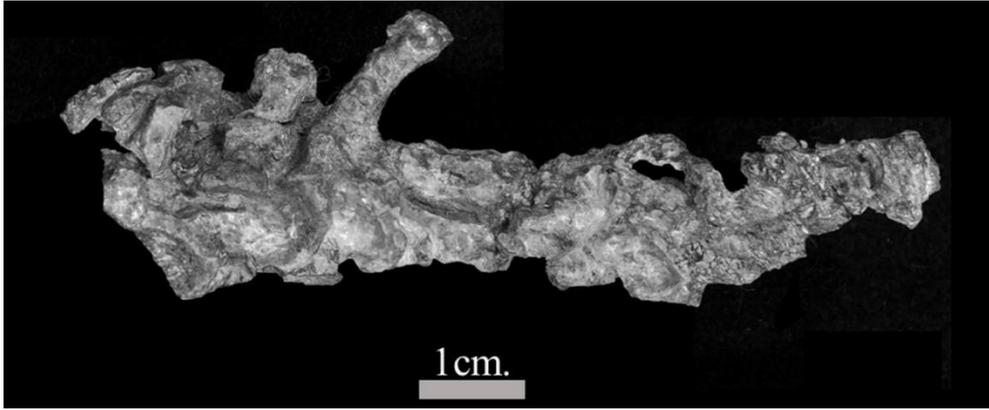


Figura 71: Segmento 8 del Taxón A. (A) Vista dorsal, (B) vista ventral. (Foto tomada por M. Velasco).

Medidas	Vértebras ejemplar PVL 4714		
	23-24	45	46
ana	15.86	18.02	18.26
anap	16.89	20.34	20.49
cona	5.31	7.55	7.46
conh	5.82	7.49	7.32
cta	7.78	9.13	8.43
cth	6.38	8.85	8.57
cl	13.55	14.15	
enh	4.91	5.15	3.12
H	20.12	23.81	22.66
hpa		7.65	
hpl		5.35	
po-po	21.43	25.29	25.28
prl	4.68	7.00	Roto
pr-po	16.83	18.76	Roto
pr-pr	20.10	24.78	Roto
zga		10.72	Roto
zgh	3.18	4.66	articulado con el zigantro

Tabla 11: Principales medidas tomadas en las vértebras: ana, ancho arco neural; anap, ancho arco neural posterior a prezigapófisis; cl, longitud centro vertebral; cona, ancho cóndilo; conh, altura cóndilo; cta, ancho cótilo; cth, altura cótilo; enh, altura espina neural; H, altura vértebra; hpa, ancho de la hipoapófisis; hpl, longitud de la hipoapófisis; pra, ancho prezigapófisis; prl, longitud prezigapófisis; po-po, distancia postzigapofisaria; pr-pr, distancia prezigapofisaria; pr-po, distancia interzigapofisaria; zga, ancho zigósfero; zgh, altura zigósfero. Medidas en mm.



Descripción.

Región precloacal

La región precloacal está constituida por vértebras troncales anteriores caracterizadas por la presencia de una hipoapófisis bien desarrollada que se extiende más allá del margen ventral del centro vertebral, y vértebras precloacales medianas y posteriores con carena hemal en lugar de hipoapófisis. La falta de vértebras en la región medio-posterior del tronco correspondería a la transición de vértebras entre la región precloacal mediana y posterior, razón por la cual hay diferencias en la morfología y el tamaño de las vértebras de una y otra sección. La región precloacal más anterior, que incluye un total de 13 vértebras originalmente articuladas con el cráneo, más cinco vértebras precloacales anteriores aisladas no se describen en la presente tesis por no estar disponibles. Aquí se estudian las restantes 28 vértebras correspondientes a la región anterior, que se encuentran distribuidas en tres secciones consecutivas (PVL 4714-2, PVL 4714-3, y PVL 4714-4). Por lo tanto, de la región precloacal anterior de la columna se habrían conservado un total de 46 vértebras. Las regiones precloacales medias y posteriores están representadas por 50 vértebras conservadas en cuatro secciones consecutivas (PVL 4714-5, PVL 4714-6, PVL 4714-7 y PVL 4714-8).

Vértebra precloacal mediana. La vértebra precloacal aislada PVL 4714-4/45 corresponde a la región precloacal mediana casi en el límite con la región anterior. Es una vértebra casi completa, a la que le falta parte de la proyección ventroposterior de la quilla hemal. El arco neural en el borde posterior está parcialmente roto. La zigapófisis, así como la proyección anterior del zigósforo se rompieron durante la preparación de la vértebra (fig. 72).

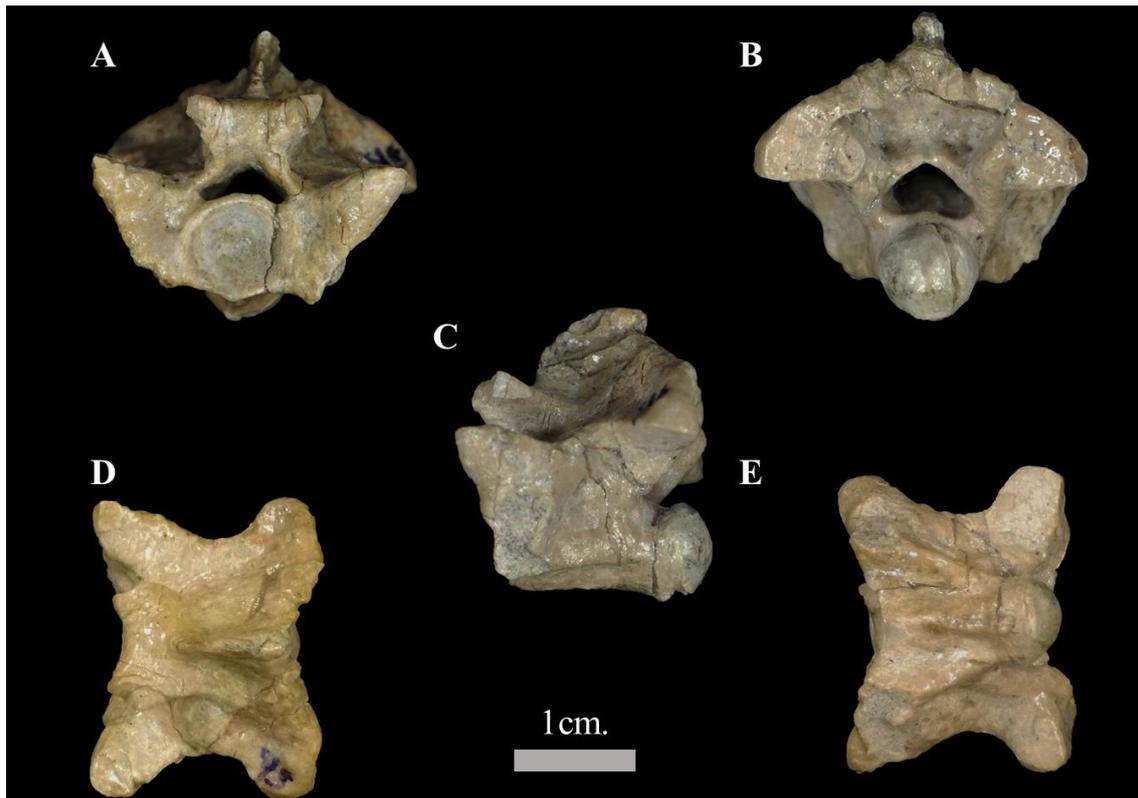


Figura 72: Anatomía de la vértebra prelocaal mediana. A, vista anterior; B, vista posterior; C, vista lateral; D, vista dorsal; E, vista ventral. (Foto tomada por M. Velasco).

Esta vértebra es relativamente grande, robusta y más ancha que larga ($po-po > pr-po$, Tabla 11). La altura de la vértebra desde el borde ventral del centro vertebral hasta la parte superior de la espina neural es menor que el ancho máximo de las vértebras, de manera que también es más ancha que alta ($h < po-po$).

En vista anterior, la vértebra es ancha y moderadamente alta. El zigósforo está muy bien desarrollado, es dorsoventralmente robusto, y tan ancho como el cótilo. El techo del zigósforo es débilmente cóncavo y las superficies de articulación son grandes, ovales, con los ejes principales orientados anterodorsalmente y fuertemente inclinados con respecto a la horizontal (más de 50°). Las prezigapófisis son grandes, ovales, desarrolladas antero-lateralmente y moderadamente inclinadas sobre la horizontal (aproximadamente 30°). No es evidente la presencia de proceso prezigapofisario. El canal neural es bajo, trilobulado, y con una base tan ancha como el cótilo. El cótilo es grande y subcircular, ligeramente más ancho que alto. Hay forámenes paracotilares (dos forámenes de diferente tamaño a la izquierda y un foramen a la derecha) situados en depresiones del centro vertebral, cerca del borde del cótilo. Las sinapófisis no se conservaron en PVL 4714-4/45 pero los contornos demuestran que estaban ubicadas en



una posición relativamente alta en el centro vertebral, aunque el límite ventral alcanzaba el margen ventral del cótilo. Además, las prezigapófisis superarían lateralmente el nivel alcanzado por las sinapófisis.

En vista posterior, el arco neural es ancho y moderadamente abovedado. La espina neural sobresale poco del extremo posterodorsal del techo del arco neural. El zigantro es grande, profundo, formando una fosa continua que está dorsalmente delimitada por un techo ligeramente convexo y grueso; las superficies de articulación zigantales están bien desarrolladas. Un foramen zigantoral es localizado en la base de cada superficie articular zigantoral. A cada lado del zigantro se abre un único orificio parazigantoral en una depresión poco profunda. Las postzigapófisis son grandes, robustas y con superficies articulares casi horizontales. El canal neural es grande y trilobulado con una cresta ventral longitudinal bien marcada. El cóndilo es casi redondeado, como el cótilo.

En vista dorsal, el arco neural es ancho y corto; aunque su borde posterior está mal conservado. La espina neural está desarrollada desde la base del zigósforo hasta el borde posterior del arco neural como una quilla que posteriormente se vuelve más gruesa. No supera el nivel del margen posterior del arco neural. La espina neural está bordeada lateralmente por depresiones anteroposteriormente poco profundas, que están limitadas por crestas laminares (Albino, 2011b) ligeramente marcadas. Cada cresta laminar longitudinal se extiende desde la base del zigósforo hasta la flexión del borde posterior del arco neural. El zigósforo es grande con el margen anterior marcadamente cóncavo. Las prezigapófisis son ovales, con sus ejes principales dirigidos anterolateralmente, mientras que las postzigapófisis están más desarrolladas lateralmente. La cresta interzigapofiseal que une la pre- y postzigapófisis está fuertemente marcada. Debido a la orientación de las prezigapófisis y el ancho del arco neural en su parte media, la cresta interzigapofisaria resulta poco profunda.

En vista ventral, el centro vertebral es corto y triangular, muy ensanchado hacia la parte anterior. Las crestas subcentrales están fuertemente marcadas y son significativamente divergentes hacia la parte anterior de la vértebra. A lo largo de la línea media del centro vertebral se desarrolla longitudinalmente una bien desarrollada y delgada carena hemal, extendida desde el borde ventral del cótilo hasta la constricción precondilar. Esta última está moderadamente desarrollada y separa la carena hemal de la base del cóndilo. El cóndilo está muy bien expuesto en esta vista. A los lados de la carena hemal se observan los canales paralinfáticos como unas marcadas depresiones



longitudinales, que corren desde la zona inmediatamente anterior a los forámenes subcentrales hasta la constricción precondilar. Los forámenes subcentrales están localizados lateralmente a la carena hemal, uno a cada lado. En esta vista se observan las postzigapófisis que presentan el margen posterior recto y el anterior curvo. Son estructuras masivas orientadas lateralmente que tienen la superficie de articulación de forma ovoide.

En vista lateral, la vértebra es corta y alta, el arco neural es moderadamente abovedado, la espina neural es moderadamente alta y el centro vertebral es corto. La espina neural es curva, nace en una posición baja anteriormente sobre la base del techo zigósfenal y se eleva hacia el extremo posterior siguiendo la elevación del arco neural. Termina en forma de un tubérculo que apenas sobrepasa muy ligeramente el borde posterodorsal del arco neural. La cresta interzigapofisaria es sinuosa, distintiva y corta. Inmediatamente por debajo de la cresta interzigapofisaria se observa un foramen lateral sobre cada pared lateral de la vértebra. Las paradiapófisis están bien desarrolladas. En las vértebras donde se conservó, la paradiapófisis sobresale como una fuerte proyección lateral, de contorno arrañonado, con la escotadura sobre el margen posterior. Sus superficies de articulación son lisas, pero fuertemente abultadas. Desde la paradiapófisis hasta la constricción precondilar se observa la cresta subcentral bien marcada. La constricción precondilar es poco profunda, pero separa claramente el límite del cóndilo de la carena hemal. El eje principal del cóndilo está sólo ligeramente inclinado sobre la horizontal. La carena hemal es moderadamente prominente respecto a la base del centro vertebral, pero está bien desarrollada y recorre toda la longitud del centro hasta la constricción precondilar donde finaliza abruptamente.

Vértebra precloacal anterior. La región precloacal anterior está formada por los fragmentos PVL 4714-2, PVL 4714-3, y PVL 4714-4, más dos vértebras que se separaron del fragmento PVL 4714-3 (vértebras 23 y 24), haciendo un total de 28 vértebras. La preservación de las vértebras aisladas es articulada. La vértebra 23 ha perdido tanto la prezigapófisis derecha como la mitad derecha del zigósfeno, parte de la prezigapófisis izquierda está rota, y la espina neural está rota cerca de la base al igual que la hipoapófisis. La vértebra 24 mantiene las prezigapófisis y el zigósfeno articulados a la vértebra 23, y la espina neural está levemente erodada en su superficie dorsal. En ambas vértebras las paradiapófisis se han perdido en la preparación.

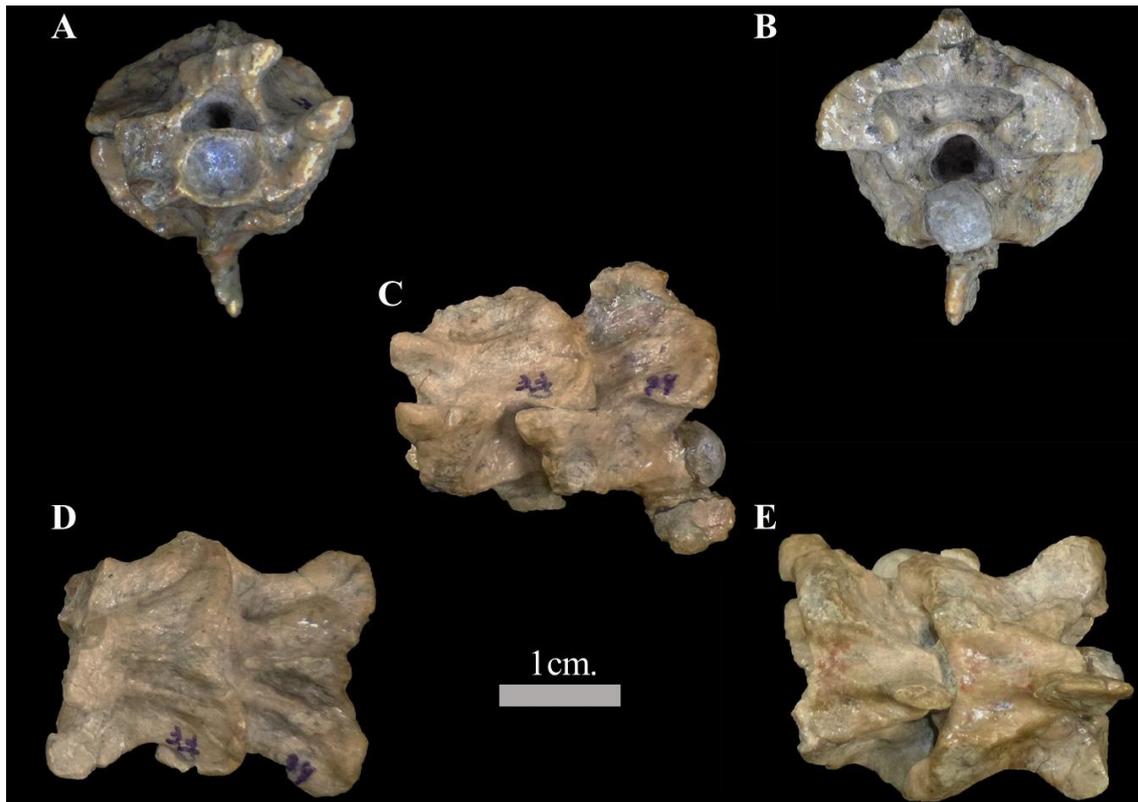


Figura 73: Anatomía de la vértebra prelocaal anterior. A, vista anterior; B, vista posterior; C, vista lateral; D, vista dorsal; E, vista ventral. (Foto tomada por M. Velasco).

En vista anterior, la vértebra es más ancha y baja que en las vértebras medianas (Tabla 11). El zigósforo es robusto, más ancho que el cótilo. El techo del zigósforo es cóncavo, con las superficies de articulación ovals, más cortas que en las vértebras medianas. El eje principal de la superficie articular zigosfenal está orientado anterodorsalmente e inclinado moderadamente respecto a la horizontal. Las prezigapófisis están dirigidas antero-lateralmente y moderadamente inclinadas respecto a la horizontal (25°). El canal neural es más alto que en las vértebras medianas. Es trilobulado, tan ancho como el cótilo. El cótilo es más pequeño, subcircular, más ancho que alto. Los forámenes paracotilares se localizan sobre el lateral izquierdo, con dos forámenes de diferente tamaño, que se abren en la depresión del centro adyacente al margen del cótilo. Las sinapófisis no se conservaron durante la preparación, pero el contorno de ellas demuestra que su borde dorsal se encontraba a la misma altura que el margen dorsal del cótilo, mientras que el margen ventral se habría extendido ventralmente sobrepasando el borde inferior del cótilo.

En vista posterior, el arco neural es ancho y bajo. La espina neural sobrepasa poco el extremo posterodorsal del techo del arco neural. El ziganthro es grande, profundo,



formando una fosa continúa limitada dorsalmente por el techo del arco neural, el cual es poco abovedado. Las superficies articulares zigantrales están fuertemente desarrolladas e inclinadas aproximadamente 45° respecto a la horizontal. Adyacente a cada superficie articular, se observa un foramen zigantral bien notorio. Lateralmente al ziganthro, sobre la pared posterior del arco neural, se advierte, a cada lado, un simple y gran foramen parazigantral. Las postzigapófisis son robustas, lateralmente desarrolladas, sin inclinación respecto a la horizontal. El canal neural es de tamaño semejante a lo descrito en la cara anterior, es trilobulado y más ancho que el cóndilo. El cóndilo es subcircular, más alto que ancho, y mucho más pequeño que el de las vértebras medianas. Ventralmente al cóndilo y orientada posteriormente se observa la bien desarrollada hipoapófisis como una proyección delgada, más larga que la altura del cóndilo.

En vista dorsal, el arco neural es ancho y corto. La espina neural nace en la base del zigósforo y se dirige posteriormente sobrepasando el borde posterior del arco neural como una corta proyección posterior. La espina neural en su extremo más anterior es muy delgada, pero incrementa su espesor hacia el margen posterior del arco neural. Como en las vértebras medianas, la espina neural está bordeada por pequeñas depresiones longitudinales, que están limitadas externamente por la cresta laminar poco marcada. El zigósforo es grande y presenta el margen anterior cóncavo. Las prezigapófisis son ovales, con el eje principal orientado anterolateralmente, mientras que las postzigapofisis presentan su eje principal orientado lateralmente. La cresta interzigapofisaria está poco marcada.

En vista ventral, el centro es corto, triangular, ensanchado anteriormente y angostado hacia el extremo posterior. Las crestas subcentrales están fuertemente desarrolladas y se extienden desde el margen ventral de la paradiapófisis hasta el cóndilo. Estas vértebras presentan hipoapófisis como una estructura ventral al centro que se desarrolla en sentido posterior, delgada, sobrepasando posteriormente al cóndilo. El cóndilo, debido a la presencia de la hipoapófisis no puede ser observado claramente en esta vista. A los lados de la hipoapófisis se notan los canales paralinfáticos como marcadas depresiones longitudinales que corren desde el margen inferior del cótilo hasta donde comienza el desarrollo ventral de la hipoapófisis. Los forámenes subcentrales se ubican sobre los canales paralinfáticos, en el primer tercio de la vértebra. En esta vista se observan las



postzigapófisis que presentan el margen posterior recto y el anterior curvo, bien desarrolladas lateralmente y con superficie de articulación ovoide.

En vista lateral, la vértebra es corta y muy alta. El arco neural es bajo, con la espina neural medianamente desarrollada, mientras que el centro vertebral es corto. La espina neural presenta el margen dorsal recto, levemente proyectado posteriormente en forma de un tubérculo corto. La cresta interzigapofisaria es corta, sinuosa y está bien marcada. Ventralmente a esta cresta se observa un pequeño foramen lateral. Las paradiapófisis son grandes estructuras desarrolladas ventralmente a la prezigapófisis. Tienen forma levemente arriñonada, definiendo las superficies de articulación con las costillas. Sus superficies de articulación son lisas, pero abultadas. La cresta subcentral está muy bien desarrollada, es corta y se extiende desde la paradiapófisis hasta la constricción precondilar. Esta última es prácticamente indistinguible de la base del cóndilo. El eje mayor del cóndilo es horizontal. La hipoapófisis es una gran estructura de sección circular que se extiende ventralmente sobrepasando el margen posterior del cóndilo.

Vértebra precloacal posterior. Estas vértebras presentan el arco neural más ancho que alto, con un decrecimiento en la altura de la espina neural hacia las vértebras pertenecientes al tramo posterior de la columna. El tamaño relativo del canal neural respecto del tamaño vertebral se va incrementando hacia las vértebras más posteriores al igual que el cuerpo vertebral, aunque acercándose a las vértebras cloacales el canal neural se hace deprimido, con los bordes bien redondeados y con la carena media bien marcada. Tanto el cóndilo como el cótilo, aumentan su tamaño relativo respecto a las vértebras anteriores. La carena hemal es más gruesa que en la región mediana, aunque sigue estando bien desarrollada y delimitada.

En vista anterior, las vértebras son anchas pero debido a que están incluidas en el sedimento no puede ser apreciada su altura. El zigósforo es robusto, dorsoventralmente más delgado que en las vértebras medianas, y algo más ancho que el cótilo. El techo del zigósforo es cóncavo y las superficies de articulación están rotas. Las prezigapófisis son grandes, pero más pequeña que en las vértebras precloacales medianas, desarrolladas antero-lateralmente. El canal neural es de mayor tamaño que en las vértebras anteriores, trilobulado. El cótilo es grande y subcircular, ligeramente más alto que ancho. Las sinapófisis están bien desarrolladas, abultadas, de superficies lisas, y se extienden lateralmente ventralmente a las prezigapófisis.

En vista posterior no se ha conservado ninguna vértebra.



En vista dorsal, el arco neural es ancho y corto, con el borde posterior no tan recto como en las vértebras medianas. La espina neural está desarrollada desde la base del zigósforo hasta el borde posterior del arco neural como una quilla que posteriormente se vuelve gruesa. No supera el nivel del margen posterior del arco neural. La espina neural no se ve bordeada lateralmente por depresiones. El zigósforo es más pequeño que en las vértebras previas y posee el margen anterior muy poco cóncavo. Las prezigapófisis son ovales, con sus ejes principales dirigidos anterolateralmente, mientras que las postzigapófisis están más desarrolladas lateralmente como ocurre en todas las vértebras de la columna. La cresta interzigapofisaria que une la pre- y postzigapófisis está muy poco marcada y es poco profunda.

En vista ventral, el centro vertebral es corto y triangular, más ancho anterior que posteriormente, con las crestas subcentrales divergentes hacia el extremo anterior. La carena hemal está bien desarrollada y es relativamente gruesa. El cóndilo no es observable ya que las vértebras se encuentran articuladas. Los canales paralinfáticos no son tan profundos como en las vértebras precloacales anteriores y medianas. Los forámenes subcentrales están localizados lateralmente a la carena hemal, uno por cada lado, en el canal paralinfático. Las postzigapófisis presentan los márgenes posterior y anterior curvos.

En vista lateral, las vértebras presentan la espina neural baja y el centro vertebral corto. Las paradiapófisis son una importante proyección lateral, de contorno arriñonado como en todas las vértebras de la columna. La carena hemal es poco prominente.

Costillas. Las costillas son estructuras masivas que están presentes a lo largo de todo el esqueleto articulando con las vértebras. Son de sección transversal ovalada, deprimidas dorsoventralmente, y su tamaño máximo llega a superar los setenta y ocho milímetros de largo. Estas estructuras a lo largo de todo el cuerpo están orientadas posteriormente. Son curvas y presentan en su cabeza el capítulo y el tubérculo unidos pero diferenciados en sus superficies. El capítulo es más pequeño, con el eje mayor en sentido dorsoventral y forma elipsoidal a cuadrangular. El tubérculo es de forma ovoide a rectangular, con el eje mayor dorsoventral. Tiene un tamaño mayor al del capítulo. En su margen ventroposterior presenta una pequeña proyección de sección transversal semicircular que articula también con la paradiapófisis. Esta proyección solo se encuentra como un esbozo de la cabeza de la costilla y no se expande más allá en el cuerpo de la costilla. Estas superficies que articulan con el cuerpo vertebral presentan



sus superficies planas. Dorsoposteriormente, sobre el reborde posterior de la cabeza de la costilla, hay un fuerte, delgado y marcado reborde correspondiente al tubérculo costal.

Región cloacal

Debido a que las vértebras de la región cloacal y caudal se encuentran articuladas, y a que las vértebras están bastante deformadas rodeadas de sedimento fueron sometidas a microtomografía computada para analizar su anatomía.

En la región que aproximadamente correspondería a la ubicación de la cloaca se distinguen tres vértebras cloacales, vértebra 33', 34' y 35'. Estas vértebras conservan la forma de las vértebras precloacales posteriores que se ubican inmediatamente anteriores a estas. Son bajas, con un gran canal neural, así como cóndilo y zigantro de tamaño relativo considerable. El canal neural sigue siendo trilobulado, pero con las aristas fuertemente redondeadas. Este canal, en la zona central presenta la cresta longitudinal ventral que es de contorno convexo y ancha. La espina neural es baja y delgada. Las paradiapófisis son estructuras grandes y anchas que se expanden lateralmente desde el centro vertebral. Ventralmente a ellas, sobre el lateral derecho, se observan un par de costillas fusionadas al cuerpo vertebral, que corresponderían a las primeras linfoapófisis. Son estructuras alargadas, dirigidas ventralmente, de contorno circular. Sobre la superficie ventral, la vértebra presenta una estructura impar, como una muy corta hipoapófisis.

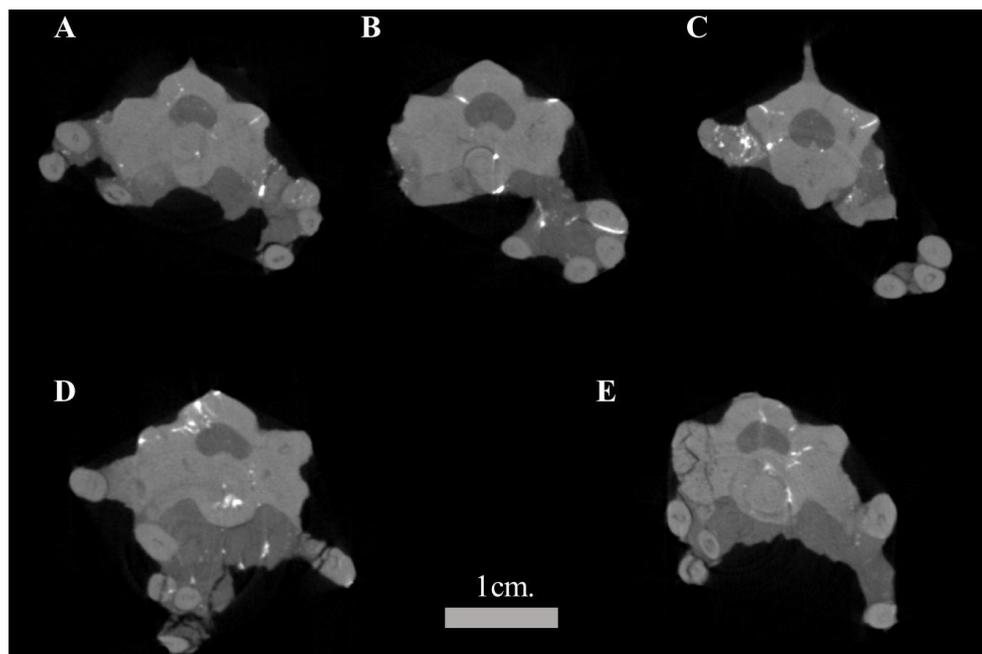


Figura 74: Anatomía de la vértebra cloacal. A, vista anterior; B, vista posterior; C, vista lateral; D, vista dorsal; E, vista ventral.



Región caudal

Estas vértebras son semejantes a las cloacales en su anatomía general, exceptuando por la ausencia de la espina neural y la estructura impar media ventral en las primeras vértebras caudales. En la primera vértebra posterior a la cloaca y sobre el lado izquierdo (vértebra 36'), se observa una larga y deprimida proyección dirigida ventrolateralmente. Se origina ventralmente a la paradiapófisis, cerca de la zona donde se localizan los forámenes subcentrales. Está fusionada al cuerpo vertebral, y a diferencia de las linfoapófisis, es impar y aplanada dorsoventralmente. Esta estructura se interpreta como una pleuroapófisis que está levemente curvada. En el extremo distal y ventral de la misma se nota una estructura impar, fuertemente aplanada dorsoventralmente.

Sobre el lado derecho de la vértebra, sobre la superficie ventral, se advierte una estructura impar, no articulada al cuerpo vertebral. Su extremo es próximo a la prominente paradiapófisis y presenta tanto proyecciones dorsales como ventrales. Su forma es semejante a las costillas precloacales al igual que su contorno, el cual es elipsoidal. A diferencia de las costillas, la estructura no es deprimida, y es muy poco curva. En sentido transversal a esta, partiendo próximo desde su cabeza se encuentra un corto fragmento alargado, de sección semicircular, que se dirige hacia el plano medio del cuerpo vertebral. La interpretación de estas estructuras es dudosa debido a la conservación muy deficiente de esta parte de la columna, pero no se descarta que se trate de restos muy mal conservados de elementos relacionados con remanentes de miembros posteriores.

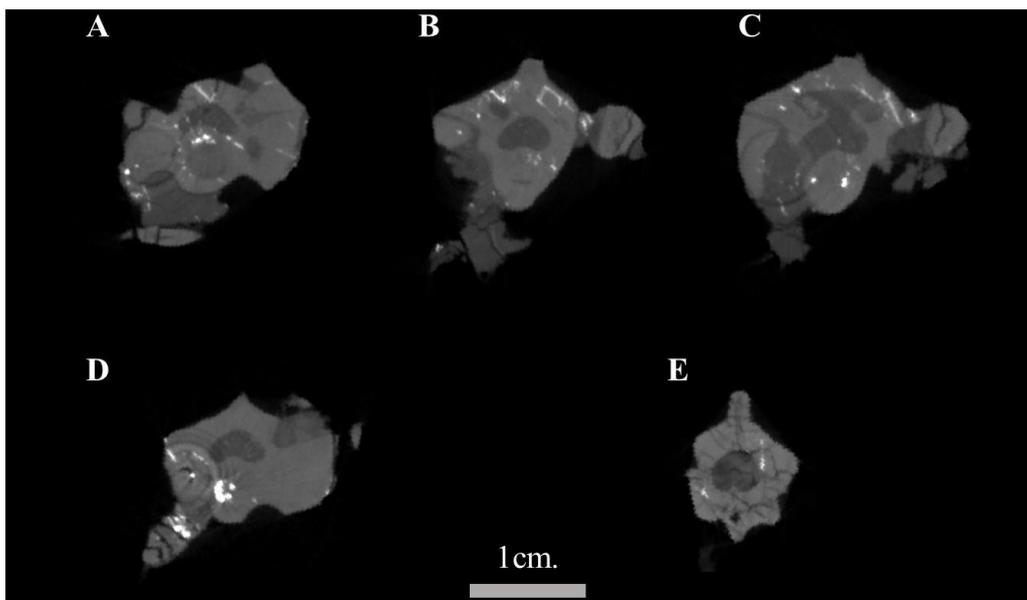


Figura 75: Anatomía de la vértebra postcloacal. A, vista anterior; B, vista posterior; C, vista lateral; D, vista dorsal; E, vista ventral.



Las vértebras que forman el extremo de la cola son seis y se encuentran en su mayor parte fragmentadas anteroposteriormente. Son vértebras bajas, anchas, con un gran canal neural de contorno redondeado. El zigantro es grande y confluye con el canal neural en las últimas vértebras. El cóndilo es más reducido en tamaño. La espina neural es baja. Sobre la superficie ventral, la vértebra presenta una estructura impar; en los cortes tomográficos se aprecia que dentro de dicha estructura pasa un canal que corre anteroposteriormente, concordante con una estructura en chevron fusionada al cuerpo vertebral. Las últimas dos vértebras están deformadas por compresión y desplazadas del eje principal de la columna, solo se conservó el cuerpo vertebral y el cóndilo.



II. RELACIONES FILOGENÉTICAS

RELACIONES FILOGENÉTICAS DEL TAXÓN A

Se realiza un análisis de los caracteres postcraneos de los Madtsoiidae incluyendo al Taxón A. Se considera un análisis preliminar debido a que el cráneo del espécimen no estuvo disponible para este trabajo, pero sería fundamental para obtener una evaluación completa de este nuevo taxón.

Para este análisis se evaluaron un total de 47 caracteres postcraneos (Cap. II) detallados por Vasile *et al.* (2013) que fueron comparados en las 23 especies de madtsoideos y el Taxón A, incluyéndose a *Najash rionegrina* y *Dinilysia patagonica* como out-group.

Los 47 caracteres vertebrales de los 24 taxones fueron analizados utilizando el programa de parsimonia TNT versión 1.5 (Goloboff y Catalano, 2016). Se realizó un análisis tradicional, con 100 réplicas, el cual arrojó árboles con mucha politomía basal, lo que es evidencia de que los caracteres analizados no presentan el peso adecuado o la necesidad de un reestudio de todos los taxones analizados por Vasile *et al.* (2013). A estos árboles se les realizó el mapeo de sinapomorfías que permite ver los caracteres de la matriz original que definen los diferentes nodos del cladograma (Fig. 76).

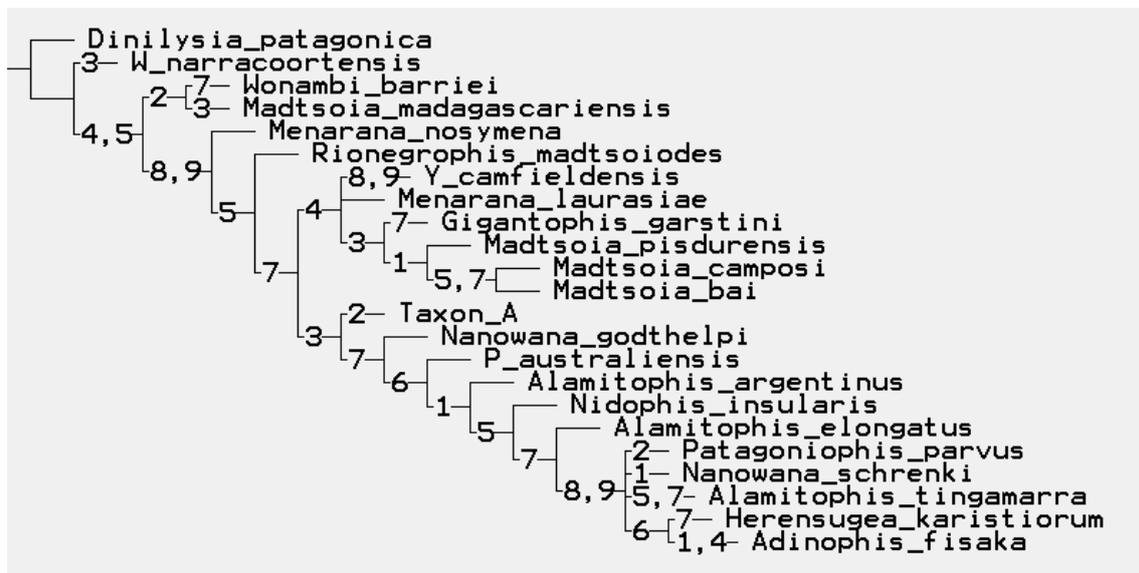


Figura 76: Cladograma obtenido con el programa TNT 1.5.

El taxón A presenta las dos sinapomorfías vertebrales diagnósticas de los Madtsoiidae que destaca Vasile *et al.* (2013), como son la presencia constante de



forámenes paracotilares (C1) y la presencia de forámenes parazigantrales que se ubican dentro de profundas fosas (C5).

Además de éstos, otros caracteres comunes con la mayoría de los madtsoideos son: la ausencia del proceso prezigapofisario (C2) y; la presencia de forámenes subcentrales expuestos lateralmente (C6).

Las sinapomorfias que caracteriza al Taxón A son las siguientes:

Prezigapófisis extendidas lateralmente más allá de las sinapófisis (C3); Cótilo aproximadamente circular (C4); Vértebras troncales medianas con carena hemal desarrollada (C7); Presencia de fosa perilinfática subcentral en vértebras precloacales posteriores (C8); Linfoapófisis cloacales presentes en número de tres o menos (C9); Vértebras caudales en un 10% o menos del número de presacras (C10); Costillas con tubérculo costal presente (C11); Número de vértebras caudales <20 (C17); Cóndilo en vértebras troncales medianas redondeado (C20); Cóndilo en vértebras troncales medianas orientado posteriormente o posterodorsalmente (C21); Constricción precondilar moderada (C22); Zigapófisis en vértebras troncales medianas inclinadas entre $15\text{--}30^\circ$ respecto a la horizontal (C23); Hipoapófisis presente hasta por lo menos en diez cervicales, pero ausente en la región troncal media y posterior (C24); Elementos posteroventrales de las vértebras caudales fusionados con el centro (C26); Región cervical ausente, sólo las vértebras más anteriores llevan costillas cortas y delgadas (C29); Tamaño del cuerpo pequeño, <2 m en longitud (C30); Vértebra corta (ana/cl >1.2) (C31); Forma de la vértebra cuadrangular (po-po/pr-po = $1\text{--}1.35$) (C32); Carena hemal estrecha y filosa (C34); Forma del canal neural trifoliado (C35); Tamaño relativo del canal neural grande, de sección transversal cercana a la de cótilo (C36); Zigósfeno moderadamente inclinado en relación a la vertical ($25^\circ\text{--}35^\circ$) (C38); Zigósfeno espeso (zga/zgh <3.5) (C40); Margen ventral de las parapófisis a nivel o ventral al margen ventral del cótilo (C43); Espina neural de altura moderada (enh/h $\times 100 \approx 15\text{--}30\%$) (C44); Espina neural de tamaño moderado (enh/conh $\approx 0.5\text{--}0.9$) (C45); Tubérculo posterior de la espina neural presente (C46).

Este cladograma de caracteres muestra una clara separación entre las distintas especies de madtsoideos según el tamaño. El Taxón A forma un clado separado junto con los ejemplares considerados de tamaño menor a 2 metros (C 30.2). En este clado, la serpiente descrita en esta Tesis resulta el grupo hermano de todas las serpientes madtsoideas de pequeño y mediano tamaño.



III. PALEOECOLOGÍA

III.a. Estimación de tamaño

Al igual que en el capítulo anterior con la especie *Dinilisya patagonica*, para la estimación de tamaño del Taxón A se realizó el análisis cuantitativo del tamaño corporal a partir del método presentado por Head *et al.* (2009). Como se ha mencionado, estos autores realizaron la estimación de tamaño en base a los tamaños de boideos actuales (Tabla 2). Este método ha sido utilizado también para los Madtsoiidae teniendo en cuenta las ecuaciones de regresión obtenidas en base a un grupo de serpientes que no están emparentadas filogenéticamente con los miembros de esta familia (Venczel *et al.*, 2015).

Es de destacarse que el Taxón A corresponde a una serpiente que presenta un bajo número de vértebras (106 vértebras conservadas), que, sin embargo, poseen un tamaño general de las mismas más grande que las vértebras precloacales medianas de muchos de los boideos actuales de dimensiones medianas (ej. *Boa constrictor occidentalis*) (Tabla 12).

Carácter/ Ejemplar- número de vértebra	<i>Boa constrictor occidentalis</i> (UMNdP-O 44) – LT = 2050mm			Taxón A	
	30	69	83	45	49
H	19,005	18,575	18,200	23,810	21,340
po-po	18,050	19,995	19,605	25,290	26,180
pr-po	10,825	11,250	11,425	18,760	18,470

Tabla 12: Comparación de medidas entre vértebras que presentan posiciones semejantes en *B. constrictor occidentalis* y el Taxón A. H, altura; po-po, distancia postzigapofisaria; pr-po, distancia interzigapofisaria.

Para realizar la estimación de tamaño del Taxón A, se utilizaron las ecuaciones presentadas en el Capítulo II. El análisis se realizó considerando a priori la vértebra número 1' para el 60% y la 8' para el 65%. Es de destacar, que se tomaron estas posiciones estimativamente, ya que no se cuenta con el esqueleto postcraneano completo.



Ejemplar	Vértebra al 60%	Vértebra al 65%	Promedio
PVL 4714 LHC	2204,95	2241,32	2223,13
PVL 4714 LT	2486,12	2526,55	2506,34

Tabla 13: Cálculo de tamaño del Taxón A, medidas dadas en mm. LHC: Longitud hocico-cloaca; LT, Longitud total.

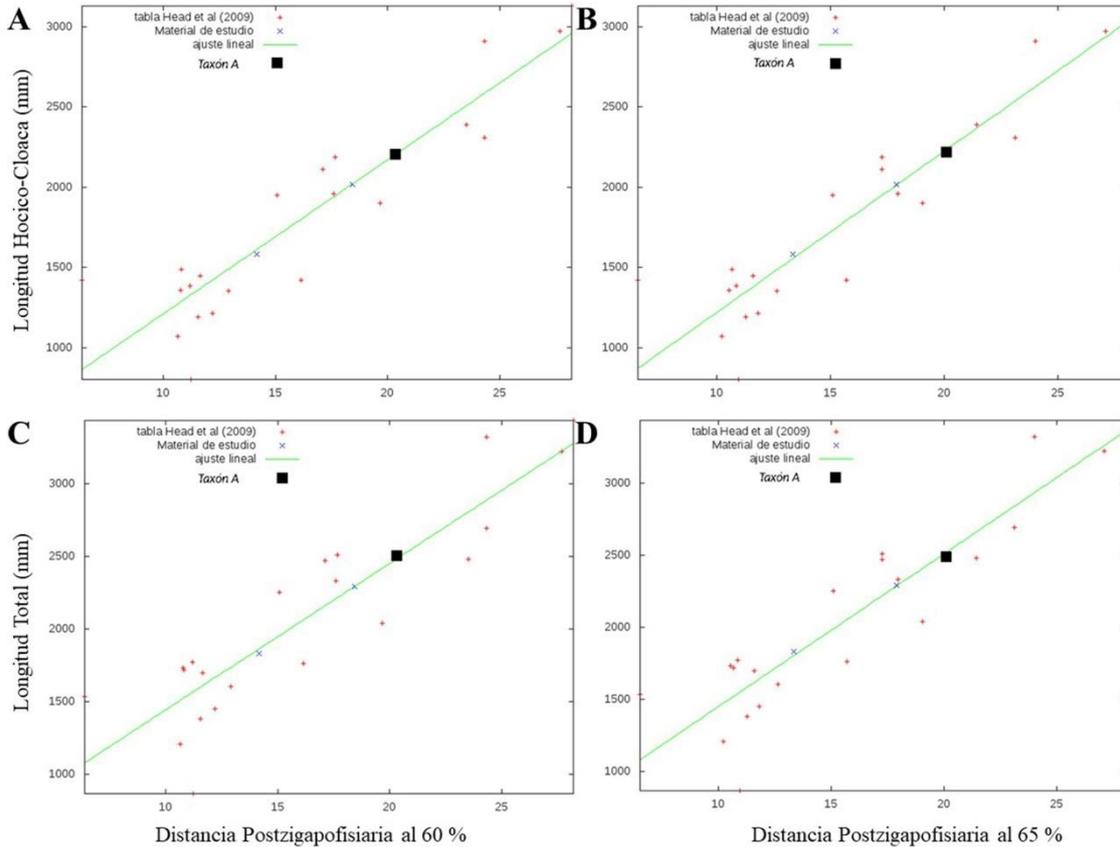


Figura 77. Rectas de regresión para el cálculo de tamaño del Taxón A. (A) LHC al 60%, (B) LHC al 65%, (C) LT al 60%, (D) LT al 65%.

Según los resultados del análisis realizado, se estima para el Taxón A presentaba una LT de $2500\text{mm} \pm 190\text{mm}$.

De acuerdo a fotografías previas facilitadas por el Dr. Jaime Powell, es posible decir que el cráneo del espécimen habría tenido aproximadamente 80mm de longitud (L_c) y las 13 vértebras de la región precloacal más anterior compondrían una porción de columna de aproximadamente 157mm de longitud (L_{va}). Al mismo tiempo, la región cloacal está completa y mide 41mm (L_{cl}), mientras que la caudal, también se encuentra entera, midiendo 68mm (L_{ca}). La región precloacal que se considera casi completa, con un faltante de la parte media no menor a 9 vértebras (L_{mf} = alrededor de 161,145mm), mide 1023mm (L_{pr}). Con estos datos fue posible calcular directamente la longitud



mínima del esqueleto, que sería de LHC = 1462,145 y LT =1530,14. La cola resulta, entonces, muy corta (un 4,44% de la LT).

Siglas de las medidas tomadas sobre el esqueleto del ejemplar PVL 4714 (Taxón A)

Lc = longitud de la cabeza

Lva = longitud segmento de vértebras anteriores faltantes se midió directamente sobre el contramolde de yeso.

Lcl = longitud segmento cloacal

Lca = longitud segmento caudal

Lmf = longitud segmento de vértebras medianas faltantes: se calculo midiendo la distancia pr-po de la vértebra inmediatamente anterior y posterior donde habría estado el segmento no conservado, se realizo un promedio sobre estos valores y se multiplico por el número estimado de vértebras faltantes, en este caso seria de 9.

Lpr = longitud segmento de vértebras precloacales conservadas

De este resultado y su contrastación con el tamaño que se obtuvo con el cálculo de regresión basado en las medidas de los boideos del trabajo de Head *et al.* (2009) surge una diferencia de 976,2mm en la LT, la cual resulta muy significativa. Esta diferencia entre lo medido y lo calculado no puede ser atribuible al segmento de la región precloacal media faltante, ya que este segmento de ninguna manera mediría más de 1 metro de longitud. Esto hace suponer que el método propuesto por Head *et al.* (2009) no sería útil para inferir con relativa exactitud el tamaño de serpientes que no sean de la familia Boidae. En este caso en particular, el Taxón A tiene un número total de vértebras muy inferior al que tienen los boideos (Tabla 2, Cap. II), pero el tamaño que presentan estas vértebras es superior al de ejemplares de *Boa constrictor occidentalis* que tienen una LT de 2 metros (Tabla 12). Este menor número de vértebras, y su tamaño relativo superior estarían dando el sesgo del resultado de la estimación de tamaño por medio de las ecuaciones de regresión lineal. Se estima el perímetro del cuerpo a la altura de la vértebra aislada número 45, se realizan copias de las costillas y se ubican a continuación de las paradiapófisis. En primer termino, al considerarse un cuerpo cilíndrico, se realiza el calculo del perímetro por medio de la ecuación de la circunferencia, dando un contorno de 295,3mm, mientras que, por medio de la medición del contorno, que es de tipo elipsoidal da un perímetro de 268mm. Esta medida del



perímetro de la serpiente determina un cuerpo robusto para la longitud que habría tenido. Este tipo de cuerpo recuerda a los actuales vipéridos de ambiente terrestre, como por ejemplo *Bothrops alternatus* (Tabla 14) que es una serpiente relativamente robusta de pastizales que alcanza una longitud total promedio de 857mm, con una cola que es próxima al 12.5% de la longitud del cuerpo.

Ejemplar de <i>Bothrops alternatus</i>	LT	Lcl	Perímetro
R-5555 macho	918	131	96
R-6098 hembra	959	90	124
R-6099 hembra	843	91	126
R-6101 hembra	872	111	87
R-6102 macho	934	125	107
R-6103 macho	910	108	94
R-6105 macho	877	118	79
R-6108 hembra	814	89	111
R-6113 macho	658	93	82
R-6130 hembra	844	119	87
R-6131 hembra	807	125	92

Tabla 14: Medidas de longitud total, longitud de cola y perímetro de diferentes individuos de la vibora de la cruz. Medidas en mm.

III.b. Modo de vida

El ambiente de sedimentación de la Formación Mealla donde el ejemplar correspondiente al Taxón A fue colectado se caracteriza por la presencia de lutitas rojas, yeso y anhidrita que evidencian una cuenca cerrada de régimen continental (subcuenca Lomas de Olmedo) (Moreno, 1970, Pascual *et al.*, 1981). Las capas de acúmulo de canales laterales y las sucesiones gruesas de limolitas se interpretan como depositadas en un sistema fluvial sinuoso con amplias llanuras de inundación. En las subcuencas de El Rey y Lomas de Olmedo, los depósitos sugieren un lago cerrado y muy poco profundo. En las zonas litorales, las facies clásticas de grano fino dominaban mientras que en el lago central se acumulaban capas evaporíticas. Pandanaceae y Palmae dominan la asociación palinológica aludiendo a la posibilidad que el agua sea salobre.



Myriophyllumpollenites sp. y *Azolla* sp. son características de aguas tranquilas. A su vez, la presencia de Ulmaceae y Aquifoliaceae revelan un ambiente forestal subtropical, aunque, los granos de polen de Ephedraceae sugieren períodos de sequía (Marquilla *et al.*, 2005).

La reconstrucción paleoambiental de la Formación Mealla muestra un lodo fluvial extenso que se inundaba temporalmente con canales sinuosos permanentes que drenaban la llanura. Entre los restos fósiles, además del Taxón A, se encuentran peces teleósteos indeterminados hallados en cercanías de la localidad de Mina Aguilar, en la subcuenca Tres Cruces. También se recuperaron restos de tortugas Pelomedusidae y mamíferos notoungulados (*Simpsonotus praecursor* y *S. major*) (Pascual *et al.*, 1981). Las tortugas fósiles, muy posiblemente estén relacionadas con las actuales Pelomedusidae, *Podocnemis*, que son formas de aguas dulces y tranquilas, de ambiente intertropical que durante los períodos de sequía se entierran en el limo. La especie *P. vogli* vive en los llanos colombianos y venezolanos, en lagunas de fondos fangosos o arcillosos, de aguas turbias y escasa vegetación acuática. Estas lagunas tienen posibilidades de sequías estivales, obligando a estos animales a estivar enterradas en el fango o en cuevas de otros animales. Por la posible relación taxonómica entre los ejemplares fósiles y actuales, se estima que las tortugas fósiles tuvieron exigencias ecológicas semejantes (Pascual *et al.*, 1981). Por todo lo expuesto se infiere que los depósitos sedimentarios del subgrupo Santa Bárbara se dieron en un clima y ambiente semejante al actual de los llanos colombianos y venezolanos.

La tanatocenosis de los vertebrados en la Formación Mealla indica períodos alternativos de sequía y abundante lluvia, pero con una tendencia general al desecamiento progresivo con alta temperatura durante todo el año (Pascual *et al.*, 1981).

El material de serpiente del Taxón A presentan una delgada capa de yeso cubriendo los huesos, sugiriendo la presencia de un ambiente álcuo poco profundo que se habría secado rápidamente (Cingolani, 2010, com. pers. sobre cuencas actuales y fósiles de las provincias de San Luis y San Juan). Posterior al stress hídrico que habría generado sobre la cuenca un corto período de desertificación, se generó un episodio de rápida acumulación de agua, evidenciado por la presencia de una capa de cemento muy fino, verdoso, subyacente a la delgada capa de yeso. Estos eventos climáticos habrían permitido la conservación articulada del esqueleto de esta serpiente.



Sobre la base de la morfología vertebral y considerando las formas de vida más clásicas (fosorial, acuática y terrestre) es posible notar que la presencia de vértebras relativamente grandes, con el arco neural levemente abovedado, y espina neural moderadamente alta permite excluir la posibilidad que se trate de una serpiente que haya pasado la mayor parte del tiempo enterrada bajo el sustrato (fosorial) ya que estas últimas se caracterizan por vértebras pequeñas o muy pequeñas, arco neural aplanado y espina inexistente o muy baja (Albino y Caldwell, 2003). También es posible descartar un hábito acuático extremo, como se observa comúnmente en las formas marinas, ya que las costillas no tienen un contorno deprimido, sino que son de contorno elipsoidal y su articulación con la vértebra es lateral en lugar de ventral (Albino y Caldwell, 2003). La anatomía postcraneana del Taxón A, así como su tamaño, es compatible con una forma terrestre donde las vértebras presentan una espina neural alta, con un arco neural abovedado e hipoapófisis presentes solo en la región anterior de la columna vertebral. Esta característica de las vértebras se presenta en formas generalizadas terrestres, en arborícolas y en semi-acuáticas. Sin embargo, el Taxón A habría sido una serpiente de corta longitud, de cuerpo robusto y de cola extremadamente corta, caracteres que no son compatibles con una forma de vida arborícola que se caracterizan por sus cuerpos alargados con largas colas prensiles. De esta manera, el Taxón A probablemente haya sido una especie esencialmente terrestre de superficie.

Capítulo 5



Diversidad, Distribución y Paleoclimas



DIVERSIDAD, DISTRIBUCIÓN CRONOLÓGICA Y BIOGEOGRÁFICA DE LAS SERPIENTES SUDAMERICANAS

La distribución de las serpientes durante el Cretácico y Paleógeno sudamericano estuvo condicionada tanto por las variaciones en la morfología del continente como por las fluctuaciones climáticas. Los movimientos de las placas tectónicas, la aparición y desaparición de puentes geográficos, los cambios en el nivel del mar, y otros eventos geológicos han determinado a lo largo del Cretácico y Paleógeno sudamericano la distribución y diversidad de las formas de serpientes.

CRETÁCICO

Condiciones generales

El Cretácico se caracteriza por ser el periodo del Eón Fanerozoico con mayor registro de temperatura cálida, aunque entre el Jurásico superior y el Cretácico inferior hubo un pequeño periodo frío, sin producción de hielo.

Durante el Cretácico inferior comienza la ruptura del Gondwana con las formaciones de los océanos Atlántico e Indico. América del Sur, junto con la Antártida, en este periodo formaban un continente isla, que permitió de esta manera la evolución de fauna endémica. Es aquí mismo que se genera una zona árida en el interior del Gondwana que estaba localizada sobre el ecuador geográfico (Holz, 2015).

El nivel marino posiblemente era cada vez más alto, llegando a ser 100-170m mayor al actual (Nullo y Combina, 2011), teniendo los picos más altos durante el Barremiano inferior y Turoniano inferior, y con niveles altos pero estables durante el Aptiano-Albiano y Coniaciano-Campaniano (Holz, 2015). El fondo oceánico se extendía rápidamente generando corteza oceánica relativamente cálida y menos densa, lo que provocó el desplazamiento del agua oceánica a los continentes, formando de esta manera mares epicontinentales poco profundos y numerosos. La distribución de la tierra emergida permitía una circulación constante de las aguas oceánicas cálidas del ecuador a los polos, dando como consecuencia, climas latitudinales con menor variabilidad (Nullo y Combina, 2011).

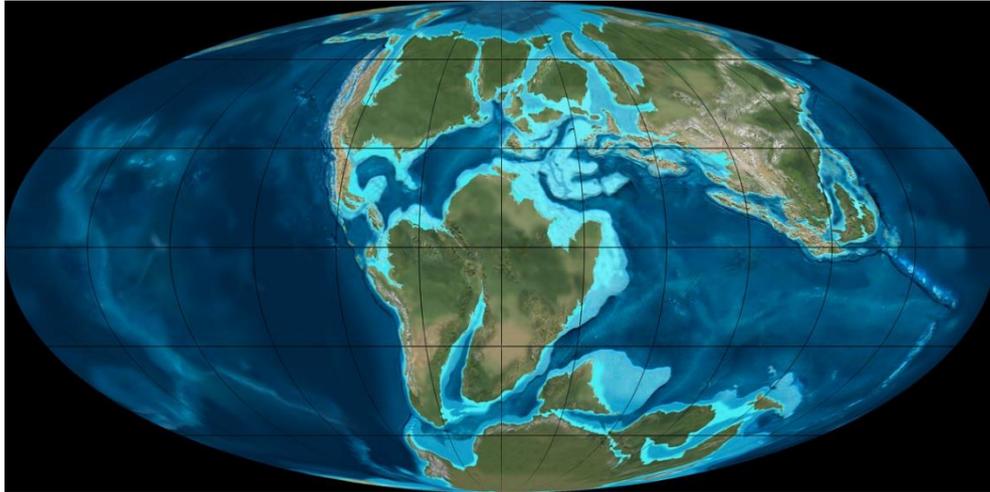


Figura 78: Cretácico inferior. 120 millones de años. Tomado de <http://jan.ucc.nau.edu/rcb7/mollglobe.html>

La mayor proporción de tierras inundadas provocó una considerable absorción de radiación solar, aumentando la humedad del aire, lo que llevó a un efecto invernadero con aumento de la temperatura global. Otro de los factores que colaboró en el aumento de la temperatura fue el incremento de la actividad tectónica, dado que se acrecentó la concentración de dióxido de carbono en el aire y el agua (el nivel de esta molécula era seis veces mayor al de la era preindustrial, Holz, 2015). Sin embargo, el nivel oceánico tuvo fluctuaciones largas y rápidas durante el Cretácico superior, dado por el aumento de la temperatura. Hacia finales del Cretácico comienza a existir una tendencia a la disminución de la temperatura, existiendo cuatro períodos principales: Barremiano-Valangiano, Aptiano-Albiano, Santoniano inferior y Campaniano-Maastrichtiano (Holz, 2015). Durante el Barremiano la temperatura es cálida y se crea una aridez generalizada en la zona ecuatorial. Hacia el Valangiano la temperatura disminuye, pero luego se eleva 10°C. A partir del Aptiano la temperatura bajó 5°C dando un cambio en la concentración de carbono durante 2.5 millones de años. Esto fue dado por la apertura y ensanchamiento de cuencas oceánicas alrededor de África, América del Sur y Europa. Esta disminución quedó preservada en un aumento de la concentración de dióxido de carbono en organismos fotosintéticos que conforman el actual sedimento, lo que llevó a la disminución de este gas en el aire, bajando de esta manera la temperatura global. A finales del Aptiano, hay una gran actividad volcánica sobre el océano Índico, aumentando nuevamente la temperatura, generándose el cinturón árido caliente tropical sobre el ecuador (Holz, 2015).

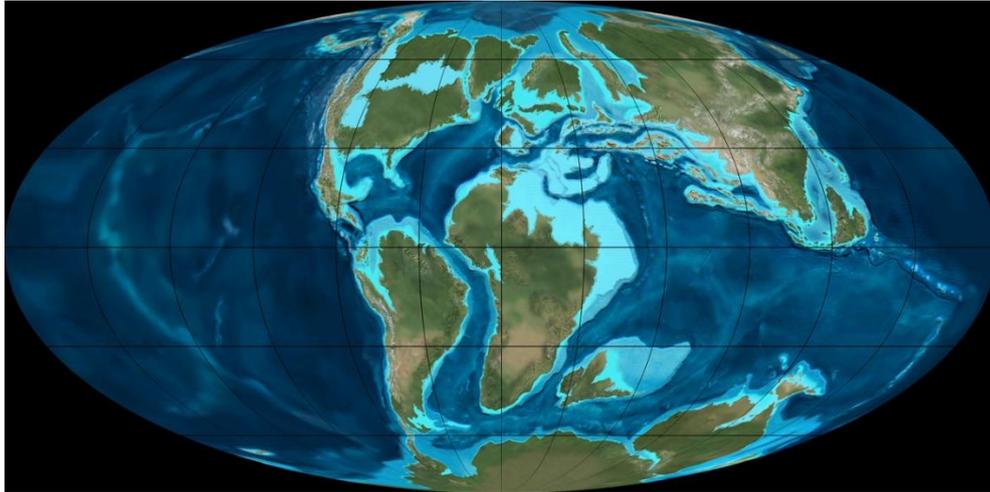


Figura 79: Cretácico superior. 105 millones de años. Tomado de <http://jan.ucc.nau.edu/rcb7/mollglobe.html>

La flora estaba restringida a la nueva circulación zonal en ambos hemisferios, la existencia de condiciones más húmedas, la mayor precipitación y la extensión de temperaturas frías en latitudes altas, generaron nuevas zonas climáticas. La flora del Cretácico muestra un aumento en su diversidad. En base a la paleoflora se sabe que la Patagonia, que estaba emergida en un 45% menos que en la actualidad, presentaba temperaturas templadas cálidas, que es compatible con la presencia de plantas termófilas (por ejemplo, las Cheirolepidiaceae), alta concentración de dióxido de carbono en la cutícula y mayor cantidad de caolinita (Iglesias *et al.*, 2011). En el norte de la Patagonia la flora estaba relacionada con un clima más seco, mientras que en el sur era semejante a la de la Antártida, formando la flora del cinturón cálido-templado. Las condiciones templadas-frías presentes hoy día en el sur de la Patagonia, durante el Cretácico se extendían en latitudes aún mayores (Iglesias *et al.*, 2011).

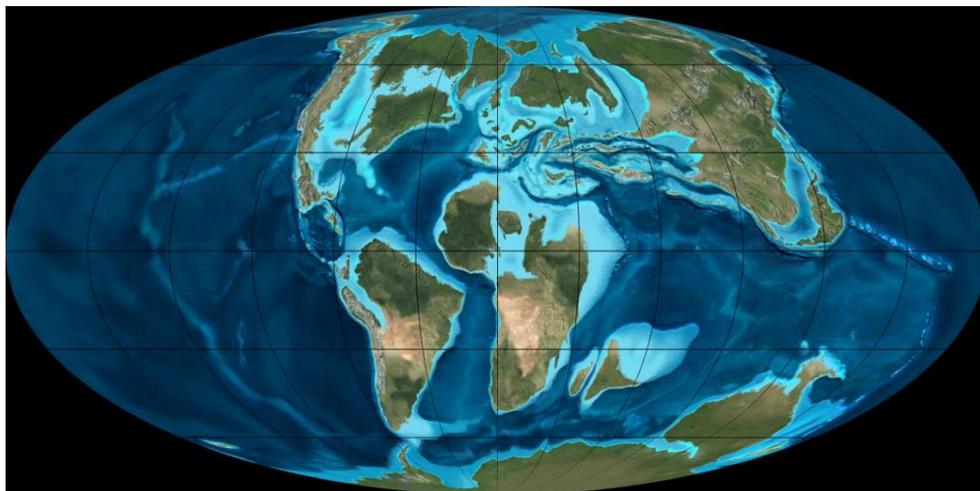


Figura 80: Cretácico superior. 90 millones de años. Tomado de <http://jan.ucc.nau.edu/rcb7/mollglobe.html>



Durante el Cretácico superior, continúa la apertura del Atlántico y comienza la subducción del Pacífico. Hay un aumento en las precipitaciones, lo que conlleva a un mejoramiento climático, con aumento de la temperatura. Dado los nuevos movimientos tectónicos provenientes del oeste, hay una mayor continentalización de las cuencas argentinas, haciendo que en el oeste la flora de hoja grande y márgenes enteros, se relacione con ambientes costeros, altas temperaturas, lluvias y humedad alta. En cambio, en el centro de la Patagonia, los bosques eran monotípicos, de ambiente más secos. Se estima que las temperaturas continentales estaban entre 6-12° por encima de las actuales, mientras que las marinas rondaban entre 15-20°C en la Antártida (Nullo y Combina, 2011).

A finales del Cretácico superior, una nueva ingresión marina, pero en este caso desde el Atlántico, en el sur y centro de la Patagonia, bajaron la temperatura, cambiando la diversidad de la flora.

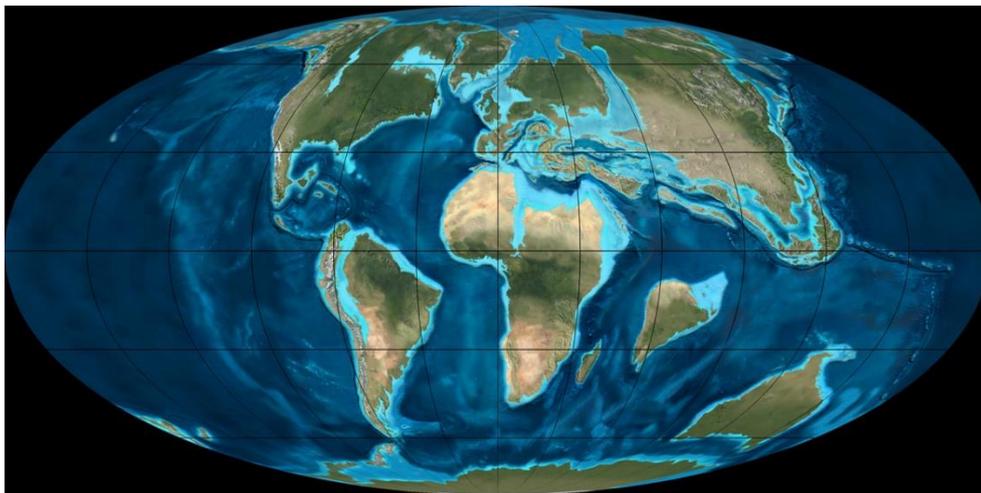


Figura 81: Cretácico superior. 65 millones de años. Tomado de <http://jan.ucc.nau.edu/rcb7/mollglobe.html>

Las serpientes del Cretácico

Con respecto a las serpientes cretácicas sudamericanas, se observa una mayor diversidad específica en el sur del subcontinente. La primera probable serpiente (Ophidia) registrada para esta zona aparece durante el Cretácico inferior, en el Aptiano de la Formación Crato, en la localidad de Ceará, Brasil (Fig. 82). Esta forma, que tiene la particularidad de presentar los cuatro miembros conservados con la penúltima falange hipertrofiada y curvada, es *Tetrapodophis amplexus*. Según los autores que la describen por primera vez, esta serpiente, a excepción de los cuatro miembros cortos, presenta grandes particularidades que la relacionan con formas fosoriales como es un



Figura 82: Mapa de distribución de las serpientes Cretácicas de Sudamérica.

neurocráneo alargado, lámina nasal descendente y un rostro corto (Martill *et al.*, 2015). Otras características serpentiformes son el gran número de vértebras preclocales y la



articulación zigantro-zigósfeno (Martill *et al.*, 2015). El espécimen se encontró totalmente articulado y conservado sobre piedra caliza laminada como parte y contraparte. La matriz está compuesta de micrita laminada de grano fino con gránulos alargados que se corresponden con coprolitos de peces (Martill *et al.*, 2015). Para Lee *et al.* (2016), *Tetrapodophis* presenta ciertas características que comparte con fósiles marinos, como los mosasaurios. Estos caracteres anatómicos son los primeros metapodios agrandados, la reducción de la osificación del tarso-carpo, el alto número de vértebras caudales y un cráneo largo. Además, Lee *et al.* (2016), ponen en duda la asignación de *Tetrapodophis* dentro de Ophidia. Varios linajes de escamados han sufrido transiciones de un cuerpo como el de un lagarto a un cuerpo como el de una serpiente a lo largo de su historia evolutiva, evidenciando la plasticidad y el grado de homoplasia de rasgos morfológicos como son el cuerpo alargado y la presencia o ausencia de extremidades (Onary *et al.*, 2017). La presencia de morfologías intermedias, como, por ejemplo, lagartijas sin extremidades o serpientes con extremidades, está ampliamente difundida filogenéticamente durante la historia evolutiva del grupo, incluso persistiendo en los escamados actuales (Onary *et al.*, 2017). Este hecho, junto con los reestudios realizados sobre *Tetrapodophis* (Lee *et al.*, 2016; Caldwell *et al.*, 2016), dificulta una asignación precisa de este fósil, aunque en las más recientes discusiones se lo considera dentro de los Ophidia (Onary *et al.*, 2017).

Para el Cenomaniano de Venezuela, a 10km. al noroeste de la localidad actual de Monay, en el estado de Trujillo (Fig. 82), en sedimentos de la Formación La Luna se recuperaron restos articulados de vértebras precloacales de una serpiente marina: *Lunaophis aquaticus* (Albino *et al.*, 2016). Esta serpiente, que posee la morfología de las vértebras compatible con marcados hábitos acuáticos (costillas de una misma vértebra que se disponen ventralmente y cercanas entre sí, lo que condicionaría una fisonomía lateralmente comprimida como adaptación a la natación), representaría un linaje primitivo que explotaba el medio marino, coincidente con el ambiente de sedimentación y la fauna de vertebrados asociados (Albino *et al.*, 2016). *Lunaophis* representa la primera serpiente acuática hallada fuera de las zonas del Tethys africano y europeo y de las regiones boreales (Albino *et al.*, 2016).

La posibilidad de que las serpientes primitivas como *Tetrapodophis* hayan podido tener un hábito de vida acuático (Lee *et al.*, 2016) junto a la probable condición basal de la claramente acuática *Lunaophis*, apoya la hipótesis de un origen y evolución basal del



grupo en medio acuático (Cope 1869; Nopsca 1923; Caldwell y Lee, 1997; Palci *et al.*, 2013); sin embargo, lo controvertido de la posición filogenética y modo de vida inferido para *Tetrapodophis*, así como para otras formas de serpientes (paquiofidios) plantea cuestionamientos a esta idea (Camp 1923; Walls 1940; Bellairs y Underwood 1950; Rieppel 1988; Vidal y Hedges, 2004; Apesteguía y Zaher, 2006; Zaher *et al.*, 2009).

También para el Cenomaniano, pero de Brasil (Formación Alcântara), se registra una pequeña serpiente: *Seismohis serpentionalis* en lo que habría sido un ambiente boscoso costero dominado por mareas y olas (Fig. 82) (Hsiou *et al.*, 2014). Esta serpiente probablemente esté relacionada con otra forma cenomaniana de la Patagonia argentina, mejor conocida por tener una conservación excepcional: *Najash rionegrina* (Hsiou *et al.*, 2014).

Najash proviene de niveles correspondientes a la Formación Candeleros, en la localidad fosilífera La Buitrera (Fig. 82), de la provincia de Río Negro. *Najash* es el primer ofidio geocronológicamente registrado para la Argentina y se trataría de una forma de serpiente basal, por fuera del nodo Serpentes (Apesteguía y Zaher, 2006). Este ofidio mantiene sus miembros posteriores reducidos, aunque podrían haber tenido algún tipo de función durante la reproducción como es el caso de los espolones en los boideos. Tanto los rasgos morfológicos craneales (región occipital expandida transversalmente y placa estapedial ancha) como los vertebrales (arco neural bajo) serían indicios de adaptaciones a una vida subterránea, tal vez como una especie que vive en la superficie y ocasionalmente utiliza túneles producidos por excavadores (Apesteguía y Zaher, 2006). Los registros de *Najash* se encuentran en un muy buen estado de conservación. Este animal solo se localiza en esta única localidad paleontológica, la cual está caracterizada por la presencia de una baja diversidad específica de fauna de vertebrados de pequeño a mediano porte (terópodos como *Buitreraptor*, cocodrilos notosuquidos, tortugas de agua dulce, peces, pterosaurios, abundantes esfenodontes y pequeños mamíferos). Este sitio posiblemente se caracterizaba por ser un ambiente restringido, de agua dulce, pantanoso, que probablemente recibía a los animales terrestres para hidratarse. La abundancia de los restos articulados de *Najash* factiblemente esté relacionado con el hábito de vida semifosorial propuesto por Apesteguía y Zaher (2006), dado a que luego de la muerte podrían haber quedado sepultados rápidamente conservando de modo exquisito los fragmentos delicados del animal.



Para el Turoniano-Santoniano de la Formación Adamantina, São Pablo, Brasil (Fig. 82), se identifica una vértebra de una serpiente no determinada (Bertini y Bonfim, 1998). En otra localidad, pero de la misma formación, se registraron vértebras precloacales medianas articuladas pertenecientes al actual grupo de los Anilioidea y un ofidio que hasta el momento no ha sido determinado (Bertini, 1994; Zaher *et al.*, 2003; Candeiro, 2007). Fachini e Iori (2009) y Fachini y Hsiou (2011) dan a conocer el primer registro de una serpiente 'anilioide' para la región de Monte Alto de Brasil. Las características morfológicas son similares a las del material indeterminado que fuera documentado por Zaher *et al.* (2003).

En la Patagonia argentina, en el Santoniano-Campaniano de las provincias del Neuquén y Río Negro (Fig. 82), en las Formaciones Bajo de la Carpa y Anacleto, se registra la serpiente primitiva *Dinilysia patagonica* (Smith-Woodward, 1901; Estes *et al.*, 1970; Hecht, 1982; Rage y Albino, 1989; Caldwell y Albino, 2002; Scanferla y Canale, 2007; Caldwell y Calvo, 2008; Zaher y Scanferla, 2012; Palci y Caldwell, 2014; Scanferla y Bhullar, 2014; Triviño y Albino 2015; Triviño *et al.*, 2018). Se trata de un ofidio de tamaño mediano a grande, de hábitos posiblemente semifosoriales (Triviño *et al.*, 2018; esta Tesis). Esta serpiente, de posición filogenética previa al origen de los macrostomados (Fig. 20, 21, 22, 23 del Cap. III), se destaca por su tamaño mediano-grande, hábito terrestre, y por poseer una cabeza grande, con aberturas bucales amplias y capacidad de consumir presas más grandes que su cabeza (Albino y Caldwell, 2003). *Dinilysia* pudo haber sido un predador importante de vertebrados terrestres de pequeño a mediano tamaño, debido a su amplia abertura bucal, tamaño corporal y características craneanas. Esta suma de cualidades anatómicas son características de Macrostromata (Rodríguez-Robles *et al.*, 1999), pero *Dinilysia* demuestra que la capacidad de consumir presas de tamaño considerable pudo obtenerse más primitivamente (pre-Macrostromata, pre-Alethinophidia, o, incluso, pre-Serpentes) por otros medios (Albino y Caldwell, 2003). Al igual que en *Najash*, *Dinilysia* presenta una conservación excepcional de sus huesos tanto craneales como postcraneales, y la preservación y documentación del primer molde endocraneano (presentado en esta Tesis). Es llamativa la abundancia de restos craneanos articulados acompañados por esqueletos postcraneales que se presentan en un mismo bloque sedimentario. Estas características de conservación podrían estar relacionadas con el hábito de vida de la serpiente, propuesta como semi-fosorial. Como resultado de esta Tesis se pudo constatar que se trata de una serpiente de tamaño



mediano-grande (2-2,6 metros de longitud), cuya anatomía del encéfalo y morfología del oído interno (principalmente la disposición de los canales semicirculares respecto al vestíbulo), podrían estar relacionados con una forma de vida terrestre pero oculta bajo tierra. Sin embargo, dado el tamaño y la morfología del cráneo y las vértebras, *Dinilysia* no habría sido una forma fosorial extrema que utilizara la excavación de un sustrato para enterrarse activamente, sino que probablemente sus hábitos hayan sido semi-fosoriales, ocultándose parcialmente bajo un sedimento no consolidado y dejando sus ojos de posición dorsal expuestos sobre la superficie (Albino y Caldwell, 2003; esta Tesis). Los sedimentos portadores de la Fm. Bajo de la Carpa sugieren un ambiente de regresión marina, dominada por procesos eólicos con canales lacustres intercalados, dando la apariencia de dunas arenosas en un ambiente general más bien árido (Garrido, 2010), lo cual no contradice la posibilidad de un modo de vida semi-fosorial.

La mayor diversidad de serpientes cretácicas sudamericanas se registra en el Campaniano-Maastrichtiano. A diferencia de *Najash* y *Dinilysia*, estas serpientes son conocidas únicamente por vértebras aisladas y fragmentarias. Tres especies de Madtsoiidae descritas por Albino en 1986 son *Rionegrophis madtsoioides*, *Patagoniophis parvus* y *Alamitophis argentinus*, todas provenientes de la Formación Los Alamitos, en niveles aflorante al suroeste del Cerro Cuadrado, Los Alamitos, departamento de Valcheta, Río Negro (Fig. 82). La formación en que se encontraron los restos comprende sedimentos de limolitas verde y areniscas con estructuras entrecruzadas, bioturbación y ondulitas simétricas, asimétricas y de interferencia que indican un ambiente lacustre (Albino, 1986). La fauna que acompañaba a estas tres especies de serpientes incluía peces pulmonados, holósteos, teleósteos, anuros, quelonios, saurópodos, hadrosaurios y mamíferos (Albino, 1986). *Alamitophis argentinus* también se registra en la Formación La Colonia, entre las localidades El Buitre Chico y El Buitre Hills, provincia del Chubut (Fig. 82) (Albino, 2000). Esta formación se caracteriza por una asociación de facies que se interpreta como depositada en un estuario, marisma o llanura costera, influenciada tanto por el flujo ocasional de agua dulce como por las corrientes marinas. Los restos de esta serpiente se encontraron asociados a peces, tortugas, cocodrilos, plesiosaurios, dinosaurios, otros restos de serpientes sin identificación genérica y mamíferos (Albino, 2000). *Alamitophis* presenta una segunda especie, *A. elongatus*, que fue identificada en afloramientos en Los Alamitos, Bajo Trapalcó y El Palomar, en la provincia de Río Negro, en niveles



asignables a la Formación Los Alamitos (Fig. 82) (Albino, 1994). De esta manera *Alamitophis* es el género de serpiente de mayor distribución y diversidad para el Cretácico sudamericano.

Otra serpiente del Campaniano-Maastrichtiano sudamericano es *Australophis aniliooides*, un Anilioidea que se reconoce para la Formación Allen, en las localidades de Bajo Trapalcó y Bajo de Santa Rosa, cerca de la localidad El Matuasto, provincia de Río Negro (Fig. 82) (Gómez *et al.*, 2008). Esta formación está caracterizada por ser facies lacustres con ciclos de transgresiones del mar Maastrichtiano. Es un ambiente próximo a un mar restringido, pero hacia la zona de Trapalcó se convierte en un sistema fluvial meandriforme con facies de canales y llanuras de inundación (Gómez *et al.*, 2008). Para la Formación Allen, pero solo en Bajo Trapalcó también se registró una serpiente de género y especie aún indeterminados (Gómez, 2011).

Cretácico-Resumen.

En suma, las serpientes del Cretácico sudamericano provienen de territorios del norte (Venezuela), de latitudes medias (Brasil) y del extremo sur (Patagonia argentina), comprendiendo formas disímiles, pero, mayormente, de posición basal. En general la diversidad está representada por nueve géneros y diez especies, entre los cuales las más destacables por su conservación, cantidad de ejemplares y relaciones filogenéticas son *Najash rionegrina* y *Dinilysia patagonica*.

Como puede advertirse, este extenso registro Cretácico de serpientes sudamericanas comenzó aproximadamente hace 120 Ma. En los primeros momentos, la diversidad es baja tanto en número de ejemplares como en variabilidad específica. Los primeros registros se localizan fuera de la Argentina, en ambientes marinos o próximos a estos, como es el caso de *Tetrapodophis amplectus* (Brasil) y *Lunaophis aquaticus* (Venezuela) (Martill *et al.*, 2015; Albino *et al.*, 2016). Durante el Cenomaniano y hasta el Maastrichtiano la diversidad se incrementa especialmente con abundantes restos colectados en la Patagonia Argentina. Dentro de estos últimos se destacan las formas basales *Najash* y *Dinilysia*, donde la última presenta una mayor extensión areal, mientras que *Najash* solo está restringida a una única localidad. Es de destacarse que el madtsoideo *Alamitophis* es el único género que presenta dos especies (*A. argentinus* y *A. elongatus*), y es el que muestra una mayor distribución geográfica. Este género, a diferencia de *Dinilysia*, que es el otro género con amplia distribución para el Cretácico



superior sudamericano, solo es reconocido por vértebras aisladas fragmentarias en las provincias de Río Negro y Chubut. Los ambientes en que se encontraron estos fósiles se caracterizan por ser continentales, influenciados por sistemas fluviales. Este incremento en la diversidad de la fauna hacia el Cretácico superior puede haberse dado por dos posibles motivos, el primero de ellos por existir una escasa prospección de los terrenos cretácicos en sectores no pertenecientes a la Patagonia argentina; y en segundo caso puede deberse a que la distribución de las serpientes se vio afectada por la morfología, tafonomía y clima que reinó durante dicho período. La falta de prospección se correlaciona con la presencia de extensas selvas que cubren grandes extensiones de sedimentos cretácicos, los que no quedan expuestos a la superficie, como también a la falta de exposición de los niveles cretácicos sobre la superficie terrestre. Respecto al segundo motivo, es observable que durante el Cretácico se comienza a formar el océano Atlántico, generando la ruptura del Gondwana y el basculamiento del territorio oriental, elevando los terrenos del oeste que se encontraban sumergidos durante el Jurásico y Cretácico inferior. Esto provocó una fuerte ingesión del Mar Caribe en formación, desde el norte del continente, y que llegó hasta la actual Bolivia, y, por otra parte, la ingesión del océano Atlántico desde el sur hacia el centro-norte de la Patagonia (Benedetto, 2010). El terreno continental ubicado al norte quedó dividido por el ingreso del mar Caribe en formación (Benedetto, 2010), en este mar es donde vivía la serpiente acuática *Lunaophis aquaticus*, hasta el momento únicamente registrada en el norte de Venezuela. Esta serpiente marina es posible que haya tenido una distribución más extensa, pero no ha habido exploraciones nuevas en el norte sudamericano, como en las zonas lindantes al ingreso del mar Caribe sobre el continente, para evaluar esta posibilidad.

El clima y fisonomía de América del Sur soportó grandes cambios a través del Cretácico (Iglesias *et al.*, 2011). La mayor concentración de aguas epicontinentales elevó la temperatura del continente y llevó a una gradación en la fisonomía vegetal (Iglesias *et al.*, 2011). Las zonas próximas al mar y al ecuador geográfico presentaban condiciones más áridas, con vegetación baja y espaciada, en cambio las alejadas presentaban grandes precipitaciones, que junto con las altas temperaturas eran propicias para que la flora se desarrollara y diversificara, lo cual probablemente fue determinante para el aumento de la diversidad de reptiles en general. Aunque hacia el Cretácico superior la diversidad de las serpientes se ve aumentada, es de destacarse que casi todos



los grupos encontrados hasta la fecha no están representados actualmente, a excepción de los Anilioidea (Rage, 2008). En trabajos de Albino (1996a, 2000, 2007) se cita la posible presencia de boideos para el Campaniano-Maastrichtiano de la Patagonia argentina. Los restos, de conservación muy deteriorada, fueron asignados tentativamente a este grupo, y no han podido ser confirmados hasta el momento. Es de destacarse, que, además de en el Cretácico del territorio sudamericano los pequeños madtsoideos *Alamitophis* y *Patagoniophis* fueron también registrados en el Eoceno temprano de Australia, convirtiéndose en los únicos géneros cretácicos que traspasan el límite K-P (Scanlon, 2005). La distribución de estos géneros implica que sus rangos geográficos se conectaron a través de la Antártida en algún momento entre el Cretácico superior y el Eoceno temprano (Scanlon, 1993). La evidencia de las condiciones ambientales en la Antártida indica que poseía un clima cálido a templado fresco y una comunidad de plantas dominada por bosques de coníferas de podocarpos y araucarios, con angiospermas (incluyendo Proteaceae y *Nothofagus*) cada vez más diversa a través de este intervalo (Woodburne y Case, 1996). Las condiciones climáticas en el resto de la Antártida, más cerca del polo, eran presumiblemente menos benignas, y es probable que hayan constituido una barrera para el intercambio faunístico. Otro carácter que presentan las especies australianas de *Alamitophis* y *Patagoniophis* es una reducción de tamaños corporal respecto a sus congéneres patagónicos. Este menor tamaño junto con la distribución temporal es más consistente con una probable dispersión de los géneros desde América del Sur hacia Australia, que a la inversa (Scanlon, 2005).

PALEÓGENO

Al comienzo del Cenozoico, el clima se hizo más fresco extendiéndose las áreas continentales. Con el inicio de la elevación de los Andes, se marca un cambio en el clima, existiendo dos dominios continentales, uno Pacífico y otro Atlántico. Al comienzo las distribuciones climáticas eran semejantes al Cretácico, habiendo un fortalecimiento climático zonal, con incremento de la temperatura en latitudes altas (Iglesias *et al.*, 2011). Durante el final del Cretácico y el comienzo del Paleoceno hay una nueva ingresión marina Atlántica que divide al continente en dos regiones principales (norte y sur), y a la Patagonia en pequeños fragmentos de tierras emergentes.



Figura 83: Mapa de distribución de las serpientes Paleógenas de Sudamérica.

Paleoceno:

Condiciones generales

Durante el Paleoceno se evidencia un pulso magmático andino, con régimen depositacional en sentido norte-sur (Perú-Puna). Dado esto, el mar comienza a



retroceder, dejando al descubierto más tierra que durante el Cretácico. Se asocian rocas volcánicas con rocas lacustres (entre los 30 y 39° de latitud sur). A partir de los 39° de latitud sur, la actividad volcánica disminuye (Ortiz Jaureguizar y Cladera, 2006).

A finales del Paleoceno inferior y comienzos del superior, la mayor parte de la transgresión marina Cretácico-Paleógeno se transforma en llanuras aluviales y lagos. En base a la distribución de la fauna de plancton marino cálido que presentaba distribución más amplia que la actual (15° más de latitud) y corales que ocupaban una banda más ancha que en la actualidad, se estima que la temperatura del Paleoceno era 10°C por encima de la actual (Nullo y Combina, 2011).

Hacia finales del Paleoceno inferior y comienzos del superior, la mayor parte de las transgresiones marinas K-P inferior se transformaron en llanuras aluviales y lagos. Ya en el Paleoceno superior, el sur de la Patagonia estaba cubierto por mar, mientras que en la Patagonia central y norte había llanuras formadas por loess piroclástico. Se estima que la temperatura de los océanos australes rondaba en los 20°C, haciendo un océano subtropical (Ortiz Jaureguizar y Cladera, 2006).

En la Patagonia, en base a la flora (cycadales, palmeras) y fauna (caimanes), se estimó para el Paleoceno una temperatura media anual de 12-15°C, con inviernos donde la temperatura era superior a los 14°C. Las precipitaciones anuales rondaban en 1100mm anual (Iglesias *et al.*, 2011).

Los vertebrados más las plantas presentes indican condiciones climáticas desde el noroeste argentino hasta Chubut relativamente semejantes (uniformidad climática persistente desde el Mesozoico) (Pascual *et al.*, 1981).

Las serpientes del Paleoceno

En este período el registro disminuye respecto al que se documentó para el Cretácico. Todos los géneros cretácicos desaparecen, incluso los de madtsoideos, que llegan al Paleoceno sudamericano con un nuevo género (Taxón A). Es en este momento, además, en que aparecen con certeza los Boidae Head *et al.*, 2009), se registra el primer macrostomado extinto (Scanferla *et al.*, 2013) y el género basal *Coniophis* (Longrich *et al.*, 2012).

El registro de serpientes sudamericanas del Paleoceno incluye hallazgos en Perú, Bolivia, Colombia y Argentina. En Perú, para el Paleoceno tardío-Eoceno temprano, en las cercanías de Laguna Umayo (Fig. 83), aparecieron restos atribuidos al género *Coniophis* (Rage, 1981; Sigé *et al.*, 2004). Todo el material que se colectó en esta



formación tiene relación con un entorno lacustre, dentro del cual algunos de sus restos duros fueron recolectados, transportados y luego depositados por canales de baja energía. Este proceso afectó no solo a animales puramente acuáticos, como peces, sino también a organismos vinculados a bancos y aguas poco profundas como carófitos, anfibios, cocodrilos, tortugas, huevos, así como restos disociados de animales terrestres de la zona periférica, como los mamíferos (Sigé *et al.*, 2004). El género *Coniophis* es una forma basal de serpiente cretácica de América del Norte y África, que habría sobrevivido a la gran extinción K-P y habría llegado a América del Sur a través de una conexión transitoria con los territorios del norte (Longrich *et al.*, 2012).

En la Formación Santa Lucía, en la localidad de Tiupampa, al sureste de Cochabamba, Bolivia (Fig. 83), en sedimentos de origen lacustre-fluvial meandrosos del Paleoceno temprano se extrajo el que sería el macrostomado más antiguo, *Kataria anisodonta*. Esta serpiente se describe sobre la base de la excepcional preservación de los huesos del hocico y del cráneo articulado (Scanferla *et al.*, 2013). Los Macrostromata incluyen formas basales como Xenopeltidae y Loxocemidae, y dos grupos con formas derivadas: uno formado por los ungaliophiines, erylinae, pythoninae, y boinae; y el otro formado por Bolyeriidae, Tropidophiidae, y Caenophidia (Acrochordidae y Colubridae) (Scanferla *et al.*, 2013). *Kataria* emerge de los análisis filogenéticos como el grupo hermano del clado formado por Bolyeriidae, Tropidophiidae, y Caenophidia, más precisamente como el grupo hermano de Tropidophiidae y Caenophidia (Scanferla *et al.*, 2013). El descubrimiento de *Kataria* sobre terreno sudamericano, junto con la distribución neotropical de los Tropidophiidae y la distribución africana de Bolyeriidae, sugieren que el origen y la diversificación temprana de los macrostomatos derivados pudieron haber tenido lugar en los terrenos de gondwánicos (Scanferla *et al.*, 2013). Estos hechos destacan la importancia biogeográfica de los continentes del sur en la evolución de las serpientes, lo que también fue señalado por otras líneas de evidencia como la filogenia molecular (Scanferla *et al.*, 2013).

Hacia el norte del subcontinente, en la actual Colombia, en las minas de carbón de Cerrojón, en la península de Guajira (Fig. 83), llegando al límite superior del Paleoceno (Formación Cerrojón) se registra el Boidae *Titanoboa cerrojonensis* (Head *et al.*, 2009). Los depósitos se corresponden con una llanura costera, siendo un sistema fluvial de gran escala, con una selva tropical húmeda y fauna de agua dulce. *Titanoboa* es considerada la serpiente más grande conocida, tanto entre las formas extintas como



actuales. El cálculo de tamaño realizado por Head *et al.* (2009) concluye que *Titanoboa* habría alcanzado los $12,82 \pm 2.18$ metros de longitud y un peso de 1.135kg con un rango de 652-1.819kg. Sobre la base de la estimación del tamaño corporal de *Titanoboa*, Head *et al.* (2009) estimaron una temperatura anual de 30-34°C para el Paleoceno superior del área de hallazgo de la serpiente. Posteriormente, Sniderman (2009), considerando lo expuesto por Head *et al.* (2009) respecto a que el tamaño corporal disminuye con la temperatura ambiental, estimó el tamaño en varánidos fósiles y actuales. De esta manera comprobó que el tamaño que deberían alcanzar los varánidos siguiendo los preceptos de Head *et al.* (2009) resulta superior al real, lo cual le permitió concluir que la falta de reptiles gigantes en la actualidad puede deberse a la competencia con los mamíferos depredadores más que a las temperaturas medias anuales. Es posible, por consiguiente, que *Titanoboa* haya alcanzado esas extraordinarias dimensiones por falta de competencia en lugar de por las condiciones climáticas (Sniderman, 2009). Otros autores que cuestionaron la hipótesis de Head *et al.* (2009) fueron Makarieva *et al.* (2009), considerando que el enfoque dado por estos autores es únicamente teórico, y que la tasa metabólica específica que tienen en cuenta es la de los boideos actuales, dando una temperatura de 3.8-7.2°C superior a la actual para el sitio en cuestión. Esta temperatura estaría sobreestimada, ya que la tasa metabólica es específica para cada especie, y debatieron que en el trabajo de Head *et al.* (2009) se utilizó la tasa metabólica genérica y no de un taxón específico, dando un sobrevalor para análisis inter-taxonómicos de la temperatura (Makarieva *et al.*, 2009). Makarieva *et al.* (2009) expone que existe un nivel mínimo de tasa metabólica específica de masa en un taxón determinado (energía gastada por unidad de masa corporal por unidad de tiempo), que, si cae por debajo del ese valor, no es compatible con el rendimiento biológico y/o ecológico de las especies. Esta tasa metabólica en los organismos poiquiloterms disminuye al aumentar la masa corporal, pero crece al aumentar la temperatura del ambiente (Makarieva *et al.*, 2009). En general, el enfoque utilizado por Head *et al.* (2009) puede considerarse una extensión de la extrapolación de las observaciones en los descendientes vivos más cercanos; por ejemplo, si las especies existentes son consistentemente más pequeñas que sus fósiles más próximos, entonces los fósiles probablemente hayan evolucionado en un clima más cálido que el presente (Makarieva *et al.*, 2009). La consideración conjunta de varios "paleotermómetros" construidos para diferentes taxones mejoraría la confiabilidad de las reconstrucciones climáticas en base



a único taxón particular como *Titanoboa* (Makarieva *et al.*, 2009). Finalmente, otros autores que ponen en dudas las consideraciones climáticas realizadas por Head *et al.* (2009) son Denny *et al.* (2009), quienes argumentan que la tasa metabólica de los animales ectotérmicos depende de la temperatura corporal y la masa corporal por lo que, a una temperatura determinada, la tasa metabólica específica de masa disminuye al aumentar el tamaño y para una masa dada, la tasa metabólica específica aumenta al aumentar la temperatura corporal. Por lo tanto, si se requiere un mínimo de tasa metabólica específica para el mantenimiento celular, debe haber un límite superior al tamaño corporal para una temperatura corporal determinada, y la proporción de tamaños máximos del cuerpo en animales similares podría estar relacionada con sus temperaturas corporales (Denny *et al.*, 2009). Utilizando una comparación con la masa y temperatura media anual conocidas para la serpiente más grande existente en la actualidad (un boideo, *Eunectes murinus*), Head *et al.* (2009) sugieren que el ambiente en que vivió *Titanoboa* presentaba una temperatura media anual 1-8°C más alto. Por esta razón, Denny *et al.* (2009) critican el valor asignado al efecto del calor metabólico y el ambiental, ya que, en especies de tamaño tan grande, Head *et al.* (2009) suponen un calor metabólico en equilibrio en todo el cuerpo del animal. Sin embargo, para que exista un equilibrio térmico entre el interior y el exterior del animal, el calor metabólico debería ser muy superior al ambiental. En animales pequeños, la superficie de intercambio con el ambiente es mayor que en especies de tamaño más grande, haciendo un mayor intercambio de calor metabólico-ambiental y consiguiendo, de esta manera, el equilibrio cuerpo-ambiente más rápidamente (Denny *et al.*, 2009). Por ejemplo, en especies gigantes como *Titanoboa*, si la serpiente se enrollara en un montículo semiesférico mientras yace sobre un sustrato aislante bajo condiciones de una brisa suave, su temperatura corporal de equilibrio sería de 4.3°C por encima de la temperatura ambiente. Si la brisa fuera aún más suave o la serpiente más robusta, la temperatura corporal sería aún mayor. De hecho, si la temperatura del aire fuera de 34°C, el cuerpo de una *Titanoboa* enrollada podría sobrecalentarse peligrosamente (Denny *et al.*, 2009). En resumen, *Titanoboa* podría haber regulado la temperatura de su cuerpo variando su postura en un grado mucho mayor que las serpientes existentes, lo que podría cambiar su relación con la temperatura del ambiente. Además, es de destacarse, que, si *Titanoboa* presentaba un estilo de vida acuático, como es probable dadas las dificultades de locomoción con un tamaño tan considerable, complicaría aún más las cosas, ya que



el ingreso al agua provocaría cambios importantes en las relaciones termorreguladoras. Debido a estos cuestionamientos se puede admitir que el tamaño corporal solo es un índice impreciso sobre el cual basar las estimaciones confiables de la temperatura promedio del hábitat (Denny *et al.*, 2009). De esta manera, aunque la estimación de tamaño de la *Titanoboa* sería correcta, la estimación de la temperatura del ambiente con la metodología propuesta por Head *et al.* (2009) es objetable.

En Argentina, durante el Paleoceno medio-superior de la Formación Mealla, en Mina Aguilar, provincia de Jujuy (Fig. 83), se registra el Taxón A, que es un madtsoideo que fue descrito en la presente Tesis. Esta serpiente, conservada prácticamente en su totalidad, y con muy bajo grado de deformación, es la primera que se registra para el noroeste argentino y representa el primer ejemplar de un madsoideo completo para Sudamérica. Otra importancia que radica en el Taxón A, es que completa un hueco entre los madtsoideos cretácicos y los del Eoceno, ya que no había registro de esta familia para el Paleoceno sudamericano. En base a los caracteres vertebrales, la serpiente presenta una suma de caracteres ancestrales, que la ubican en una posición basal respecto a todas las serpientes de pequeño y mediano tamaño (Fig. 76). En el cladograma se ve una clara separación entre los madtsoideos de menos y más de dos metros de longitud, donde el Taxón A es el Taxón hermano de todas las serpientes de menos de 2 metros. Esta serpiente robusta de aproximadamente 1500mm de longitud, se convirtió de esta manera en el ejemplar más basal de todos los madtsoideos conocidos, dado que las formas de mayor tamaño son consideradas formas derivadas (Vasile *et al.*, 2013; Rio y Mannion, 2017). Con un hábito de vida terrestre generalizado, se convierte en una nueva especie para el registro paleontológico sudamericano.

Eoceno:

Condiciones generales

Los ambientes del Eoceno inferior sudamericano son bastante similares a los del Paleoceno. Persisten los niveles marinos de aguas cálidas altas, dado que se registran distribuciones de corales en altas latitudes. Los mares epicontinentales disminuyen su existencia dándole paso al estrés hídrico, debido a que comienza la regresión del Atlántico y hay una mayor estacionalidad marcada por la presencia de bosques subtropicales a tropicales en la Patagonia Argentina. En esta etapa del Eoceno se registra la máxima temperatura para el Cenozoico, con una temperatura media anual de



15,6°C y una precipitación que oscilaba entre 1000-1200mm en las latitudes australes (Iglesias *et al.*, 2011).

Durante el Eoceno medio se registraron vegetaciones de hojas grandes y márgenes enteros, relacionadas con climas templado-cálidos y húmedos, mientras que en el Eoceno superior la proporción de hojas enteras cae, desarrollándose bosques mesofíticos mixtos (clima húmedo templado-frío). En esta etapa del período se registran los primeros fitolitos de gramíneas (Iglesias *et al.*, 2011). La fauna de mamíferos se ve diferenciada, ya que durante el Eoceno medio hay un predominio de animales que indican un predominio de flora de lluvia subtropical mientras que para el Eoceno superior la fauna indica una expansión de ambientes secos (Ortiz Jaureguizar y Cladera, 2006).

En el Eoceno superior hay una deformación de la cuenca Andina en la zona de Bolivia y Perú, mientras que en el sur de Argentina y Chile comienza la fase Inca de la orogenia andina que genera una regresión marina aguda (Ortiz Jaureguizar y Cladera, 2006).

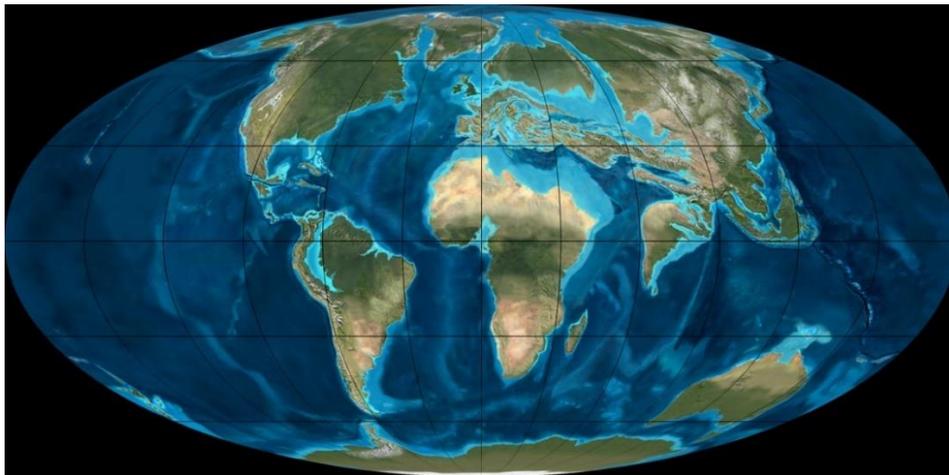


Figura 84: Eoceno. 50 millones de años. Tomado de <http://jan.ucc.nau.edu/rcb7/mollglobe.html>

Hacia finales del Eoceno-comienzos del Oligoceno, se produce la apertura del mar de Tasmania, lo que generó cambios en las corrientes marinas, con disminución de las temperaturas del agua y del ambiente provocando la primera glaciación de la Antártida oriental (Ortiz Jaureguizar y Cladera, 2006).

Con relación a la fauna, a partir del Eoceno inferior los vertebrados del centro de Chubut indican modificaciones climático-ambientales para la Patagonia, mientras que en el Noroeste Argentino (NOA) habría imperado un ambiente intertropical, cálido, con una estación lluviosa y otra seca, con vegetación arbórea-arbustiva caracterizada por la



abundancia de pteridofitas, que favorecían la presencia de mamíferos ramoneadores (Pascual *et al.*, 1981).

Las serpientes del Eoceno

Durante el Eoceno, los registros de serpientes vuelven a incrementarse, pero quedan casi restringidos al Este de Brasil y La Patagonia Argentina. Existe un único registro de una serpiente marina en el Ecuador, el Paleophidae *Pterosphenus sheppardi* (Hofstetter, 1958), la que fue colectada en los campos petrolíferos de Ancon, al Sur de la Península de Santa Elena, en la región costera de Ecuador (Fig. 83). Los restos provienen más precisamente de la Formación Seca (Eoceno superior). Este registro no ha sido corroborado con nuevos hallazgos.

El yacimiento más importante del Paleógeno sudamericano es São José de Itaboraí. Está ubicado a 25 Km al E-NE de Niterói, Río de Janeiro, Brasil (Fig. 83). La fauna del yacimiento está compuesta por anfibios, lagartos, tortugas, serpientes, cocodrilos, aves, mamíferos. Estos últimos definen la Edad Mamífero Itaboraiense, que es referida al Eoceno temprano (Gelfo *et al.*, 2009). Entre las formas de serpientes se reconoce el género *Coniophis*, que sería una forma basal al nodo Serpentes (Fig. 5 en Introducción), y el aniilioideo *Hoffsterterella brasiliensis*. La extinta familia Madtsoiidae en Itaboraí solo está representada por un esqueleto bastante completo de *Madtsoia camposi*. Los boideos presentan una mayor diversidad, aunque sus formas son conocidas por vértebras aisladas. Se encuentran presentes varias subfamilias que llegan hasta el presente, como es el caso de los Boinae con *Corallus priscus*, *Waincophis pressulus* y *W. cameratus*, además del probable Erycinae *Hechtophis austrinus*. Los Ungaliophiinae están representados por la especie *Paraungaliophis pricei* y también hay formas de relaciones sistemáticas inciertas como *Itaboraiophis depressus* y *Paulacoutophis perplexus*. Se destaca también un posible Russellophiidae que estaría emparentado con las formas del Viejo Mundo (Rage, 1998, 2001, 2008). La gran diversidad de especies está relacionada con la forma en que se generó este yacimiento, ya que es producido en un ambiente próximo al océano, producto del relleno de una fisura continental. Este relleno está conformado por calizas lacustres intercaladas con calizas marinas superpuestas que se generaron durante las trasgresiones marinas. La forma en que se rellena la fisura continental creó formaciones kársticas, y acumulación de fauna por medio de retrabajamiento en muy corto lapso, que provocó la conservación fragmentaria de los fósiles. Otra característica de este yacimiento es que todas las especies de



serpientes registradas son únicamente documentadas para esta localidad, tal vez con la excepción de *Coniophis cf C. precedens* que, de confirmarse su asignación específica, sería la única especie que se registra también en el Cretácico de Estados Unidos. Con respecto a las formas de vida, se puede decir poco a partir de la anatomía osteológica de las vértebras y de las afinidades taxonómicas; por ejemplo, se infirió, en base a la anatomía vertebral, para el anélido y *Coniophis* un hábito de vida fosorial, *Corallus*, genero que apareció durante el Eoceno y persiste en la actualidad, posiblemente fue arbóreo como los representantes actuales del género y los Russellophiidae habrían tenido hábitos más o menos acuáticos (Rage, 2008). Es notable que tanto el taxón basal *Coniophis*, como los madtsoideos y los tropidófidios formaban parte de la fauna de serpientes del Paleoceno de Marruecos, en África, aunque únicamente *Coniophis* es el taxón genérico en común (Rage, 1998, 2001, 2008). Aunque el yacimiento de Itaboraí ha producido la fauna más rica y más diversa de serpientes extintas de América del Sur e incluso una de las más heterogénea del mundo (Rage, 2008), las preservaciones de los restos están mayormente como fragmentos aislados, a excepción de *Madtsoia camposi*.

Con respecto a los registros de serpientes del Eoceno de Argentina es destacable que en su mayor parte provienen de la Patagonia, exceptuando una forma indeterminada reconocida en la Formación Divisadero Largo, de la provincia de Mendoza, en la región de Cuyo (Fig. 83) (Albino, 1991) y otra de la Formación Lumbrera, de la provincia de Salta, en el NOA (Fig. 83) (Albino, 1993). En la localidad de Las Flores, provincia de Chubut (Fig. 83), se han identificado restos de boideos y madtsoideos (Albino, 1991). Para Gaiman, provincia del Chubut, Hoffstetter (1959) reconoció un fragmento de dentario asignable al género de Madtsoiidae gigante *Madtsoia*. Durante la edad Riochiquense, en la Formación Río Chico, en Cañadón Hondo, al Este del Río Chico, provincia del Chubut (Fig. 83), aparecen restos de serpientes asignados tentativamente a *Madtsoia* (Albino, 1993). Las vértebras colectadas se encontraron asociadas a aligadores, pequeños mamíferos carnívoros y tortugas de agua dulce. En su conjunto, estos animales indican un ambiente subtropical, templado y húmedo con abundante vegetación y cursos de agua. Es posible que estas serpientes de gran tamaño hayan frecuentado los ríos, lagunas y pantanos bajo climas caracterizados por altas temperaturas y alta precipitación durante las estaciones estivales (Albino, 1993). Durante la edad mamífero Casamayorense se registra a *Waincophis australis* en Cañadón Hondo, al sureste de Chubut (Fig. 83), en la Estancia El Sol. Esta serpiente,



conocida por una pequeña vértebra aislada que se conserva casi completa, se incluye en la familia Boidae (Albino, 1987). La especie de Madtsoiidae *Madtsoia bai* es una de las serpientes de mayor tamaño registrada para la Argentina (10 metros, sensu Simpson, 1933). El esqueleto postcraniano parcialmente conservado fue recuperado de los sedimentos del Eoceno inferior aflorantes en Cañadón Vaca, al Oeste de Río Chico, provincia del Chubut (Fig. 83) (Simpson, 1933). Además, Albino (1993) describe para el Eoceno temprano de la localidad de Gran Barranca, al Sur del Lago Colhue Huapi (Fig. 83), también en la provincia de Chubut, dos vértebras parciales, una asignada a *Boa* y otra a *Madtsoia*. Esta misma autora, reporta otra de las serpientes de gran porte para el Paleógeno de Argentina, la especie de boideo *Chubutophis grandis*. Este taxón proviene de la localidad de Valle Hermoso, cerca del Boliche Alma Gaucha (Fig. 83), al sureste de Chubut (Albino, 1993). La particularidad de la única vértebra conservada de esta especie es que podría corresponder a un individuo joven (Albino, 1993). Tanto *Chubutophis grandis* como *Madtsoia bai* habrían alcanzado al menos los 10 metros de longitud, convirtiéndose en las serpientes de mayores dimensiones del Eoceno sudamericano. Probablemente el gran tamaño las haya confinado a ambientes acuáticos, tropicales o subtropicales con grandes áreas forestadas e importantes cursos de agua (Albino, 1993). Al mismo tiempo, estos ejemplares habrían formado parte de los grandes depredadores del Eoceno patagónico junto a los gigantescos cocodrilos sebécidos, las aves forrorácidos y los más modestos en dimensiones, mamíferos boriénidos. Además de *Chubutophis*, al menos hay otro boideo proviene del Casamayorensis de Patagonia, se trata de un fragmento vertebral compuesto por seis vértebras articuladas recuperado en la localidad de Aguada de Batistin cerca de Laguna de La Bombilla, al Sur de Paso de Indio (Fig. 83), en la provincia del Chubut (Albino, 1993). A diferencia de *Chubutophis* y *Madtsoia*, el resto de las serpientes Casamayorensis patagónicas presentaron tamaños semejantes a la actual *Boa*, sin características particulares que pudieran corresponderse con una forma de vida particular, por lo cual sus condiciones de vida pudieron haber sido acuáticas, arbóreas, o terrestres de superficie (Albino, 1993).

Con respecto al Eoceno superior, los registros de serpientes merman considerablemente, llevando a la presencia de un único registro durante la edad mamífero Mustersense (Albino, 1993). Este fósil, formado por una vértebra parcialmente conservada, corresponde aun Boinae indeterminado que proviene de la



Formación Sarmiento, de la localidad de La Gran Hondada (Fig. 83), Chubut. La vértebra presenta fuerte similitudes con boinos sudamericanos como *Titanoboa* y *Chubutophis*, indicando una relación cercana entre estas serpientes (Albino y Brizuela, 2014a). Esta serpiente se encuentra junto a otros vertebrados, presentando una tafonomía particular que indica que los animales se encontraban próximos a cuerpos de agua fluviales rodeados por vegetación arbórea y ambiente abierto dominado por gramíneas (Albino, 2012).

Oligoceno

Condiciones generales

Durante la última parte del Paleógeno, continúa existiendo un dominio de loess piroclástico en la Patagonia. En el extremo más austral del continente se produce la apertura del pasaje de Drake entre América del Sur y la Antártida, lo que da al comienzo de la formación del océano Antártico. Esta apertura oceánica junto con el mar de Tasmania genera la circulación circum atlántica, que provocó la primera glaciación total de la Antártida, la disminución en el nivel marino global y una baja en la temperatura, que afectó principalmente a la Patagonia (Ortiz Jaureguizar y Cladera, 2006).

Respecto a la orogenia andina, es en este momento donde comienza la subducción de la placa de Nazca sobre la Sudamericana. Comienza a incrementarse la actividad ígnea, que se expande hacia el oeste y centro de Argentina, Bolivia y Perú, pero continúa siendo moderada en el sur de Argentina y Chile. Con el comienzo de la subducción, el continente sudamericano sufre nuevas transgresiones marinas atlánticas y pacíficas (Ortiz Jaureguizar y Cladera, 2006).

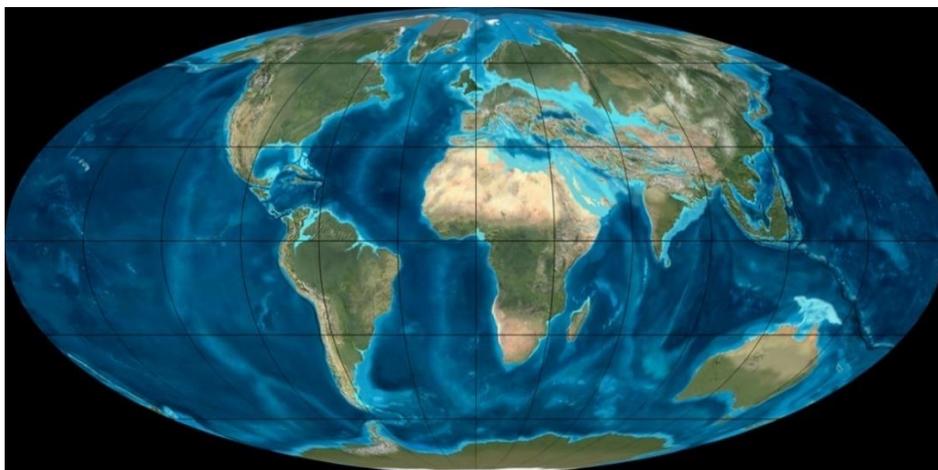


Figura 85: Oligoceno. 35 millones de años. Tomado de <http://jan.ucc.nau.edu/rcb7/mollglobe.html>



Durante este periodo se reconoce una migración de la flora a latitudes menores, con predominio de formas de ambiente seco y frío en las zonas más australes de Sudamérica, y con formas relacionadas con las actuales sabanas norteñas argentina (flora de ambientes áridos) en el resto del sur sudamericano (Iglesias *et al.*, 2011).

En general, la fauna sufre un cambio brusco en su diversidad, extinguiéndose grupos de mamíferos (potenciales presas de las serpientes) que venían desde el Paleoceno y apareciendo nuevas formas que comienzan a diversificarse a partir de esta edad (Ortiz Jaureguizar y Cladera, 2006). La fauna de mamíferos que se registra para el Oligoceno inferior concuerda con un ambiente de sabana boscosa mientras que para el Oligoceno superior habría sido un ambiente más abierto (Ortiz Jaureguizar y Cladera, 2006).

Las serpientes del Oligoceno

Desde el Mustersense hasta el Deseadense no hay registros claros de serpientes para el subcontinente, solo fragmentos aislados, no identificados (Albino y Brizuela, 2014b). En el Deseadense de Cabeza Blanca (Fig. 83), provincia del Chubut, apareció el primer fragmento de una vértebra de madtsoideo, posiblemente asignable a *Madtsoia* (Albino y Brizuela, 2014b). Esta vértebra se transforma en el primer registro de serpiente para el Deseadense de América del Sur, pero su mayor importancia radica en que se extiende el biocron de los Madtsoiidae 16Ma para este subcontinente (Albino y Brizuela, 2014b).

Paleógeno-Resumen.

Durante el Paleógeno se reconoce un cambio en la diversidad de las serpientes respecto del Cretácico. Durante este periodo aparecen grupos de serpientes que se encuentran representados en la actualidad como es el caso de los boideos y tropidófididos. Simultáneamente, dentro del Período, a través de las Épocas, se ve una discrepancia en el número de especies y ejemplares colectados, incrementándose la diversificación hacia el Eoceno inferior-medio y reduciéndose drásticamente en los sedimentos del Eoceno superior-Oligoceno (Albino y Brizuela, 2014). Es de destacarse que las serpientes cretácicas se diferencian de las paleógenas en el tamaño y en la forma de preservación. Las serpientes cretácicas no habrían superado los cuatro metros de longitud, mientras que tres géneros de serpientes paleógenas (*Chubutophis*, *Madtsoia*, *Titanoboa*) habrían sobrepasado ampliamente los 5 metros, e incluso alcanzarían o sobrepasarían los 10 metros, convirtiéndose en las formas de serpientes más grandes del pasado y del presente. Con respecto a la conservación, varias serpientes cretácicas como *Dinilysia*,



Najash y *Tetrapodophis*, se conservan en su totalidad o en amplia cantidad de fragmentos articulados, mientras que, durante el Paleógeno, la mayor abundancia de serpientes se reconoce por vértebras aisladas, escasos segmentos articulados y una única serpiente completa y articulada (Taxón A, madtsoideo descrito en la presente Tesis).

Durante el límite K-P se ve una disminución en el registro de serpientes volviendo a incrementarse para el Paleoceno superior-Eoceno inferior. Los factores que pudieron influir sobre las diferencias numéricas de especies son caracteres ambientales que pueden dar como producto la distribución desigual de las especies; condiciones de fosilización y/o prospección de yacimientos como ocurrió durante el Cretácico. Dentro de los caracteres ambientales que pudo haber afectado la distribución están ligados a la orogenia andina y la apertura del océano Antártico. Desde el Jurásico, pero con mayor énfasis desde comienzos del Paleógeno, se activó la zona de subducción de la placa de Nazca sobre la Sudamericana, iniciándose la actividad piroclástica en el noroeste del subcontinente junto con la inclinación del mismo hacia el este. Los mares epicontinentales continúan retrayéndose, habiendo casi ausencia de ellos para el Oligoceno, Época en que el Pasaje de Drake se comienza a abrir. La elevación del Proto-Andes más la generación del océano Antártico provocaron un cambio climático del subcontinente. La temperatura global disminuye, dado la formación de la primera cobertura de hielo sobre la Antártida; además, este hielo impulsó que se retrajeran aún más las aguas marinas de los continentes e incrementó la aridez en el sur del continente. Estos dos eventos geológicos de mayor relevancia habrían sido factores importantes en la distribución y diversidad de las serpientes paleógenas y en la preservación de restos en determinadas latitudes.

En la actualidad, la mayor diversidad de serpientes se encuentra en climas tropicales, subtropicales, bajando en número hacia climas templados, templado-frío, y no registrándose en los climas fríos. De este modo, la distribución más austral de serpientes en América del Sur se ubica próximo a los 50° de latitud sur. Teniendo en cuenta la mayor diversidad en climas de temperaturas mayores es posible explicar la distribución pasada de las formas de serpientes representadas en el Paleógeno sudamericano.

Es sabido que los climas cálidos durante el Paleoceno y Eoceno inferior-medio llegaban hasta el sector norte de la Antártida (Iglesias *et al.*, 2011) y habrían favorecido la distribución de las serpientes prácticamente en todo el territorio sudamericano. Al comienzo de la circulación marina circumpolar Antártica, a finales del Eoceno y



comienzos del Oligoceno, la temperatura global desciende y las serpientes posiblemente cambian su distribución y diversidad, existiendo dos únicos registros en la provincia del Chubut. Es posible que las especies quedaran limitadas al norte de América del Sur, dado a que la temperatura global se ve quebrantada y comienza a haber sectorizaciones climáticas que posiblemente hayan favorecido la diversificación.

Entre las serpientes paleógenas se destacan por su gran tamaño los géneros *Titanoboa*, *Chubutophis* y *Madtsoia* que son de tamaño superior a la actual *Eunectes murinus* (anaconda verde). Entre las serpientes actuales más grandes se encuentran las pitones y boas. Los tamaños mas grandes registrados hasta el momento es en ejemplares hembras de *Malayopython reticulatus* con tamaños próximos a los 10000mm y 150kg, *Python molorus* y *Eunectes murinus*, ambos en torno a los 8000mm y entre 180 y 200kg. Las restantes especies no superan los cuatro metros, a excepción de *P. sebae* que alcanza los 6 metros en las hembras (Reed y Rodda, 2009). Es de destacarse que estos tamaños son alcanzados por hembras, que en estado de reproducción tienen mayor requerimiento térmico que en los machos y hembras no reproductivas (Reed y Rodda, 2009). Estas especies tienen una distribución próxima al ecuador, *Malayopython reticulatus* se ubican en la latitud 10°S-23°N, *Python molorus* se encuentra entre 0°S-33°N, *Eunectes murinus* esta documentada para 27°S-11°N y por último, la especie que se encuentra en ambientes más desérticos es *P. sebae* que esta entre 10°S-20°N. A excepción de *Python molorus* que vive en una amplia diversidad de ambientes, todas están relacionadas con ambientes fluviales estables de baja profundidad, aunque las precipitaciones registradas para el ambiente sean muy bajas. Todas viven en temperaturas estibales superiores a los 10°C, pero en caso de disminuir, las serpientes se sumergen más profundamente en el cuerpo de agua (Reed y Rodda, 2009). Entre las presas hay una gran variedad de alimentos dependiendo del tamaño que presentan en el momento de la ingesta, yendo desde pequeños roedores y aves hasta caimanes-cocodrilos, ciervos y grandes felinos. Estas cuatro especies se encuentran entre los eslabones mas altos de la cadena alimentaria, presentando un bajo número de predadores naturales, a excepción del hombre. Dado por comparación con los ejemplares actuales, *Titanoboa*, *Chubutophis* y *Madtsoia* indicarían condiciones ambientales tropicales o subtropicales, que, junto con la flora y fauna asociada, pueden indicar contextos particulares de los yacimientos, como por ejemplo la presencia de cuerpos de agua permanentes y temperaturas medias anuales superiores a 15°C (Iglesias



et al., 2011). En particular, *Chubutophis* y *Madtsoia* indican tales condiciones para regiones de Patagonia actualmente caracterizadas por su clima mucho más frío y árido. Dado a sus tamaños, estas serpientes, al igual que en las actuales boas y pitones, han sido grandes predadores, ubicándose en la parte más alta de la cadena alimenticia. Entre sus potenciales presas endotérmicas no se podrían incluir a los marsupiales del Eoceno de la Patagonia ya que eran formas de muy pequeño tamaño. En cambio, si podrían considerarse entre las potenciales presas a los xenartros como la Familia Pampatheriidae, Palaeopeltidae y notoungulados como Henricosborniidae, Notostylopidae, Oldfieldthomasiidae, Interatheriidae, Isotemmidae, que presentaban tamaño mediano a grandes pastadoras de la Patagonia. También, es factible que entre las presas se encontraran los coetáneos cocodrilos con quienes compartían el ambiente.

Capítulo 6



Conclusión



CONCLUSIONES

Durante el desarrollo de la Tesis, se obtuvieron las siguientes conclusiones:

✿ El estudio de un nuevo cráneo y un postcráneo incompletamente preservados de la serpiente Cretácica *Dinilysia patagonica* confirma el registro de la misma al norte del río Neuquén, precisamente en la localidad de Barreales Norte (provincia del Neuquén), mientras que un cráneo parcial procedente de los alrededores de la ciudad de Neuquén brinda el único documento de la presencia de material blando fosilizado para una serpiente (endocráneo). Estos nuevos materiales, permiten corroborar la hipótesis propuesta por Scanferla y Bhullar (2014) respecto a que la participación del hueso parietal en la apertura del foramen del nervio trigémino estaría sujeta a una variación post-natal, dependiendo de la edad del individuo, de manera que, durante el crecimiento del animal, este hueso va quedando excluido de dicho foramen.

✿ El material de ejemplares actuales de serpientes que fue diseccionado durante la presente Tesis para su estudio detallado demuestra que el encéfalo está rodeado íntimamente por los huesos craneales, a excepción de la región ventral a los lóbulos olfatorios y la zona posterior al cerebelo que presentan tejidos blandos relacionados con el sistema circulatorio. De esta manera se establece que aproximadamente el 90% del espacio endocraneal está ocupado por el encéfalo y que, por consiguiente, un molde endocraneano de serpiente es una copia bastante fidedigna de la anatomía del encéfalo. A su vez, este porcentaje de ocupación de la cavidad endocraneana, nos brindara en las reconstrucciones tridimensionales la forma del encéfalo junto con los tejidos blandos que lo cubren; por lo que la información que brindan dichas reconstrucciones sería parcial.

✿ El estudio del molde endocraneano natural de *Dinilysia patagonica* que fue comparado y descrito durante este trabajo brinda entonces una visión sumamente detallada de la anatomía del encéfalo de esta serpiente y permite corroborar la similitud del mismo con la reconstrucción tridimensional de la serpiente fosorial basal *Uropeltis woodmasoni* (Olori, 2010).

✿ El estudio y comparación del molde natural del oído interno de *Dinilysia patagonica* también permite reconocer la semejanza del mismo con las reconstrucciones



tridimensionales realizadas pro realizadas por Yi y Norell (2015). En este sentido se reconoce que *Dinilyisia patagonica* presenta un voluminoso oído interno conformado por un gran vestíbulo elipsoidal, rodeado por los canales semicirculares que están muy próximos al mismo. Sin embargo, aunque la aproximación del canal semicircular lateral al vestíbulo sugiere un modo de vida fosorial como proponen Yi y Norell (2015) por ser una condición en especies con dicho modo de vida, la anatomía craneana y postcraneana de *Dinilyisia patagonica* no es compatible con este modo de vida. El tamaño corporal (longitud) calculado para *Dinilyisia* resultó de de 2000 a 2500 metros, lo cual junto con su cráneo grande, con una región anterior probablemente más delicada, órbitas grandes y dorsalmente expuestas, y vértebras con espinas neurales relativamente altas, y arcos neurales deprimidos no son compatibles con una forma de vida estrictamente fosorial, sino con costumbres semi-fosoriales sobre sedimentos no consolidados.

✿ Con respecto al Paleógeno, el esqueleto postcraneano de la serpiente procedente de cercanías de la localidad de Mina Aguilar (provincia de Jujuy) corresponde a un nuevo taxón extinto de la familia Madtsoiidae (Taxón A). Se caracteriza por un bajo número de vértebras, aunque de tamaño bastante considerable (comparable a las del actual Boidae *Boa constrictor occidentalis*). La longitud total real de esta serpiente sería de aproximadamente 1.30 metros, de acuerdo a la medición directa. Sin embargo, esta longitud no concuerda con los resultados estimativos que se obtuvieron en esta Tesis utilizando el método propuesto por Head *et al.* (2009) que fue de 2.50 metros; por este motivo, se considera que el estadístico propuesto por estos autores no es útil para el cálculo de tamaño de serpientes que no pertenecen a la familia Boidae.

✿ El Taxón A muestra características postcraneanas compatibles con una forma de vida terrestre no fosorial. La escasa longitud del ejemplar y su complexión robusta también contradicen una forma arborícola que son formas largas y esbeltas. No hay indicativos de hábitos semi-acuáticos ni semi-fosoriales, pero no pueden descartarse totalmente. La apariencia general de esta serpiente recuerda a los vipéridos que explotan hábitats terrestres (pastizales, roquedales), como es el caso de la actual *Bothrops alternatus*, que tiene una longitud que rara vez traspasa los 1300mm, de consistencia robusta y cola muy corta que habita en los pastizales y rocas de las sierras bonaerenses.



✿ La diversidad sistemática, de tamaños y de hábitos de vida de las serpientes del Cretácico y Paleógeno sudamericano posiblemente se debió a múltiples factores. La mayor cantidad de registros ocurre en el extremo austral del subcontinente, y, además, es durante el Paleógeno que se ve la mayor diversidad específica, principalmente durante el Eoceno inferior de Brasil (São José de Itaboraí), mientras que la Patagonia argentina también se destaca como un región muy rica en registros cretácicos y paleógenos. Durante el Cretácico se destacan formas basales de Serpientes, que podrían estar relacionadas con una diversificación gondwánica temprana del grupo. De las serpientes cretácicas sólo los Madtsoiidae y Anilioidea traspasan el límite Cretácico-Paleógeno. Mientras que las formas conocidas del Cretácico no superan los cuatro metros de longitud, entre las paleógenas existen géneros que habrían alcanzado, y tal vez sobrepasado, los diez metros de largo (*Chubutophis*, *Madtsoia* y *Titanoboa*). Ésto habría estado relacionado con temperaturas favorables para mantener la actividad de individuos ectotérmicos de gran porte, pero no explicaría por qué durante el Cretácico no se alcanzaron dimensiones comparables dado que es el período de mayor temperatura registrado para el Eón Fanerozoico. Es factible que las formas cretácicas no superaran los cuatro metros de longitud dado que durante el Cretácico existían una gran cantidad y diversidad de formas depredadoras de gran tamaño que se extinguen para el Paleógeno sudamericano. Dichas formas podrían haber competido con las serpientes por presas potenciales o incluso podrían haber predado sobre las formas de serpientes existentes, ejerciendo una presión selectiva que les habría impedido alcanzar mayores tamaños. Por el contrario, las formas paleógenas posiblemente hayan alcanzado sus grandes dimensiones gracias a la escasez de otros depredadores importantes y la abundancia y diversidad de formas de hervíboros que habrían sido sus presas habituales. Probablemente, estas grandes serpientes hayan sido formas dependientes de ambientes fluviales, ya que sus masas corporales limitarían sus movimientos en superficie.



PERSPECTIVAS FUTURAS

- ✿ Avanzar con el análisis de la morfología externa del encéfalo y oído interno en serpientes modernas.
- ✿ Análisis de microtomografías computadas del encéfalo de *Dinilysia patagonica* para comparar con lo observado en el molde endocraneano interno natural del encéfalo y oído interno.
- ✿ Análisis filogenético de *Dinilysia patagonica* en base al estudio del encéfalo y oído interno en comparación con las serpientes modernas y con las serpientes fósiles que presentan restos craneanos.
- ✿ Realizar un análisis filogenético de los Madtsoiidae para poder ver su relación filogenética en comparación con el resto de las serpientes.
- ✿ Estudio del cráneo del ejemplar de la Formación Mealla e incorporarlo al análisis filogenético de los Madtsoiidae.
- ✿ Encontrar un nuevo método estadístico para el cálculo de tamaño de las serpientes.

Q - R - O - B
Q - R - O - B
Q - R - O - B
Q - R - O - B





MATERIAL DE REFERENCIA

- Albino AM. 1986. Nuevos Boidae Madtsoiinae en el Cretácico tardío de Patagonia (Formación Los Alamitos, Río Negro, Argentina). *4° Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* (Mendoza), Actas 2:15-21.
- Albino AM. 1987. Un nuevo Boidae (Reptilia: Serpentes) del Eoceno temprano de la provincia del Chubut, Argentina. *Ameghiniana* 24:61-66.
- Albino AM. 1989. Los Booidea (Reptilia: serpientes) extinguidos del territorio argentino. *Tesis Doctoral*. Facultad de Ciencias Naturales y Museo.
- Albino AM. 1991. Las serpientes de São José de Itaboraí (Edad Itaboraiense, Paleoceno medio), Brasil. *Ameghiniana* 27:337-342.
- Albino AM. 1993. Snakes from the late Paleocene and early Eocene of Patagonia (Argentina): paleoecology and coevolution with mammals. *Historical Biology* 7:51-69.
- Albino AM. 1994. Una nueva serpiente (Reptilia) en el Cretácico Superior de Patagonia, Argentina. *Pesquisas* 21(1): 58-63.
- Albino AM. 1996a. The South American Fossil Squamata (Reptilia: Lepidosauria). In: Arratia G, editor. *Contributions of Southern South America to Vertebrate Paleontology*. München: Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen. 30:185-202.
- Albino AM. 1996b. Snakes from the Miocene of Patagonia (Argentina). Part I: the Booidea. *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie-Abhandlungen* 199:417-424.
- Albino AM. 2000. New record of snakes from the Cretaceous of Patagonia (Argentina). *Geodiversitas* 22: 247-253.
- Albino AM. 2007. Lepidosauromorpha. In: *Patagonian Mesozoic Reptiles* (Gasparini Z, Salgado L, Coria RA, Eds.), Indiana, Indiana University Press, 87-115.
- Albino AM. 2011a. Evolution of Squamata Reptiles in Patagonia based on the fossil record. *Biological Journal of the Linnean Society* 103:441-457.
- Albino AM. 2011b. Morfología vertebral de *Boa constrictor* (Serpientes: Boidae) y la validez del género mioceno *Pseudoepicrates* Auffenberg, 1923. *Ameghiniana* 48:53-62.
- Albino AM. 2012. First snake record from the Sarmiento Formation at La Gran Hondonada (Chubut Province, Argentina). *Ameghiniana* 49:230-235.
- Albino AM y Brizuela S. 2014a. An overview of the South American fossil Squamates. *The Anatomical Record* 297:349-368.



- Albino AM. y Brizuela S. 2014b. First record of squamate reptiles from the Oligocene of South America. *Alcheringa* doi: 10.1080/03115518.2014.886029.
- Albino AM y Caldwell MW. 2003. Hábitos de vida de la serpiente Cretácica *Dinilysia patagonica* Woodward. *Ameghiniana* 40:407-414.
- Albino AM y Carlini AA. 2008. First Record of *Boa Constrictor* (Serpentes, Boidae) in the Quaternary of South America. *Journal of Herpetology* 42:82-88.
- Albino A, Carrillo-Briceño JD y Neenan JM. 2016. An enigmatic aquatic snake from the Cenomanian of Northern South America. *PeerJ* 4:e2027.
- Andrews CW. 1901. Preliminary Note on some Recently Discovered Extinct Vertebrates from Egypt. (Part II.). *Geological Magazine* 8:436-444.
- Andrews E, White T y del Papa C. 2017. Paleosol-based paleoclimate reconstruction of the Paleocene-Eocene Thermal Maximum, northern Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 471:181-195.
- Aldridge RD y Sever DM. (Eds.). 2016. *Reproductive biology and phylogeny of snakes*. CRC Press.
- Allemand R, Boistel R, Daghfous G, Blanchet Z, Cornette R, Bardet N, Peggy V y Houssaye A. 2017. Comparative morphology of snake (Squamata) endocasts: evidence of phylogenetic and ecological signals. *Journal of anatomy* 231:849-868.
- Apesteuguía S y Zaher H. 2006. A Cretaceous terrestrial snake with robust hindlimbs and a sacrum. *Nature* 440:1037-1040.
- Auen EL y Langebartel DA. 1977. The cranial nerves of the colubrid snakes *Elaphe* and *Thamnophis*. *Journal of morphology* 154:205-222.
- Augé M y Rage JC. 2006. Herpetofaunas from the upper Paleocene and lower Eocene of Morocco. In *Annales de Paléontologie* 92:235-253. Elsevier Masson.
- Barrie DJ. 1990. Skull elements and additional remains of the Pleistocene boid snake *Wonambi naracoortensis*. *Memoirs of the Queensland Museum* 28:139-151.
- Bellairs AA y Underwood G. 1950. The origin of snakes. *Biological Reviews* 26:193-237.
- Benedetto JL. 2010. El continente de Gondwana a través del tiempo. *Una Introducción a la Geología Histórica*. Córdoba: Academia Nacional de Ciencias.
- Bertini RJ. 1994. Comments on the fossil amniotes from the Adamantina and Marília formations, continental Upper Cretaceous of the Paraná Basin, Southeastern Brazil (Part



2): Saurischia, Ornithischia, Mammalia, Conclusions and final considerations. *Boletim do 3º Simpósio sobre o Cretáceo do Brasil, Rio Claro* 101-104.

Bertini RJ y Bonfim-Júnior FC. 1998. Os lacertílios fósseis do Brasil. In *Abstracts (Anais) of the 50th Congresso Brasileiro de Geologia* pp:450-450.

Bonaparte JF. 1991. Los vertebrados fósiles de la Formación Río Colorado, de la ciudad de Neuquén y cercanías, Cretácico Superior, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia* 5:16-124.

Brizuela S y Albino A. 2011. A Scincomorpha lizard from the Campanian of Patagonia. *Cretaceous Research* 32:781-785.

Brizuela S y Albino AM. 2016. First Tupinambinae teiid (Squamata, Teiidae) from the Palaeogene of South America. *Historical Biology* 28:571-581.

Breazile J. 1979. Systema nervosum centrale. In: *Nomina anatomica avium, an annotated anatomical dictionary of birds* (Baumel, J., King, A, Lucas A, Breazile, J. and Evans H. editors). Academic Press, London, 417-472.

Bullock RE y Tanner WW. 1966. A comparative osteological study of two species of Colubridae: (*Pituophis* and *Thamnophis*). *Brigham Young University Science Bulletin, Biological Series* 8:1.

Butler AB y Hodos W. 2005. Comparative vertebrate neuroanatomy: evolution and adaptation. John Wiley & Sons.

Caldwell MW. 1999. Squamate phylogeny and the relationships of snakes and mosasauroids. *Zoological Journal of the Linnean Society* 125:115-147.

Caldwell MW y Albino AM. 2001. Palaeoenvironment and palaeoecology of three Cretaceous snakes: *Pachyophis*, *Pachyrhachis*, and *Dinilysia*. *Acta Palaeontologica Polonica* 46.

Caldwell MW y Albino AM. 2002. Exceptionally preserved skeletons of the Cretaceous snake *Dinilysia patagonica* Smith Woodward, 1901. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22:861-866.

Caldwell MW y Calvo J. 2008. Details of a new skull and articulated cervical column of *Dinilysia patagonica* Woodward, 1901. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28:349-362.

Caldwell MW y Dal Sasso C. 2004. Soft-tissue preservation in a 95 million year old marine lizard: form, function, and aquatic adaptation. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24:980-985.



Caldwell MW y Lee MS. 1997. A snake with legs from the marine Cretaceous of the Middle East. *Nature* 386:705.

Caldwell MW, Nydam RL, Palci A y Apesteguía S. 2015. The oldest known snakes from the Middle Jurassic-Lower Cretaceous provide insights on snake evolution. *Nature communications* 6:5996.

Caldwell MW, Reisz RR, Nydam RL, Palci A y Simoes TR. 2016. *Tetrapodophis amplectus* (Crato Formation, lower Cretaceous, Brazil) is not a snake. SVP Book of Abstracts. *Society of Vertebrate Paleontology*, USA.

Camp CL. 1923. Classification of lizards. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 48:289-481.

Candeiro CRA. 2007. Padrões morfológicos dos dentes de Abelisauroida e Carcharodontosauridae (Theropoda, Dinosauria) do Cretáceo da América do Sul. *Unpublished Ph. D. dissertation, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro*.

Carmona R, Alba DM, Delfino M, Robles JM, Rotgers C, Mengual JVB, Balaguer J, Galindo J y Moyà-Solà S. 2010. Snake fossil remains from the Middle Miocene stratigraphic series of Abocador de Can Mata (els Hostalets de Pierola, Catalonia, Spain). *Cidaris* 30:77-83.

Carvalho AB. 2001. Estudo taxonomico dos “lagartos” fósseis (Lepidosauria: Squamata) da Bacia de São José de Itaboraí (Paleoceno), Estado do Rio de Janeiro. *Ph.D. dissertation, Universidade Federal do Rio Janeiro, Rio de Janeiro*.

Cazau LB y Uliana MA. 1973. El Cretácico superior continental de la Cuenca Neuquina. *Vº Congreso Geológico Argentino*. Actas 3:131-163.

Conrad JL. 2008. Phylogeny and systematics of Squamata (Reptilia) based on morphology. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 310:1-182.

Cope ED. 1869. On the reptilian orders Pythonomorpha and Streptosauria. *Proceedings of the Boston Society of Natural History* 12:250-266.

Cundall D y Rossman DA. 1993. Cephalic anatomy of the rare Indonesian snake *Anomochilus weberi*. *Zoological Journal of the Linnean Society* 109:235-273.

De Iuliis G y Pulerà D. 2011. *The dissection of vertebrates Second edition*. Canada, Academic Press, 268-273.



- de Muizon C, Gayet M, Lavenu A, Marshall LG, Sigé B y Villaroel C. 1983. Late Cretaceous vertebrates, including mammals, from Tiupampa, southcentral Bolivia. *Geobios* 16:747-753.
- Del Papa CE y Salfity JA. 1999. Non-marine paleogene sequences, Salta group, Northwest Argentina. *Acta geológica hispánica* 34:105-121.
- Denny MW, Lockwood BL y Somero GN. 2009. Can the giant snake predict palaeoclimate?. *Nature* 460:E3.
- Di Pietro DO, Alcalde L y Williams JD. 2014. New cranial characters in the tribe Hydropsini (Serpentes: Dipsadidae: Xenodontinae). *Acta Herpetologica* 9:1-14.
- Donadío OE. 1985. Un nuevo Lacertilo (Squamata, Sauria, Teiidae) de la Formación Lumbra (Eoceno temprano) Provincia de Salta, Argentina. *Ameghiniana* 22:221-228.
- Eckstut ME, Sever DM, White ME y Crother BI. 2009. Phylogenetic analysis of sperm storage in female squamates. *Animal Reproduction: New Research Developments*. Nova Science Publishers, New York, New York, USA :1-34.
- Edinger L. 1896, Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns. Neue Studien Über das Vorderhirn der Reptilien. *Abh Sneckenb naturf Ges* 19:313-86
- Edinger T. 1975. Paleoneurology 1804-1966. An annotated bibliography. *Adv Anat Embryol Cell Biol* 49:1-258
- Estes R, De Queiroz K y Gauthier J. 1988. Phylogenetic relationships within Squamata; 119–281 in R. Estes and G. Pregill (eds.), *Phylogenetic Relationships of the Lizard Families*.
- Estes R, Frazzetta TH y Williams EE. 1970. Studies on the fossil snake *Dinilysia patagonica* Smith Woodward: Part I. Cranial morphology. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 140:25- 74.
- Fabre AC, Bickford D, Segall M y Herrel A. 2016. The impact of diet, habitat use, and behaviour on head shape evolution in homalopsid snakes. *Biological Journal of the Linnean Society* 118:634-647.
- Fachini TS y Hsiou AS. 2011. Presence of an “anilioid” snake from the Late Cretaceous of Adamantina Formation, Brazil. In *4th Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados* pp:13-13.
- Fachini TS e Iori FV. 2009. Primeiro registro fóssil de Squamata na região do município de Monte Alto, Estado de São Paulo (Bacia Bauru, Cretáceo Superior).



In *Abstracts (Livro de Resumos) of the 21st Congresso Brasileiro de Paleontologia* pp:172-172.

Filippi LS y Garrido AC. 2012. Nuevo registro del género *Dinilyisia* (Squamata, Serpentes) para la formación Anacleto (Campaniano inferior-medio), Rincón de Los Sauces, Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 49:132-136.

Frazzetta TH. 1970. Studies on the fossil snake *Dinilyisia patagonica* Woodward. Part II. Jaw machinery in the earliest snakes. *Forma et Functio* 3:205-221.

Frazzetta TH. 1999. Adaptations and significance of the cranial feeding apparatus of the sunbeam snake (*Xenopeltis unicolor*): Part I. Anatomy of the skull. *Journal of Morphology* 239:27-43.

Garrido AC. 2010. Paleoenvironment of the Auca Mahuevo and Los Barreales sauropod nesting-sites (Late Cretaceous, Neuquén Province, Argentina). *Ameghiniana* 47:99-106

Gauthier JA, Kearney M, Maisano JA, Rieppel O y Behlke AD. 2012. Assembling the squamate tree of life: perspectives from the phenotype and the fossil record. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* 53:3-308.

Gelfo JN, Goin FJ, Woodburne MO, de Muizon C. 2009. Biochronological relationships of the earliest South American Paleogene mammalian faunas. *Palaeontology* 52:251-269.

Goloboff PA, Farris JS y Nixon KC. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24:774-786.

Goloboff PA y Catalano SA. 2016. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics* 32:221-238.

Gómez RO. 2011. A Snake Dentary from the Upper Cretaceous of Patagonia. *Journal of Herpetology* 45:230-233.

Gómez RO, Báez AM y Rougier GW. 2008. An anilioid snake from the Upper Cretaceous of northern Patagonia. *Cretaceous Research* 29:481-488

Greene HW. 2000. *Snakes: the evolution of mystery in nature*. Univ of California Press.

Haas G. 1979. On a new snakelike reptile from the Lower Cenomanian of Ein Jabrud, near Jerusalem. *Bulletin du Muséum national d'Histoire Naturelle de Paris* 1:51-64.



Haas G. 1980. *Pachyrhachis problematicus* Haas, snakelike reptile from the Lower Cenomanian: ventral view of the skull. *Bulletin du Muséum national d'Histoire Naturelle de Paris* 2:87-104.

Head JJ, Bloch JI, Hastings AK, Bourque JR, Cadena EA, Herrera FA, Polly PD, Jaramillo CA. 2009. Giant boid snake from the Palaeocene neotropics reveals hotter past equatorial temperatures. *Nature* 457:715-717.

Hecht MK. 1982. The vertebral morphology of the cretaceous snake *Dinilysia patagonica* Woodward. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* 523-532.

Herrero Ducloux A. 1938. *Reconocimiento de la zona situada entre la vía férrea, el río Neuquén y el meridian de Plaza Huincul*. Yacimientos Petrolíferos Fiscales. 23pp. Inédito.

Hoffstetter R. 1958. Un serpent marin du genre *Pterosphenus* (*P. sheppardi* nov. sp.) dans l'Éocène Supérieur de l'Équateur (Amérique du Sud). *Bulletin de la Société géologique de France* 8:45-50.

Hoffstetter R. 1959. Un dentaire de *Madtsoia* (serpent géant du Paléocène de Patagonie). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle* 31:379-986.

Hoffstetter R. 1961a. Nouveaux restes d'un serpent Boïdé (*Madtsoia madagascariensis* nov. sp.) dans le Crétacé supérieur de Madagascar. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle* 33:152-160.

Hoffstetter R. 1961b. Nouvelles récoltes de serpents fossiles dans l'Éocène Supérieur du désert Libyque. *Bulletin du Muséum National Histoire Naturelle, Paris* 33:26-331.

Hoffstetter R y Gasc JP. 1969. Vertebrae and ribs of modern reptiles. *Biology of the Reptilia* 1:201-310.

Holman JA. 1979. A review of North American tertiary snake. *Publ Mus Michigan State Univ Paleont Ser* 1:200-260.

Holz M. 2015. Mesozoic paleogeography and paleoclimates—a discussion of the diverse greenhouse and hothouse conditions of an alien world. *Journal of South American Earth Sciences* 61:91-107.

Hopson JA. 1979, Paleoneurology, in Gans C, Northcutt RG and Ulinski P eds., *Biology of the Reptilia*, v. 9, Neurology A: London, Academic Press

Hsiang AY, Field DJ, Webster TH, Behlke ADB, Davis MB, Racicot RA y Gauthier JA. 2015. The origin of snakes: revealing the ecology, behavior, and evolutionary



history of early snakes using genomics, phenomics, and the fossil record. *BMC Evolutionary Biology* 15:87.

Hsiou AS, Albino AM, Medeiros MA y Santos RA. 2014. The oldest Brazilian snakes from the Cenomanian (early Late Cretaceous). *Acta Palaeontologica Polonica* 59:635-642.

Hugo CA y Leanza HA. 2001. Hoja Geológica 3969-IV General Roca (escala 1:250.000). Provincias de Río Negro y Neuquén. *Instituto de Geología y Recursos Minerales. SEGEMAR. Boletín* 308: 1-65. Buenos Aires.

Hyland EG, Sheldon ND y Cotton JM. 2015. Terrestrial evidence for a two-stage mid-Paleocene biotic event. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 417:371-378.

Iglesias ARI, Artabe AE y Morel EM. 2011. The evolution of Patagonian climate and vegetation from the Mesozoic to the present. *Biological Journal of the Linnean Society* 103:409-422.

Iijima T, Wasano T, Tagawa T y Andō K. 1977. A histochemical study of the innervation of cerebral blood vessels in the snake. *Cell and tissue research* 179:143-155.

Ikeda T. 2007. A comparative morphological study of the vertebrae of snakes occurring in Japan and adjacent regions. *Current Herpetology* 26:13-34.

Jerison HJ. 1969. Brain evolution and dinosaur brains. *The American Naturalist* 103:575-588.

Jerison HJ. 1973. *Evolution of the brain and intelligence*, Academic Press, New York.

LaDuke TC, Krause AW, Scanlon JD y Kley NJ. 2010 A Late Cretaceous (Maastrichtian) snake assemblage from the Maevarano Formation, Mahajanga Basin, Madagascar, *Journal of Vertebrate Paleontology* 30:109-138.

Larsson HCE, Sereno PC y Wilson JA. 2000. Forebrain enlargement among non avian theropod dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20:615-618.

Lawrence E. 2000. A twist in the tail of snake evolution. *Nature News*. Available at <http://www.nature.com/news/2000/000127/full/news000127-8.html>. Accessed February 15, 2018



Leanza HA, Apesteguía S, Novas FE y de la Fuente MS. 2004. Cretaceous terrestrial beds from the Neuquén Basin (Argentina) and their tetrapod assemblages. *Cretaceous Research* 25:61-87.

Lee MS. 1997. The phylogeny of varanoid lizards and the affinities of snakes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 352:53-91.

Lee MS. 1998. Convergent evolution and character correlation in burrowing reptiles: towards a resolution of squamate relationships. *Biological Journal of the Linnean Society* 65:369-453.

Lee MS. 2000. Soft anatomy, diffuse homoplasy, and the relationships of lizards and snakes. *Zoologica scripta* 29:101-130.

Lee MS y Caldwell MW. 2000. Adriosaurus and the affinities of mosasaurs, dolichosaurs, and snakes. *Journal of Paleontology* 74:915-937.

Lee MS, Hugall AF, Lawson R y Scanlon JD. 2007. Phylogeny of snakes (Serpentes): combining morphological and molecular data in likelihood, Bayesian and parsimony analyses. *Systematics and Biodiversity* 5:371-389.

Lee MSY, Palci A, Jones ME, Caldwell MW, Holmes JD y Reisz RR. 2016. Aquatic adaptations in the four limbs of the snake-like reptile *Tetrapodophis* from the Lower Cretaceous of Brazil. *Cretaceous Research* 66:194-199.

Lee MS y Scanlon JD. 2001. On the lower jaw and intramandibular septum in snakes and anguimorph lizards. *Copeia* 2001:531-535.

Lee MSY y Scanlon JD. 2002. Snake phylogeny based on osteology, soft anatomy and ecology. *Biological Reviews* 77:333-401.

Linnaeus C. 1758. *Systema Naturae per Regna tria Naturae secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis*, volume 1. Laurenti Salvii, Stockholm, 824 pp.

Longrich NR, Bhullar BAS y Gauthier JA. 2012. A transitional snake from the Late Cretaceous period of North America. *Nature* 488:205.

Macrini TE, Rowe T y Archer M. 2006. Description of a cranial endocast from a fossil platypus, *Obdurodon dicksoni* (Monotremata, Ornithorhynchidae), and the relevance of endocranial characters to monotreme monophyly. *Journal of Morphology* 267:1000-1015.



- Makarieva AM, Gorshkov VG y Li BL. 2009. Re-calibrating the snake palaeothermometer. *Nature* 460:E2.
- Marquillas RA, Del Papa C y Sabino IF. 2005. Sedimentary aspects and paleoenvironmental evolution of a rift basin: Salta Group (Cretaceous-Paleogene), northwestern Argentina. *International Journal of Earth Sciences* 94:94-113.
- Marshall LG, Sempere T y Butler RF. 1997. Chronostratigraphy of the mammal-bearing Paleocene of South America. *Journal of South American Earth Sciences* 10:49-70.
- Martill DM, Tischlinger H y Longrich NR. 2015. A four-legged snake from the Early Cretaceous of Gondwana. *Science* 349:416-419.
- Martinelli AG y Forasiepi AM. 2004. Late Cretaceous vertebrates from Bajo de Santa Rosa (Allen Formation), Río Negro province, Argentina, with the description of a new sauropod dinosaur (Titanosauridae). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 6:257-305.
- Mccartney JA y Seiffert ER. 2015. A late Eocene snake fauna from the Fayum Depression, Egypt. *Journal of Vertebrate Paleontology* 36:e1029580.
- McDowell SB y Bogert CM. 1954. The systematic position of *Lanthanotus* and the affinities of the anguinomorphan lizards. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 105:article 1.
- Mohabey DM, Head JJ y Wilson JA. 2011. A new species of the snake *Madtsoia* from the Upper Cretaceous of India and its paleobiogeographic implications. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31:588-595.
- Moreno JA. 1970. *Estratigrafía y paleogeografía del Cretácico superior en la cuenca del noroeste argentino, con especial mención de los Subgrupos Balbuena y Santa Bárbara*. Imprenta Coni SACIFI.
- Mtui E, Gruener G y Dockery P. 2015. Fitzgerald's Clinical neuroanatomy and neuroscience. 7° ed. Saunders/Elsevier, Philadelphia, PA, 400pp.
- Nopsca F. 1923. *Eidolosaurus* und *Pachyophis*. Zwei neue Neucom-Reptilien. *Palaentographica* 65:99-154
- Norman DB y Faiers T. 1996. On the first partial skull of an ankylosaurian dinosaur from the Lower Cretaceous of the Isle of Wight, southern England. *Geological Magazine* 133:299-310.



- Nulló F y Combina A. 2011. Patagonian continental deposits (Cretaceous-Tertiary). *Biological journal of the Linnean Society* 103:289-304.
- Olori JC. 2010. Digital Endocasts of the Cranial Cavity and Osseous Labyrinth of the Burrowing Snake *Uropeltis woodmasoni* (Alethinophidia: Uropeltidae). *Copeia* 1:14-26.
- Onary SY, Fachini TS y Hsiou AS. 2017. The Snake Fossil Record from Brazil. *Journal of Herpetology* 51:365-374.
- Oppel M. 1811. Die Ordnungen, Familien, und Gattungen der Reptilien als Prodom einer Naturgeschichte derselben. *Joseph Lindauer Verlag*, Munich 86 pp.
- Ortiz-Jaureguizar E y Cladera GA. 2006. Paleoenvironmental evolution of southern South America during the Cenozoic. *Journal of Arid Environments* 66:498-532.
- Palci A y Caldwell MW. 2014. The Upper Cretaceous Snake *Dinilysia patagonica* Smith-Woodward, 1901, and the Crista Circumfenestralis of Snake. *Journal of Morphology* 00:1-14.
- Palci A, Caldwell MW y Albino AM. 2013. Emended diagnosis and phylogenetic relationships of the Upper Cretaceous fossil snake *Najash rionegrina* Apesteguía and Zaher, 2006. *Journal of Vertebrate Paleontology* 33:131-140.
- Palci A, Caldwell MW y Scanlon JD. 2014. First report of a pelvic girdle in the fossil snake *Wonambi naracoortensis* Smith, 1976, and a revised diagnosis for the genus. *Journal of Vertebrate Paleontology* 34:965-969.
- Palci A, Hutchinson MN, Caldwell MW y Lee MS. 2017. The morphology of the inner ear of squamate reptiles and its bearing on the origin of snakes. *Royal Society open science* 4:170685.
- Pascual R, Bond M y Vucetich M. 1981. El Subgrupo Santa Bárbara (Grupo Salta) y sus vertebrados, cronología, paleoambientes y paleobiogeografía. In *Actas 8th Congreso Geológico Argentino* 3:743-178.
- 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. pp 540.
- Pritchard AC, McCartney JA, Krause DW y Kley NJ. 2014. New snakes from the Upper Cretaceous (Maastrichtian) Maevarano Formation, Mahajanga Basin, Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology* 34:1080-1093.



- Quattrocchio M, Volkheimer W y Del Papa C. 1997. Palynology and paleoenvironment of the “Faja Gris”, Mealla formation (Salta Group) at Garabatal Creek (NW Argentina). *Palynology* 21:231-247.
- Rage JC. 1977. La position phylétique de *Dinilysia patagonica*, serpent du Crétacé supérieur. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 284:1765-1768.
- Rage JC. 1981. Les continents péri-atlantiques au crétacé supérieur: migrations des faunes continentales et problèmes paléogéographiques. *Cretaceous Reserch* 2:65-84.
- Rage JC. 1991. Squamate reptiles from the early Paleocene of the Tiupampa area (Santa Lucia Formation), Bolivia. *Fosiles y Facies de Bolivia* 1:503-508.
- Rage JC. 1996. Les Madtsoiidae (Reptilia, Serpentes) du Crétacé supérieur d'Europe: témoins gondwaniens d'une dispersion transthésienne. *Comptes rendus de l'Académie des sciences. Série 2. Sciences de la terre et des planètes* 322:603-608.
- Rage JC. 1998. Fossil snake from the Paleocene of São José de Itaboraí, Brazil. Part I. Madtsoiidae, Aniliidae. *Palaeovertebrata* 27:109-144.
- Rage JC. 1999. Squamates (Reptilia) from the Upper Cretaceous of Laño (Basque Country, Spain). *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava* 14:121-133.
- Rage JC. 2001. Fossil snakes from the Paleocene of São José de Itaboraí, Brazil. Part II. Boidae. *Palaeovertebrata* 30:111-150.
- Rage JC. 2008. Fossil snakes from the Palaeocene of São José de Itaboraí, Brazil. Part III. Ungaliophiinae, Booids incertae sedis, and Caenophidia. Summary, update, and discussion of the snake fauna from the locality. *Palaeovertebrata* 36:37-73.
- Rage JC. y Albino AM. 1989. *Dinilysia patagonica* (Reptilia, serpents): materiel vertebral additionnel du Crétacé supérieur d'Argentine. Etude complémentaire des vertèbres, variations intraspécifiques et intracolumnaires. *Neues Jahrbuch für Geologie and Paläontologie* 7:433-447.
- Rage JC, Bajpai SMTJG, Thewissen JG y Tiwari BN. 2003. Early Eocene snakes from Kutch, Western India, with a review of the Palaeophiidae. *Geodiversitas* 25:695-716.
- Rage JC y Werner C. 1999. Mid-Cretaceous (Cenomanian) snakes from Wadi Abu Hashim, Sudan: the earliest snake assemblage. *Palaeontologia Africana*, 35:85-110.
- Rage JC, Métails G, Bartolini A, Brohi IA, Lashari RA, Marivaux L y Solangi SH. 2014. First report of the giant snake *Gigantophis* (Madtsoiidae) from the Paleocene of Pakistan: Paleobiogeographic implications. *Geobios* 47:147-153.



- Rage JC, Prasad GV y Bajpai S. 2004. Additional snakes from the uppermost Cretaceous (Maastrichtian) of India. *Cretaceous Research* 25:425-434.
- Reed RN y Rodda GH. 2009. *Giant constrictors: biological and management profiles and an establishment risk assessment for nine large species of Pythons, Anacondas, and the Boa constrictor* N°:2009-1202. US Geological Survey.
- Reynoso VH. 1998. *Huehuecuetzpalli mixtecus* gen. et sp. nov: a basal squamate (Reptilia) from the Early Cretaceous of Tepexi de Rodríguez, Central México. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 353:477-500.
- Rieppel O. 1979. A cladistic classification of primitive snakes based on skull structure. *Zeitschrift Fur Zoologische Systematik Und Evolutions forschung* 17:140-150.
- Rieppel O. 1988. A review of the origin of snakes. In *Evolutionary biology* (pp. 37-130). Springer US.
- Rieppel O y Zaher H. 2000. The braincases of mosasaurs and Varanus, and the relationships of snakes. *Zoological Journal of the Linnean Society* 129:489-514.
- Rio JP y Mannion PD. 2017. The osteology of the giant snake *Gigantophis garstini* from the upper Eocene of North Africa and its bearing on the phylogenetic relationships and biogeography of Madtsoiidae. *Journal of Vertebrate Paleontology* 37:e1347179.
- Rodríguez-Robles JA, Bell CJ y Greene HW. 1999. Gape size and evolution of diet in snakes: feeding ecology of erylinae boas. *Journal of Zoology* 248:49-58.
- Romer AS. 1956. Osteology of the reptiles. *Chicago: University Chicago Press. Smith II.*
- Roth S. 1898. Apuntes sobre la geología y paleontología de los territorios del Río Negro y Neuquén. *Revista Museo de La Plata* 9:1-56. La Plata.
- Roth S. 1899. Aviso preliminar sobre mamíferos mesozoicos encontrados en Patagonia. *Revista del Museo de La Plata* 9:381-388. La Plata.
- Roth S. 1908. Beitrag zur Gliederung der Sedimentablagerungen in Patagonien und der Pampasregion. *Neues Neues Jahrbuch fur Mineralgie, Geologie und Paleontologie, Geologie und Paläontologie.* 26. Stuttgart.
- Sánchez MC y Marquillas RA. 2010. Facies y ambientes del grupo Salta (Cretácico-Paleógeno) en Tumbaya, Quebrada de Humahuaca, provincia de Jujuy. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 67:383-391.



- Sánchez ML, Asurmendi E y Armas P. 2013. Subgrupo Río Colorado (Grupo Neuquén): registros de paleosismicidad en la cuenca de antepaís andina, cuenca Neuquina, provincias de Neuquén y Río Negro. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 70:96-114.
- Saveliev SV. 2008. Neurobiological approaches in vertebrate paleontology. *Paleontological Journal* 42:573-580.
- Scanferla CA. 2010. *El origen y evolución temprana de las serpientes. Tesis Doctoral*, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata. pp 544.
- Scanferla CA y Bhullar SB. 2014. Postnatal development of the skull of *Dinilysia patagonica* (Squamata- Stem Serpentes). *The Anatomical Record* 297:560-573.
- Scanferla CA y Canale JI. 2007. The youngest record of the Cretaceous snake genus *Dinilysia* (Squamata, Serpentes). *South American Journal of Herpetology* 2:76-81.
- Scanferla A, Zaher H, Novas FE, de Muizon C, Céspedes R. 2013. A new snake skull from the paleocene of Bolivia sheds light on the evolution of macrostomatans. *PLoS One* 8:e57583.
- Scanlon JD. 1992. A new large madtsoiid snake from the Miocene of the Northern Territory. *Beagle: Records of the Museums and Art Galleries of the Northern Territory, The* 9:49.
- Scanlon JD. 1993. Madtsoiid snakes from the Eocene Tingamarra Fauna of eastern Queensland. *Kaupia* 3:3-8.
- Scanlon JD. 1995. First records from Wellington Caves, New South Wales, of the extinct madtsoiid snake *Wonambi naracoortensis* Smith, 1976. In *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales* 115:233-238.
- Scanlon JD. 1997. *Nanowana* Gen. Nov., Small Madtsoiid Snakes From The Miocene Of Riversleigh: Sympatric Species With Divergently Specialised Dentition. *Memoirs of the Queensland Museum* 41:393-412.
- Scanlon JD. 2005. Australia's oldest known snakes: *Patagoniophis*, *Alamitophis*, and cf. *Madtsoia* (Squamata: Madtsoiidae) from the Eocene of Queensland. *Memoirs of the Queensland Museum* 51:215-235.
- Scanlon JD. 2006. Skull of the large non-macrostromatan snake *Yurlunggur* from the Australian Oligo-Miocene. *Nature* 439:839-842.



- Scanlon JD y Lee MSY. 2000. The Pleistocene serpent *Wonambi* and the early evolution of snakes. *Nature* 403:416-420.
- Scanlon JD y Lee MS. 2002. Varanoid-like dentition in primitive snakes (Madtsoiidae). *Journal of Herpetology* 36:100-106.
- Segall M, Cornette R, Fabre AC, Godoy-Diana R y Herrel A. 2016. Does aquatic foraging impact head shape evolution in snakes?. *Proceedings of the Royal Society B* 283:20161645.
- Sigé B, Sempere T, Butler RF, Marshall LG y Crochet JY. 2004. Age and stratigraphic reassessment of the fossil-bearing Laguna Umayo red mudstone unit, SE Peru, from regional stratigraphy, fossil record, and paleomagnetism. *Geobios* 37:771-794.
- Simpson GG. 1933 A new fossil snake from the *Notostylops* Beds of Patagonia. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 67:1-22.
- Simpson GG. 1935. Early and middle tertiary geology of the Gaiman Region, Chubut, Argentina. *American Museum Novitates* 775:1-29.
- Simpson GG, Minoprio L, Patterson B. 1962. The mammalian fauna of the divisadero largo formation, Mendoza, Argentina. *Bulletin Museum of Comparative Zoology* 127:239-293.
- Smith MJ. 1976. Small fossil vertebrates from Victoria Cave, Naracoorte, South Australia. IV. Reptiles. *Transactions of the Royal Society of South Australia* 100:e51.
- Smith T, Kumar K, Rana RS, Folie A, Solé F, Noiret C, Steeman T, Sahni A y Rose KD. 2016. New early Eocene vertebrate assemblage from western India reveals a mixed fauna of European and Gondwana affinities. *Geoscience Frontiers* 7:969-1001.
- Smith-Woodward A. 1901. On some extinct reptiles from Patagonia, of the genera *Miolania*, *Dinilysia* and *Genyodectes*. *Proceedings Zoological Society of Londres* 1:169-184.
- Sniderman JK. 2009. Biased reptilian palaeothermometer?. *Nature* 460:E1.
- Starck D. 1979. Cranio-Cerebral Relations in recent Reptiles, in Gans C, Northcutt RG and Ulinski P eds., *Biology of the Reptilia*, v. 9, 1-38. Neurology A: London, Academic Press
- Stipanovic PN, Rodrigo F, Baulies OL y Martínez CG. 1968. Las Formaciones presenonianas en el denominado Macizo Nordpatagónico y regions adyacentes. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 23:67-98.



- Streicher JW y Wiens JJ. 2016. Phylogenomic analyses reveal novel relationships among snake families. *Molecular phylogenetics and evolution* 100:160-169.
- Tchernov E, Rieppel O, Zaher H, Polcyn MJ y Jacobs IJ. 2000. A new fossil snake with limbs. *Science* 287:2010-2012.
- Townsend TM, Larson A, Louis E y Macey JR. 2004. Molecular phylogenetics of Squamata: the position of snakes, amphisbaenians, and dibamids, and the root of the squamate tree. *Systematic biology* 53:735-757.
- Triviño LN y Albino AM. 2015. Hallazgo de restos de la serpiente *Dinilysia patagonica* Smith-Woodward 1901 en una nueva localidad del Santoniano de Patagonia, Argentina. *Estudios Geológicos* 71:e033.
<http://dx.doi.org/10.3989/egeol.41858.347>.
- Triviño LN, Albino AM, Dozo MT y Williams JD. 2018. First natural endocranial cast of a fossil snake (Cretaceous of Patagonia, Argentina). *The Anatomical Records*.
Doi 10:1002/ar.23686.
- Vasile Ş, Csiki-Sava Z y Venczel M. 2013. A new madtsoiid snake from the Upper Cretaceous of the Haţeg Basin, western Romania. *Journal of Vertebrate Paleontology* 33:1100-1119.
- Venczel M, Vasile Ş y Csiki-Sava Z. 2015. A Late Cretaceous madtsoiid snake from Romania associated with a megaloolithid egg nest-Paleoecological inferences. *Cretaceous Research* 55:152-163.
- Vidal N y Hedges SB. 2004. Molecular evidence for a terrestrial origin of snakes. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 271:S226-S229.
- Vidal N y Hedges SB. 2005. The phylogeny of squamate reptiles (lizards, snakes, and amphisbaenians) inferred from nine nuclear protein-coding genes. *Comptes rendus biologies* 328:1000-1008.
- Vitt LJ y Caldwell JP. 2009. *Herpetology: an introductory biology of reptiles and amphibians*.
- Vitt LJ y Caldwell JP. 2013. *Herpetology: an introductory biology of amphibians and reptiles*. Academic Press.
- Walls GL. 1940 Ophthalmological implications for the early history of snakes. *Copeia* 1940:1-8.



Walls GL. 1942. The vertebrate eye and its adaptive radiation. Cranbrook Institute of Science. Michigan.

Wilson JA, Mohabey DM, Peters SE y Head JJ. 2010. Predation upon hatchling dinosaurs by a new snake from the Late Cretaceous of India. *PLoS biology* 8:e1000322.

Witmer LM, Ridgely RC, Dufeu DL y Semones MC. 2008. Using CT to peer into the past: 3D visualization of the brain and ear regions of birds, crocodiles, and non avian dinosaurs. In *Anatomical imaging: towards a new morphology* (eds H. Endo & R. Frey), 67-88. Tokyo, Japan: Springer.

Woodburne MO y Case JA. 1996. Dispersal, vicariance, and the Late Cretaceous to early Tertiary land mammal biogeography from South America to Australia. *Journal of Mammalian Evolution* 3:121-161.

Woodburne MO, Goin FJ, Bond M, Carlini AA, Gelfo JN, López GM, Iglesias A, Zimicz AN. 2013. Paleogene land mammal faunas of South America: a response to global climatic changes and indigenous floral diversity. *Journal of Mammalian Evolution* 21:1-73.

Woodburne MO, Goin FJ, Bond M, Carlini AA, Gelfo JN, López GM, Iglesias A y Zimicz AN. 2014. Paleogene land mammal faunas of South America; a response to global climatic changes and indigenous floral diversity. *Journal of Mammalian Evolution* 21:1-73.

Wyneken J. 2007. Reptilian neurology: anatomy and function. *Veterinary Clinics of North America: Exotic Animal Practice* 10:837-853.

Yi H. 2013. Inner-ear morphology suggests burrowing behaviour in early snakes. *73rd Society of Vertebrate Paleontology Meeting*. Los Angeles, EE.UU. October, 242.

Yi H. 2015. Habitat specialization of early snakes: insights from the Late Cretaceous Gondwanan species. Libro de resúmenes, *V Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados* (Colonia de Sacramento), 3.

Yi H y Norell MA. 2015. The burrowing origin of modern snakes. *Science Advances* 1:e1500743

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

Zaher H y Rieppel O. 2002. On the phylogenetic relationships of the Cretaceous snakes with legs, with special reference to *Pachyrhachis problematicus* (Squamata, Serpentes). *Journal of Vertebrate Paleontology* 22:104-109.



Zaher H, Apesteguía S y Scanferla CA. 2009. 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* 156:801-826.

Zaher HD, Langer MC, Fara E, Carvalho IS y Arruda JT. 2003. A mais antiga serpente (anilioidea) brasileira: Cretáceo Superior do Grupo Bauru, General Salgado, SP. *Paleontologia em Destaque* 44:50-51.

Zaher H y Scanferla CA. 2012. The skull of the Upper Cretaceous snake *Dinilysia patagonica* Smith- Woodward, 1901, and its phylogenetic position revisited. *Zoological Journal of the Linnean Society* 164:194-238.