



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Determinación taxonómica de una serpiente fósil del
Plioceno de Sanctórum, Hidalgo, México**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGO

P R E S E N T A:

JUAN JOSÉ AVENDAÑO PAZOS



**DIRECTOR DE TESIS:
DR. JESÚS ALVARADO ORTEGA**

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., ENERO, 2020



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Hoja de datos del jurado

1) Datos del alumno

Avendaño

Pazos

Juan José

55 29 07 70 03

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

306099203

2) Datos del tutor

Dr

Jesús

Alvarado

Ortega

3) Datos del sinodal 1

Dra

Marisol

Montellano

Ballesteros

4) Datos del sinodal 2

Dra

Leticia Margarita

Ochoa

Ochoa

5) Datos del sinodal 3

M en C

Edmundo

Pérez

Ramos

6) Datos del sinodal 4

M en C

Jair Israel

Barrientos

Lara

7) Datos del trabajo escrito

Determinación taxonómica de una serpiente fósil del Plioceno de Sanctórum, Hidalgo, México

94 pp.

2020

Este trabajo se realizó en la Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México, bajo la asesoría del Dr. Jesús Alvarado Ortega. Este proyecto fue apoyado por el Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT), UNAM. Diversidad de vertebrados acuáticos del Mesozoico y Cenozoico de México con clave IN209017.

“El hombre nunca sabe de lo que es capaz hasta que lo intenta”

Charles Dickens

Agradecimientos

Agradezco al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológicas (PAPIIT) de la Universidad Nacional Autónoma de México, "Diversidad de vertebrados acuáticos del Mesozoico y Cenozoico de México" con clave IN209017 del cual se derivó esta tesis.

A mi tutor de tesis Dr. Jesús Alvarado Ortega le agradezco la confianza, la paciencia y el todo el tiempo brindado para la realización de este proyecto. De igual manera quiero agradecerle todos los conocimientos y consejos que me dio durante todo este tiempo.

A los miembros de mi jurado Dra. Marisol Montellano Ballesteros, Dra. Leticia Margarita Ochoa Ochoa, M. En C. Edmundo Pérez Ramos y M. en C. Jair Israel Barrientos Lara; por todo su apoyo y tiempo brindado en la revisión de mi trabajo, el me ayudo a enriquecer y mejorar mi investigación.

A la M. en C. Violeta Amparo Romero Mayén por el apoyo y el acceso a la Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología, UNAM para la revisión del material fósil y reciente utilizado; y al Dr. José Alberto Cruz Silva por permitirme el acceso al Laboratorio de Paleontología de la BUAP para la revisión y comparación de material reciente.

A Oscar Flores Villela por el material donado para la obtención de esqueletos utilizados en este trabajo.

Al Dr. Kleyton Magno Cantalice Severiano, Lic. Juan Miguel Contreras Almazán por toda la ayuda brindada para la obtención de todo el material fotográfico de este trabajo; y al Biol. Isidro Germán Guzmán Gómez por todo su apoyo y consejos en la edición final de las fotografías.

Agradezco al Instituto de Geología por abrirme sus puertas y todo el apoyo brindado durante todo este tiempo.

A la Universidad Nacional Autónoma de México por formarme y cumplir todas mis metas.

A título personal

A mis padres los cuales siempre me han apoyado. A mi madre Leonor quiero agradecerle por todos los años de paciencia y por el gran esfuerzo que siempre hace para ayudarme a salir adelante.

A todos los profesores que durante la carrera me marcaron de una u otra manera y me orientaron con palabras, consejos o experiencias.

A la M. en C. Violeta Amparo Romero Mayén por la confianza para la realización de mi servicio social en la Colección Nacional de Paleontología, Instituto de Geología, UNAM, el cual con el tiempo me llevo a este proyecto.

Al Dr. José Alberto Cruz Silva quiero agradecerle todos los consejos y todas las atenciones brindadas durante mi visita a la BUAP.

Al Dr. Miguel Ángel Torres Martínez por todos los consejos y el apoyo brindado desde mi etapa de estudiante.

Y a mi compañera de vida y mi más grande inspiración Daniela, por siempre creer en mí e impulsarme todos y cada uno de los días desde que te conocí. Gracias por demostrarme tu amor de una y mil maneras.

Determinación taxonómica de una serpiente fósil del Plioceno de Sanctórum, Hidalgo, México

ÍNDICE

Resumen	1
Introducción	2
Objetivos	7
Objetivo general	7
Objetivos particulares	7
Antecedentes	8
Consideraciones generales sobre las serpientes	8
Área de estudio	13
El sitio de Sanctórum	13
Geología de Sanctórum	15
Material y métodos	18
Prospección y colecta de materiales fósiles	18
Preparación del material fósil	18
Observación del material fósil	19
Materiales recientes de comparación	20
Preparación de ejemplares recientes fijados en formol o alcohol	21
Nomenclatura y abreviaciones anatómicas	22
Acrónimos institucionales	23
Material reciente de comparación	23

Resultados	29
Paleontología sistemática	29
Descripción	32
Rasgos generales	32
Huesos de la unidad del cráneo	32
Huesos de la unidad del cuadrado	38
Huesos de la unidad palatomaxilar	39
Huesos de la unidad maxilar	40
Unidad de la columna vertebral	43
Vértebras cervicales	43
Vértebras troncales	43
Vértebras caudales	45
Costillas	46
Discusión	47
Determinación taxonómica del ejemplar JJAP-1	47
Problemas para la determinación taxonómica a nivel de subfamilia de JJAP-1	73
Consideraciones de JJAP-1	74
Conclusiones	75
Referencias bibliográficas	76

RESUMEN

El registro fósil de las serpientes es naturalmente raro y fragmentario, especialmente debido a la frágil estructura ósea presente en estos organismos que provoca su pobre conservación. Así, en su mayor parte, las serpientes fósiles son conocidas por elementos óseos aislados, principalmente vértebras. Hoy, México es el segundo país más diverso en reptiles; sin embargo, los registros fósiles de serpientes son escasos, mal conservados, temporalmente restringido al Neógeno y además es poco informativo. La paleodiversidad mexicana incluye a quince géneros con especies recientes, representantes de tres familias. En este trabajo, se describe el esqueleto casi completo de una serpiente fósil recuperada en los sedimentos lacustres del paleo-lago pliocénico de Amajac, representan la base de la Formación Atotonilco el Grande, y están expuestos en el sitio de Sanctórum, Estado de Hidalgo. El ejemplar estudiado, JJAP-1, se conservan en parte y contraparte los huesos del cráneo y de distintas regiones de la columna vertebral (cervical, troncal y caudal) los cuales están mayormente articulados. El fósil mencionado se encuentra depositado en la Colección Nacional de Paleontología, dentro del Museo María del Carmen Perrilliat del Instituto de Geología, en la Universidad Nacional Autónoma de México. Con base en los resultados de un ejercicio de anatomía comparada con ejemplares de serpientes fósiles y recientes es posible concluir que JJAP-1 exhibe características vertebrales y craneales que permiten identificarlo como miembro de la familia Dipsadidae. Entre estos rasgos se cuenta con la ausencia de una hipapófisis en las vértebras troncales; la presencia de un basiparaesfenoideo, de aspecto triangular ensanchado en la base y con una superficie ventral lisa; la presencia de dientes pterigoideos, dentarios y maxilares cónicos, lisos, de talla regular y con la mitad superior curvada hacia atrás; un cuadrado con forma de triángulo escaleno. La determinación taxonómica más detallada de este ejemplar no pudo ser concluida en este trabajo debido a la enorme diversidad taxonómica la familia Dipsadidae, que incluye cerca 97 géneros y 807 especies, así como a la escasez de esqueletos de serpientes depositados en las distintas colecciones paleontológicas y neontológicas del país consultadas y a la falta de información precisa sobre la caracterización y variabilidad osteológica de los dipsádidos que contemple aspectos tanto ontogenéticos como inter e intraespecíficos. A pesar de esta imprecisión taxonómica, en este trabajo se reconoce que JJAP-1 es la serpiente fósil más completa, mejor conservada y una de las más antiguas encontrada en México y también el colúbrido fósil mejor conservado en el mundo.

INTRODUCCIÓN

Los reptiles constituyen un grupo de vertebrados que cuentan con más de 9000 especies recientes además de incontables formas extintas (Pough, et al., 2016). Los reptiles recientemente reconocidos son las tortugas (*Testudines* Linnaeus, 1758), las tuátaras (*Rhynchocephalia* Williston, 1925), las lagartijas, los anfisbénios y las serpientes (*Squamata* Oppel, 1811), así como los caimanes, los cocodrilos y los gaviales (*Crocodylia* Owen, 1842). El registro fósil de los reptiles se remonta hasta el Carbonífero, hace cerca de 320 millones de años, cuando éstos se diferenciaron de sus ancestros, los llamados reptiliomorfos (*Reptiliomorpha* Sæve-Söderbergh, 1934), un grupo de tetrápodos terrestres primitivos caracterizados por retener algunos rasgos de anfibios (Paton et al., 1999). Los reptiles extintos están representados por numerosos grupos, que durante el Mesozoico llegaron a dominar los ambientes marinos y terrestres con formas depredadoras y herbívoras, e incluso llegaron a volar entre los más conocidos son los dinosaurios, pterosaurios, plesiosaurios, mosasaurios e ictiosaurios. Actualmente los reptiles son considerados un grupo parafilético que al unirse a las Aves Linnaeus, 1758 conforman un grupo natural llamado Sauropsida Goodrich, 1916.

Dentro de los saurópsidos, el grupo *Squamata*, incluye a las lagartijas, y sus parientes cercanos los anfisbénios, y las serpientes; mismos que, anteriormente estaban clasificados como subórdenes separados, *Lacertilia* Günther, 1867, *Amphisbaenia* Gray, 1844 y *Serpentes* Linnaeus, 1758. Distintos estudios filogenéticos, basados tanto en datos morfológicos como moleculares (Evans y Jones, 2010; Gauthier et al., 2012; Jones et al., 2013; Mulcahy et al., 2012; Pyron et al., 2013; Vidal y Hedges, 2004, 2005, 2009; Wiens et al., 2010, 2012; Zaher et al., 2009; Zaher et al., 2019) han demostrado que los anfisbénios y las serpientes son grupos derivados de las lagartijas (Figura 1). Los escamados, nombre común de los miembros de *Squamata*, suman cerca de 10,671 especies vivas en todo el mundo (6,687 lagartijas, 195 anfisbénios y 3,789 serpientes), de las cuales 900 especies (460 lagartijas, 3 anfisbénios y 437 serpientes) habitan dentro del territorio mexicano (Uetz et al., 2019). Actualmente, los escamados son el grupo más diverso y disperso dentro de los

reptiles ocupando desde las regiones oceánicas tropicales hasta la cima de las montañas (Vitt y Caldwell, 2014).

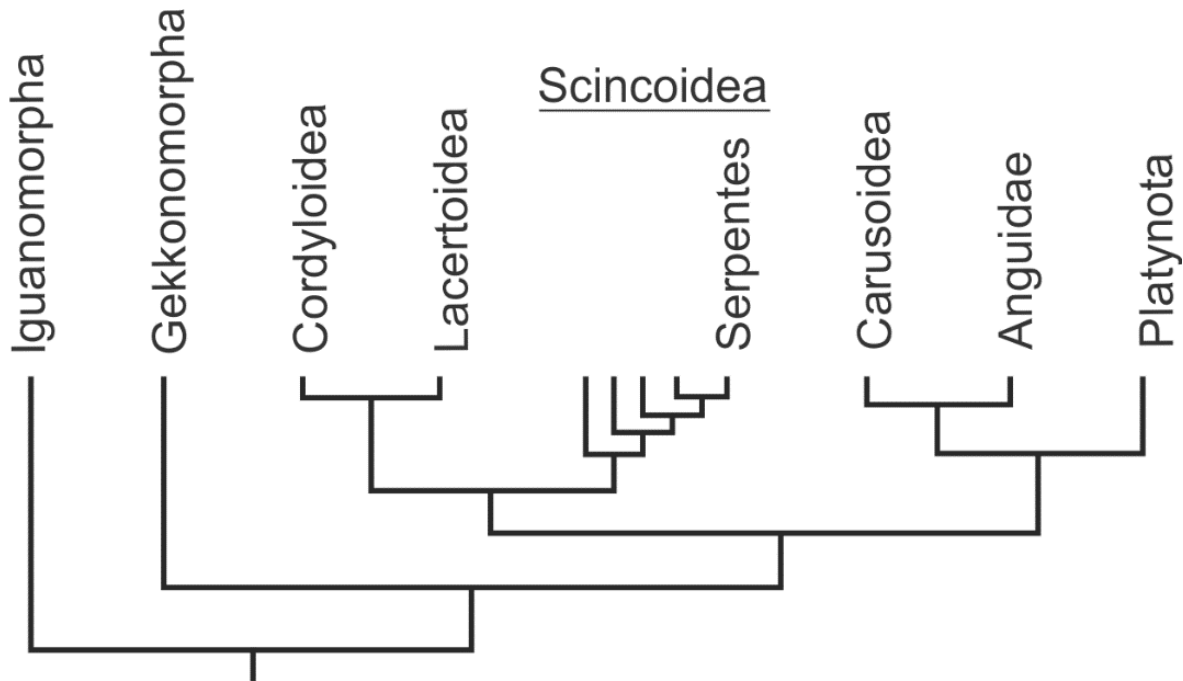


Figura 1. Relaciones filogenéticas del clado Squamata según Conrad (2008, Modificado fig. 53), incluyendo a las Serpentes como un grupo derivado de Scincoidea.

Las serpientes son un grupo altamente especializado que se derivó de las lagartijas posiblemente desde el Jurásico Medio-Cretácico Inferior, hace cerca de 167-143 millones de años (Caldwell, et al., 2015). Las serpientes presentan diversas características particulares como son la presencia de un cuerpo alargado y carente de patas, aunque no son el único grupo; dentro de Squamata, los representantes de las familias Anguinae, Cordylidae, Dibamidae, Diploglossidae, Pygopodidae, Rhineuridae y Scincidae también presentan estas características (Vitt y Caldwell, 2014). Además, las serpientes carecen de osículos esclerales, los cuales están presentes en muchos lagartos. Otras características derivadas de las serpientes incluyen la pérdida de distintos elementos craneales que incrementaron la capacidad de movilidad y la apertura de la mandíbula (Pough, et al., 2016).

El territorio mexicano es la segunda región mundial con mayor diversidad de reptiles, solo detrás de Australia (Flores-Villela y García-Vázquez, 2014). Históricamente, dentro de la paleontología de vertebrados, las serpientes han sido relativamente poco estudiadas debido a que

sus fósiles, generalmente recuperados como elementos óseos aislados, son raros y difíciles de determinar (Holman, 2000; Goyenechea Mayer y Castillo Cerón, 2002).

Hace más de sesenta años, Johnson (1954) ya había señalado que el entendimiento claro sobre el origen y la evolución de las serpientes enfrenta el problema de la extrema escasez y mala conservación de sus elementos óseos craneales dentro del registro fósil, el cual preferentemente se compone de vértebras; por eso, este autor desarrolló un estudio sobre la variación de la forma de las vértebras troncales de las serpientes, reconociendo que estos huesos contienen rasgos con un alto valor filogenético. Posteriormente, un estudio similar emprendido por Auffenberg (1963) permitió reconocer que, en las serpientes las vértebras troncales son elementos taxonómicos importantes y suficientes para la definir y describir especies fósiles. Así, a partir de estos trabajos, la determinación taxonómica de las serpientes fósiles se basa principalmente en las características de las vértebras y en casos excepcionales, donde se cuenta con mejores materiales fósiles, por algunos elementos craneales. Más recientemente, Holman (2000) llevó a cabo una revisión monográfica del origen y evolución de las serpientes y de su paleodiversidad en Estados Unidos de América y Canadá, incluyendo las especies fósiles nominales hasta entonces conocidas en esta vasta región del norte del continente americano. En la actualidad los estudios taxonómicos sobre serpientes en México y en el mundo se centran en la realización de análisis moleculares y morfológicos (sobre todo en caracteres morfológicos externos) (Lee et al., 2007; Pyron et al., 2011; Zheng y Wiens, 2016); por lo que estudios paleontológicos sobre ellas podrán contribuir a comprender mejor la evolución y distribución de este grupo.

En México, las serpientes fósiles son extremadamente escasas y naturalmente limitadas a elementos aislados de la columna vertebral; a pesar de ello, diferentes autores han recopilado estos registros (Barrios, 1985; Goyenechea Mayer y Castillo Cerón, 2002; Reynoso, 2006; Chávez-Galván et al., 2013). Entre los fósiles de serpientes en México se incluyen vértebras de la familia Boidae encontradas en depósitos continentales del Plioceno y Pleistoceno, expuestos en Baja California Sur (Plioceno), Sonora y Yucatán (Pleistoceno) (Cruz et al., 2016; Langerbartel, 1953; Miller, 1980; White, 2010); vértebras de la familia Colubridae procedentes de localidades continentales del Plioceno y Pleistoceno de Baja California Sur (Plioceno), Chiapas, Estado de México, Guanajuato, Jalisco, Michoacán, Nuevo León, Puebla, Sonora Tamaulipas y Yucatán (Pleistoceno) (Álvarez y Huerta, 1974; Cruz et al., 2016; García Zepeda et al., 2009; Holman, 1969; Langerbartel, 1953; Miller, 1980; Montellano et al., 2008; Smith, 1980; Tovar, 2005; Van

Devender, 1985; White, 2010); también se cuenta con vértebras pleistocénicas pertenecientes a la familia Elapidae recuperadas en Yucatán (Langerbartel, 1953); asimismo vértebras encontradas en sedimentos pliocénicos y pleistocénicos de la familia Viperidae encontradas en Baja California Sur (Plioceno), Chihuahua, Estado de México, Hidalgo, Puebla, Sonora, Yucatán (Pleistoceno) (Brattstrom, 1955; Langerbartel, 1953; Messing, 1986; Miller, 1980; Santillán Badillo et al., 2004; Tovar, 2005; Van Devender, 1985; White et al., 2010) (Tabla 1). Hasta ahora, el registro fósil de la serpiente más antigua encontrado en México está representado por una vértebra aislada de un colúbrido, procedente de los depósitos del Plioceno medio de La Goleta, Michoacán, identificado como *Lampropeltis intermedius* Brattstrom, 1955.

El 27 de octubre del 2008, un grupo de paleontólogos del Instituto de Geología, UNAM, dirigido por el Dr. Jesús Alvarado Ortega, colectó un ejemplar casi completo de una serpiente, conservado en parte y contraparte, en los yacimientos lacustres del Plioceno tardío de Sanctórum, en el Municipio de Atotonilco El Grande, Estado de Hidalgo, en el centro de México, mismos que pertenecen a la secuencia plio-pleistocénica de la Formación Atotonilco El Grande. Este ejemplar es referido en este trabajo como JJAP-1. Además, la descripción de este fósil representa la caracterización más completa y detallada de una serpiente fósil del Estado de Hidalgo y que al mismo tiempo también representa el segundo registro más antiguo de serpientes (Plioceno) encontrado en el territorio nacional.

Los estudios de los escasos restos fósiles de serpientes encontradas en México son en términos generales, poco fundamentados en análisis comparativos amplios debido a la escasa información detallada disponible y/o publicada en estudios paleontológicos adecuados. Esta situación ha impedido alcanzar avances en la paleoherpetología mexicana, por lo que estos fósiles han tenido nula relevancia en los estudios filogenéticos, paleoecológicos, paleobiogeográficos y evolutivos de las serpientes. En este trabajo se describe el ejemplar fósil más completo de una serpiente fósil hasta ahora encontrado en México.

Tabla 1. Registros de las serpientes fósiles mexicanas organizada por familias y especies, respectivamente [basadas en los trabajos señalados en la columna Ref. 1, Langerbartel, 1953; 2, White, 1920; 3, Miller, 1980; 4, Cruz et. al., 2016; 5, Van Devender, 1985, 6, Tovar, 2005; 7, Brattstrom, 1955; 8, García Zepeda et. al., 2009; 9, White et. al., 2010; 10, White, 1980; 11, Álvarez y Huerta, 1974; 12, Smith, 1980; 13, Montellano et. al., 2008; 14, Holman, 1969; 15, Messing, 1986; 16, Santillán Badillo et. al., 2004].

	Especie	Localidad. Edad	Ref.
Boidae	<i>Boa constrictor</i>	Cueva de Actún Spukil, Yucatán. Pleistoceno tardío	1
	<i>Boa</i> sp.	San Luis Río Colorado, Sonora. Pleistoceno	2
		Las Tunas, BCS. Plioceno tardío-Pleistoceno temprano	3
		Gruta Loltún, Yucatán. Pleistoceno tardío	4
Colubridae	<i>Coluber mentovarius</i>	Cueva de Actún Spukil, Yucatán. Pleistoceno tardío	1
		Rancho la Brisca, Sonora. Pleistoceno	2, 5
	<i>Coluber</i> sp.	San Luis Río Colorado, Sonora. Pleistoceno	2
		Gruta Loltún, Yucatán. Pleistoceno tardío	4
	<i>Conopsis</i> sp.	Santa Cruz Nuevo, Puebla. Pleistoceno	6
	<i>Drymarchon corais</i>	Cueva de Actún Spukil, Yucatán. Pleistoceno tardío	1
	<i>Drymarchon</i> sp.	Gruta Loltún, Yucatán. Pleistoceno tardío	4
	<i>Drymobiuos margaritiferus</i>	Cueva de Actún Spukil, Yucatán. Pleistoceno tardío	1
	<i>Lampropeltis intermedius</i>	La Goleta, Michoacán. Plioceno medio	7
	<i>Lampropeltis</i> sp.	Santa Cruz Nuevo, Puebla. Pleistoceno	6
		Gruta Loltún, Yucatán. Pleistoceno tardío	4
	<i>Panterophis guttatus</i>	Portalitos, Guanajuato. Pleistoceno	8
		La Cinta, Michoacán. Pleistoceno tardío	
	<i>Pituophis</i> sp.	Las Tunas, BCS. Plioceno tardío-Pleistoceno temprano	3
	<i>Pseudelaphe flavirufa</i>	Cueva de Actún Spukil, Yucatán. Pleistoceno tardío	1
	<i>Rhinocheilus lecontei</i>	San Luis Río Colorado, Sonora. Pleistoceno	9
	<i>Senticolis</i> sp.	Santa Cruz Nuevo, Puebla. Pleistoceno	6
	<i>Spilotes pullatus</i>	Cueva de Actún Spukil, Yucatán. Pleistoceno tardío	1
	<i>Tantilla</i> sp.	Cueva San Josecito, Nuevo León. Pleistoceno	4
	<i>Salvadora</i> sp.	Rancho la Brisca, Sonora. Pleistoceno	10
<i>Trimorphodon tau</i>	Cantera de Jocotepec, Jalisco. Pleistoceno tardío	12	
<i>Trimorphodon</i> sp.	Santa Cruz Nuevo, Puebla. Pleistoceno tardío	6	
	Depresión central, Chiapas. Pleistoceno tardío	13	
	Santa Cruz Nuevo, Puebla. Pleistoceno	6	
Indeterminado	Cueva de Abra, Tamaulipas. Pleistoceno tardío	14	
Dipsadidae	<i>Heterodon simus</i>	Cueva San Josecito, Nuevo León. Pleistoceno	4
	<i>Hypsiglena</i> sp.		
	<i>Hypsiglena torquata</i>	Rancho la Brisca, Sonora. Pleistoceno	2
Natricidae	<i>Storeira</i> sp.	Cueva San Josecito, Nuevo León. Pleistoceno	4
	<i>Thamnophis cyrtopsis</i>	Rancho la Brisca, Sonora. Pleistoceno	5
	<i>Thamnophis eques</i>	Cerro de Tlapacoya, Estado de México. Pleistoceno tardío	11

	<i>Thamnophis scalaris</i>		
	<i>Thamnophis</i> sp.	Cantera de Jocotepec, Jalisco. Pleistoceno tardío	12
		Santa Cruz Nuevo, Puebla. Pleistoceno tardío	6
Viperidae	<i>Crotalus atrox</i>	Rancho la Brisca, Sonora. Pleistoceno	5
	<i>Crotalus durissus</i>	Santa Cruz Nuevo, Puebla. Pleistoceno	6
	<i>Crotalus scutulatus</i>	Gran Canal, Estado de México. Pleistoceno	7
	<i>Crotalus</i> sp.	Cueva Jiménez, Chihuahua. Pleistoceno-Holoceno	15
		Indefinida, Hidalgo. Pleistoceno	16
		Las Tunas, BCS. Plioceno tardío-Pleistoceno temprano	3
		Santa Cruz Nuevo, Puebla. Pleistoceno	6
		Rancho la Brisca, Sonora. Pleistoceno	5
		San Luis Río Colorado, Sonora. Pleistoceno	9
	Indeterminado	Cueva de Actún Spukil, Yucatán. Pleistoceno tardío	1
Margen del río Moctezuma, Sonora. Pleistoceno		9	

Dado el contexto descrito en los párrafos anteriores, este trabajo tiene como los siguientes objetivos:

OBJETIVOS

Objetivo general

- Determinar la identidad taxonómica de la serpiente fósil JJAP-1, por medio de anatomía comparada con distintos taxones de serpientes fósiles y recientes mexicanas, que permita reconocer rasgos osteológicos que soporten su determinación taxonómica.

Objetivo particular

- Proporcionar una descripción de la osteología conservada en JJAP-1, con especial énfasis en las vértebras y elementos craneales.

ANTECEDENTES

Consideraciones generales sobre las serpientes

La mayor parte de las características distintivas de las serpientes se concentran en el cráneo ya que le brindan una amplia capacidad cinética, y la desarticulación craneal, debido básicamente a la pérdida de los arcos temporales. Dado lo anterior, el hueso cuadrado actúa como el principal soporte de la mandíbula al estar articulado con el cráneo a través del hueso supratemporal. A diferencia de la mayoría de las lagartijas, el cerebro de las serpientes está encerrado en una caja craneal rígida formada por extensiones descendentes del frontal y parietal; los cuales, presentan una articulación extensa con el hueso basiparaesfenoideo por debajo del cerebro que resulta de la fusión del basiesfenoideo y paraesfenoideo. Así, las articulaciones meso y metacínéticas del techo del cráneo, presentes en los lagartos, ya no existen más en las serpientes. También se forma una nueva articulación procinética entre los dos frontales y la región nasal. De acuerdo con Pough et al. (2016), la cinética de la boca de algunas serpientes también es posibilitada por la amplia movilidad relativa del prefrontal en relación con el techo del cráneo y del maxilar en relación con el prefrontal (Figura 2).

La modificación de los huesos mandibulares en las serpientes incluye la fusión de la parte posterior de los huesos articular, el prearticular y el surangular para formar el llamado hueso compuesto; así como, la aparición de una superficie articular para el hueso compuesto en el extremo posterior del dentario. Además, el hueso coronoides sólo se encuentra en los linajes más primitivos de las serpientes, pero éste se pierde en el ancestro en común de Caenophidia (Pough, et al., 2016). Las serpientes tienen una sínfisis dentaria ligamentosa flexible; el hueso supraoccipital es excluido del margen del *foramen magnum* que sólo está formado por los exoccipitales. Otras modificaciones óseas de las serpientes son el alargamiento del cuadrado y supratemporal, la reducción general de las articulaciones entre los huesos del arco palatomaxilar y

el cráneo y una reducción o pérdida de las articulaciones entre los huesos del paladar (Figura 2) (Vitt y Caldwell, 2014).

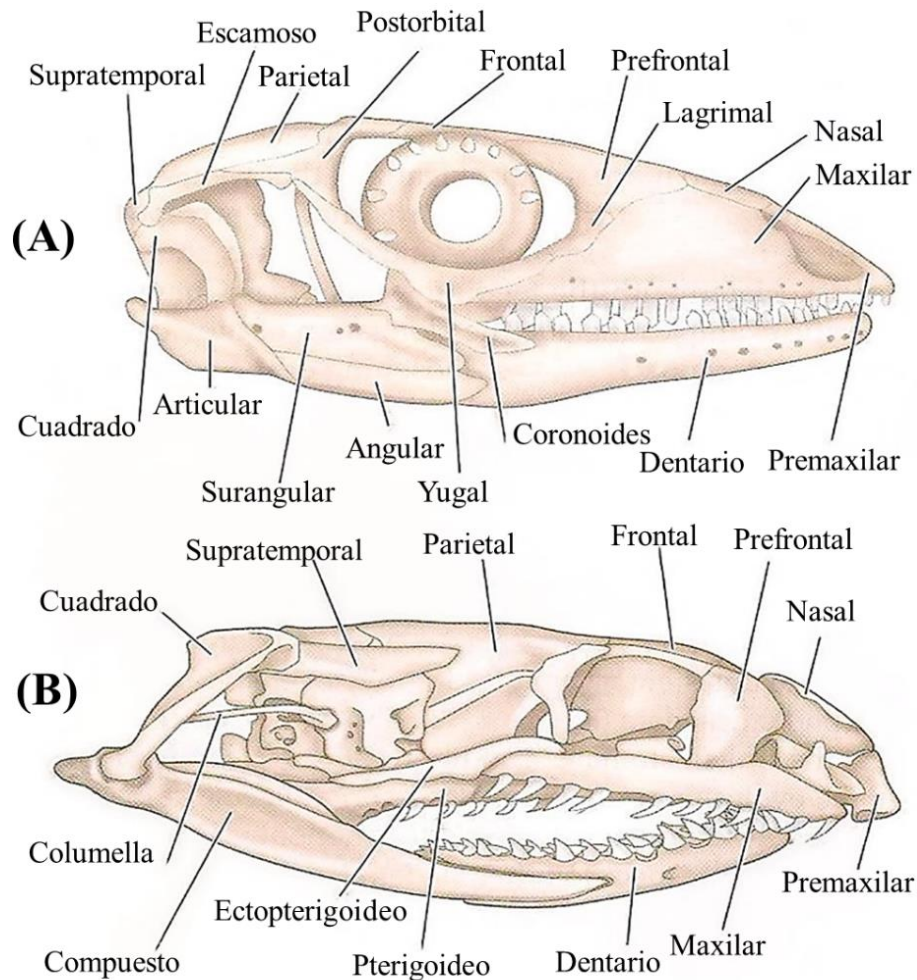


Figura 2. Comparación de los elementos óseos del cráneo de una lagartija (A) y una serpiente reciente (B), mostrando la modificación típica de las serpientes debida al cambio de forma y topología de algunos huesos y la fusión de otros (Modificado de Pough et al., 2016, fig. 4.43).

El conjunto especial y complejo de caracteres óseos que comparten muchas serpientes es reconocido como el grupo Macrostromata (Ritgen, 1828). Actualmente, esta condición es recuperada como una sinapomorfía en las filogenias modernas basadas en datos morfológicos (Conrad, 2008; Lee et al., 2007); sin embargo, la topografía resultante de los análisis filogenéticos moleculares rechaza esta hipótesis y sugieren que la condición macrostomática surgió varias veces en la historia evolutiva de la serpiente e incluso llegó a perderse de manera secundaria varias veces (Pough et al., 2016).

En las serpientes, la cintura pectoral y las extremidades anteriores están totalmente ausentes; la cintura pélvica y las extremidades posteriores cuando llegan a estar presentes son rudimentarias y visibles externamente como pequeños espolones córneos uno a cada lado de la abertura de la cloaca en las serpientes más antiguas. El alargamiento del cuerpo de las serpientes se logra mediante un aumento en el número de vértebras, que típicamente oscilan entre 120 y 240, aunque el número puede ser superior a 500 vértebras precaudales (Pough, et al., 2016; Vitt y Caldwell, 2014). A lo largo de todas las vértebras se encuentran un par de costillas (una a cada lado de cada vértebra), dándole una notable flexibilidad al cuerpo de las serpientes; esta flexibilidad permite una locomoción ondulatoria efectiva en el agua, sobre y bajo tierra y en arbustos y árboles (Vitt y Caldwell, 2014). El cuerpo de las serpientes está cubierto con escamas epidérmicas cuyo número, tamaño y disposición son a menudo específicas de cada especie. En la mayoría de las serpientes, el vientre tiene una serie de escamas grandes, transversalmente rectangulares que se extienden desde la garganta hasta la cola; en muchas serpientes, el número de escamas ventrales es igual al número de vértebras (Vitt y Caldwell, 2014).

Al carecer de extremidades, las serpientes se mueven, capturan, manipulan y consumen su presa usando sólo el cuerpo y la boca. Algunas capturan a las presas con la boca y simplemente las tragan, algunas sujetan a sus presas con porciones de su cuerpo y boca, algunas constriñen presas y otras inyectan venenos altamente tóxicos que deshabilitan o matan a las presas; las modificaciones en el cráneo ayudan a someter y tragar a las presas (Vitt y Caldwell, 2014).

Algunas características que generalmente se asocian con las serpientes también ocurren en uno o más taxones de lagartos con extremidades reducidas o sin extremidades; estas características no incluyen el supratemporal, epipterigoideo, huesecillos escleróticos en los ojos, la ausencia del tímpano y la trompa de Eustaquio. La condición sin extremidades de estos lagartos también da lugar a modificaciones corporales, que incluyen la presencia de más de 30 vértebras presacras; el pulmón izquierdo está ausente o muy reducido y el pulmón derecho es dominante (Vitt y Caldwell, 2014).

Las hipótesis filogenéticas de las serpientes más recientes publicadas incluyen datos morfológicos como moleculares (Grazziotin, et al., 2012; Hedges et al., 2009; Palci et al., 2013; Pyron, et al., 2014; Underwood, 1967; Wiens et al., 2008, 2012; Zaher et al., 2019; Zaher y Scanferla, 2011) (Figuras 3 y 4). Así, en algunos clados resultantes los rasgos morfológicos y

moleculares tienen valores de soporte contrastantes. En el caso de Alethinophidia, sus miembros comparten numerosos caracteres del cráneo, el sistema nervioso y músculos axiales. En otros casos como el de Caenophidia, su naturalidad está fuertemente apoyada en rasgos morfológicos, pero es rechazada a partir de datos moleculares (Cadle, 1988; Vidal et al., 2007a; Vidal y Hedges, 2009; Wiens et al., 2008, 2012). En otros casos, como el de las boas y pitones que comparten numerosos rasgos anatómicos, los datos moleculares señalan que estas serpientes constrictoras en realidad forman parte de dos familias separadas, Boidae y Pythonidae respectivamente (Figura 3) (Gauthier et al., 2012; Pyron, et al., 2014).

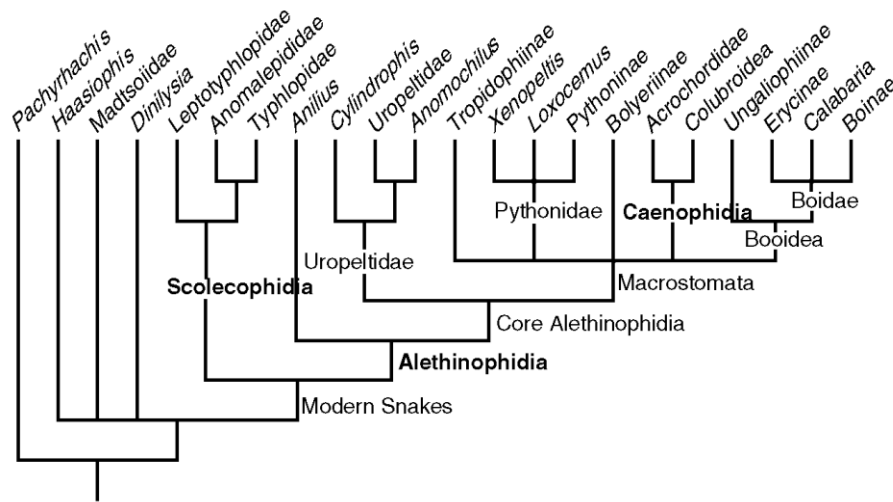


Figura 3. Hipótesis filogenética de las serpientes basada en datos morfológicos, moleculares y de registro fósil. (Tomado de Lee et al., 2007. fig. 10).

Durante mucho tiempo, las serpientes recientes han sido agrupadas como parte del clado Alethinophidia, originalmente reconocido por Nopcsa (1923); no obstante, en las últimas hipótesis filogenéticas publicadas, se reconoce que las serpientes recientes están incluidas en 26 familias, donde también se incluyen especies fósiles (Figueroa et al., 2016; Scanlon y Lee, 2011; Vidal et al., 2007b) (Figura 3). Actualmente, los colubroideos representan el grupo más diverso (Figura 4) (Vidal et al., 2007a; Vitt y Caldwell, 2014).

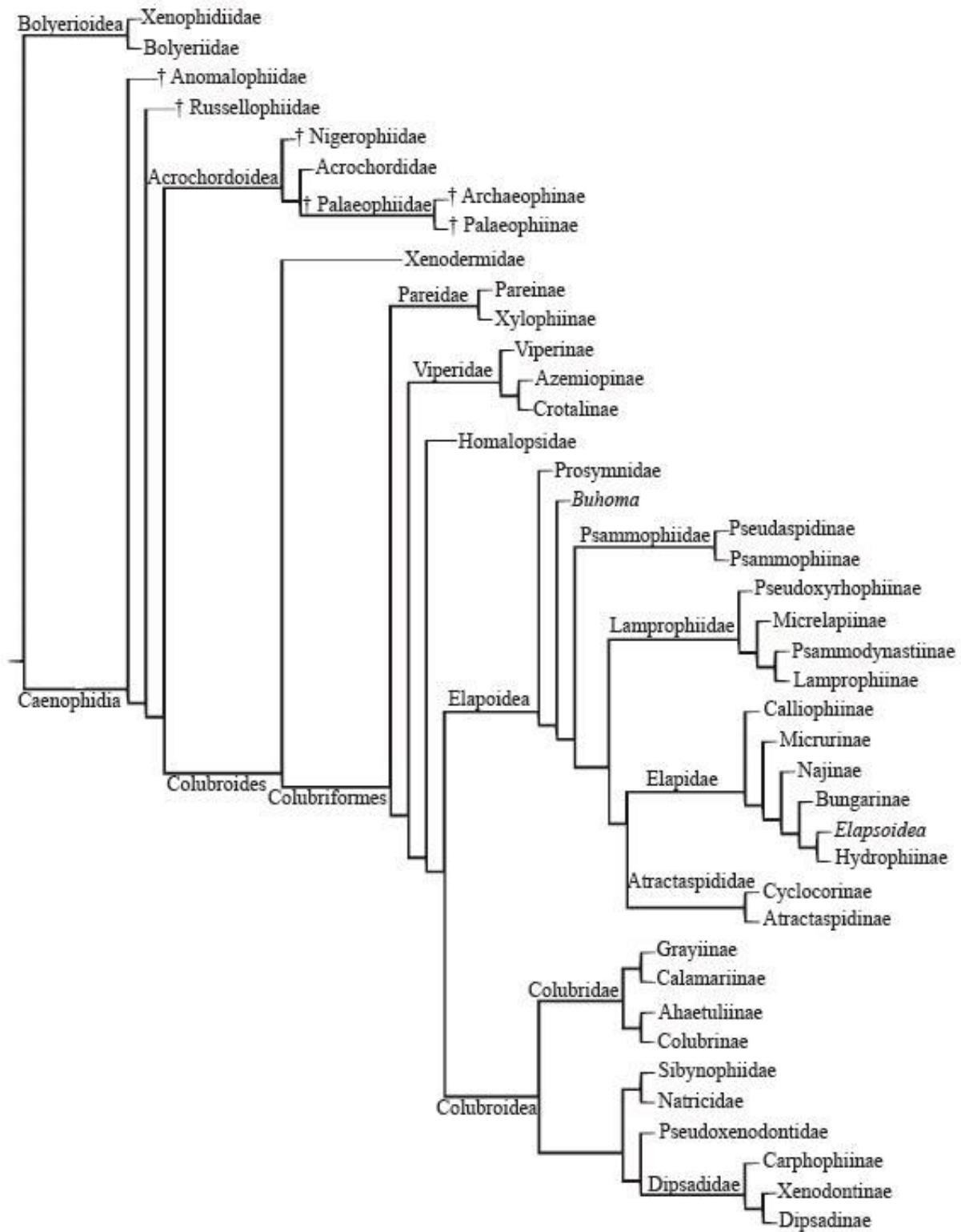


Figura 4. Hipótesis filogenética del clado Caenophidia basada en datos morfológicos, moleculares y de registro fósil (Modificado de Zaher et al., 2019, figs. 1-21).

ÁREA DE ESTUDIO

El sitio de Sanctórum

El ejemplar estudiado en esta tesis, JJAP-1, fue colectado en 2008 en Sanctórum, Hidalgo. Este sitio paleontológico fue descubierto a finales de la década de 1980 por el Dr. Oscar Carranza Castañeda y el Sr. Gerardo Álvarez Reyes, ambos adscritos al Departamento de Paleontología del Instituto de Geología de la UNAM. En este sitio afloran sedimentos arcillosos laminados depositados en un ambiente lacustre, con abundantes impresiones carbonosas de hojas, restos óseos de peces pequeños completos y algunos invertebrados; por eso, no fue explotado por sus descubridores de manera extensiva, porque en apariencia, no conservaba restos de otros grupos de vertebrados. Posteriormente, en los últimos años de la década de 1990, el equipo de paleobotánicos de la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza de la UNAM liderado por la Dra. María Patricia Velasco de León, inició los estudios geológicos y paleontológicos en la región de Santa María Amajac (Arellano-Gil et al., 2005; Becerra-Martínez, 2003; Becerra-Martínez et al., 2002; Fuentes-Guerra y Velasco-de León, 2002; Velasco-de León y Ortiz-Martínez, 2010; Zaragoza-Caballero y Velasco-de León, 2003; entre otros). El 27 de octubre del 2008, el equipo de paleoictiólogos del Instituto de Geología (Igl) de la UNAM encabezado por el Dr. Jesús Alvarado Ortega llevó a cabo una visita de reconocimiento a Sanctórum, donde hicieron una colecta exploratoria en este sitio; el primer fósil colectado en el lugar por este equipo fue el ejemplar JJAP-1.

Actualmente, el ejemplar JJAP-1 y todos los fósiles recuperados por el equipo del Igl están depositados en la Colección Nacional de Paleontología (CNP), albergada dentro el Museo María del Carmen Perrilliat Montoya de este Instituto en el Campus Central de la UNAM. La localidad Sanctórum-JAO está registrada en el catálogo de localidades de la CNP bajo el número Loc-IGM 3875.

La posición exacta de los sitios de colecta de los materiales de Velasco-de León no han sido publicados con precisión; sin embargo, es posible reconocer que, como la localidad fosilífera Sanctórum-JAO, está localizada dentro del pueblo de Sanctórum, Municipio de Atotonilco El Grande, Estado de Hidalgo, México (Figura 5). Este pueblo se asienta al centro de un pequeño valle limitado al norte por el Río Amajac; está bordeado por los cerros El Águila (al norte), Cerro Blanco (al este), El Picacho (al sur) y Mesa Chica (al oeste); y está alejado 12 km al noroeste del centro del pueblo y Cabecera Municipal, Atotonilco El Grande, y cerca de 20 km al norte de la ciudad capital del Estado de Hidalgo, Pachuca de Soto.



Figura 5. Ubicación general del sitio paleontológico de Sanctórum, en el Municipio de Atotonilco El Grande, en el Estado de Hidalgo, México (Modificado de Arrellano-Gil et al., 2005, fig. 1).

El acceso al sitio paleontológico de Sanctórum es posible a través de la Carretera Federal 105 que une a la ciudad de Pachuca con Mineral del Monte, Zacualtipán, y otros poblados del noreste de Hidalgo. Rumbo al norte y pasando Atotonilco El Grande, el borde oeste de la carretera 105 entronca con la Carretera Estatal que lleva al pueblo de Santa María Amajac, el más conocido en esta zona de Hidalgo por las albercas de aguas termales que posee. Tras andar 4.6 km desde el mencionado entronque, en una zona de pendientes pronunciadas de la Carretera Amajac-Atotonilco, inicia la Carretera Estatal Actopan Norte que se proyecta hacia el oeste bordeando el Valle del Río Amajac. Esta última carretera es extremadamente sinuosa

y se une a numerosos caminos secundarios de terracería; sin embargo, tras andar cerca de 10 km, ésta atraviesa el extremo sur del pueblo de Sanctórum para continuar hacia el oeste para más allá, llegar a Actopan (Figuras 5 y 6).

El sitio Sanctórum-JAO, donde fue colectado el ejemplar JJAP-1 se localiza en la falda de la cara este de una loma (aparentemente sin nombre) que bordea el extremo oriental de Sanctórum, entre las coordenadas 20°18'19.49" N y 98°46'44.30" O, a una elevación de 1681 msnm. A este sitio se llega por un camino secundario de terracería que une la Carretera Estatal Actopan Norte y el Río Amajac.

Geología de Sanctórum

El fósil JJAP-1 fue colectado en sedimentos de la Formación Atotonilco El Grande. Esta unidad litoestratigráfica fue descrita por Segerstrom (1961) a partir de una secuencia de rocas clásticas y lentes de caliza lacustre cubiertos o intercalados localmente por corrientes de basaltos que en conjunto alcanzan entre 500 y 600 m de espesor depositada en las cuencas de los ríos Metztlán y Amajac, y expuestas en la vecindad del pueblo y cabecera municipal homónimos (Figura 5). De acuerdo con distintos autores, esta formación consta de estratos gruesos de conglomerados en la base que son gradualmente sustituidos por estratos de textura más fina, incluyendo areniscas en la parte media y en la cima de la unidad, con algunas intercalaciones limo-arenosas, grauvacas, litarenitas, limolitas, lutitas limosas, margas, así como coladas de lava y depósitos de tobas y cenizas volcánicas (Aguilar-Arellano y Velasco-de León, 2002; Beltrán-Romero y Luna-Gómez, 1994; Salvador-Flores, 2001; Segerstrom, 1961). Los estratos de grano fino frecuentemente contienen fósiles de plantas, invertebrados y vertebrados (Figura 7), previamente estudiados por diferentes autores (Aguilar-Arellano et al., 2002; Arellano-Gil et al., 2005; Beltrán-Romero y Luna-Gómez, 1994; Kowallis et al, 1998; Reyes-Torres et al., 2002; Velasco-de León, et al., 2000; Velasco-de León y Aguilar-Arellano, 2002; Zaragoza-Caballero y Velasco-de León, 2003).

En los mapas disponibles y Léxico Estratigráfico del Servicio Geológico Mexicano (Juárez-Arriaga, 2009, Servicio Geológico Mexicano, 1995; también véase Fries, 1962; López-Ramos, 1978), la Formación Atotonilco El Grande descansa en discordancia sobre dos unidades mesozoicas fuertemente plegadas; mismas que, ya han sido identificadas como pertenecientes a las secuencias de las calizas Albiano-Cenomaniano de la Formación El Doctor y a las calizas y lutitas del Campaniano-Mastrichtiano de la Formación Méndez; así como, por secuencias vulcano sedimentaria de edad Eoceno-Mioceno del Grupo Pachuca; y al mismo tiempo, este conjunto está cubierto por depósitos basálticos y aluviales del Pleistoceno-Holoceno, así como aluvi3n cuaternario. Contrariamente, en la revisi3n de la geología regional de Atotonilco, Arellano-Gil et al. (2005) reconocieron que esas unidades Cretácicas en realidad son parte de las Formaciones El Abra y Soyatal, respectivamente; reconocen una unidad de conglomerados en la base del Grupo Pachuca que nombran Conglomerado Amajac de edad Eoceno–Oligoceno, y dividen la Formación Atotonilco El Grande en dos subunidades, la subunidad clástica del Plioceno y la subunidad basáltica de edad Plioceno-Pleistoceno (Figuras 6 y 7).

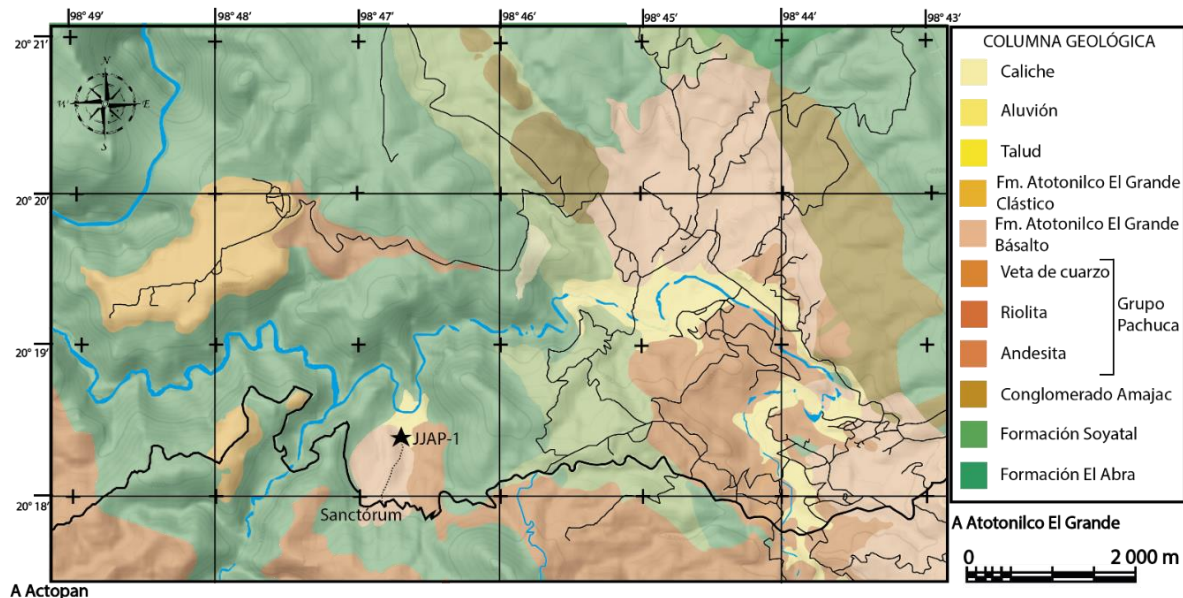


Figura 6. Mapa de la regi3n de Sanctórum mostrando las distintas unidades geológicas expuestas y la ubicaci3n del sitio de Sanctórum donde la serpiente f3sil JJAP-1 fue colectada (Modificado de Arellano-Gil, et al., 2005, fig. 2).

El estudio geológico de la Formaci3n Atotonilco El Grande elaborado por Arellano-Gil et al. (2005) cuenta con el levantamiento de columnas estratigráficas en distintas regiones, incluyendo una de la secuencia fosilífera de Sanctórum (Figura 7), la cual se ha interpretado como la parte

más profunda de un lago antiguo de montaña, denominado Paleolago de Amajac. Los fósiles recuperados en Sanctórum-JAO, incluyendo el ejemplar JJAP-1, fueron recuperados en estratos equivalentes a la sección entre los 20 y 35 m levantada por esos autores.

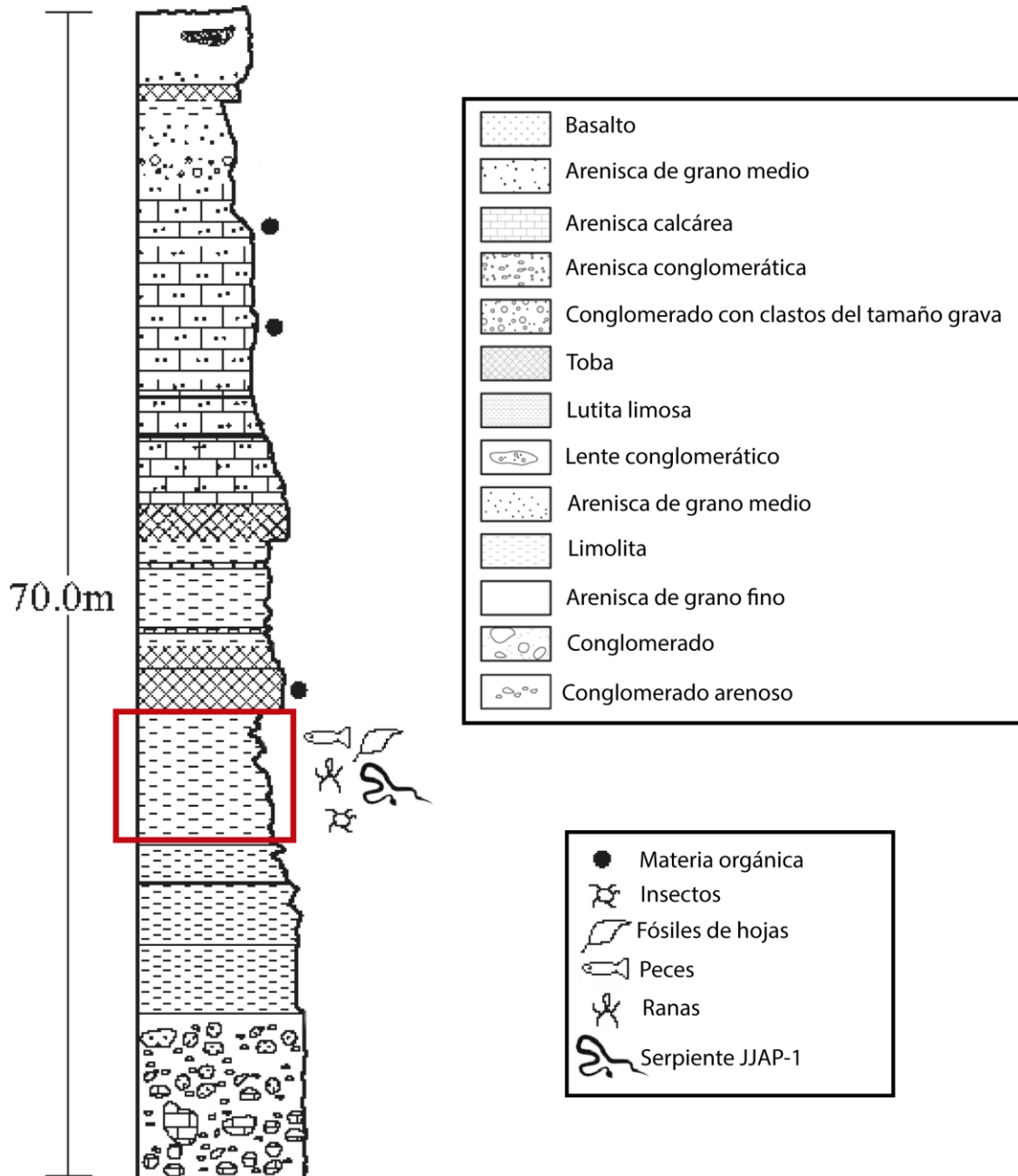


Figura 7. Columna estratigráfica de Sanctórum donde se incluye la posición de los estratos portadores del ejemplar JJAP-1 (rectángulo rojo) (Modificado de Arellano-Gil, et al., 2005, fig. 3).

MATERIALES Y MÉTODOS

Prospección y colecta de materiales fósiles

El autor de este trabajo participó en los trabajos de prospección y colecta de materiales fósiles en el sitio Sanctórum-JAO, entre el 2 y el 5 de marzo del 2018, en donde se esperaba recuperar nuevos ejemplares fósiles de serpientes para complementar el estudiado en este trabajo. Aunque los resultados de la colecta no fueron favorables, en esta temporada de campo, se llevó a cabo un reconocimiento general de los rasgos geológicos en la vecindad de Sanctórum, así como de la paleodiversidad conservada en este sitio. En esta temporada de campo se recuperaron numerosas impresiones carbonizadas de hojas y de otras estructuras vegetales, un fragmento de madera silicificada, muestras rocosas con abundantes ostrácodos y gasterópodos, fragmentos del cuerpo y ejemplares de pequeños peces (posibles goodeidos), así como los restos de una posible salamandra. Los fósiles colectados en 2018 se sumaron a todos los fósiles recolectados en Sanctórum-JAO desde el 2008.

Preparación del material fósil

El ejemplar fósil JJAP-1 es una serpiente fósil casi completa conservada en dos fragmentos rocosos compuestos de láminas milimétricas de arcillas poco consolidadas, contrapuestos que son diferenciadas como JJAP-1a y JJAP-1b. Por un lado, JJAP-1a está conservado en un fragmento rocoso relativamente grande, conserva la mayor parte de elementos craneales que también son los mejor conservados, así como la mayor parte de las vértebras cervicales, vértebras troncales y la parte anterior de las vértebras caudales, además de numerosas costillas. En cambio, JJAP-1b contiene escasos restos óseos del cráneo, algunas vértebras cervicales y costillas, así como la parte final de las vértebras caudales que forman la punta de la cola (Figuras 14 y 15). Ambas contrapartes de esta serpiente fueron preparadas siguiendo el mismo protocolo.

Los fragmentos rocosos que se encontraban cubriendo las superficies óseas de la serpiente JJAP-1 fueron removidos en su totalidad de manera mecánica, usando para ello puntas odontológicas finas, agujas de disección comerciales y un excavador manufacturado con la punta terminal de un alfiler entomológico pegado a un mango de madera. Se empleó el cincel neumático marca “Paleotool” del número 0 para capas gruesas de sedimentos del contorno del cuerpo, sin que la punta vibratoria de esta herramienta estuviera contacto o se acercara a las estructuras óseas conservadas en el ejemplar fósil. Todo este procedimiento de remoción de sedimentos se llevó a cabo bajo el microscopio estereoscópico. Los huesos rotos o fracturados fueron pegados con la aplicación puntual de cianocrilato (marca Krazy® Kola Loka) aplicado con la punta de alfileres entomológicos. El endurecimiento final del ejemplar y de los sedimentos suaves a su alrededor ocurrió con la aplicación de una solución fina de Plexigum en acetato de celulosa que fue aplicada con pinceles finos de pelo de camello. Dada la naturaleza laminar, suave, y poco consolidada de las rocas portadoras de los restos fósiles JJAP-1, ambas partes fueron embebidas en yeso odontológico para permitir su manejo y conservación a largo plazo (Figura 8).

Observación del material fósil

La preparación y la revisión de los rasgos óseos conservados en JJAP-1 se llevó a cabo a través de un microscopio estereoscópico marca Olympus®, modelo SZH10 (Figura 8). Imágenes de alta calidad fueron obtenidas de todo y cada una de las partes de este ejemplar bajo luz blanca y luz ultravioleta; se usaron lámparas de alta intensidad de luz UV con capacidad de emitir luz de baja y alta longitud de onda (254 y 365 nm, respectivamente), de marca UVP modelo UVGL-55. Todas las fotografías que ilustran este trabajo del ejemplar JJAP-1 y de los materiales comparativos fueron tomadas una cámara digital marca Nikon, modelo D5500, bajo las distintas condiciones de luz descritas anteriormente, así como con una cobertura con humo de magnesio. Las medidas consideradas fueron tomadas con un vernier electrónico (marca Traceable®, modelo 3415).



Figura 8. Herramientas utilizadas en la preparación de JJAP-1.

Materiales recientes de comparación

Dado la escasez de esqueletos de serpientes en las colecciones paleontológicas y neontológicas mexicanas consultadas en este trabajo, en esta tesis se invirtió un gran esfuerzo para reunir ejemplares, identificados a nivel de género y especie, de serpientes recientes que en este trabajo fueron utilizadas con fines comparativos, para dar soporte en la determinación taxonómica sugerida para JJAP-1. Estos ejemplares de especies recientes fueron donados a la CNP por la Colección de Anfibios y Reptiles del Museo de Zoología “Alfonso L. Herrera” de la Facultad de Ciencias, UNAM, y por el autor de esta tesis. Los ejemplares recientes conservados en medios diferentes (congelados, y fijados en soluciones acuosas al 70% de alcohol o al 10 % de formol) fueron preparados siguiendo el siguiente procedimiento:

Preparación de ejemplares recientes fijados en formol o alcohol

Existe un problema notable al extraer los huesos de ejemplares que fueron fijados con formol o alcohol (Figura 9). En éstos, hay un endurecimiento excesivo de los tejidos musculares y conectivos que terminan adhiriéndose fuertemente a los huesos debido a la deshidratación que ocurre con estos modos de conservación. Dado que no existe una técnica rápida y eficiente que permita retirar todos estos tejidos no mineralizados, se realizó la aplicación de una serie de procedimientos adquiridos empíricamente por colegas que se han enfrentado a esta misma situación.

Tras la identificación taxonómica precisa de cada ejemplar, usando claves basadas en caracteres morfológicas externos tales como escamas y coloración de estas, se retiraron la epidermis (escamas y piel) y las vísceras de los ejemplares usando un equipo de disección básico. Los ejemplares sin piel fueron sumergidos en un recipiente con agua corriente durante siete días, con cambios diarios de agua; esto permitió que por osmosis se elimine el formol y/o alcohol embebido en los tejidos no mineralizados, permitiendo así su rehidratación y reblandecimiento. Pasados los siete días, se procedió a eliminar la mayor cantidad de tejido muscular manualmente, con el uso de un equipo de disección básico. Del mismo modo, en cada ejemplar se desprendió la cabeza del cuerpo. Con ayuda de una aguja, se pasó un hilo grueso a través de los arcos neurales de las vértebras; lo cual evito su posterior disgregación. El “collar” de vértebras amarradas y las cabezas de cada ejemplar fueron cubiertos por una solución acuosa saturada de detergente comercial (en este caso se usó el detergente en polvo de la marca Roma®); estos fueron colocados en un recipiente que fue sometido a fuego lento hasta alcanzar la ebullición, manteniéndose esta de manera constante durante 90 minutos. Al enfriarse esta solución, los restos óseos se dejaron secar al aire 48 horas y posteriormente se sumergieron en una solución acuosa al 2% de potasa caustica (KOH) durante 7-10 días, revisando diariamente el efecto del KOH en el tejido muscular.

Toda vez que fue posible observar que los tejidos no mineralizados lograban desprenderse del hueso por simple gravedad o como efecto de una leve presión aplicada con agujas de disección, el material orgánico se extrajo de la solución de KOH y se sometió a baños de agua limpia corriente, aplicada por medio de una piseta. En este último paso, se usaron pinzas y pinceles de cerdas duras que permitieron separar suavemente los restos de tejidos blandos de las superficies de los huesos. Al concluir la limpieza, los elementos óseos resultantes se dejaron secar al aire, a la sombra y a

temperatura ambiente por al menos 48 horas. Dado que los huesos de las serpientes son demasiado pequeños para ser pecados o marcados, aquéllos obtenidos de un mismo ejemplar deben mantenerse juntos en recipientes cerrados en donde se introducen las etiquetas de identificación (Figura 9). Al momento de analizar estos ejemplares, es recomendable siempre hacerlo de manera aislada y no mezclar o unir huesos de distintos ejemplares en un solo lugar porque al carecer de una peca o marca, es fácil que estos huesos acaben mezclados.



Figura 9. Material osteológico de especies recientes preparado y usado en este trabajo con fines comparativos. CMR-1219, secuencia en orden de vértebras de *Boa imperator* (Daudin, 1803) (abajo e izquierda); CMR-1224, secuencia en orden de vértebras de *Leptophis mexicanus* Duméril, Bibron y Duméril, 1854 (arriba); CMR-1222, vértebras desarticuladas (abajo y derecha) y huesos cuadrado, ectopterigoideo, pterigoideo, dentario y hueso compuesto (centro abajo) de *Nerodia rhombifer* (Hallowell, 1852).

Nomenclatura y abreviaciones anatómicas

El orden adoptado en este trabajo para describir los huesos del ejemplar JJAP-1 (ver resultados), corresponde a las regiones corporales propuestas por Szyndlar (1984). De igual manera, la nomenclatura y abreviaciones usadas para describir e ilustrar sus rasgos anatómicos se ilustran de manera general en las Figuras 10-13, y se apegan a aquellos usados en otros trabajos anatómicos de serpientes similares a éste, publicados, por diversos autores (Auffenberg, 1963; Cundall e Irish, 2008; Holman, 2000; McDowell, 2008).

Acrónimos institucionales

Los restos osteológicos de serpientes estudiados como elementos comparativos en este trabajo incluyen ejemplares depositados en las instituciones con los acrónimos siguientes:

BUAP— Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, en la ciudad de Puebla.

BUAPALO AKT— Colección de Material Reciente de Comparación, Laboratorio de Paleontología de la Facultad de Ciencias Biológicas, BUAP.

CMR— Colección de Material Reciente, una subcolección que incluye restos de especies recientes incluidas dentro de la Colección Nacional de Paleontología, Instituto de Geología (Igl), Universidad Autónoma de México (UNAM), Ciudad de México.

IGM— Colección de Tipos, una subcolección que contienen ejemplares Tipo y Vouchers formalmente publicados en revistas científicas, que forma parte de la Colección Nacional de Paleontología, Instituto de Geología, UNAM, acrónimo derivado del primer nombre que recibió este instituto, Instituto Geológico de México.

JJAP— Acrónimo temporalmente asignado al ejemplar estudiado en esta tesis que se construyó de las primeras letras del nombre completo del autor. Este acrónimo sólo es válido para este trabajo dado que, como lo marca el reglamento de la CNP, cuando el ejemplar sea publicado formalmente se le asignará un número formal que seguirá al acrónimo IGM.

Material Reciente de Comparación

Los esqueletos completos o elementos óseos aislados de los siguientes grupos, géneros y especies nominales, representantes de serpientes recientes y fósiles, fueron empleados como materiales comparativos en este trabajo:

Familia Boidae Gray, 1825
Subfamilia Boinae Gray, 1825

Boa imperator (Daudin, 1803): CMR-1219. Consta de todas las vértebras del cuerpo ordenadas en forma de “collar”, cráneo desarticulado y costillas.

Boa constrictor Linnaeus, 1758: CMR-645. Consta de vértebras desarticuladas y elementos del cráneo desarticulados y costillas.

Boa sp. ejemplar IGM-5591. Consta de una vértebras aislada, posiblemente troncal.

Superfamilia Colubroidea Oppel, 1811

Familia: Colubridae Oppel, 1811

Subfamilia: Colubrinae Oppel, 1811

Conopsis lineata (Kennicott, 1859): BUAPALO AKT-185, BUAPALO AKT-198, BUAPALO AKT-199; ejemplares que conservan distintas vértebras desarticuladas, costillas y elementos del cráneo desarticulados.

Leptophis mexicanus Duméril, Bibron y Duméril, 1854: CMR-1224. Consta de todas las vértebras del cuerpo ordenadas en forma de “collar”, cráneo desarticulado y costillas.

Oxybelis aeneus (Wagler, 1824): CMR-1225. Consta de todas las vértebras del cuerpo ordenadas en forma de “collar”, cráneo desarticulado y costillas.

Pituophis sp.: IGM-5592. Consta de una vértebras aislada, posiblemente troncal.

Familia Dipsadidae Bonaparte, 1838

Subfamilia Carphophiinae Zaher et al., 2009

Diadophis punctatus (Linnaeus, 1766): BUAPALO AKT-196. Consta de vértebras desarticuladas y elementos del cráneo desarticulados y costillas.

Subfamilia: Dipsadinae Bonaparte, 1838

Geophis multitorques (Cope, 1885): BUAPALO AKT-236. Consta de vértebras desarticuladas y elementos del cráneo desarticulados y costillas.

Hypsiglena ochrorhyncus Cope, 1860: BUAPALO AKT-222. Consta de vértebras desarticuladas y elementos del cráneo desarticulados y costillas.

Leptodeira annulata (Linnaeus, 1758): BUAPALO AKT-220. Consta de vértebras desarticuladas y elementos del cráneo desarticulados y costillas.

Ninia sebae (Duméril, Bibron y Duméril, 1854): BUAPALO AKT-93. Consta de vértebras desarticuladas y elementos del cráneo desarticulados y costillas.

Rhadinea laureata (Günther, 1868): CMR-1237. Consta de vértebras desarticuladas y elementos del cráneo desarticulados y costillas.

Subfamilia Xenodontinae Bonaparte, 1845

Conophis vittatus Peters, 1860: CMR-1220. Consta de todas las vértebras del cuerpo ordenadas en forma de “collar”, cráneo desarticulado y costillas.

Familia Natricidae Bonaparte, 1838

Nerodia rhombifer (Hallowell, 1852): CMR-1222. Consta de vértebras desarticuladas y elementos del cráneo desarticulados y costillas.

Storeria dekayi (Holbrook, 1839): CMR-1228. Consta de todas las vértebras del cuerpo ordenadas en forma de “collar”, cráneo desarticulado y costillas.

Thamnophis sumuchrasti (Cope, 1867): CMR-1229, CMR-1230. Dos ejemplares los cuales cada uno consta de todas las vértebras del cuerpo ordenadas en forma de “collar”, cráneo desarticulado y costillas.

Familia Viperidae Oppel, 1811

Subfamilia: Crotalinae Oppel, 1811

Crotalus ruber Cope, 1892: CMR-647; ejemplar que sólo consta de vértebras desarticuladas.

Crotalus scutulatus (Kennicott, 1861): CMR-1225; ejemplar representado sólo por elementos óseos desarticulados del cráneo.

Crotalus sp.: IGM-5593. Consta de una vértebras aislada, posiblemente troncal.

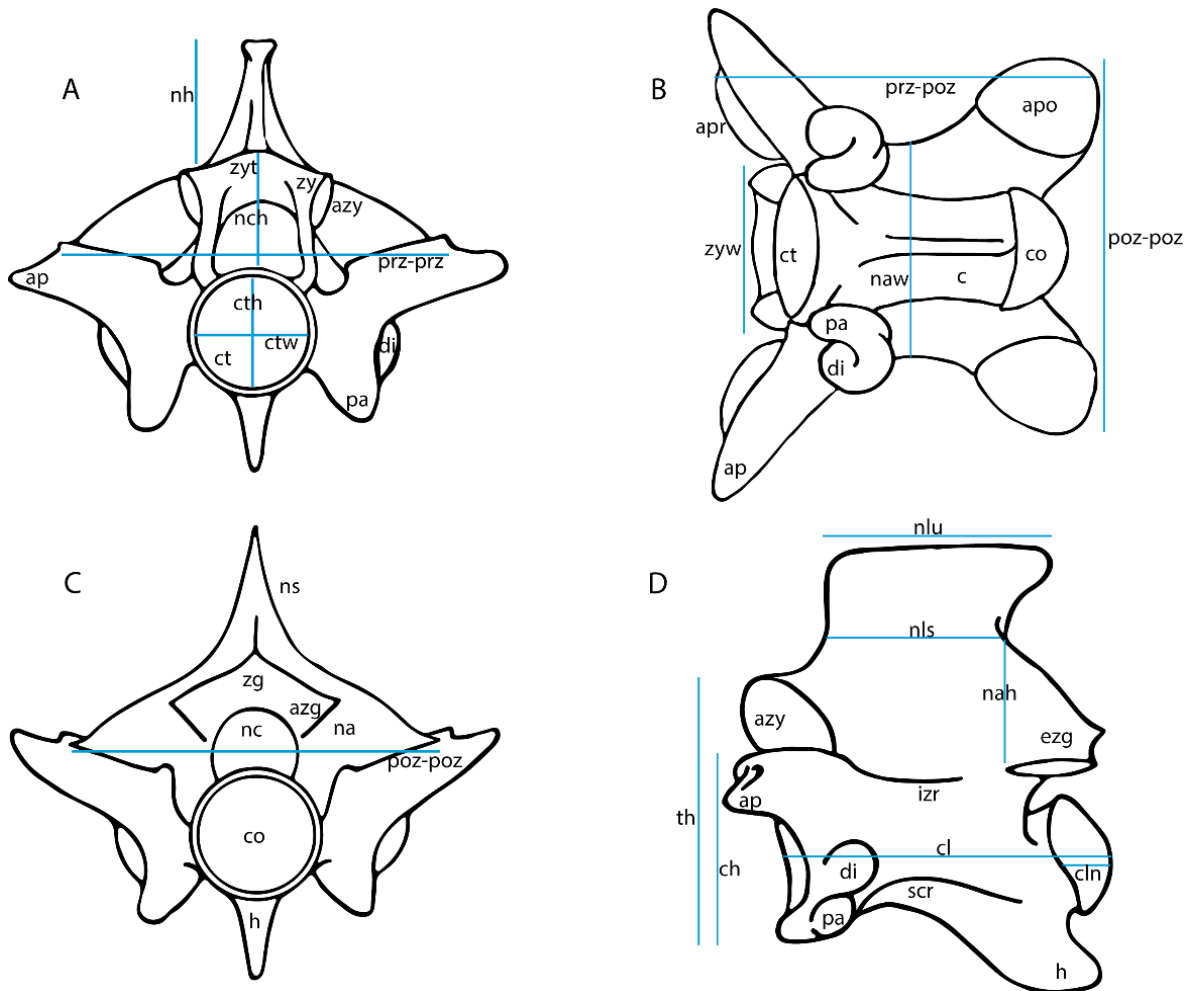


Figura 10. Medidas y terminología utilizada en la descripción de las estructuras vertebrales. (A) Vista anterior; (B) Vista posterior; (C) Vista ventral; (D) Vista lateral. Abreviaturas: ap, procesos accesorios prezigapofisiales; apo, superficies articulares postzigapofisiales; apr, superficies articulares prezigapofisiales; azg, superficies articulares zigantrales; azy, superficies articulares zigofenales; c, centrum; ch, altura del centrum; cl, longitud del centrum; cln, longitud del cóndilo; co, cóndilo; ct, cótilo; cth, altura del cótilo; ctw, ancho del cótilo; di, diapófisis; ecp, ectopterigoideo; ezg, espina epizigapofisial; h, hipapófisis; izr, borde interzigapofisial; na, arco neural; nah, altura del arco neural; naw, ancho del arco neural; nc, canal neural; nch, altura del canal neural; nh, altura de la espina neural; nls, longitud de la base de la espina neural; nlu, longitud total de la espina neural; ns, espina neural; pa, parapófisis; poz-poz, postzigapófisis-postzigapófisis; prz-poz, prezigapófisis-postzigapófisis; prz-prz, prezigapófisis-prezigapófisis; scr, borde subcentral; th, altura total anterior; zg, zigantrum; zy, zigofeno; zyt, espesor del zigofeno; zyw, ancho del zigofeno (Modificado de Auffenberg, 1963, figs. 2-4).



Figura 11. Variabilidad de los rasgos en las vértebras troncales de las serpientes. Primera fila: arco neural (na) en vista posterior moderadamente abovedado (1) o deprimido (2). Segunda fila: borde anterior de zigosfeno (zy) en vista dorsal, convexo (1); cóncavo (2); sinuoso (3). Tercera fila: espina neural (ns) en vista lateral, borde anterior biselado (1); borde anterior recto y borde posterior socavado (2); tanto el bordes anterior y posterior socavados (3). Cuarta fila, grupo izquierdo: procesos accesorios prezigapofisiales (ap) en vista dorsal, truncado (1); moderadamente puntiagudo (2); agudamente puntiagudo (3). Cuarta fila, grupo derecho: superficies articulares prezigapofisiales (apr) en vista dorsal, redondeado (1); ovalado (2); ovoide (3); subtriangular (4); auriculiforme (5). Quinta fila, grupo izquierdo: quilla hemal (hk) en vista ventral (anterior a superior), cuneado (1); oblongo (2); oblolanceolado (3); espatulado (4); gladiado (5). Quinta fila, grupo derecho: hipapófisis (h) en vista lateral, truncada (1); redondeada (2); puntiaguda (3) (Modificado de Holman, 2000, fig. 10).

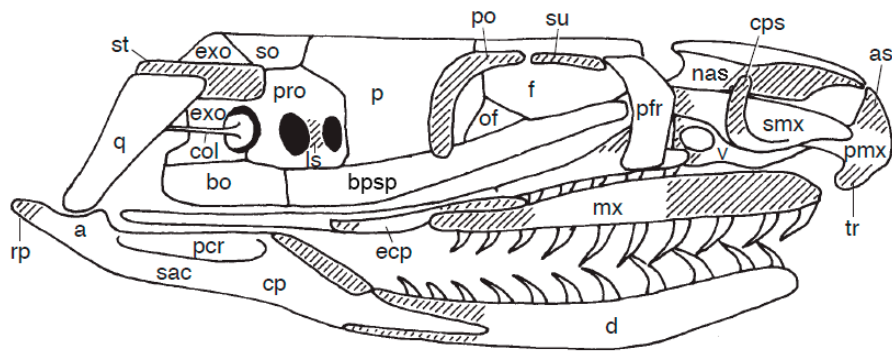


Figura 12. Vista lateral de los elementos óseos del cráneo generalizado de una serpiente reciente. Abreviaturas: a, articular; as, proceso ascendente del premaxilar; bo, basioccipital; bpsp, basiparaesfenoideo; col, columella; cp, hueso compuesto; cps, proceso conchal del septomaxilar; d, dentario; ecp, ectopterigoideo; exo, exoccipital; f, forntal; ls, lateroesfenoide; mx, maxilar; nas, nasal; of, foramen óptico; p, parietal; pcr, cresta prearticular; pfr, prefrontal; pmx, premaxilar; po, postorbital; pro, proótico; q, cuadrado; rp, proceso retroarticular; sac, cresta surangular del hueso compuesto; smx, septomaxilar; so, supraoccipital; st, supratemporal; su, supraorbital; tr, proceso transversal del premaxilar; v, vómer (Modificado de Cundall e Irish, 2008, fig. 2).

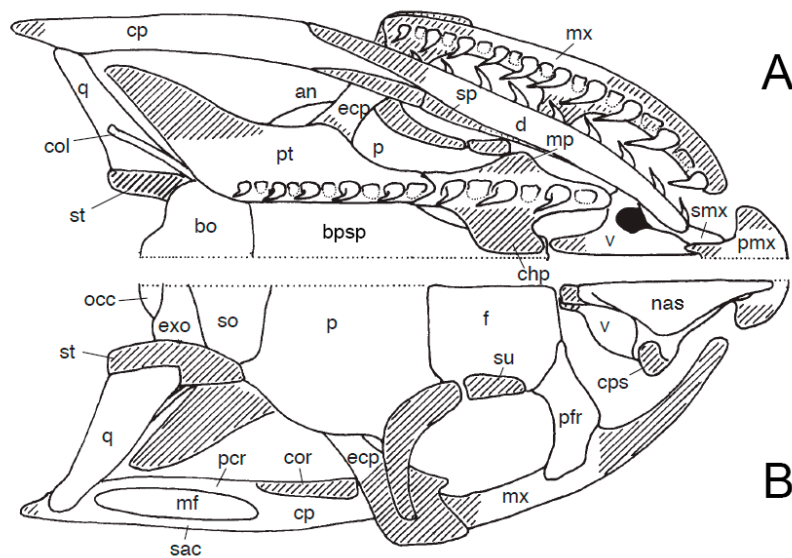


Figura 13. Vista ventral (A) y dorsal (B) de los elementos óseos del cráneo generalizado de una serpiente reciente. Abreviaturas: an, angular; bo, basioccipital; bpsp, basiparaesfenoideo; chp, proceso coanal del palatino; col, columella; cor, coronoide; cp, hueso compuesto; cps, proceso conchal del septomaxilar; d, dentario; ecp, ectopterigoideo; exo, exoccipital; f, frontal; mf, fosa mandibular; mp, proceso maxilar del palatino; mx, maxilar; nas, nasal; occ, cóndilo occipital; p, parietal; pcr, cresta prearticular; pfr, prefrontal; pmx, premaxilar; pt, palatino; q, cuadrado; sac, cresta surangular del hueso compuesto; smx, septomaxilar; so, supraoccipital; sp, splenial; st, supratemporal; su, supraorbital; v, vómer (Modificado de Cundall e Irish, 2008, fig. 3).

RESULTADOS

Paleontología sistemática

Orden Squamata Opper, 1811

Suborden Serpentes Linnaeus, 1758

Infraorden Alethinophidia Nopcsa, 1923

Superfamilia: Colubroidea Opper, 1811

Familia Dipsadidae Bonaparte, 1838 *sensu* Zaher et al., 2019

Género y especie indeterminados

(Figuras 14-19)

Material referido—JJAP-1, ejemplar conservado en parte y contraparte (JJAP-1a y JJAP-1b, en Figura 14 y 15 respectivamente) que conserva la mayor parte del esqueleto postcraneal y gran parte de los huesos del cráneo y las mandíbulas. Debe considerarse que el número de catálogo referido es temporal y su alcance no rebasa el presente trabajo; como lo marca el reglamento de la Colección Nacional de Paleontología, una vez que este ejemplar sea publicado en un artículo científico formal, se procederá a asignarle un número de catálogo formal de esta colección.

Localidad— Localidad Loc-IGM 3875. Sanctórum-JAO, sedimentos laminares arcillosos expuestos al norte del pueblo de Sanctórum, perteneciente al Municipio de Atotonilco El Grande, Estado Hidalgo, centro de México (Figuras 5 y 6).

Edad— Sección de sedimentos laminares arcillosos de edad pliocénica (Figura 7) descrita por Arellano-Gil, et al. (2005) que forma parte de la secuencia plio-pleistocénica de la Formación Atotonilco El Grande descrita por Segerstrom (1951).



Figura 14. JJAP-1a, parte de la serpiente fósil de Sanctórum-JAO. Escala =5 cm.



Figura 15. JJAP-1b, contraparte de la serpiente fósil de Sanctórum-JAO. Escala =5 cm.

Descripción

Rasgos generales

El ejemplar JJAP-1 presenta una conservación duripártica, sin mostrar rasgos que sugieran que fue mínimamente permineralizado (ya que no hay re-cristalización, ni cristales que no sean de fosfato de calcio formando los huesos). Aunque la columna vertebral del ejemplar no está conservada completamente, su región media abdominal muestra vértebras y costillas desarticuladas, el resto del cuerpo muestra huesos bien articulados y en posición de vida; esto permite sugerir que en vida JJAP-1 pudo alcanzar una longitud total cercana a los 383 mm, en donde la cabeza tenía una longitud cercana a 15.44 mm y una altura que pudo estar entre 8.71 y 10.36 mm. Las costillas conservadas en la región abdominal son gruesas y arqueadas mientras que las espinas neurales de las vértebras troncales son notablemente largas, lo que sugiere que este ejemplar poseía un cuerpo cilíndrico y robusto (Figuras 14 y 15).

Dos rasgos en la conservación del ejemplar JJAP-1 permiten reconocer las condiciones en que fue depositado y que, finalmente permitieron su excelente conservación. Por un lado, aunque la región anterior de su cuerpo está extendida; su parte media está fuertemente curvada provocando que la punta de su cola se conserve muy cerca de la región cervical del ejemplar. Por otro lado, en esta serpiente las vértebras de la región precaudal y sus costillas están conservadas completas pero desarticuladas y dispersas lejos del eje corporal de este animal; esto sugiere que el cuerpo del ejemplar sufrió una explosión, poco después de su muerte y antes de ser sepultada. Dicha explosión corporal pudo ocurrir por la descomposición del último alimento ingerido por este animal; sin embargo, no hay restos de ningún otro organismo que puedan ser identificados en asociación a los huesos propios de esta serpiente. De igual modo los huesos del cráneo de este ejemplar están conservados, desarticulados y desplazados fuera de su posición de vida, lo que permite reconocer que esta parte del esqueleto ya estaba desarticulada antes de ser sepultada. El modo de conservación de los elementos óseos de JJAP-1 señalados arriba permiten reconocer que este ejemplar se depositó en condiciones de baja profundidad y corrientes escasas o nulas que evitaron el transporte de ejemplar y favorecieron su conservación en posición enroscada y el escaso transporte de sus huesos (vértebras, costillas y elementos del cráneo) naturalmente desarticulados (Figuras 14-18).

Huesos de la Unidad del Cráneo

Frontal y nasal— En JJAP-1a, por arriba y adelante del maxilar derecho y por adelante del hueso postorbital existen fragmentos óseos laminares y de superficie lisa que por criterios de topología podrían corresponder a los huesos nasal y frontal. No existen argumentos que permitan corroborar con mayor precisión estos huesos (Figura 16A).

Parietal— Fragmentos de este hueso están conservados en la parte y contraparte de JJAP-1. En la parte, JJAP-1a (Figura 16A), está expuesta la superficie interna de este hueso y muestra su superficie externa en contacto con la roca portadora. Puede señalarse que, en vista dorso ventral el techo de este hueso es de aspecto ligeramente trapezoidal, tan largo como ancho, y con el extremo posterior progresivamente estrecho. Sus bordes laterales son ligeramente curvos y convexos; su borde anterior, curvo y claramente cóncavo, presenta dos terminaciones laterales agudas proyectadas hacia adelante. Las extensiones laterales descendentes del parietal no están conservadas excepto por dos fragmentos que surgen cerca de sus proyecciones anteriores agudas, así como por un fragmento grande, de aspecto laminar y sinuoso, correspondiente a la región posterior de la extensión lateral descendente izquierda (Figura 16A). JJAP-1b (Figura 16B), conserva gran parte del componente ventral del parietal, exponiendo su superficie interna que muestra un aspecto laminar y liso; esta región del parietal tiene forma triangular dirigida hacia adelante y con una mella latero posterior, en donde este hueso pudo estar suturado al proótico o al basiparaesfenoideo. Aunque parcialmente cubierto por el basioccipital, al parecer el borde dorsal posterior del parietal es notablemente curvo y convexo. No es posible observar ningún foramen nervioso en el parietal.

Basiparaesfenoideo— Este hueso es resultado de la fusión de dos huesos, el basiesfenoideo (atrás), y el paraesfenoideo (adelante). En JJAP-1b se exhibe la superficie ventral del cráneo (Figura 16B), donde el basiparaesfenoideo está conservado parcialmente exponiendo su superficie externa (ventral) y está conservado con su extremo inclinado hacia el interior de la roca portadora. Aunque la terminación anterior de este hueso no está conservada, es posible señalar que su forma en vista ventrodorsal es triangular, notablemente más ancha en su extremo posterior. El borde posterior de este hueso que en vida se une al borde anterior del hueso basioccipital, es sinuoso y

con un par de mellas cóncavas laterales. Los bordes laterales de este hueso son ondeados y muestran una sección posterior corta y cóncava, una sección media con una larga y ligera concavidad, así como una región anterior (*rostrum* del basiparaesfenoideo) incompleta, pobremente convexa.

El basiparaesfenoideo de JJAP-1 no está completo. Por eso, no es posible reconocer su *rostrum* (cresta frontal y surco trabecular) que en vida debió extenderse dorsalmente hasta encontrarse con el componente horizontal descendente del frontal. Tampoco se observan sus procesos trabeculares que en vida debieron proyectarse lateralmente a cada lado de la región alargada de este hueso por debajo de la órbita. A pesar de ello, es posible que un fragmento grande de la cresta frontal de este hueso este conservado arriba de la región anterior de las mandíbulas (Figura 16B).

La superficie externa (ventral) del basiparaesfenoideo es mayormente lisa pero desigual (Figura 16B). Aquí, este hueso muestra una bóveda ventral poco pronunciada (accidentalmente perforada durante la preparación), proyectada al centro del tercio posterior de este hueso, en su región más ancha, y por debajo de la zona que internamente estaba alojada la fosa pituitaria. En este tercio posterior del basiparaesfenoideo surgen las alas laterales incospícuas que se proyectan lateralmente inclinándose hacia arriba (mismas que en vida se extendían hasta encontrarse con las extensiones laterales descendentes del parietal). Un par de pequeños forámenes están presentes en la parte media de cada una de las alas laterales, el primero, colocado más adelante y arriba, corresponde al foramen del nervio simpático en tanto que el segundo, ligeramente más pequeño que anterior, es el foramen del nervio abductor.

Proótico— En el ejemplar estudiado sólo se conservó el proótico derecho. Aquí, gran parte del cuerpo central de este hueso complejo se perdió; de esa manera, en JJAP-1a se muestra la cara interna del componente óseo que se expone externamente y solo una pequeña porción de lo que fueron sus componentes dorsales (cerca del parietal) y ventral (alejado del parietal) (Figura 16A). En JJAP-1b se exhibe la impresión externa del componente interno de este hueso (Figura 16B). Es posible observar la presencia de un par de grandes forámenes que, en vida perforaban este hueso desde su superficie medial hasta la superficie lateral.

Prefrontal— En el ejemplar estudiado sólo se conserva parte del prefrontal derecho en JJAP-1b (Figura 16B); éste expone su superficie lateral que tiene el aspecto de una luna menguante. Internamente este hueso presenta una extensión laminar fina curvada hacia atrás que, en vida

formaba la superficie anterior de la órbita. El extremo lateral basal de este hueso es de aspecto masivo, largo y con un borde ventral sinuoso mientras que el extremo dorsal es amplio y enteramente laminar.

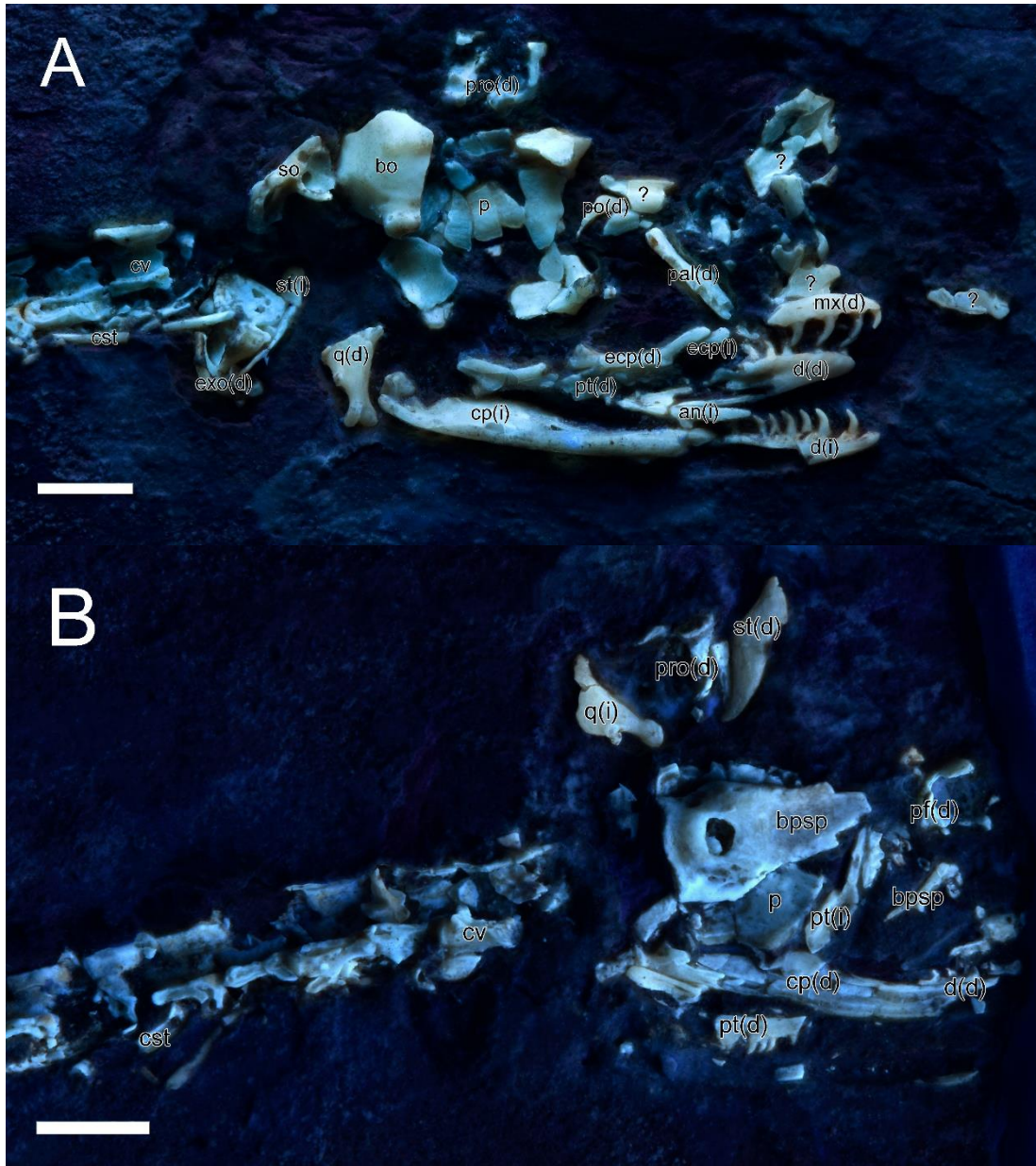


Figura 16. Imágenes de los elementos óseos de la cabeza y primeras vértebras conservados en el ejemplar JJAP-1 obtenidas bajo luz UV, conservados en parte, JJAP-1a (A), y contraparte, JJAP-1b (B). Abreviaturas: (d) elemento óseo del lado derecho; (i), elemento óseo del lado izquierdo; ?, elementos no identificables; an, angular; bo, basioccipital; bpsp, basiparaesfenoideo; cp, hueso compuesto; cst, costilla; cv, vértebra cervical; d, dentario; ecp, ectopterigoideo; exo, exoccipital; f, frontal; mx, maxilar; p, parietal; pal, palatino; pf, prefrontal; po, postorbital; pro, proótico; pt, pterigoideo; q, cuadrado; so, supraoccipital; st, supratemporal. Escala = 2 mm.

Basioccipital— Este hueso impar que ocupa la región media posterior del basicráneo está bien conservada en JJAP-1a (Figura 16A). Este hueso sufrió un desplazamiento giratorio que llevó al cóndilo occipital hacia la región mandibular; además, expone su superficie externa (ventral) de manera inclinada debido a que su extremo lateral izquierdo está proyectado hacia afuera de la roca portadora.

En vista ventrodorsal, el basioccipital es un hueso subtriangular, con bordes laterales ligeramente redondeados que en vida se unían a los exoccipitales, así como un borde anterior sinuoso, con una concavidad media y dos proyecciones convexas laterales, que en vida se suturaba con el borde posterior sinuoso del basi paraesfenoideo.

El basioccipital tiene una estructura laminar con forma de bóveda proyectada ventralmente; éste posee un par de tubérculos basioccipitales conspicuos de aspecto bilobular y extendidos, sobre las regiones ventrolaterales de la mitad anterior de este hueso. La cresta media de este hueso es apenas reconocible; su forma de “Y” consta de una rama medio corta y recta que se extiende anteriormente, hasta llegar al nivel posterior de los tubérculos, así como un par de ramas largas y curvas que se extienden posteriormente, hasta llegar al borde posterolateral del hueso, muy cerca de la base del cóndilo occipital. El cóndilo occipital forma una estructura masiva, posterior y media, cuyo aspecto semiesférico incluye un borde dorsal plano y con una superficie posterior ligeramente convexa. En el extremo ventral del cóndilo se presentan tres cavidades pequeñas y profundas.

Postorbital— El ejemplar estudiado sólo conserva el hueso postorbital del lado derecho en JJAP-1a (Figura 16A). Este hueso plano con aspecto de media luna presenta dos partes desiguales; la parte posteroventral es comparativamente más delgada y cerca de 1.5 veces más alargada que la parte dorsoanterior. En vida este hueso bordeaba la región dorsoposterior de la órbita y su borde dorsal se unía al parietal.

Supraoccipital— El supraoccipital está conservados casi por completo en JJAP-1a (Figura 16A), con su extremo derecho elevado sobre la matriz rocosa, su extremo izquierdo embebido parcialmente en la roca portadora, su superficie externa (dorsal) ligeramente inclinada hacia la superficie rocosa y su superficie interna (ventral) ligeramente expuesta. Este es un hueso plano con dos estructuras globulares laterales; su borde posterior es ligeramente sinuoso y presenta pequeñas protuberancias, su extremo anterior está embebido en la roca. El glóbulo derecho de este

hueso presenta bordes incompletos, lo que permite observar que, internamente este hueso tiene paredes lisas y presenta un poro o foramen en la parte más profunda.

Exoccipital— El ejemplar estudiado sólo conserva el hueso exoccipital izquierdo en JJAP-1a, donde exhibe parte de su superficie antero ventral (Figura 16A). La superficie lateral de este hueso es convexa, lisa y tiene dos proyecciones agudas. El extremo medio de este hueso presenta tres proyecciones, en donde la proyección media es de aspecto espátular y ensanchada en su terminación distal.

Unidad del cuadrado

Supratemporal— Ambos huesos supratemporales están conservados en JJAP-1. El supratemporal izquierdo se expone por debajo del exoccipital izquierdo en JJAP-1a mientras que toda la superficie dorsal del supratemporal derecho se exhibe en JJAP-1b (Figuras 16A y 16B, respectivamente). Este es un hueso laminar, con los extremos ligeramente curvados hacia abajo, cuya forma en vista dorso ventral se asemeja a una media luna, con regiones desiguales, y con una longitud cercana a 2.75 mm. La región anterior es más amplia y corta que la posterior. El borde anterior de la región anterior es ancho y ligeramente convexo, en tanto que el extremo terminal de la región posterior de este hueso es agudo y ligeramente curvado hacia afuera y abajo.

Cuadrado— Los dos cuadrados de JJAP-1 están bien conservados. El cuadrado derecho exhibe su superficie lateral y está conservado en JJAP-1a mientras que el cuadrado izquierdo, conservado en JJAP-1b expone su superficie medial (Figuras 16A y 16B, respectivamente). Este hueso de aspecto robusto y liso, tiene la forma de triángulo escaleno rematado con una cabeza articular grande proyectada hacia abajo. Este hueso es ligeramente más alto que largo, su cresta dorsal es recta y mide 1.38 mm, sus bordes anterior y posterior son ligeramente cóncavos, el primero mide 2.23 mm y el segundo 1.81 mm. Al inicio de la mitad superior del borde posterior del cuadrado se presenta un proceso estapedial redondeado y corto que se proyecta hacia atrás.

La cabeza articular del cuadrado consta de dos lóbulos semiesféricos. El primero lóbulo se extiende anterior e internamente mientras que el segundo lóbulo lo hace posterior y externamente. Entre ambos lóbulos se forma una cavidad articular profunda, llamada *trochlea quadrati* (Figura 16).

Unidad palatomaxilar

Maxilar— En el ejemplar estudiado sólo se conserva el extremo anterior del maxilar derecho en JJAP-1a, exhibiendo su superficie lateral (Figura 16A). Este fragmento es de aspecto macizo, su forma alargada incluye un extremo anterior agudo, un borde dorsal curvo y convexo con un borde alveolar recto. Este fragmento óseo conserva cuatro dientes de aspecto similar y espaciados uniformemente entre sí. Estos dientes son lisos, cónicos, curvados hacia atrás y tan grandes que rebasan la altura media del maxilar. El primero de estos dientes es el más corto, el segundo es cerca de dos veces más largo, y el tercero y cuarto son iguales y ligeramente más cortos que el segundo. La superficie externa del maxilar es lisa y presenta dos pequeños poros por encima del tercer y cuarto diente.

Pterigoideo— Este ejemplar conserva fragmentos laminares y lisos de ambos huesos pterigoideos (Figura 16A y 16B). El pterigoideo izquierdo sólo exhibe su superficie medial mostrando una cavidad central alargada poco profunda, pero no es posible observar restos de sus dientes. El pterigoideo derecho también está exponiendo su superficie interna pero esta conservado en tres partes; sus extremos anterior y posterodorsal se presentan en JJAP-1a, donde no es posible reconocer dientes, y su extremo ventroposterior se conserva en JJAP-1b y muestra la presencia de una línea de dientes uniformemente pequeños, lisos de aspecto cónico, curvos hacia atrás, uniformemente separados y con sus bases dentales en contacto. Estas observaciones permiten reconocer que en general, estos huesos debieron ser rectangulares, con sus extremos curvados hacia arriba, con el margen dorsal uniformemente cóncavo; y el extremo posterior expandido.

Ectopterigoideo— Ambos huesos ectopterigoideos se conservan en JJAP-1a, donde el derecho está expuesto totalmente y el izquierdo se conserva por debajo y sólo exhibe el extremo terminal de su rama externa (Figura 16A). Estos huesos tienen el aspecto de una barra, son masivos, alargados y curvos; y además su longitud total (5.27mm) es 3.5 veces mayor que la longitud de la rama externa anterior ascendente de este hueso. La terminación anterior de este hueso presenta dos ramas, la interna es minúscula, robusta y corta, mientras que la rama externa se curva hacia arriba, es comparativamente muy larga, y presenta una terminación redondeada.

Palatino— El ejemplar estudiado sólo conserva parte del palatino derecho en JJAP-1a, aunque sus dientes están embebidos en JJAP-1b (Figura 16). Este hueso es de aspecto tubular, recto y al

finalizar el primer tercio de la longitud presenta un proceso maxilar robusto en su cara lateral. El borde ventral de este hueso presenta cinco alvéolos dentales amplios, profundos y ligeramente ovalados. Los dientes de este hueso están embebidos en la matriz rocosa de JJAP-1b; en donde es posible observar que estos son huecos.

Otros huesos— En JJAP-1a, por encima del maxilar, se conservan distintos fragmentos óseos fuertemente fracturados que no pueden ser identificados ni descritos con precisión; sin embargo, su posición topográfica sugiere que estos son posibles restos del premaxilar y septomaxilar (Figura 16A).

Unidad mandibular

Dentario—Fragmentos de ambos dentarios están conservados en JJAP-1a. El dentario derecho que está colocado por arriba del dentario izquierdo, exhibe gran parte de la superficie lateral que es lisa excepto por un foramen mental que se abre cerca de su extremo anterior. El dentario izquierdo expone parte de su superficie medial (Figuras 17A).

Aunque no está totalmente conservado; el fragmento óseo y la impresión del dentario izquierdo, permiten reconocer la forma de este hueso. Este es de forma triangular, un poco más de tres veces, más largo que alto, progresivamente más alto hacia su extremo posterior, con una bifurcación posterior profunda en la que se inserta el extremo anterior del hueso compuesto, y una terminación anterior redondeada y curvada lingualmente. El borde ventral de este hueso esta engrosado y tiene una forma curva anteriormente y recta en sus dos tercios posteriores (Figura 17A).

El borde alveolar, del dentario es prácticamente recto y presenta una línea de al menos seis dientes cuya forma es similar, pero su tamaño es irregular. Estos dientes están insertos en alvéolos profundos que son visibles cuando el ejemplar está humedecido y es observado bajo microscopio. Las coronas son lisas, cónicas, con la mitad terminal curvada fuertemente hacia atrás y un poco lingualmente (Figura 17A). En esta serie dental, el segundo diente es el mayor, pero su altura es menor que la mayor altura del dentario (en el extremo posterior); los dientes, primero y tercero tienen tamaños similares y sólo son un poco más pequeños que el segundo diente; los dientes más posteriores tienden a ser progresiva y ligeramente más cortos.

Hueso compuesto— Ambos huesos compuestos están conservados en el ejemplar estudiado. En JJAP-1a el hueso compuesto izquierdo está conservado casi completo pero su extremo dorsal está inclinado hacia la roca portadora, condición que sólo deja expuesto el borde ventral y una pequeña porción basal de su superficie lingual. El hueso compuesto derecho está conservado en JJAP-1b, donde también se exhibe su superficie lingual (Figura 17A y 17B, respectivamente).

El hueso compuesto es una estructura rectangular alargada y plana. Su extremo ventral es más grueso que la parte dorsal de este hueso, la cual tiende a ser laminar, y su borde es ligeramente convexo en toda su longitud. El extremo anterior de este hueso es agudo y se curva labialmente. El borde dorsal del hueso compuesto está dividido en dos secciones; la sección anterior forma un borde recto en donde se articula el borde ventral del proceso posterior dorsal del dentario. La sección posterior que ocupa el último tercio del hueso compuesto presenta un proceso coronoide curvado y posiblemente poco elevado (en el hueso compuesto derecho, este proceso está mayormente cubierto el parietal, en tanto que, en el hueso compuesto izquierdo dicho proceso está aún incluido dentro de la roca y cubierto por los huesos de la unidad palatomaxilar). En cada hueso compuesto se presenta una estructura masiva posterior que incluye dos crestas masivas proyectadas dorsalmente que bordean la faceta articular para el cuadrado (donde se articula la *trochlea quadrati* de la cabeza articular del cuadrado), así como un proceso retroarticular rectangular y alargado.

Angular— Sólo el angular izquierdo está conservado en JJAP-1. Este hueso es alargado y tiene una forma de gancho, en la que cerca del extremo posterior surge un proceso ventral que se proyecta hacia abajo y adelante. Este hueso es casi la mitad de largo que el dentario y forma una pequeña parte de la superficie lingual de la mandíbula al articularse entre los extremos dorsales de hueso compuesto y el dentario.

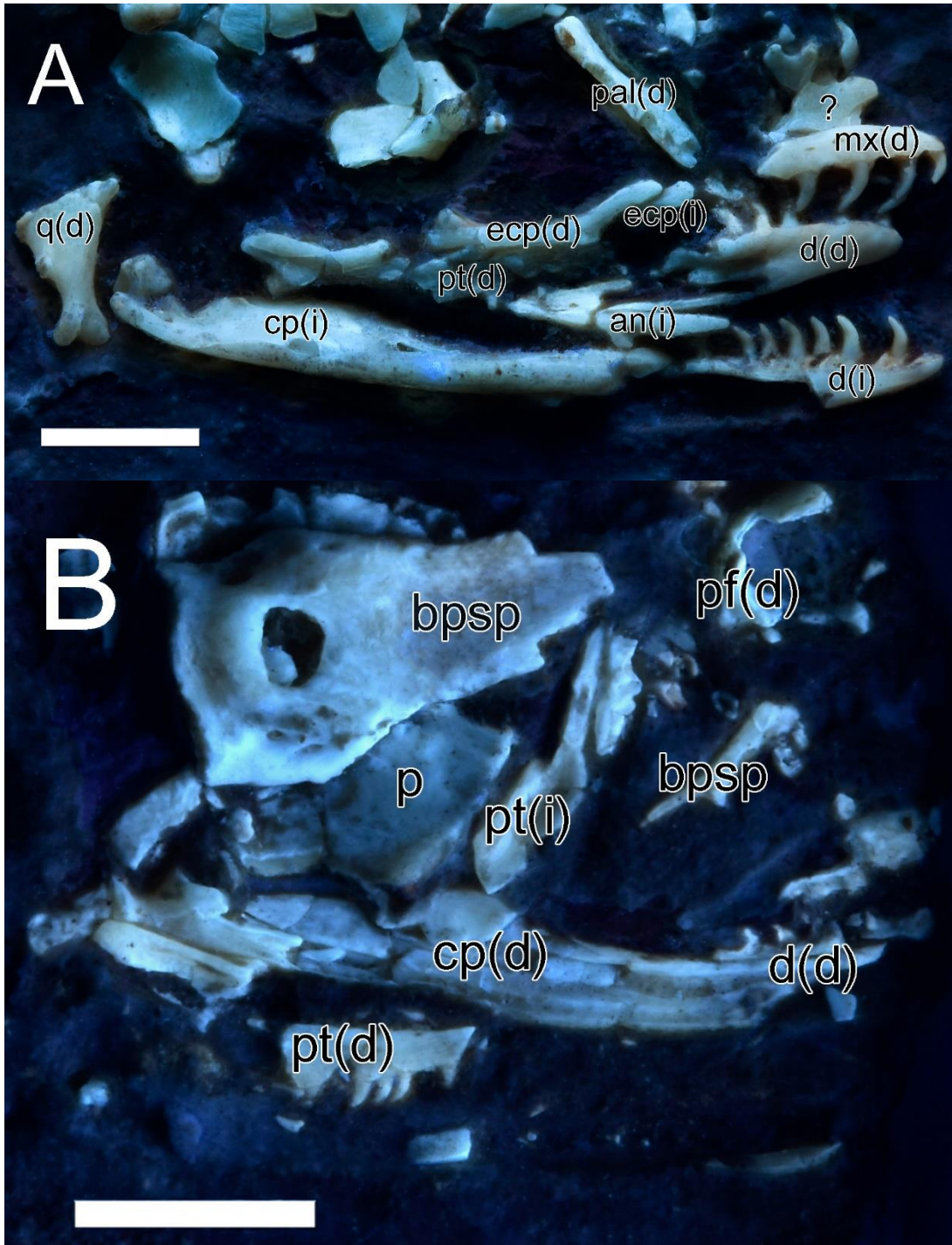


Figura 17. Imágenes de los elementos óseos de la mandíbula en el ejemplar JJAP-1 obtenidas bajo luz UV, conservados en parte, JJAP-1a (A), y contraparte, JJAP-1b (B). Abreviaturas: (d) elemento óseo del lado derecho; (i), elemento óseo del lado izquierdo; an, angular; bpsp, basiparaesfenoideo; cp, hueso compuesto; d, dentario; ecp, ectopterigoideo; mx, maxilar; p, parietal; pal, palatino; pf, prefrontal; pt, pterigoideo; q, cuadrado. Escala = 2 mm.

Unidad de la columna vertebral

En el ejemplar JJAP-1, están conservadas 96 vértebras procélicas y huesos asociados a las regiones cervical, troncal y caudal (Figuras 14-19). Desafortunadamente, las vértebras de la región sacra no están conservadas en este ejemplar. En su mayoría, las vértebras están bien conservadas a pesar de que algunas están desarticuladas o fracturadas y partidas en parte y contraparte por lo que sus superficies externas no están expuestas.

Vértebras cervicales

En JJAP-1 hay 12 vértebras cervicales relativamente bien conservadas y 13 fragmentadas conservadas en parte y contraparte. En estas vértebras el *centrum* es robusto y cilíndrico, casi tan largo como alto y ancho; cada uno de estos se fusiona con su respectivo arco y espina neurales. El arco neural es deprimido y encierra un canal neural abovedado semiesférico. La espina neural de aspecto rectangular en vista lateral, es gruesa y poco elevada. Estas vértebras presentan una hipapófisis bien desarrollada que se proyecta ventroposteriormente desde la región media del *centrum*. Las superficies articulares prezigapofisiales son ovoides o con forma de gota en vista dorsal. Al mismo tiempo, en vista ventral, las superficies articulares postzigapofisiales son redondas. Las superficies articulares zigosfenales son ovaladas en vista ventro lateral. Las superficies articulares zigantrales también son ovaladas en vista dorso lateral (Figura 18).

Aunque las vértebras cervicales y troncales son parecidas; la presencia de hipapófisis en las vértebras cervicales permite diferenciarlas rápidamente de las vértebras troncales que, siempre carecen de esta estructura. Las vértebras cervicales también presentan un proceso parapofisiario orientado antero ventralmente que no está presente en vértebras de las otras regiones del cuerpo.

Vértebras troncales

En JJAP-1 hay 5 vértebras troncales relativamente bien conservadas y otras 45 conservadas como impresión o reconocibles por sus costillas asociadas divididas en dos secciones, 12 justo detrás de las vértebras troncales bien conservadas y 33 aisladas, alejadas y en oposición a la cabeza (Figuras 14, 15 y 18). A diferencia de las vértebras cervicales que presentan una hipapófisis conspicua, el extremo ventral de las vértebras troncales sólo presentan una quilla hemal poco

desarrollada que en vista ventral es de forma oblongada. Las vértebras troncales, como las cervicales son estructuras cilíndricas, casi tan largas, como anchas y altas (Figuras 18 y 19). En su extremo anterior, el *centrum* de estas vértebras presenta un cótilo profundo y ligeramente ovalado en vista anterior, con un foramen paracotilar a cada lado del cótilo. En el extremo posterior, estas vértebras presentan un cóndilo masivo proyectado posteriormente que en vista dorsal es semiesférico mientras que en vista lateral es ligeramente oblicuo. El *centrum* vertebral está fusionado al arco neural, el cual es una estructura deprimida en vista posterior y es tan larga como el propio *centrum* vertebral, excepto por que anteriormente el zigofeno sobrepasa ligeramente el borde anterior del *centrum*. Sobre el arco neural se proyecta la espina neural engrosada que en vista lateral es rectangular, más larga que alta, y con sus bordes anterior y posterior socavados. En vista dorsal, la espina neural es recta, gruesa, y su extremo posterior sobrepasa ligeramente el nivel del zigantrum. En el extremo anterior de la vértebra y sobre su canal neural se proyecta el zigofeno, una estructura laminar corta que en vista dorsal presenta un borde anterior convexo. El zigofeno presenta dos superficies articulares, planas y con una extensión ovalada, expuestas en su región latero ventral. El canal neural de estas vértebras es un pasaje semicircular, con un borde inferior convexo. A lo ancho de la región latero dorsal del arco neural se forma el zigantrum, una estructura masiva que en vista posterior forma dos proyecciones agudas laterales con bordes ventrales rectos y bordes dorsales curvos. Las superficies latero ventrales del zigantrum representan las superficies articulares postzigapofisiales que en vista ventral son de forma ovalada. En vista dorsal el zigantrum presenta una mella media profunda y aguda o en forma de “V”. El cóndilo vertebral se proyecta posteriormente como una estructura semiesférica que en vista dorsal es tan largo como el zigantrum. En vista posterior y en posición laterodorsal, el zigantrum presenta dos superficies articulares zigantrales, planas y de forma ovoide. El extremo posterior del zigantrum carece de espina epizigapofisial. En estas vértebras, a cada lado del canal neural en su parte anterior y en posición latero dorsal, están presentes las prezigapofisis, estructuras masivas proyectadas antero lateralmente que son tan largas como el zigofeno. En la superficie dorsal de estos procesos se encuentran las superficies articulares prezigapofisiales que son planas y ovaladas, en donde se articulan las postzigapofisis de la vértebra anterior inmediata. Por debajo de cada una de las prezigapofisis están desarrollados los procesos accesorios prezigapofisiales que son gruesos, ligeramente pronunciados y moderadamente puntiagudos en vista dorsal. En vista dorsal, estas vértebras presentan un borde interzigapofisial profundo y cóncavo, en forma de “C”, en donde sus

porciones anterior o prezigapofisial y posterior o postzigapofisial son rectas. A cada lado del *centrum* vertebral se proyecta una sinapófisis, cuyo borde lateral es sinuoso (en vista anterior) y está claramente dividida en porción dorsal o diapófisis y una ventral o parapófisis. En vista anterior la diapófisis es ligeramente mayor que la parapófisis y esta última está orientada anteroventralmente como una estructura triangular separada del *centrum* vertebral. La diapófisis es redonda, obtusa y está proyectada postero lateralmente. Sin rebasar el tercio anterior del *centrum* vertebral en vista lateral. El borde subcentral del *centrum* vertebral está ligeramente desarrollado, este se curva dorsalmente en la parte media del cuerpo vertebral. Presentan un par de pequeños forámenes subcentrales solo al lado derecho de la quilla hemal.

Vértebras caudales

En JJAP-1 se conserva una serie completa de vértebras caudales que incluye 21 *centra* conservadas en la parte y la contraparte de este ejemplar (Figuras 14 y 15, respectivamente). Estas vértebras son similares a las vértebras troncales, pero son relativamente más estrechas (más largas que anchas). En vista lateral, las vértebras presentan pleurapófisis de forma triangular a subtriangular, orientadas antero lateralmente, que son moderadamente alargados y tienen ápices agudos. Las pleurapófisis tienden a ser progresivamente más pequeñas en orden anteroposterior. Las vértebras caudales carecen de los procesos accesorios prezigapofisiales y presentan quillas hemales bordeadas lateralmente por hemapófisis. En vista lateral, las hemapófisis son pequeñas láminas subtriangulares en las vértebras cercanas a la región sacra y subsecuentemente tienden a ser más rectangulares. Las superficies articulares prezigapofisiales y postzigapofisiales son ovoides. Las espinas neurales en estas vértebras son gruesas; lateralmente rectangulares, más largas que altas, con el borde anterior recto y el borde posterior socavado, y tan largas como su respectivo *centrum*. Por arriba del canal neural y en la vista anterior de estas vértebras, el zigosfeno es una estructura corta que, en vista dorsal, presenta un borde anterior convexo. También en estas vértebras, el cóndilo y el cótilo son estructuras comparativamente muy pequeñas que representan superficies redondeadas en vista anteroposterior. Las vértebras caudales se diferencian claramente de las vértebras troncales. Las primeras tienden a ser más pequeñas y estrechas que las segundas. También, las vértebras caudales presentan dos estructuras bien desarrolladas, la pleurapófisis y hemapófisis, que no se presentan en las vértebras troncales (Figura 19).

Costillas

Las costillas son masivas, curvas y alargadas que en vida estaban articuladas tanto en las vértebras cervicales como en las troncales (Figura 18). En su extremo proximal, las costillas presentan una cabeza articular bien desarrollada dividida en dos partes o procesos articulares. En su extremo dorsal exterior, la cabeza de las costillas presenta un proceso o articular para la diapófisis que es una estructura subtriangular proyectada dorso anteriormente que posee una superficie dorsal cóncava que se articula con la diapófisis del cuerpo vertebral. En el extremo dorsal interno, la cabeza de las costillas presenta un proceso para la parapófisis relativamente grande, de aspecto rectangular, y con una superficie articular plana expuesta dorso medialmente. En la superficie posterior de la costilla, a la misma altura del proceso para la diapófisis y en la base del proceso para la parapófisis, se presenta un pequeño proceso tuberculiforme, de aspecto piramidal, de superficies redondeadas y lisas, que se proyecta hacia atrás (Figura 18). El eje de la costilla, uniformemente curvado, tiende a ser progresivamente más delgado hasta terminar en una punta ventral truncada. De acuerdo con Holman (2000, fig. 56), el aspecto curvo de las costillas confirma que JJAP-1 fue una serpiente de hábitos terrestres.



Figura 18. Vértebras cervicales y troncales articuladas, además de algunas costillas. Abreviaturas: cv, vértebra cervical; cst, costilla; tv, vértebra troncal. Escala =2 mm.

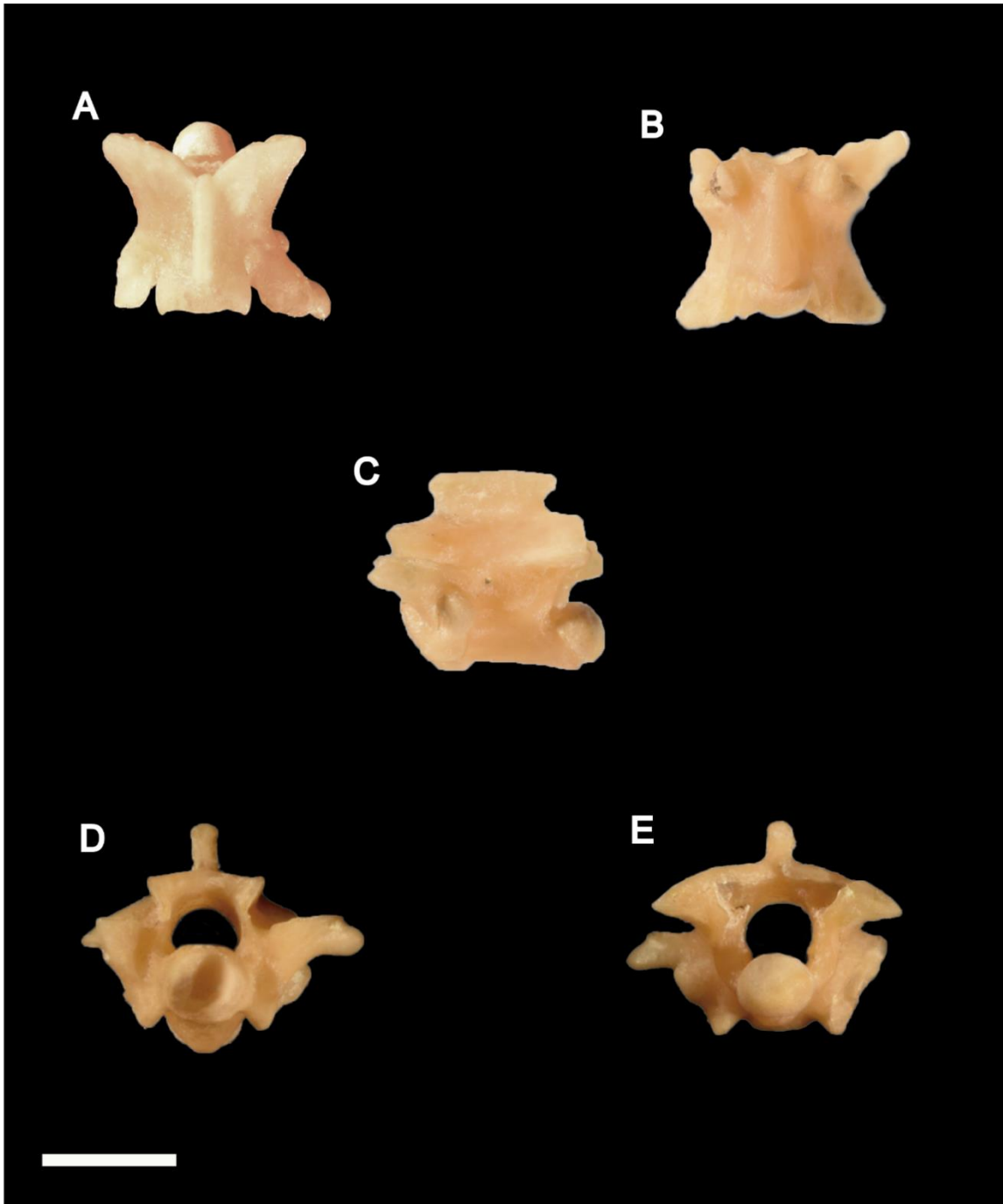


Figura 19. Vértebra torácica del ejemplar JJAP-1, en diferentes vistas. A) Dorsal; B) Ventral; C) Lateral; D) Anterior; E) Posterior. Escala =2 mm.

DISCUSIÓN

Determinación taxonómica del ejemplar JJAP-1

El ejemplar JJAP-1 indudablemente es una serpiente porque presenta la condición apoda, presenta vértebras procélicas y, un zigosfeno bien desarrollado en la parte anterior de las vértebras y los distintos procesos apofisiarios (Figura 19).

De acuerdo con la clasificación de las serpientes propuesta por Conrad (2008, texto y fig. 8), estas forman parte de un grupo mayor, Scincoidea, y están divididas en dos subórdenes, Scolecophidia y Alethinophidia. El primero de estos subórdenes está representado por las serpientes ciegas, grupo comparativamente poco diverso que incluye especies con formas extremadamente delgadas, pequeñas y con vestigios de ojos, en donde el supratemporal (=escamoso) está poco desarrollado y no forma parte de la suspensión mandibular entre el cuadrado y el cráneo, la mandíbula inferior (dentario) también es relativamente corta, posee pocos dientes y el hueso coronoide muy grande (Kley, 2001) (Figura 21). En cambio, los miembros del suborden Alethinophidia, también llamado grupo de las serpientes verdaderas, incluye especies de cuerpos más robustos, de mayor tamaño, con ojos bien desarrollados, en donde el supratemporal está relativamente más desarrollado y forma parte de la suspensión mandibular y la mandíbula inferior es más larga, más robusta, posee más dientes, y está asociada a un hueso coronoides netamente más pequeño o que incluso llega a desaparecer en las formas más derivadas (Holman, 2000). Aquí, considerando este contexto, el ejemplar JJAP-1 es una serpiente verdadera o sea miembro del suborden Alethinophidia por presentar los rasgos antes señalados para este grupo (Figuras 16 y 17).

De acuerdo con Lee et al. (2007, fig. 10) el representante más basal del suborden Alethinophidia es *Anilius scytale* (Linnaeus, 1758) (Figura 3). El rasgo más distintivo de *Anilius*, es presentar vestigios reconocibles de la cintura pélvica, aunque no es comparable con JJAP-1 y que esté no conservó la región pélvica del cuerpo; distintos rasgos de la cabeza son diferentes para separar a

JJAP-1 y a *Anilius*. En JJAP-1 el dentario ocupa cerca de un tercio de la mandíbula, el extremo anterior de la maxila es poco elevado y con su borde dorsal y ventral casi paralelos, y además en el techo del cráneo el parietal presenta una amplia superficie plana; en cambio, en *Anilius* el dentario es mayor al ocupar la mitad de la mandíbula inferior, el maxilar presenta un borde anterior agudo porque el borde dorsal está inclinado hacia arriba y el parietal no presenta una superficie dorsal plana, al contrario presenta una cresta a lo largo de su eje longitudinal central desde donde los bordes laterales de este hueso se curvan ventralmente, bordeando así los flancos del cráneo (Figura 22).

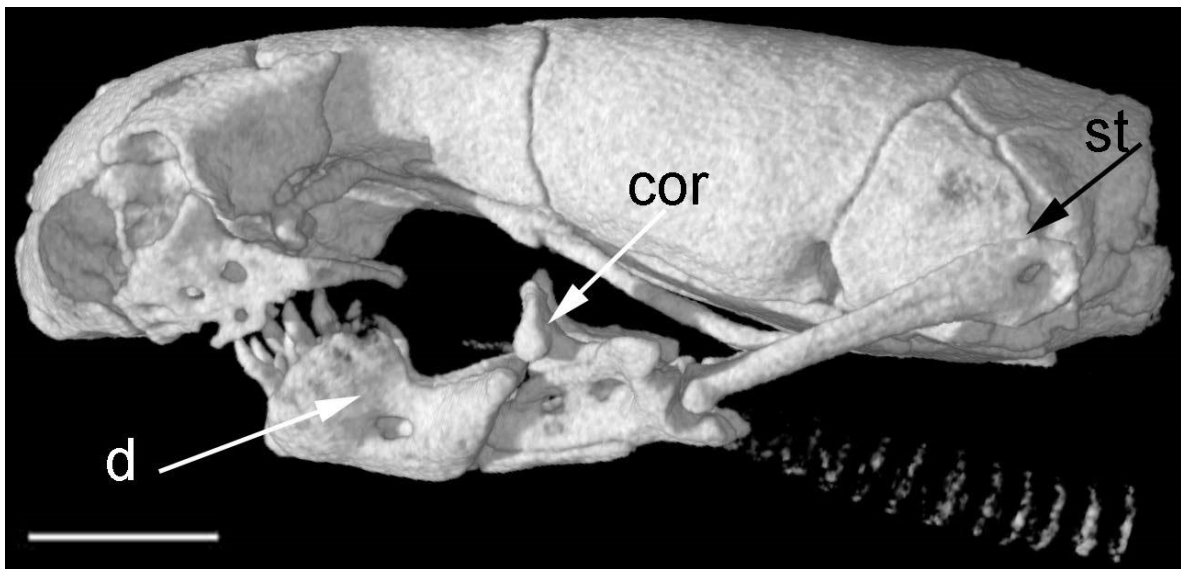


Figura 21. Cráneo en vista lateral de *Leptotyphlops dulcis* (Baird y Girard, 1853). cor, coronoides; d, dentario; st, supratemporal (Modificado de Kley, 2004). Escala =1mm.

De acuerdo con Holman (2000) el género fósil del Cretácico tardío de Norteamérica (Wyoming y Nuevo México en Estados Unidos de Norteamérica, así como en Alberta, Canadá), *Coniophis* Marsh, 1892, es una forma cercana a *Anilius*. Este fósil es diferenciable de JJAP-1 porque sus vértebras presentan una espina neural vestigial casi imperceptible, los procesos accesorios de la prezigapófisis son comparativamente reducidos y el borde interzigapofisial (en vista dorsal) es poco profundo (Figura 23).

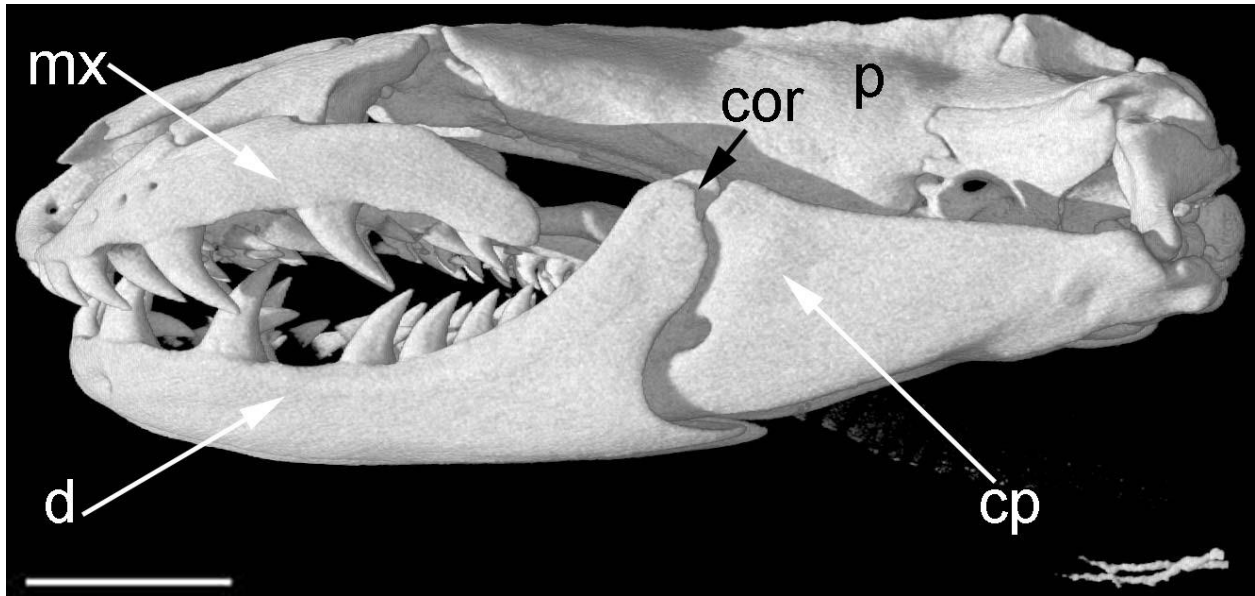


Figura 22. Cráneo en vista lateral de *Anilius scytale* Linnaeus, (1758). cor, coronoides; cp, hueso compuesto; d, dentario; mx, maxilar; p, parietal (Modificado de Gauthier et al., 2012). Escala =5 mm.

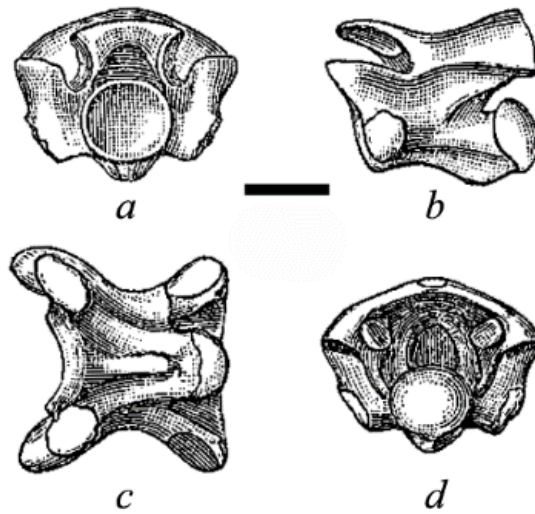


Figura 23. Vértebra troncal del holotipo de *Coniophis procedens* Marsh, 1892. (Familia Aniliidae) vista a, anterior; b, lateral; c, ventral; d, posterior (Modificado de Marsh, 1892 fig.1). Escala =2mm.

Continuando con la propuesta taxonómica de Lee et al. (2007, fig. 10), la familia Uropeltidae y el clado Macrostromata son taxa más derivados que *Anilius* y son los miembros más derivados del suborden Alethinophidia (Figura 3). Uropeltidae es un grupo de serpientes nombrado por Müller (1832) para reunir a las especies comúnmente llamadas como “serpientes cola de escudo” que sólo están presentes en Asia, al sureste de la India y en Sri Lanka, y carece de registro fósil (Cyriac y Kodandaramaiah, 2017). Los uropéltidos se caracterizan por poseer un cráneo relativamente rígido, en donde el hueso cuadrado es muy corto y se dispone de manera vertical, el supratemporal es vestigial y los huesos orbitales están ausentes (Figura 24) (Parker y Grandison, 1977; Olori y Bell, 2012). Además, los uropéltidos comparten con *Anilius* y especies cercanas [agrupadas en la familia Aniliidae por Stejneger (1907)], vértebras sin espina neural desarrollada (Rage, 1984; Ikeda, 2007). De esta manera, JJAP-1 se diferencia claramente de los uropéltidos por presentar los huesos cuadrado y supratemporal más desarrollados y formando parte activa de la suspensión mandibular, así como poseer un hueso postorbital y vértebras con espinas neurales bien desarrolladas.

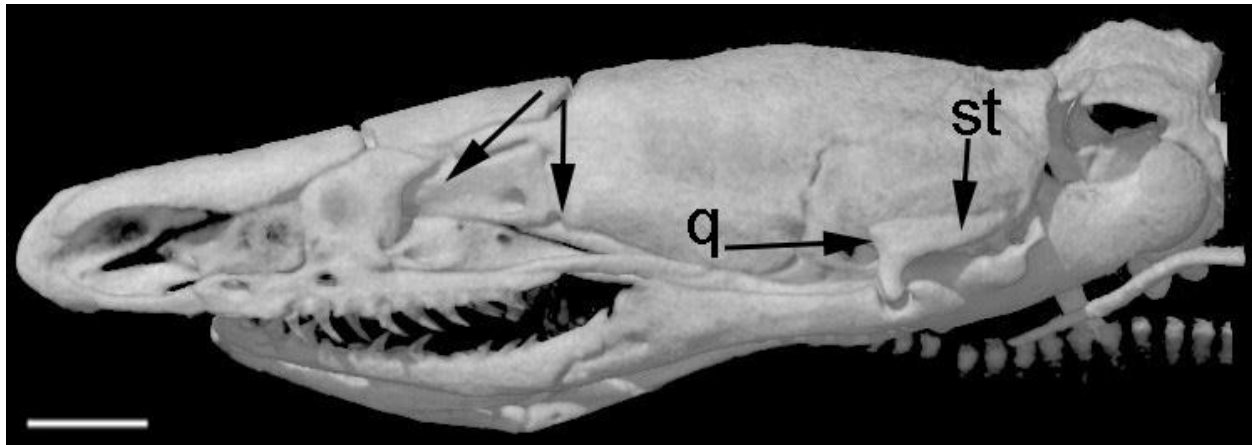


Figura 24. Cráneo en vista lateral de *Uropeltis woodmasoni* (Theobald, 1876). q, cuadrado; st, supratemporal (Modificado de Olori y Bell, 2012). Escala =1mm.

De acuerdo con Conrad (2008, p. 110), los miembros de Macrostromata comparten al menos seis sinapomorfías: 1) el hocico ocupa al menos un tercio de la longitud del cráneo; 2) márgenes dorsal y central de la maxila son subparalelos; 3) el pilar frontal medio del frontal tiene contacto con el flanco subolfatorio lateral; 4) el vómer tiene forma de barra; 5) hay una cresta proótica corta; y 6) el dentario es ventralmente convexo a lo largo de su eje longitudinal. A pesar del estado incompleto y desarticulado del cráneo, del maxilar derecho (único conservado), y de ambos

dentarios de JJAP-1, es posible señalar que; éste es parte del clado Macrostromata por presentar los caracteres 2 y 6 (Figuras 16 y 17).

Actualmente los distintos grupos incluidos en el suborden Alethinophidia considerados por Lee et al. (2007) han sufrido repetidas reagrupaciones a partir de estudios filogenéticos recientes (Cadle, 1988; Vidal et al., 2007b; Vidal y Hedges, 2009; Wiens et al., 2008, 2010, 2012); en los cuales, Macrostromata deja de ser un grupo monofilético pero sus miembros que lo componen, según Lee et al. (2007), se mantienen (Tropidophiinae, Pythonidae, Boidae, y Caenophidia). Entre dichos taxa, Tropidophiinae [= familia Trophidophiidae, definido por Brongersma (1951)] se caracteriza por presentar un techo craneal no plano, donde contrariamente hay cresta craneal media en el parietal y supraoccipital, donde coinciden los bordes laterales de estos huesos que están inclinados abruptamente hacia abajo; además los tropidófidios poseen un dentario y un hueso compuesto de longitud similar, así como un hueso postorbital con un proceso posterior en la parte media de su rama posteroventral (Figura 25). JJAP-1 difiere de los tropidófidios en que el techo de su cráneo es más bien amplio y plano (definido a partir de la superficie interna del parietal), su dentario es al menos dos veces más corto que el hueso compuesto y el hueso postorbital no presenta ningún proceso posterior (Figuras 16 y 17).

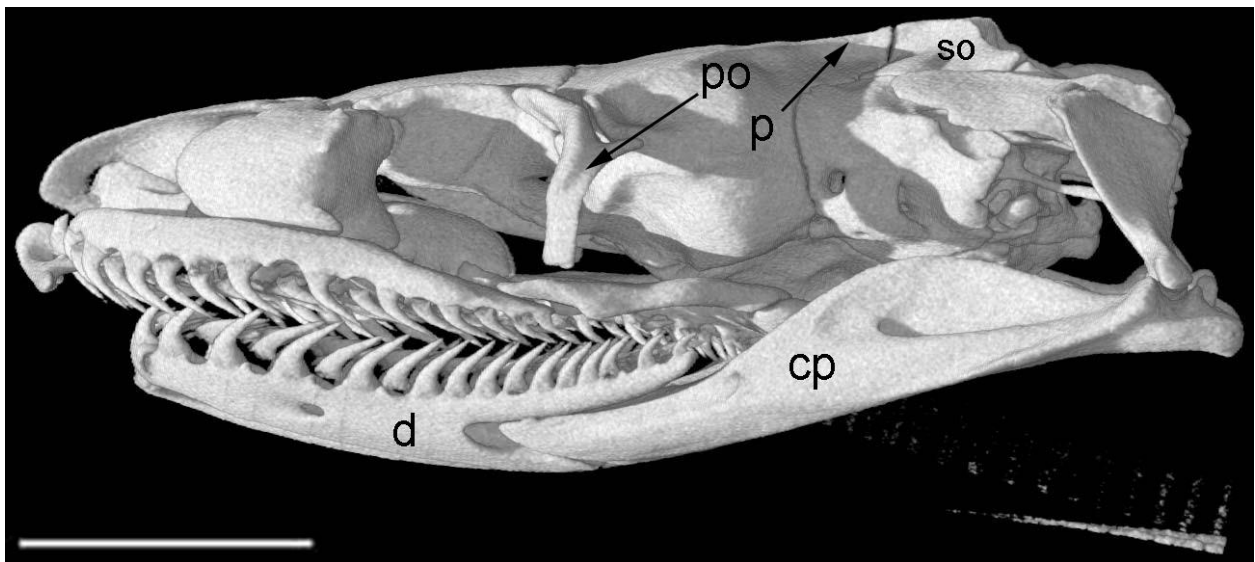


Figura 25. Cráneo en vista lateral de *Tropidophis haetianus* (Cope, 1879). cp, hueso compuesto; d dentario; p, parietal; po, postorbital; so, supraoccipital (Modificado de Gauthier et al., 2012). Escala =mm.

En las familias Pythonidae Fitzinger, 1826 y Boidae el cráneo muestra rasgos peculiares, como el fuerte estrechamiento lateral de la región postorbital y en consecuencia el desarrollo de una cresta notable en el parietal y el supraoccipital, la rama anterodorsal del hueso postorbital es comparativamente reducido y la presencia de huesos dentario y compuesto de longitud similar (Figuras 26 y 27, respectivamente). En este caso, JJAP-1 también se diferencia de los miembros de las familias Pythonidae y Boidae, por tener un techo del cráneo plano al menos en la región del parietal, el dentario es más corto que el hueso compuesto, y el hueso postorbital es esbelto, con forma de media luna y con ramas anterodorsal y posteroventral de tamaño similar.

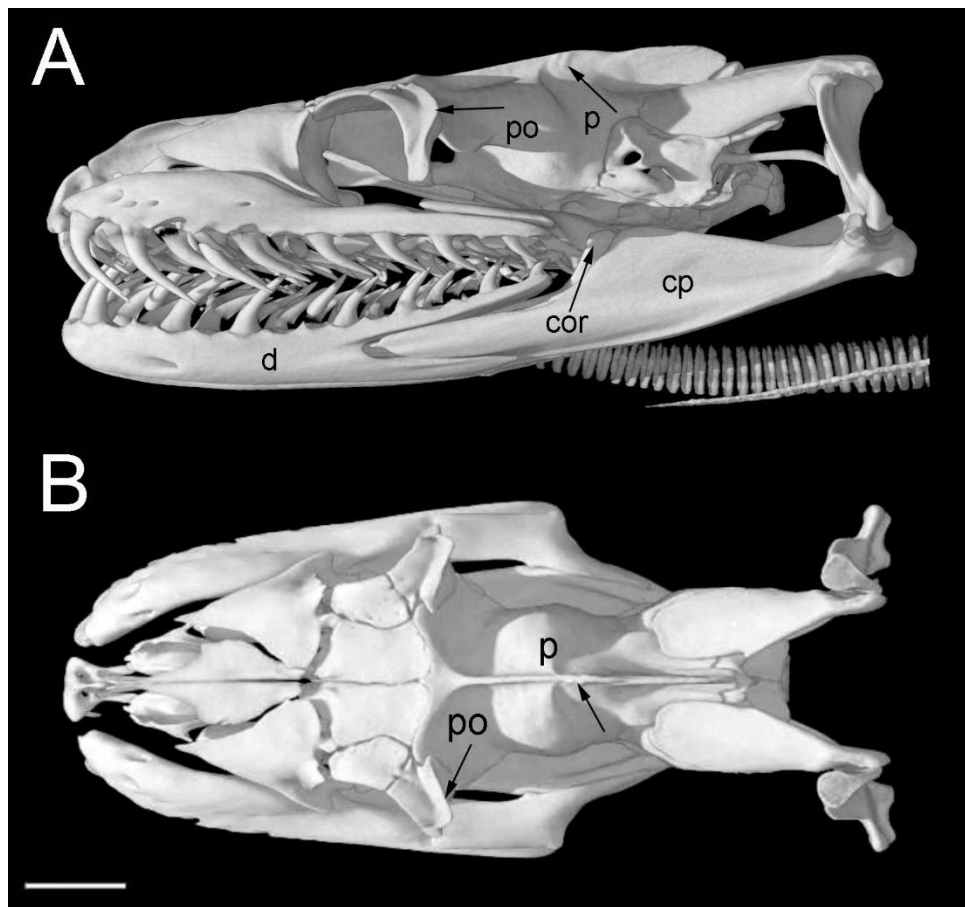


Figura 26. Cráneo de *Python molurus* (Linnaeus, 1758). A, vista lateral; B, vista dorsal. cor, coronoides; cp, hueso compuesto; d, dentario; p, parietal; po, postorbital (Modificado de Evans, 2003). Escala= 1cm.

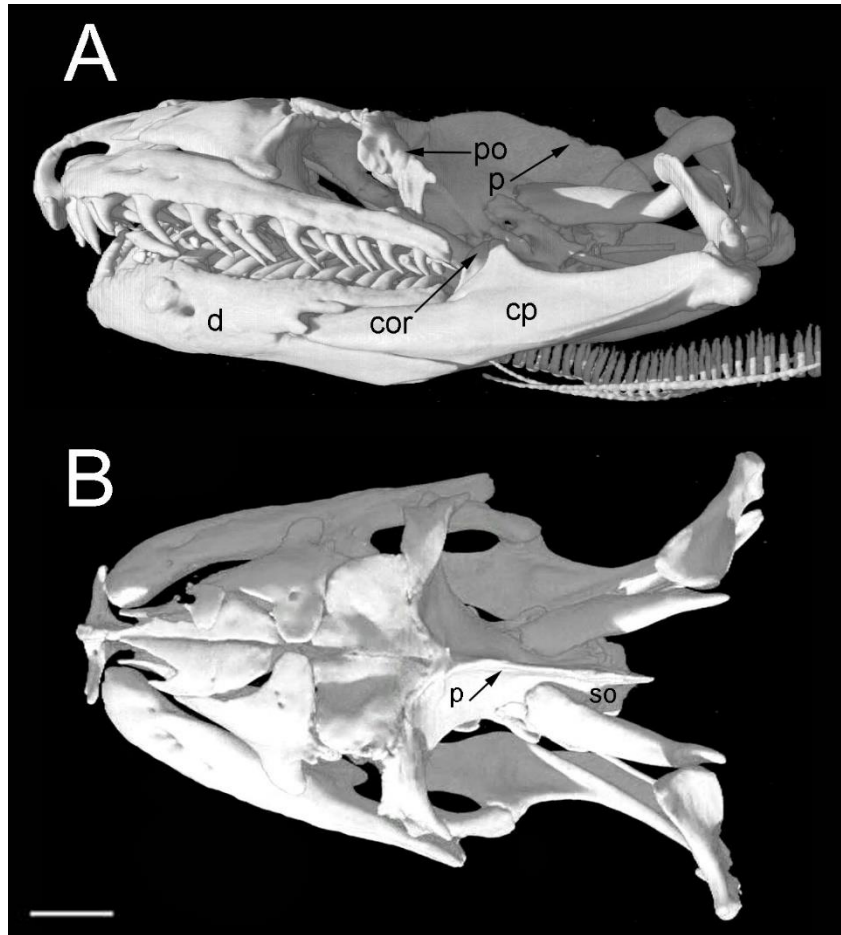


Figura 27. Cráneo de *Boa constrictor* (Linnaeus 1758). A, vista lateral; B, vista dorsal. cor, coronoides; cp, hueso compuesto; d, dentario; p, parietal; po, postorbital; so, supraoccipital (Modificado de Gauthier et al., 2012). Escala =1cm.

Las vértebras de la familia Boidae y la familia Pythonidae son estructuras masivas con cuerpo vertebral más alto y ancho que largo, la espina neural en éstas vértebras es alta, de una longitud corta y gruesa desde la base; además en la parte dorsal de la espina se forma una repisa aplanada y de forma ovalada a rectangular. El cótilo y el cóndilo son redondos, oblicuos y grandes. El diámetro del *centrum* es de igual o mayor tamaño que el mismo canal neural. Estas vértebras presentan un zigosfeno grande y grueso y es convexo. El arco neural es abovedado en vista posterior, en su parte más distal el arco neural es corto y amplio. Las prezigapófisis son cortas y masivas, orientadas lateralmente. En estas vértebras no se observan procesos accesorios desarrollados. La sinapófisis en estos grupos no está dividida en diapófisis y parapófisis (Figura 28).

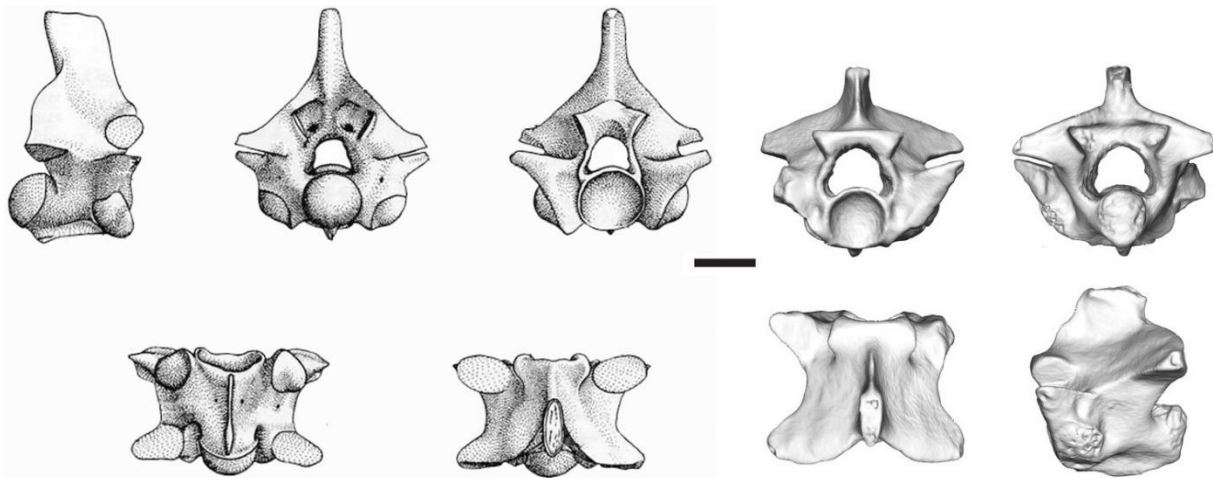


Figura 28. Vértabras troncales de Pythonidae (izquierda) [*Python regius* (Shaw, 1802) (Tomado de Rage et al., 2008, fig. 1)] y Boidae (derecha) (*Rukwanyoka holmani* McCartney, Stevens y O'Connor, 2014, del Oligoceno de Tanzania [Tomado de McCartney et al., 2014, fig. 2]). Escala =2mm.

Finalmente, en la filogenia de las serpientes basada en rasgos morfológicos publicada por Lee y Scanlon (2002, p. 391), se establece que los siguientes 15 rasgos representan sinapomorfías del clado Caenophidia: 1) superficie dorsal del proceso palatino de la maxila sin un gran foramen; 2) prefrontal separado del nasal; 3) prefrontal con contrafuerte anterorbital estrecho; 4) supratemporal anteriormente extendido hasta o más allá del borde anterior del proótico; 5) eje del cuadrado largo; 6) el cuadrado está inclinado posteriormente; 7) el septomaxilar contacta el pilar interolfatorio del frontal; 8) el margen lateral de la fenestra para el Órgano de Jacobson está formado parcialmente por el vómer; 9) el vómer está posteriormente perforado por un grupo de forámenes para el nervio vomeronasal; 10) el vómer tiene un proceso posterior vertical bien desarrollado; 11) el extremo posterior del maxilar es libre, no tiene contacto con el ectopterigoideo; 12) el coronoides está ausente como un elemento óseo individual; 13) el músculo pterigoideo con origen dividido; 14) el hueso pterigoideo carece de una conexión filamentosa directa al cerebro; y 15) el músculo *intermandibularis anterior pars anterior* se inserta en un almohadilla interramal. Sólo el carácter 12 (el hueso coronoides está ausente como un elemento óseo individual) está presente en JJAP-1 confirmado su inclusión como un miembro del clado Caenophidia. Ninguno los otros rasgos enlistados son visibles en JJAP-1. A pesar de lo anterior, JJAP-1 puede ser incluido en Caenophidia por la presencia del rasgo 12.

De acuerdo con la filogenia de Zaher et al. (2019) Caenophidia incluye cuatro clados principales, dos representados sólo por formas extintas, Anomalophiidae Auffenberg, 1953 y Russellophidae Rage, 1978; y dos con representantes fósiles y recientes, Acrochordoidea Bonaparte, 1831 y “Colubroides” (Figura 3). Anomalophiidae es un grupo monoespecífico que incluye a *Anomalophis bolcensis* Auffenberg, 1959, una serpiente fósil del Eoceno de Pesciara, Italia, que originalmente fue descrita como parte del género *Archeophis* Massalongo, 1859. El ejemplar JJAP-1 difiere de *Anomalophis* porque en esta serpiente eocénica los procesos accesorios no están presentes; la sinapófisis no está dividida (en diapófisis y parapófisis); el cóndilo está enteramente orientado hacia atrás; y su espina neural es de aspecto trapezoidal y está poco diferenciada del arco neural, su base es ancha, sus bordes anterior y posterior son rectos e inclinados y se extiende sólo sobre la mitad posterior del *centrum* (Figura 29).

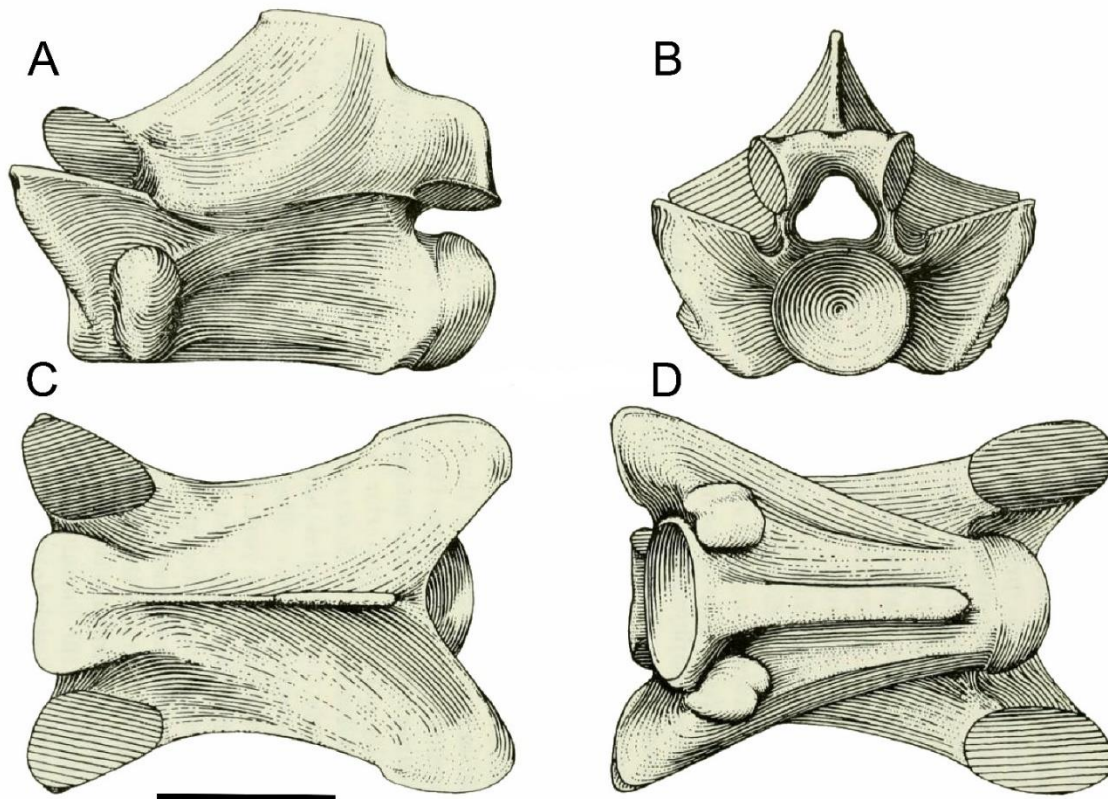


Figura 29. Vértebra troncal de *Anomalophis bolcensis* A, Vista lateral; B, Vista anterior; C, Vista dorsal; D, Vista ventral (modificado de Auffenberg, 1959, fig. 2). Escala =5mm.

La familia Russellophidae es una familia conocida sólo por restos de vértebras. Fue erigida por Rage (1978) para incluir a *Russellophis tenuis* Rage, 1975a, de yacimientos del Eoceno en Francia; posteriormente, se reportaron restos identificados como pertenecientes al género *Russellophis* en otras regiones del norte y oeste de Europa (Inglaterra, Bélgica, Portugal y Francia) y en Sudamérica (Brasil) (Rage y Augé, 1993; Rage et al., 2008). Recientemente, una segunda especie de *Russellophis* fue descrita en sedimentos del Eoceno en la India, *Russellophis crassus* Rage et al., 2008. Por otro lado, los escasos restos de *Krebsophis thobanus* Rage y Werner, 1999, descubiertos en yacimientos cenomanianos de Sudán, al noreste de África, fueron descritos como los fósiles más antiguos de esta familia. Las vértebras troncales de JJAP-1 difieren de las de los russelófidios porque estas últimas son relativamente más largas, carece de procesos parapofisiales y prezigapofisiales, presentan prezigapófisis inclinadas hacia abajo, los contrafuertes de las prezigapófisis están deprimidos y forman un borde vertical anterolateral, el arco neural es fuertemente abovedado y finalmente, presenta una espina neural rectangular extendida sólo en los dos tercios posteriores del *centrum* y con bordes anterior y posterior rectos; los caracteres antes mencionados difieren mucho de los presentes en JJAP-1 (Figura 30).

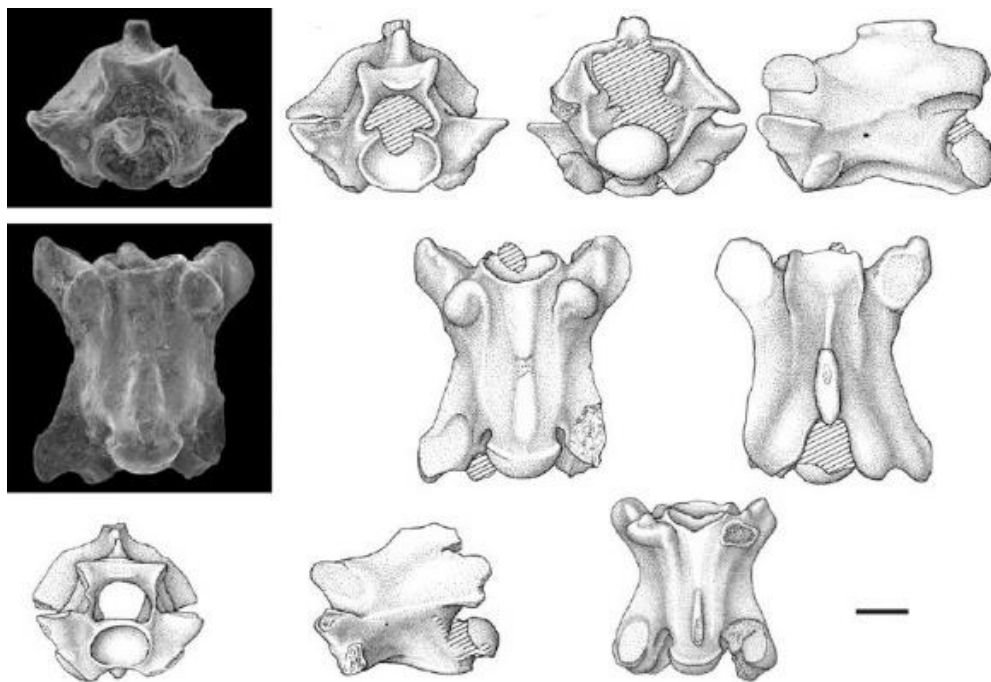


Figura 30. Vértebra troncal de *Russellophis crassus* (tomado Rage et al., 2008, fig. 3). Escala 1mm.

Aunque las interrelaciones de los miembros del clado Acrochordoidea, definido por Bonaparte (1831), aún son tema de discusión; se considera que este grupo está dividido en tres familias: Acrochordidae, Nigerophiidae y Palaeophiidae (Snetkov, 2011; Zaher et al., 2019) (Figura 4). Acrochordidae es un taxón monogénico erigido por Bonaparte, 1831, incluye tres especies dentro del género *Acrochodus* Hornstedt, 1787, son serpientes de hábitos marinos comúnmente conocidas como serpiente trompa de elefante, serpiente cara de perro y serpiente de arafura, entre otros, que se distribuyen desde Australia hasta Sri Lanka, pasando por el oeste de la India y las distintas Islas del archipiélago de Indonesia. Nigerophiidae es un grupo extinto de serpientes que originalmente fue erigido para incluir a la especie del Paleoceno de Nigeria, *Nigerophis mirus* Rage, 1975b; sin embargo, al menos otros cinco géneros de edades entre el Cenomaniano hasta el Eoceno han sido integrados a esta familia, cuya distribución conocida hasta el momento incluye el norte de África, Europa, Kazajistán, Madagascar, India, (Rage, 1980; Rage y Prasad, 1992; Averianov, 1997; Rage y Werner, 1999; Laduke et al., 2010; McCartney et al., 2018). Finalmente, la familia Palaeophiidae reconocida por Lydekker (1888) es un grupo extinto de serpientes que actualmente incluye tres géneros, de edades comprendidas entre el Maastrichtiano y el Eoceno y que han sido encontrados en Europa, norte de África, India y Estados Unidos de Norteamérica (Holman, 1982; Rage et al., 2003; Houssaye et al., 2013; entre otros), de entre los cuales destaca *Archeophis proavus* Massalongo, 1859, conocida a partir de ejemplares completos de los depósitos marinos del Eoceno de Monte Bolca, Italia (Figura 31).

El ejemplar estudiado en esta tesis, JJAP-1, posee vértebras troncales que carecen de una pterapófisis, las cuales difieren claramente de las de los miembros del clado Acrochordoidea que presentan pterapófisis bien desarrolladas en la parte dorsal posterior del arco neural. Esta estructura es el rasgo distintivo y altamente especializado compartido que definen al clado Acrochordoidea (Averianov, 1997; Nessov, 2000; Snetkov, 2011) (Figura 32).



Figura 31. Ejemplar de *Archaeophis proavus*, una serpiente marina de Eoceno de Monte Bolca, Italia, representante del clado Acrochordoidea (Tomado de Wikipedia, 2019).



Figura 32. Vértebra troncal de *Palaeophis nessoivi* Averianov, 1997. pte, pterapófisis (Modificado de Snetkov, 2011, fig. 2C). Escala = 1cm.

El clado “Colubroides” de Zaher et al., 2019 (Figura 4) es equivalente a la superfamilia Colubroidea *sensu* Holman (2000, p. 111), quien sólo se limitó a analizar el registro fósil de las serpientes en Norteamérica. Según este último autor los “Colubroides” (= Colubroidea) se caracterizan por presentar los siguientes siete rasgos: 1) ausencia de dientes en el premaxilar; 2) la hipapófisis sólo está presente en las vértebras cervicales, en la mayoría de los grupos, 3) típicamente las vértebras son más largas que anchas; 4) el zigosfeno y zigantrum están menos desarrollados que en Boidae; 5) las espinas neurales son relativamente largas y delgadas; 6) los procesos accesorios prezigapofisiales están bien desarrollados; y 7) la sinapófisis está completamente dividida en diapófisis y parapófisis. JJAP-1 comparte las características 2, 3, 4, 5, 6, y 7 con los miembros del clado Colubroidea (Figuras 18 y 19).

Dentro de los “Colubroides” de Zaher et al. (2019) existen grupos carentes de registro fósil y/o con una distribución geográfica tan alejada de México, que pueden ser descartados fácilmente en el presente ejercicio de anatomía comparada para determinar la identidad de JJAP-1. Entre estos, la familia Xenodermidae, descrita por Gray (1849), es un grupo con cinco géneros con distribución al sur de Asia; sus vértebras troncales presentan una hipapófisis bien desarrollada y conspicua en el margen posteroventral del *centrum* (Figura 33A). La familia Pareidae, erigida por Romer (1956), incluye cuatro géneros endémicos del sureste de la India con una espina neural rectangular de bordes rectos y el borde subcentral (ventral) del *centrum* claramente cóncavo (Figura 33B). La familia Viperidae erigida por Oppel (1811), representada por al menos 356 especies y 35 géneros, es uno de los grupos más ampliamente distribuidos en el mundo, se conocen en todos los continentes excepto en Australia, Antártica, Hawai, Madagascar y Nueva Zelanda (Uetz et al., 2019). Las vértebras troncales de los vipéridos se caracterizan por presentar una espina neural muy alta y una hipapófisis muy larga en su borde postero ventral (Figura 33D). Las vértebras troncales descritas en JJAP-1 permiten separar a esta serpiente fósil de las familias mencionadas arriba (Figura 33A, 33B, 33D) porque en éstas las vértebras poseen hipapófisis bien desarrolladas en xelodérmidos y vipéridos (JJAP-1 no tiene esta estructura), el borde subcentral de estas vértebras es curvo en paréidos (en JJAP-1 este borde es casi recto), y finalmente la espina neural es comparativamente alta en vipéridos y baja pero con bordes anterior y posterior rectos en paréidos (en JJAP-1, dicha espina es baja y sus bordes son socavados) (Figura 19).

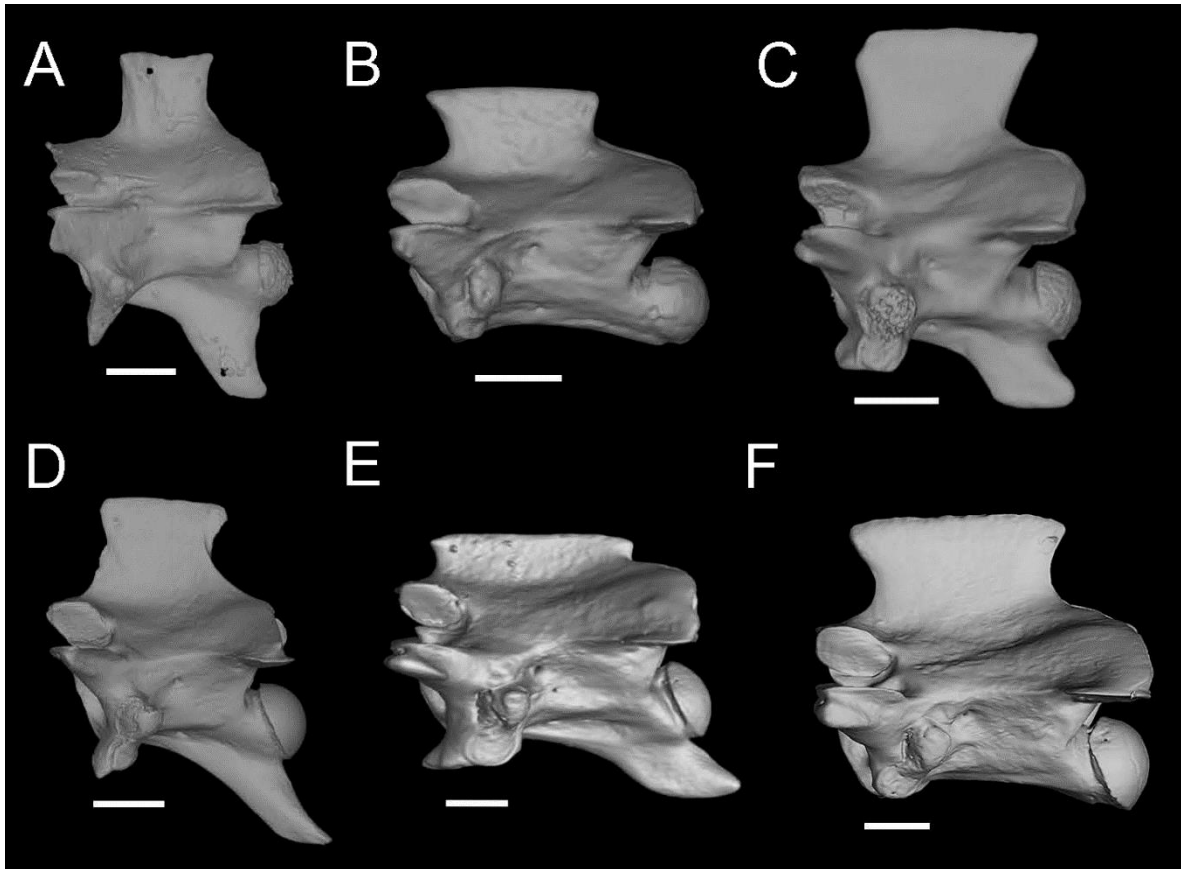


Figura 33. Vértabras troncales en vista lateral de las familias: A) Xenodermidae: *Fimbrios klossi* Smith, 1921, Escala= 1mm; B) Pareidae: *Pareas* sp. Wagler, 1830, Escala= 1mm; C) Homalopsidae: *Cerberus rynchops* (Schneider, 1799), Escala= 2mm; D) Viperidae: *Bothrops jararaca* (Wied-Neuwied, 1824), Escala= 2mm; E) Elapidae: *Micrurus corallinus* (Merrem, 1820), Escala= 1mm; F) Dipsadidae: *Dipsas indica* Laurenti, 1768, Escala= 1mm (modificado de Zaher et al., 2019, figs. App. S2 A, B, C, F y J).

También incluida en el grupo de los “Colubroides” de Zaher et al. (2019), está la familia Homalopsidae reconocida por Bonaparte (1845), la cual está integrada por 54 especies recientes en 28 géneros distribuidos al sureste de Asia, Oceanía y norte de Australia, donde son conocidas como serpientes que viven en condiciones semiacuáticas, acuáticas y fangosas (Karns et al., 2010; Murphy, 2007; Murphy y Voris, 2014). De nuevo, en este caso, los rasgos de las vértebras troncales de JJAP-1 permiten separarlo de los homalópsidos; esta es una familia en donde sus vértebras poseen una hipapófisis bien desarrollada de aspecto trapezoidal y una espina neural comparativamente muy alta y expandida (Figura 33C).

Dos grandes grupos, que incluye a las serpientes más derivadas, ocupan la parte terminal en la hipótesis filogenética de Zaher et al. (2019) (Figura 4). Estos grupos son sus clados Elapoidea y

Colubroidea. Por un lado, el clado Elapoidea *sensu* Zaher et al. (2019) actualmente agrupa a cerca de 600 especies afines a *Elapsoidea guentherii* Bocage, 1866. Originalmente este grupo fue reconocido como la familia Elapidae por Boie (1827). Al parecer este grupo, surgido en África durante el Eoceno, siguió un patrón evolutivo explosivo y una rápida dispersión en todo el mundo, incluyendo formas terrestres y marinas (Kelly et al., 2009). El reconocimiento de los procesos evolutivos de estas serpientes y, en consecuencia, el ordenamiento taxonómico natural de este grupo son temas controversiales, en el cual la familia Elapidae ha sido taxonómicamente rejerarquizada a superfamilia Elapoidea (Vidal y Hedges, 2002; Kelly et al., 2009; Weinell y Brown, 2018). Los rasgos descritos en las vértebras troncales del ejemplar JJAP-1 excluyen la posibilidad de que esta serpiente fósil de México represente a los elapoideos (Figura 19), en donde la espina neural es rectangular, más larga que alta, y presenta los bordes anterior y posterior rectos (en JJAP-1, estos bordes son socavados) y el borde postero ventral del *centrum* muestra una hipapófisis bien desarrollada (esta estructura no está presente en JJAP-1) (Figura 33E).

Por otro lado, el clado Colubroidea *sensu* Zaher et al. (2019) (Figura 4) es un grupo equivalente a la familia Colubridae descrita morfológicamente por Holman (2000). Este último autor estableció que estas serpientes comparten las siguientes cinco características: 1) las vértebras troncales presentan una osificación menos masiva en comparación a la encontrada en los Boidae; 2) los *centra* vertebrales son más largos que anchos; 3) las espinas neurales son laminares y rectangulares, más largas que altas; 4) las crestas subcentrales son prominentes; 5) las quillas hemales son relativamente delgadas. El ejemplar mexicano descrito aquí, JJAP-1, puede ser identificado como miembro de este taxón porque presenta todos estos rasgos (Figura 19). De acuerdo con Uetz et al. (2019) este grupo es el más diverso entre las serpientes actuales, al incluir cerca de 1960 especies que de acuerdo con Zaher et al. (2019), pueden ser separadas en 10 subgrupos.

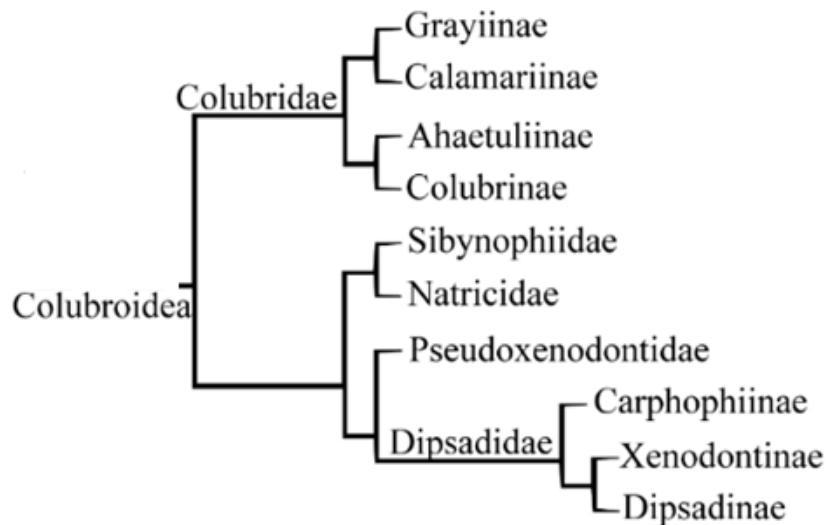


Figura 34. Hipótesis filogenética de Colubroidea *sensu* Zaher et al., 2019 (modificado de Zaher et al., 2019 figs. 1-21).

Entre los Colubroidea *sensu* Zaher et al. (2019) se cuenta con diez grupos que constituyen el taxón Colubridae *sensu* Holman (2000) (Figura 34), los cuales son:

- 1) **Grayiinae.** Este taxón representa un clado monogénico y sin registro fósil que sólo está presente en África subtropical (Meirte, 1992). Es poco probable que JJAP-1 represente a este grupo debido a la alopatría extrema entre el sitio de colecta de este fósil mexicano y la distribución africana de *Grayia*. A pesar de ello, estos comparten vértebras troncales con rasgos generales similares; sin embargo en *Grayia* se presenta una quilla hemal bien desarrollada (Figura 35A) que no está presente en JJAP-1.
- 2) **Calamariinae.** Este clado, establecido por Bonaparte (1838), incluye 91 especies y siete géneros de serpientes distribuidas en los territorios del sureste asiático, siendo más abundantes en Indonesia, Sumatra y Borneo (Uetz et al., 2019). Como en el caso de *Grayia*, es probable que JJAP-1 no represente un calamarino debido a la distante distribución alopátrica de este taxón. De igual modo, los calamarinos tienen vértebras troncales similares a los de JJAP-1; sin embargo en los calamarinos también se presenta una quilla hemal ventral bien desarrollada (Figura 35B) ausente en este ejemplar.
- 3) **Ahaetuliinae.** Este taxón fue recientemente constituido por Figueroa et al. (2016), el cual incluye cinco géneros de serpientes recientes, sin registro fósil conocido, son gráciles y pequeñas, de hábitos arborícolas (incluyendo las llamadas serpientes voladoras) y distribuidas

desde sur de Asia al norte de Australia, pasando por en el archipiélago de Indonesia. Desafortunadamente, sus autores no reconocieron rasgos diagnósticos osteológicos de este grupo que puedan ser comparados con los observados en JJAP-1; sin embargo, dado que, América no es habitada por estas serpientes, es posible descartar la posibilidad de que JJAP-1 sea un representante de esta subfamilia.

- 4) **Colubrinae.** Este taxón reconocido por Oppel (1811), es el grupo más diverso de serpientes en términos taxonómicos y morfológicos, con cerca de 102 géneros y 720 especies distribuidas alrededor del planeta (Uetz et al., 2019), incluyendo un amplio registro fósil que se remonta hasta el Eoceno-Oligoceno y se encuentran distribuidas en Norteamérica, noreste de Asia, Europa, norte de África y Europa (Parmley y Hunter, 2010; Holman, 2000; Čerňanský et al., 2015; entre otros). La subfamilia Colubrinae se compone principalmente de serpientes holárticas y consta de 92 géneros y 717 especies (Uetz et al., 2019). Este grupo generalmente es difícil de definir sobre la base de la osteología de sus vértebras, pero hay algunos caracteres vertebrales que se aplican a la mayoría de los géneros, como son la presencia de vértebras troncales generalmente más largas que anchas, sin hipófisis muy pronunciadas, con quillas hemales relativamente delgadas; además en estas vértebras las espinas neurales son moderadamente delgadas, más largas que altas y los procesos accesorios prezigapofiseales son prominentes (Figura 35C) (Auffenberg, 1963; Holman, 2000). La ausencia de hipapófisis en la región ventral y el aspecto relativamente poco alargado de las vértebras troncales de JJAP-1 permite reconocer que este fósil no pertenece a los colubrinos.

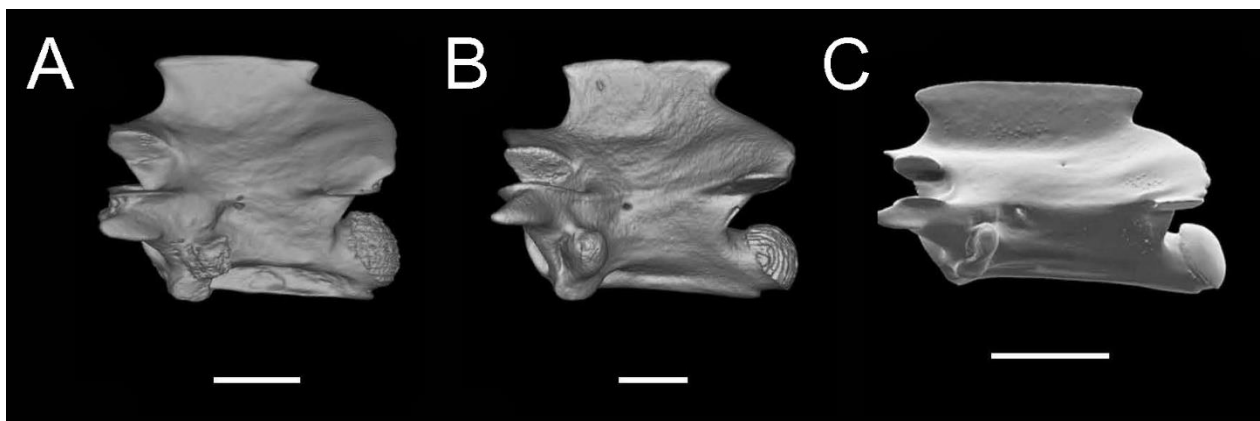


Figura 35. Vértebras troncales en vista lateral de las subfamilias: A) Grayiinae: *Grayia tholloni* Mocquard, 1897, Escala =2mm; B) Calamariinae: *Oreocalamus hanitschi* Boulenger, 1899, Escala =1mm; C) Colubrinae: *Oxybelis aeneus* (Wagler, 1824), Escala =2mm (Tomado de Zaher et al., 2019, App. S2, figs. G y H).

Dentro los Colubroidea *sensu* Zaher et al. (2019), el grupo hermano del taxón Colubridae, carente de nombre incluye a Sibynophiidae, Natricidae, Pseudoxenodontidae y Dipsadidae, donde el último está constituido por tres grupos terminales, Carphophiinae, Xenodontinae y Dipsadinae (Figura 34). Continuando con la numeración de los párrafos anteriores, a continuación, se describen estos taxa y se señalan sus posibles diferencias respecto a la anatomía ósea descrita en el ejemplar JJAP-1:

- 5) **Sibynophiidae.** Este grupo fue establecido por Dunn (1928) como subfamilia (ex Sibynophiinae) y re-categorizado a nivel de familia por Zaher et al. (2012). Actualmente este es un taxón que incluye dos géneros. Uno es *Scaphiodontophis* Taylor y Smith, 1943, comúnmente conocidas como serpientes añadidas o coralillo falso de México, América Central y Colombia. Y el otro es *Sibynophis* Fitzinger, 1843, que incluye numerosas especies de Indomalasia, China y parte de las islas del Archipiélago de Indonesia. Estas serpientes poseen un hueso compuesto tan largo que casi alcanza el extremo anterior de la mandíbula inferior, así como un proceso posterior en el dentario, portador de un parche de numerosos dientes pequeños y separado del hueso compuesto (Figura 36) (Duméril, Bibron y Duméril, 1854; Boulenger, 1896). Estos rasgos de los sibynófidos difieren claramente de los observados en JJAP-1, donde el hueso compuesto es relativamente corto, el dentario posee sólo una hilera de dientes robustos y el carece de un proceso posterior separado del hueso dentario.

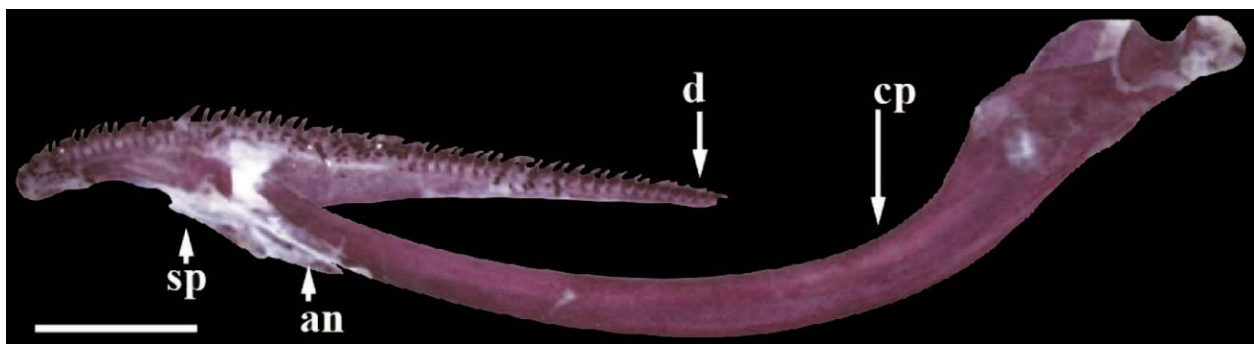


Figura 36. Vista lateral de la mandíbula de una serpiente añadida o falso coralillo, *Scaphiodontophis annulatus* (Duméril, Bibron y Duméril, 1854). an, angular; cp, hueso compuesto; d, dentario; sp, spleñal (Tomado de Zaher et al., 2012, fig. 4B). Escala = 2mm.

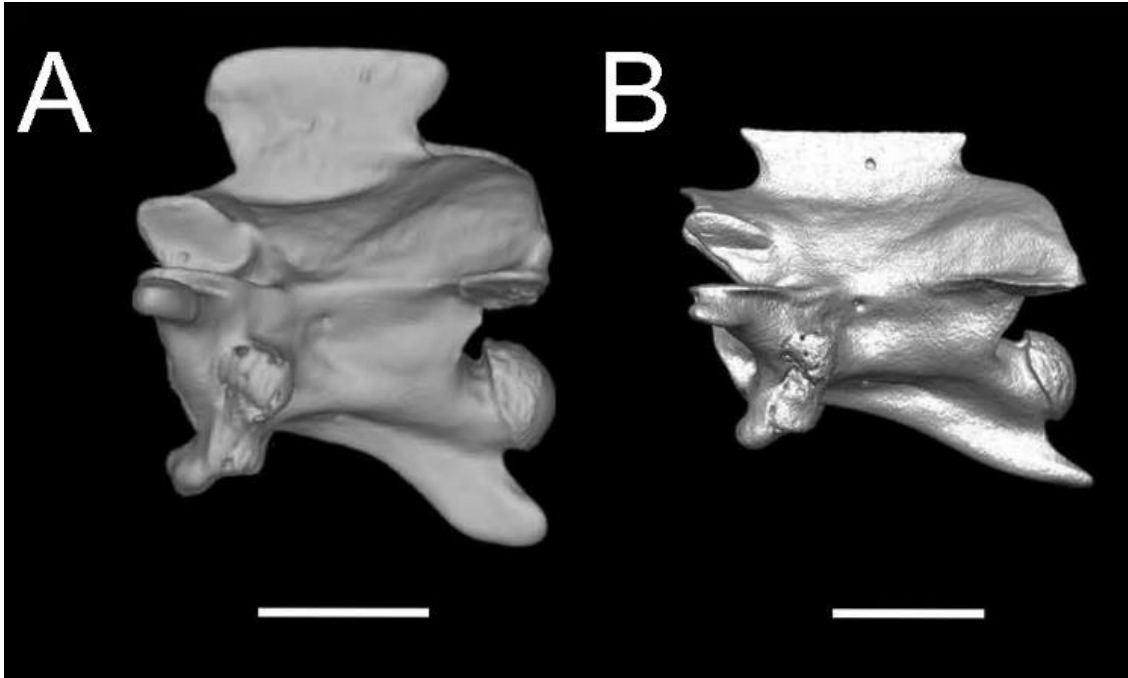


Figura 37. Vértabras troncales en vista lateral de integrantes de la familia Natricidae: A) *Natrinx natrinx* (Linnaeus, 1758), Escala =2mm; B) *Natriciteres olivaceae* (Peters, 1854), Escala =1mm (Tomado de Zaher et al., 2019, App. S2, fig. F).

- 6) **Natricidae.** Este taxón incluye serpientes holárticas y de oriente, tiene pocos representantes en América Central (Dowling y Duellman, 1978), actualmente cuenta con 36 géneros y 244 especies. Holman (2000) señaló que las vértebras troncales de los natrícidos son similares a las de los colubrininos, excepto por la presencia de una hipapófisis triangular, bien desarrolladas y dirigidas hacia atrás, cuya base se extiende hasta cerca del borde antero ventral del *centrum* (Figura 37). El ejemplar JJAP-1 es reconocido como un no-natrícido porque carece de hipapófisis en las vértebras troncales.
- 7) **Pseudoxenodontidae.** Este taxón poco diverso fue reconocido por McDowell (1987) e incluye dos géneros y 10 especies de serpientes pequeñas, comúnmente llamadas como falsas cobras del bambú, habitantes del sur y sureste de Asia, desde China hasta varias islas del Archipiélago de Indonesia (Rahadian y Das, 2012). A pesar de que la anatomía ósea de este grupo es poco conocida, la tomografía computarizada del cráneo de *Pseudoxenodon bambusicola* Vogt, 1922, publicada por Phenome10k (2019) (Figura 38), permite reconocer que JJAP-1 difiere notablemente de estas serpientes en los siguientes rasgos: el cuadrado es relativamente más largo y el supratemporal más corto, el primero es claramente más largo que

el segundo; el postorbital presenta una rama ventral relativamente más larga; en el techo del cráneo el parietal tiene una amplia región pentagonal plana y sus bordes latero posteriores tienen una depresión formada por la abrupta inclinación ventral de su superficie; además, en la superficie ventral del cráneo, el basiparaesfenoideo y basioccipital son huesos casi lisos (con numerosas crestas y depresiones).

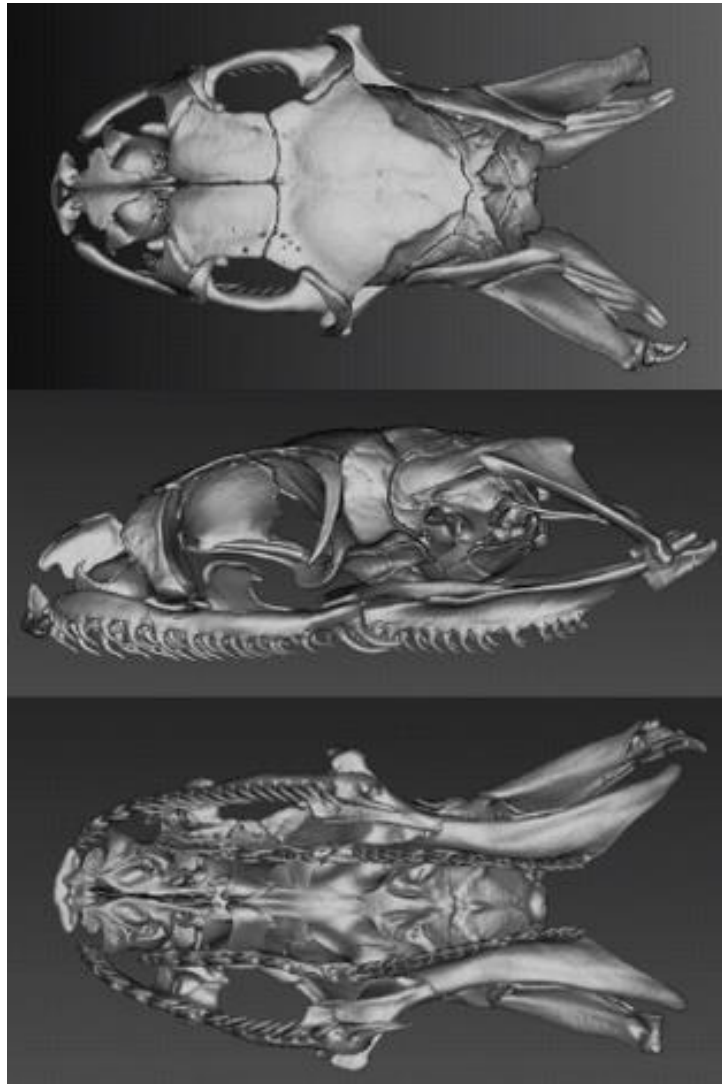


Figura 38. Vistas dorsal (arriba), lateral (centro) y ventral (abajo) del cráneo de *Pseudoxenodon bambusicola*, un Pseudoxenodontidae (Tomado de Phenome10k, 2019).

En este punto es necesario aclarar algo importante sobre la topología obtenida por Zaher et al. (2019) y sus implicaciones en la evolución del taxón Dipsadidae. Contrario al resultado de estos autores quienes señalan que los dipsadidos más primitivos son el taxón Carphophiinae

(Figura 34), estudios filogenéticos previos señalaban que la familia que Xenodontinae ocupaba ese lugar y que Dipsadinae y Carphophiinae eran los dipsáidos más derivados (He et al., 2009; Huang et al., 2009; Peng et al., 2014). De igual modo, el género *Thermophis* Malnate, 1953, un grupo endémico de la región al sur del Tíbet y considerado como un xenodóntino y único dipsáido no americano en esos mismos trabajos previos; en Zaher et al. (2019) es reconocido como el grupo hermano de todos los dipsáidos, es extirpado de los xenodóntinos al resultar ser más cercano a los carfófinos. Este último estudio es congruente con el patrón de distribución geográfica de Dipsadidae, que a pesar de ser un taxón diverso y ampliamente distribuido a lo largo de América y escasamente presente en Asia. La proximidad molecular y osteológica de los dipsáidos americanos más primitivos (Carphophiinae) con el único representante asiático dipsáido, *Thermophis*, sugiere dos posibles escenarios. En el primero se debe señalar que, en el pasado este grupo tuvo una distribución mayor que comprendía el norte de América y el este de Asia; y mientras en Asia, este grupo prácticamente desapareció, en América los dipsáidos tuvieron éxito y se diversificaron mientras se dispersaban hacia el sur del continente, dando así origen a los tres grandes grupos de dipsáidos norteamericanos (=carfófinos), centroamericanos (=dipsáidos) y caribeños+ sudamericanos (=xenodóntinos). En el segundo escenario, se tiene que aceptar que los dipsáidos se originaron en Asia, donde actualmente casi llegan a la extinción y desde allá se dispersaron hacia América, siguiendo el patrón biogeográfico descrito unas líneas antes.

- 8) **Carphophiinae:** La filogenia de las serpientes resultado del trabajo de Zaher et al. (2019, fig. 15) confirmó que este clado, primero llamado como Heterodontinae (Rossman y Wilson, 1965) y comúnmente reconocido como “el grupo relictivo de serpientes norteamericanas”, es no natural y parafilético, como ya lo habían señalado otros autores. (O'Shea, 2018; Pinou et al., 2004). Debido a que Zaher et al. (2019) señalan la topología mostrada por las relaciones de este grupo basal en Dipsadidae, la cual es una politomía, es posible señalar que la definición de Dipsadidae es sólo cuestión del “grado de generalidad”, por eso aquí, el género asiático *Thermophis* se incluye dentro de este grupo. De este modo este grupo no-natural incluye a *Thermophis* y cinco géneros norteamericanos [*Heterodon* Latreille en Sonnini y Latreille, 1801, conocido en la región central de los Estados Unidos de Norteamérica y norte de México; *Farancia* Gray, 1842, distribuida al sureste de los Estados Unidos de Norteamérica; *Diadophis*

Baird y Girard, 1853, presente desde Canadá hasta el centro de México; *Carphophis* Gervais en d'Orbigny, 1843, endémica del este de los Estados Unidos de Norteamérica; y *Contia* Baird y Girard, 1853].

Por un lado, las serpientes carfófinas presentan cabezas con el techo y la base del cráneo planos, semejantes a los observado en JJAP-1; sin embargo, JJAP-1 difiere de los carfófinos como *Heterodon platirhinos* Latreille, 1801 (Figura 39), que presenta un cráneo muy corto; es parecido al de *Thermophis* que presenta una sutura entre el basiparaesfenoideo y basioccipital notablemente más sinuosa (Figura 40); y es prácticamente igual al observado en *Diadophis punctatus* (Figura 42).

Dentro del material reciente revisado se contó con vértebras y elementos craneales de *Diadophis punctatus*. Las vértebras de *Diadophis punctatus* difieren de JJAP-1 principalmente por presentar un cuello en el cóndilo y por los procesos parapofisiarios. Los representantes de este clado difieren de JJAP-1 principalmente por presentar un cuello entre el *centrum* y el cóndilo (Figura 41).

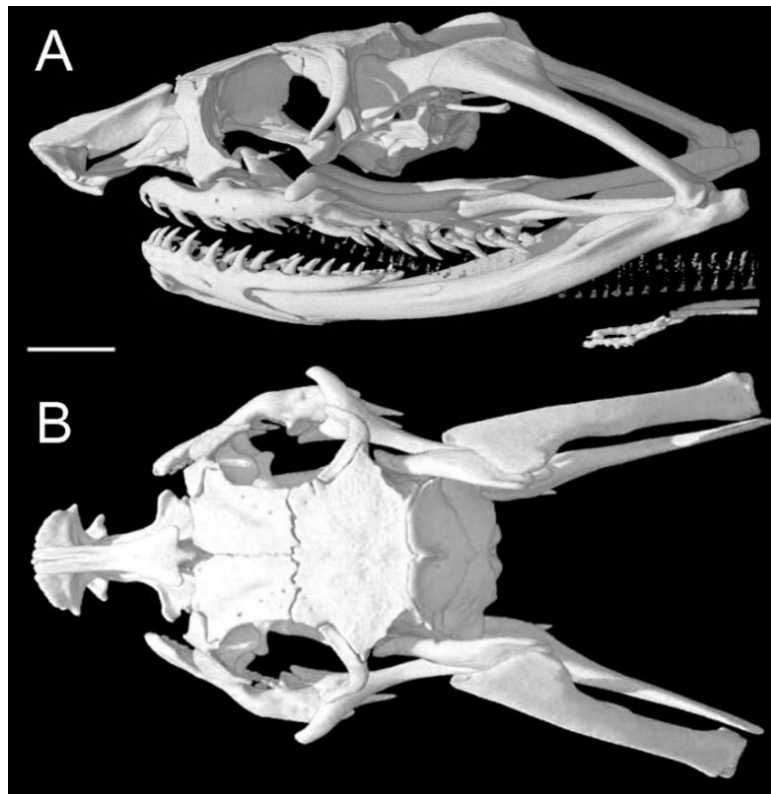


Figura 39. Vista lateral (A) y dorsal (B) del cráneo de *Heterodon platirhinos* (The Deep Scaly Project, 2007b). Escala =5mm.

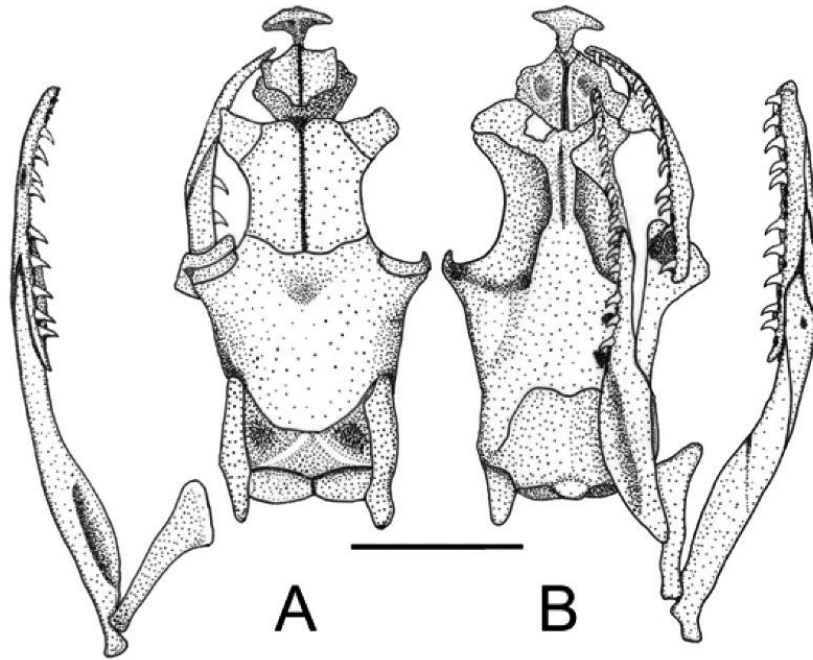


Figura 40. Vista dorsal (A) y ventral (B) del cráneo de *Thermophis zhaoermii* Guo et al., 2008 (Guo et al., 2009 fig. 3). Escala =5 mm.

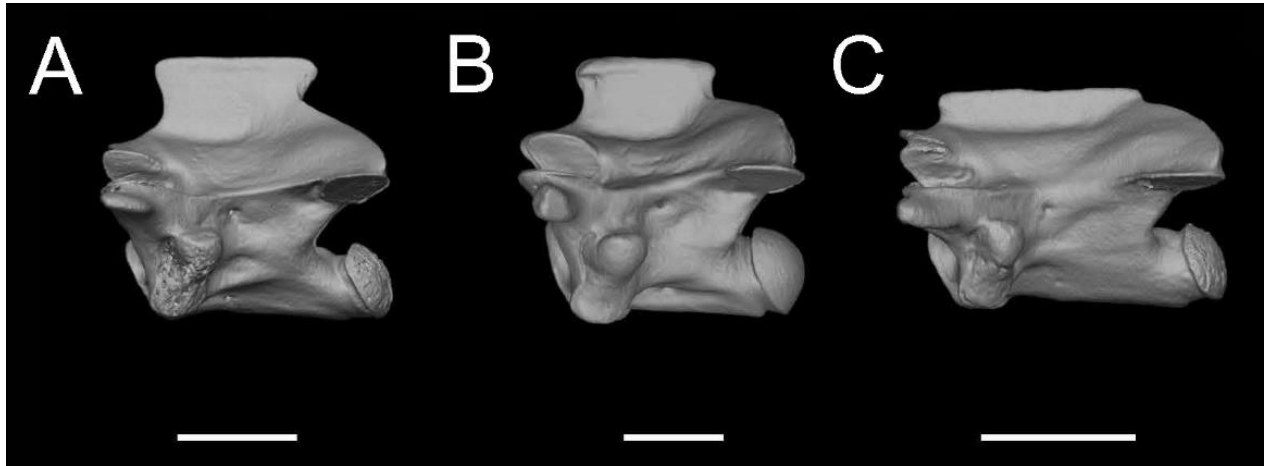


Figura 41. Vértebras troncales en vista lateral de la subfamilia Carphophiinae: A) *Heterodon platirhinus* Latreille en Sonnini y Latreille, 1801, Escala =2mm; B) *Farancia abacura* (Holbrook, 1836), Escala =2mm; C) *Carphophis amoenus* (Say, 1825), Escala =1mm (Modificado de Zaher et al., 2019, fig. App. S2 I).



Figura 42. Vista dorsal (A), lateral (B) y ventral (C) del cráneo de *Diadophis punctatus* (Tomado de The Deep Scaly Project, 2007a). Escala =1mm.

- 9) **Dipsadinae:** Este es un taxón diverso de serpientes neotropicales que se distribuyen desde Mesoamérica hasta el Norte de Sudamérica (Uetz et. al., 2019). Holman (2000) refiere que esta subfamilia es un grupo complejo, difícil o imposible de definir a partir sólo de rasgos osteológicos vertebrales. Las vértebras troncales de este grupo son similares, pero representan diferentes grados, con la tendencia al desarrollo de arcos neurales deprimidos y al ensanchamiento de la quilla hemal (Figura 43A-43C).

Dentro de la subfamilia Dipsadinae se pudo revisar material osteológico de cinco especies de distintos géneros (*Geophis multitorques*, *Hypsiglena ochrorhyncus*, *Leptodeira annulata*, *Ninia sebae*, *Rhadinea laureata*), para la comparación con JJAP-1. Se observó que, los rasgos de las vértebras troncales (forma del borde anterior del zigofeno en vista dorsal; procesos articulares prezigapofiseales, postzigapofiseales; zigofenales y zigantrales, forma de la quilla hemal), son muy variables. A pesar de ello, JJAP-1 comparte algunos de esos rasgos, como son: el aspecto general de las vértebras el cual es cúbico, prácticamente tan largas como ancha y altas; su espina neural es delgada y rectangular, más larga que alta; en vista dorsal, la parte posterior de su arco neural tiene forma de “V”, en donde su ángulo central es pronunciadamente agudo y sus extremos laterales tienden a ser progresivamente curvos; en vista anterior y posterior, el cótilo y cóndilo tienden a ser redondos a ligeramente ovalados, y más anchos que altos. Al comparar los elementos del cráneo de ejemplares de comparación señalados con los descritos de JJAP-1, se encontró que todos ellos comparten un hueso cuadrado corto y pequeño, en donde la cresta dorsal es grande y robusta y el proceso estapedial es grande, redondo y robusto. Pough et. al. (2016) y Vitt y Caldwell (2014) reconocieron que en las serpientes dipsáquinas, poseedoras de un hueso cuadrado con las características señaladas, comparten un hábito alimentario basado en la captura de presas pequeñas, lentas y de movimientos gráciles, como son caracoles, lombrices, lagartijas, otras serpientes, y artrópodos. Posiblemente, JJAP-1 también compartía este hábito.

10) **Xenodontinae.** Finalmente, de acuerdo con la filogenia de Zaher et al. (2019), el taxón Xenodontinae, primeramente definido por Bonaparte (1845), también es un grupo diverso de serpientes que se distribuyen desde Mesoamérica hasta el extremo sur de Sudamérica y las islas del Caribe. Holman (2000), quien incluyó a Dipsadinae y Carphophiinae dentro de este grupo [mismos que Zaher et al. (2019) reconoció como grupos distintos], ya señalaba que los xenodóntinos son un taxón osteológicamente complejo y de difícil definición, cuya anatomía ósea aún debe ser estudiada con mucho mayor detalle. Las vértebras troncales de los xenodóntinos son, en términos generales (Figura 43D-43F), similares a las observadas en Dipsadinae; por eso a este nivel, los rasgos descritos en JJAP-1 no son suficientes para definir su inclusión en alguno de estos grupos.

La comparación de JJAP-1 y *Conophis vittatus*, único xenodóntino incluido como material comparativo en este trabajo, muestra que ambas serpientes presentan un hueso cuadrado pequeño y corto, en donde la cresta dorsal es grande y robusta y el proceso estapedial es grande, redondo y robusto, semejante al observado en los integrantes de Dipsadinae.

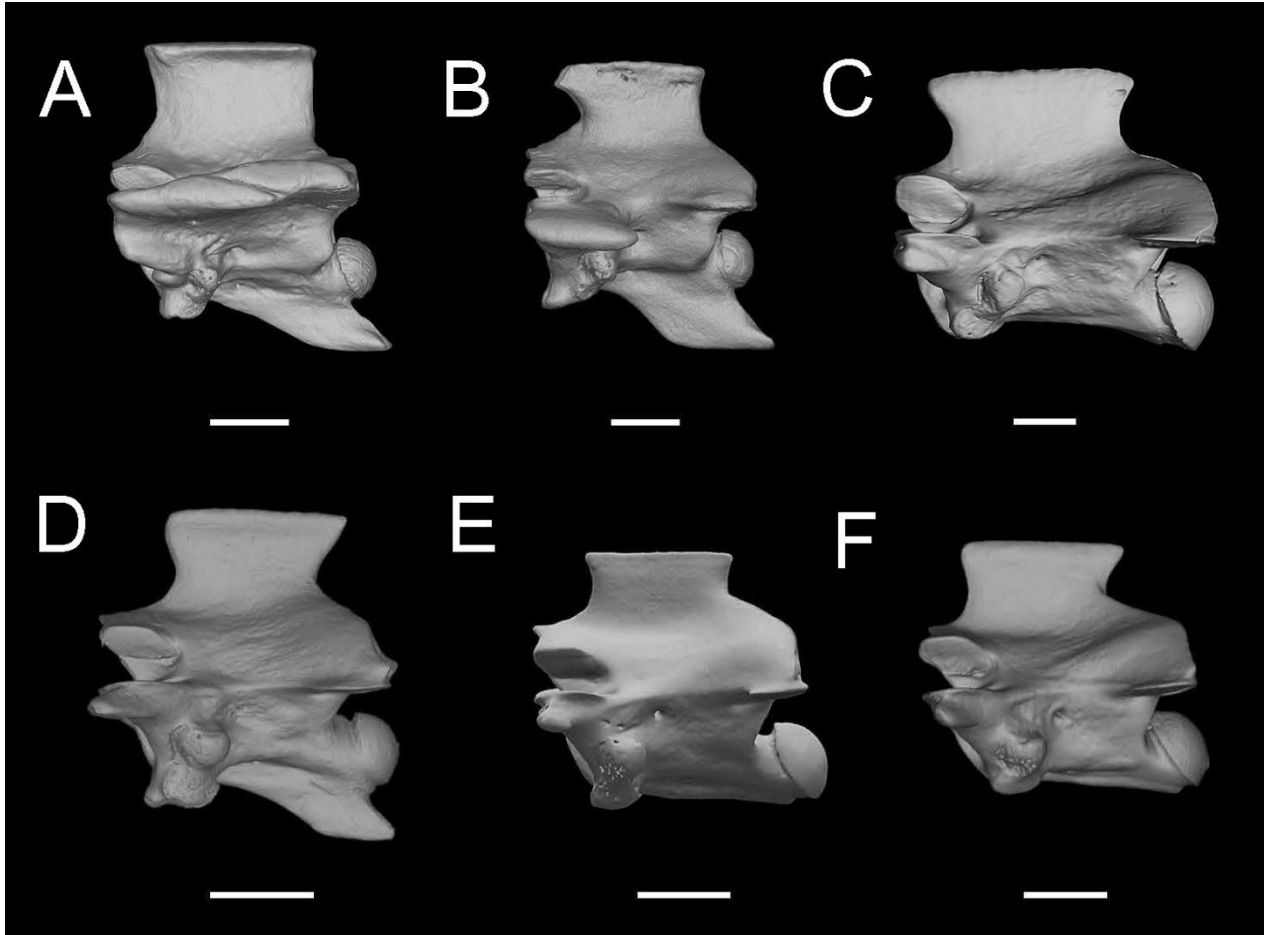


Figura 43. Vértebras troncales en vista lateral de las subfamilias A-C) Dipsadinae y D-F) Xenodontinae: A) *Synopsis lasallei*, (Nicéforo-María, 1950) Escala= 1mm; B) *Nothopsis rugosus*, Cope, 1871 Escala= 1mm; C) *Dipsas indica* Laurenti, 1768 Escala= 1mm; D) *Helicops angulatus* (Linnaeus, 1758) Escala= 2mm; E) *Philodryas nattereri* Steindachner, 1870 Escala= 2mm; F) *Oxyrhopus clathratus* Duméril, Bibron y Duméril, 1854 Escala= 2mm (modificado de Zaher et al., 2019, figs. App. S2 J y K).

Problemas para la determinación taxonómica a nivel de subfamilia de JJAP-1

Es importante mencionar que Holman (2000) ya había discutido sobre la dificultad que presenta la identificación de las vértebras y los elementos del cráneo no solo en la familia Dipsadidae *sensu* Zaher et al., 2019 (=Dipsadinae), sino en todo el clado Colubroidea *sensu* Zaher et al., 2019 (=Colubridae). Esta situación, en la que no se han definidos rasgos óseos diagnósticos es resultado de la falta de estudios anatómicos que incluyan los rasgos óseos de estas serpientes, en donde además se defina su variabilidad ósea natural en las distintas jerarquías taxonómicas, precisando la variación inter e intraespecífica y aquella ligada al desarrollo ontogenético de estos organismos. Szyndlar (1984) y Holman (2000) propusieron una tarea actualmente aún poco atendida, la cual es la realización de estudios para el análisis de la variación intraespecífica de los elementos del cráneo y las vértebras en los distintos grupos de serpientes, para así, facilitar la determinación taxonómica de las serpientes al incluir rasgos de los elementos óseos tanto del cráneo como de las vértebras.

Desafortunadamente, la carencia de los elementos bibliográficos y biológicos incorporados en este estudio no permiten alcanzar una determinación taxonómica más precisa de JJAP-1 que, por el momento, sólo es reconocido como un miembro de la familia Dipsadidae *sensu* Zaher et al. (2019). Esta imposibilidad tiene raíces en distintas situaciones que deberán ser atendidas con esfuerzos que van más allá de este trabajo. Por un lado, Dipsadidae forma parte del grupo más diverso de serpientes actuales, incluyendo cerca de 807 especies en todo el mundo, con 138 presentes en México, de las cuales, sólo unas cuantas han sido objeto de estudios osteológicos parciales (Brattstrom, 1955; Auffenberg, 1963; Holman, 2000; Tovar, 2005). Por eso, aquí se resalta la necesidad de emprender estudios anatómicos integrales de las serpientes que involucren la descripción de rasgos osteológicos craneales y vertebrales, en donde se busque definir los rasgos diagnósticos, incluso a nivel de género y especie, que se constituyan como elementos comparativos indispensable al momento de emprender la tarea de determinar especies fósiles como en el caso de JJAP-1.

Consideraciones de JJAP-1

A pesar de que la determinación taxonómica del ejemplar JJAP-1 no puede ser más detallada, con base en los elementos de estudio mostrados en este trabajo, su hallazgo es importantes por diferentes razones. Las serpientes fósiles de México hasta ahora registradas constituyen un conjunto escaso y restringido al Plioceno medio-Pleistoceno (Tabla 1); de esta manera, la presencia del ejemplar JJAP-1 en rocas de edad pliocénica hace de este fósil una de las serpientes más antiguas descritas o registradas del país. Las otras serpientes pliocénicas de México están representadas por cuatro vértebras aisladas; la primera fue encontrada en yacimientos del Plioceno medio en la Goleta, Michoacán (Brattstrom, 1955) y determinada como *Lampropeltis intermedius* Brattstrom, 1955, una especie fósil descubierta también en yacimientos del Pleistoceno de Arizona, Estados Unidos de Norteamérica; las otras tres provienen de los sedimentos del Plioceno tardío-Pleistoceno de las Tunas, Baja California Sur, y fueron identificadas como pertenecientes a *Boa* sp. (Boidae), *Pituophis* sp. (Colubridae) y *Crotalus* sp. (Viperidae).

Por otro lado, a excepción del abundante conjunto de vértebras de serpientes recuperadas en los yacimientos pleistocénicos de Santa Cruz Nuevo, Puebla (Tovar, 2005) como pertenecientes a *Conopsis* sp., *Lampropeltis* sp., *Leptodeira* sp., *Senticolis* sp., *Thamnophis* sp., *Trimorphodon* sp., *Crotalus durissus*, y *Crotalus* sp., y otras pertenecientes a colúbridos indeterminados (Tabla 1), las otras serpientes fósiles hasta hoy encontradas en México sólo están representadas por vértebras desarticuladas y aisladas (Holman, 2000; Goyenechea y Castillo-Cerón, 2002). En este contexto, JJAP-1, es la más completa (cuenta con elementos craneales y vertebrales articulados) y representa la serpiente fósil mejor conservada en México.

CONCLUSIONES

El ejemplar JJAP-1 es una serpiente fósil del Plioceno, recolectada en los sedimentos lacustres que constituyen la base de la Formación Atotonilco El Grande que se encuentran expuestos en el sitio de Sanctórum, Estado Hidalgo, México.

Los rasgos osteológicos conservados del cráneo, las mandíbulas, las vértebras y las costillas de JJAP-1, permiten determinar que este fósil de una serpiente del Estado de Hidalgo es una representante de la familia Dipsadidae *sensu* Zaher et al. (2019).

El ejemplar JJAP-1 es el dipsádido más antiguo encontrado en México y también una de las más antiguas serpientes del país, las otras serpientes del Plioceno en México son *Lampropeltis intermedius* descrita en La Goleta, Michoacán (Brattstrom, 1955); y los restos de *Boa* sp., *Pituophis* sp. y *Crotalus* sp. recuperadas en Las Tunas, Baja California Sur (Miller 1980).

A pesar de las numerosas vértebras y huesos craneales no conservados en JJAP-1, este ejemplar es la serpiente más completa encontrada en México. Otras serpientes fósiles de México sólo conservan vértebras aisladas, que en muchos casos están parcialmente bien conservadas, (Auffenberg, 1963; Cruz et. al., 2016; Holman, 2000; Tovar, 2005).

Además, este ejemplar es el dipsádido más completo encontrado en el mundo; los dipsádidos encontrados al norte, en los Estados Unidos de Norteamérica, y los reportados al sur, en Argentina, también están representados mayormente por vértebras y, en algunos casos, por huesos del cráneo aislados (Auffenberg, 1963; Holman, 2000; Scanferla et. al, 2005; Scanferla, 2006).

La falta de material de serpientes fósiles y recientes para la comparación de elementos óseos de limita el estudio de los restos fósiles de este grupo. Por lo que es una tarea pendiente el ampliar las colecciones de material reciente, que puedan ayudar a la determinación, y emprender estudios osteológicos sobre la variabilidad inter e intraespecífica y ontogénicos de los diferentes elementos óseos de las serpientes, para que así estos puedan tener un peso importante al realizar estudios filogenéticos.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguilar-Arellano FJ, Silva-Pineda A y Velasco-de León MP, 2002. Registro de *Equisetum hyemale* en el Plioceno de la región de Santa María Amajac, Hidalgo, México. VII Congreso Latinoamericano y II Congreso Colombiano de Botánica. Cartagena de Indias, Colombia. Asociación Latinoamericana de Botánica. p.378.
- Aguilar-Arellano FJ, Velasco-de León MP, 2002. El clima durante el Plioceno en la región de Santa María Amajac, Hidalgo, México. Boletín de la Sociedad Botánica de México, 71: 71-81.
- Álvarez T, Huerta P, 1974. Restos óseos de anfibios y reptiles en Tlapacoya IV México. Boletín Instituto Nacional de Antropología e Historia, 11, 37-42.
- Arellano-Gil J, Velasco-de León MP, Silva-Pineda A, Salvador-Flores R, Beltrán-Romero F, 2005. Origen y características geológicas del paleo-Lago de Amajac, Hidalgo. Revista Mexicana de Ciencias Geológicas, 22(2), 199-211.
- Auffenberg W, 1959. *Anomalophis bolcensis* (Massalongo), a new genus of fossil snake from the Italian Eocene. Breviora 114:1-16.
- Auffenberg W, 1963. The fossil snakes of Florida. Tulane Studies on Zoology, 10, 131-216.
- Averianov AO, 1997. Paleogene sea snakes from the eastern part of Tethys. Russian Journal of Herpetology, 4(2), 128-142.
- Baird SF y Girard C, 1853. Catalogue of North American reptiles in the museum of the Smithsonian Institution. Part I. Serpents. Smithsonian Institution, Washington, xvi + 172 pp.
- Barrios Rivera H, 1985. Estudio analítico del registro paleovertebradológico de México, Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, 474 pp.
- Becerra-Martínez CA, 2003. Estudio anatómico de las aletas impares de los goodeidos fósiles procedentes de Sanctórum (Formación Atotonilco El Grande), Hidalgo. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., 37 pp.

- Becerra-Martínez CA, Guzmán AF, y Velasco-de León, MP, 2002. First fossil record of Goodeidae from Hidalgo State, Mexico. En: II International Symposium (sic) on Livebearing Fishes. Querétaro: Universidad Autónoma de Querétaro, 2002. 20 pp.
- Beltrán-Romero F y Luna-Gómez P, 1994. Estudio geológico de la región de Santa María Amajac, Municipio de Atotonilco el Grande, Estado de Hidalgo. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ingeniería, Universidad Nacional Autónoma de México, México, DF. 131 pp.
- Bocage JV Barboza du, 1866. Reptiles nouveaux ou peu connus recueillis dans les possessions portugaises de l’Afrique occidentale, que se trouvent au Muséum de Lisbonne. Jornal de Ciencias, Mathematicas, Physicas e Naturaes, Lisboa 1(1), 57-78.
- Boie F, 1827. Bemerkungen über Merrem’s Versuch eines Systems der Amphibien. Marburg, 1820. 1te Lieferung, Ophidier. Isis von Oken, Jena 20(6), 508-566.
- Bonaparte CL, 1831. Saggio d’una distribuzione metodica degli animali vertebrati a sangue freddo. Giornale Arcadico di Scienze, Lettere, ed Arti, Roma 52, 129–209.
- Bonaparte CL, 1838. Iconografia della fauna Italica per le quattro classi degli animali vertebrati. Tasc. 22–23. Tipografie Salviucci, Roma, (Vol. 2), 65 pp.
- Bonaparte CL, 1845. Specchio Generale dei Sistemi Erpetologico, Anfibiologico ed Ittiologico, G. Pirola, Milan.
- Boulenger GA, 1896. Catalogue of the snakes in the British Museum, Vol. 3. Taylor y Francis, London. xiv + 727p.
- Boulenger GA, 1899. Descriptions of three new reptiles and a new batrachian from Mount Kina Balu, North Borneo. Annals and Magazine of Natural History, London (Series 7) 4(24), 451-454.
- Brattstrom BH, 1955. Records of some Pliocene and Pleistocene reptiles and amphibians from Mexico. Bulletin of the Southern California Academy of Sciences, 54(1), 1-4.
- Brongersma LD, 1951. Some notes upon the anatomy of *Tropidophis* and *Trachyboa* (Serpentes). Zoologische Mededelingen, Leiden 31(11), 107–124.
- Cadle JE, 1988. Phylogenetic relationships among advanced snakes: a molecular perspective, Volumen 119. University of California Press.

- 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*.
- Čerňanský A, Rage JC y Klembara J, 2015. The Early Miocene squamates of Amöneburg (Germany): the first stages of modern squamates in Europe. *Journal of Systematic Palaeontology*, 13(2), 97-128.
- Chávez-Galván B, Guzmán AF y Polaco OJ, 2013. Sinopsis de la herpetofauna en contextos paleontológicos y arqueológicos: Colección Interdisciplina. Serie Sumaria, Instituto Nacional de Antropología e Historia, México.
- Conrad JL, 2008. Phylogeny and systematics of Squamata (Reptilia) based on morphology. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 2008(310), 1-182.
- Cope ED, 1860. Catalogue of the Colubridae in the Museum of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, with notes and descriptions of new species. Part 2. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 12(6), 241–266.
- Cope ED, 1867. On the Reptilia and Batrachia of the Sonoran Province of the Nearctic Region. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* (1866) 18(4), 300–314.
- Cope ED, 1871. Ninth contribution to the herpetology of tropical America. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 23(2), 200-224.
- Cope ED, 1879. Eleventh contribution to the herpetology of tropical America. *Proceedings of the American Philosophical Society* (1878–1880) 18(104), 261–277.
- Cope ED, 1885. A contribution to the herpetology of Mexico. *Proceedings of the American Philosophical Society* 22(120), 379–404.
- Cope ED, 1892. A critical review of the characters and variations of the snakes of North America. *Proceedings of the United States National Museum* (1891–1892) 14(882), 589–694.
- Cruz JA, Arroyo-Cabrales J y Reynoso VH, 2016. Reconstructing the paleoenvironment of Loltún Cave, Yucatán, Mexico, with Pleistocene amphibians and reptiles and their paleobiogeographic implications. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 33(3), 342-354.

- Cundall D e Irish F, 2008. The Snake Skull, Vol. 23, 349-692 pp. En: Gans C, Gaunt AS, Adler K (eds), *Biology of the Reptilia: Vol. 20. Morphology H. The Skull of Lepidosauria*. Society for the Study of Amphibians and Reptiles. Ithaca, New York.
- Cyriac VP y Kodandaramaiah U, 2017. Paleoclimate determines diversification patterns in the fossorial snake family Uropeltidae Cuvier, 1829. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 116, 97-107.
- D'Orbigny C, 1843. *Dictionnaire universel d'histoire naturelle résumant et complétant tous les faits présentés par les encyclopédies les anciens dictionnaires scientifiques, les Oeuvres complètes de Buffon, et les meilleurs traits spéciaux sur les diverses branches des sciences naturelles; -Donnant la description des êtres et des divers phénomènes de la nature, l'étymologie et la définition des noms scientifiques, et les principales applications des corps organiques et inorganiques à l'agriculture, à la médecine, aux arts industriels, etc. Tome troisième (CAA-CLA)*. Bureau Principal des Éditeurs, Paris, 744 pp.
- Daudin FM, 1803. *Histoire naturelle, générale et particulière des reptiles; Ouvrage faisant suite aux Oeuvres de Leclerc de Buffon, et partie du cours complet d'histoire naturelle rédigé par C.S. Sonnini, membre de plusieurs sociétés savantes. Tome cinquième*. F. Dufart, Paris, 365 pp.
- Dowling HG y Duellman WE, 1978. *Systematic herpetology: a synopsis of families and higher categories*. New York: HISS Publications.
- Duméril AMC, Bibron G y Duméril AHA, 1854. *Erpétologie générale ou histoire naturelle complète des reptiles. Tome septième—Première partie. Comprenant l'histoire des serpents non venimeux*. Librairie Encyclopédique de Roret, Paris, vii + 780 pp.
- Duméril AMC, Bibron G y Duméril AHA, 1854. *Erpétologie générale ou histoire naturelle complète des reptiles*. Paris (Librairie Encyclopédique de Roret), vol. 7, Part 1, xvi + 780 pp.
- Dunn ER, 1928. A tentative key and arrangement of the American genera of Colubridae. *Bulletin of the Antivenin Institute of America* 2(1), 18-24.
- Evans SE y Jones ME, 2010. The origin, early history and diversification of lepidosauromorph reptiles. En: *new aspects of Mesozoic biodiversity*. Springer Berlin Heidelberg, 27-44.

- Evans SE, 2003. The Deep Scaly Project, “Python molurus” (On-line), Digital Morphology. Consultado el 9 de Diciembre del 2019 en http://digimoprh.org/specimens/Python_molurus/.
- Figuroa A, McKelvy AD, Grismer LL, Bell CD y Lailvaux SP, 2016. A species-level phylogeny of extant snakes with description of a new colubrid subfamily and genus. *PloS one*, 11(9).
- Fitzinger LJJ, 1826. Neue Classification der Reptilien nach ihren Natürlichen Verwandtschaften. Nebst einer Verwandtschaftstafel und einem Verzeichnisse der Reptilien-Sammlung des k.k. zoologischen Museums zu Wien. J. G. Huebner, Wien, viii, 66 pp.
- Fitzinger LJJ, 1843. Systema reptilium. Fasciculus primus. Amblyglossae. Braumüller et Seidel Bibliopolas, Vindobonae, vi + 106 pp.
- Flores-Villela O y García-Vázquez UO, 2014. Biodiversidad de reptiles en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85, 467-475.
- Fries C, 1962. Hoja Pachuca 14q-e (11), con resumen de la geología de la hoja Pachuca, estados de Hidalgo y Mexico. Universidad Nacional Autónoma de México, Escala 1:100 000. Mapa con texto.
- Fuentes-Guerra EP y Velasco-de León MP, 2002. Anuros de la Formación Atotonilco El Grande, México. VIII Congreso Nacional de Paleontología, Guadalajara, Jalisco, México. Sociedad Mexicana de Paleontología y Museo de Paleontología de Guadalajara. Ponencias, p. 99.
- García Zepeda ML, Pérez González MS, Godínez García V y Arroyo Cabrales J, 2009. Roedores y herpetofauna fósil de La Cinta, Michoacán y Portalitos, Guanajuato. XI Congreso Nacional de Paleontología, Juriquilla, Querétaro, México. Sociedad Mexicana de Paleontología, Cuaderno de resúmenes, p. 26.
- 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(1), 3-309.
- Goodrich ES, 1916. On the classification of the Reptilia. *Proceedings of the Royal Society of London*, 89B (615), 261-276.

- Goyenechea MGI y Castillo Cerón JM. 2002. Historia geológica de las serpientes. Boletín de la Sociedad Herpetológica Mexicana, 10, 35-42.
- Gray JE, 1825. A synopsis of the genera of reptiles and Amphibia, with a description of some new species. Annals of Philosophy, London (Series 2) 10, 193–217.
- Gray JE, 1842. Monographic synopsis of the water snakes, or the family Hydridae. The Zoological Miscellany. London. 2, 59-68.
- Gray JE, 1844. Catalogue of the tortoises, crocodiles, and amphisbaenians in the collection of the British Museum. London, British Museum, 72 pp.
- Gray JE, 1849. Catalogue of the specimens of snakes in the collection of the British Museum. British Museum (Natural History), London, xv + 125 pp.
- Grazziotin FG, Zaher HED, Murphy RW, Scrocchi G, Benavides MA, Zhang YP y Bonatto SL, 2012. Molecular phylogeny of the new world Dipsadidae (Serpentes: Colubroidea): a reappraisal. Cladistics, 28(5), 437-459.
- Günther A, 1867. Additions to the knowledge of Australian reptiles and fishes. Annals and Magazine of Natural History, 20(115), 45–67.
- Günther ACLG, 1868. Sixth account of new species of snakes in the collection of the British Museum. Annals and Magazine of Natural History, London (Series 4) 1(6), 413–429.
- Guo P, Liu SY, Feng JC y He M, 2008. The Description of a New Species of *Thermophis* (Serpentes Colubridae). Sichuan Journal of Zoology 27 (3): 321.
- Guo P, Liu SY, Huang S, He M, Sun ZY, Feng JC y Zhao EM, 2009. Morphological variation in *Thermophis* Malnate (Serpentes: Colubridae), with an expanded description of *T. zhaoermii*. Zootaxa 1973: 51-60.
- Hallowell E, 1852. Descriptions of new species of reptiles inhabiting North America. Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia (1852–1853) 6(5), 177–182.
- He M, Feng JC, Liu SY, Guo P y Zhao EM, 2009. The phylogenetic position of *Thermophis* (Serpentes: Colubridae), an endemic snake from the Qinghai-Xizang Plateau, China. Journal of Natural History, 43(7-8), 479-488.

- Hedges SB, Couloux A y Vidal N, 2009. Molecular phylogeny, classification, and biogeography of West Indian racer snakes of the Tribe Alsophiini (Squamata, Dipsadidae, Xenodontinae). *Zootaxa*, 2067, 1-28.
- Holbrook JE, 1836. North American herpetology; or, a description of the reptiles inhabiting the United States. J. Dobson, Philadelphia, 120 pp.
- Holbrook JE, 1839. North American herpetology; or, a description of the reptiles inhabiting the United States. Vol. I [Second version]. J. Dobson, Philadelphia, 132 pp.
- Holman JA, 1969. A small Pleistocene herpetofauna from Tamaulipas. *Quarterly Journal of the Florida Academy of Sciences*, 32(2), 153-158.
- Holman JA, 1982. *Palaeophis casei*, new species, a tiny palaeophid snake from the early Eocene of Mississippi. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2 (2): 163–166.
- Holman JA, 2000. Fossil snakes of North America: origin, evolution, distribution, paleoecology. Indiana University Press. 528 pp.
- Hornstedt CF, 1787. Beskrifning po en Ny Orm from Java. *Kongliga Svenska Vetenskaps-Akadamiens Handlingar*, Stockholm 8, 306–308.
- Houssaye A, Rage JC, Bardet N, Vincent P, Amaghazaz M, Meslouh S, 2013. New highlights about the enigmatic marine snake *Palaeophis maghrebianus* (Palaeophiidae; Palaeophiinae) from the Ypresian (Lower Eocene) phosphates of Morocco. *Palaeontology*. 56 (3): 647–661.
- Huang S, Liu SY, Guo P, Zhang YP y Zhao EM, 2009. What are the closest relatives of the hot-spring snakes (Colubridae, *Thermophis*), the relict species endemic to the Tibetan Plateau?. *Molecular phylogenetics and evolution*, 51(3), 438-446.
- Ikeda T, 2007. A comparative morphological study of the vertebrae of snakes occurring in Japan and adjacent regions. *Current Herpetology*, 26(1), 13-34.
- Johnson RG, 1954. The adaptative and phylogenetic significance of vertebral form in snakes. *Evolution*, 9(4), 367-388.

- Jones ME, Anderson CL, Hipsley CA, Müller J, Evans SE y Schoch RR, 2013. Integration of molecules and new fossils supports a Triassic origin for Lepidosauria (lizards, snakes, and tuatara). *BMC evolutionary biology*, 13(1), 208.
- Juárez-Arriaga E, 2009. Atotonilco el Grande. *Léxico Estratigráfico Mexicano*, Servicio Geológico de México, 3 pp. (<http://mapserver.sgm.gob.mx/lexico/AtotonilcoElGrande.pdf>, Consultado 9 de diciembre del 2019).
- Karns DR, Murphy JC y Voris HK, 2010. Semi-aquatic snake communities of the central plain region of Thailand. *Tropical Natural History*, 10(1), 1-25.
- Kelly CM, Barker NP, Villet MH y Broadley DG, 2009. Phylogeny, biogeography and classification of the snake superfamily Elapoidea: a rapid radiation in the late Eocene. *Cladistics*, 25(1), 38-63.
- Kennicott R, 1859. Notes on *Coluber calligaster* of Say, and a description of new species of serpents in the collection of the North Western University of Evanston, Illust. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 11(3), 98–100.
- Kennicott R, 1861. On three new forms of rattlesnakes. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 13(6), 206–208.
- Kley NJ, 2001. Prey transport mechanisms in blindsnakes and the evolution of unilateral feeding systems in snakes. *American Zoologist*, 41(6), 1321-1337.
- Kowallis BJ, Swisher CC, Carranza-Castañeda O, Miller WE y Tingey DG, 1998. Preliminary radiometric dates in selected late Tertiary vertebrate faunas from Mexico. *Avances en Investigación, Paleontología de Vertebrados*, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, *Avances en Investigación, Publicación Especial*, (1), 103-108.
- Laduke TC, Krause DW, Scanlon JD, y Kley NJ, 2010. A Late Cretaceous (Maastrichtian) snake assemblage from the Maevarano Formation, Mahajanga Basin, Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30(1), 109-138.
- Langerbartel DA, 1953. The Reptiles and Amphibians. En: Hatt TR (Ed.), *Faunal and Archeological Researches in Yucatan Caves* Cranbrook Institute. *Science Bulletin* 33, 93-108.

- Laurenti JN, 1768. *Austriaci viennensis Specimen medicum, exhibens synopsis reptilium emendatam cum experimentis circa venena et antidota reptilium austriacorum*. Joan. Thom. Nob de Trattnern, Viennae, 214 pp.
- Lee MS y Scanlon JD, 2002. Snake phylogeny based on osteology, soft anatomy and ecology. *Biological Reviews*, 77(3), 333-401.
- 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(4), 371-389.
- Linnaeus C, 1758. *Systemae naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Tomus I. Editio decima, Reformata. Laurentii Salvii, Holmiae, 824 pp.
- Linnaeus C, 1766. *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis*. Tomus I. Editio duodecima, Reformata. Laurentii Salvii, Holmiae, 532 pp.
- López-Ramos EL, 1978. Bosquejo geológico-estructural de la Sierra Madre Oriental en el área Linares-Galeana-San Roberto, Estado de Nuevo León; discusión. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 2(2), 216-217.
- Lydekker R, 1888. Notes on Tertiary Lacertilia and Ophidia. *Geological Magazine* 5:110-113.
- Malnate EV, 1953. The taxonomic status of the Tibetan colubrid snake *Natrix baileyi*. *Copeia* 1953(2), 92-96.
- Marsh OC, 1892. Notice of new reptiles from the Laramie formation. *The American Journal of Science*, New Haven (Series 3) 43(257), 449-453.
- Massalongo AB, 1859. *Specimen photographicum animalium quorundam plantarumque fossilium Agri Veronensis./Saggio fotografico di alcuni animali e piante fossili dell Agro Veronese*. Franchini, Verona, vol. 40.
- McCartney JA, Roberts EM, Tapanila L y O'Leary MA, 2018. Large palaeophiid and nigerophiid snakes from Paleogene Trans-Saharan Seaway deposits of Mali. *Acta Palaeontologica Polonica*, 63(2).

- McCartney JA, Stevens NJ, y O'Connor PM, 2014. The Earliest Colubroid-Dominated Snake Fauna from Africa: Perspectives from the Late Oligocene Nsungwe Formation of Southwestern Tanzania. *PLoS ONE* 9(3).
- McDowell SB Jr, 1987. Systematics. En: Seigel, R.A., Collins, J.T. y Novak, S.S. (Editores.), *Snakes: Ecology and evolutionary biology*. MacMilliam Publishing, New York, 3-50 pp.
- McDowell SB, 2008. The Skull of Serpentes, Vol.24, 467-620 pp. En: Gans C, Gaunt AS, Adler K (eds), *Biology of the Reptilia: Vol. 21. Morphology I. The Skull and Appendicular Locomotor Apparatus of Lepidosauria*. Society for the Study of Amphibians and Reptiles. Ithaca, New York.
- Meirte D, 1992. Clé de détermination des serpents d'Afrique. *Annales du Musée Royal de l'Afrique Centrale* (267), 152 pp.
- Merrem B, 1820. *Versuch eines Systems der Amphibien*. Johann Christian Krieger, Marburg, xv + 191 pp.
- Messing HJ, 1986. A late Pleistocene-Holocene fauna from Chihuahua, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 277-288.
- Mocquard F, 1897. Sur une collection de reptiles recueillie par M. Haug, à Lambaréné. *Bulletin de la Société Philomathique de Paris (1896-1897) (Serie 8)* 9(1), 5-20.
- Montellano M, Carbot-Chanona G, Domínguez-Vázquez G y Islebe G, 2008. Late Pleistocene Vertebrate Fauna from the Depresión Central of Chiapas, México. *Journal of Vertebrate Paleontology*. 28: 117A.
- Mulcahy DG, Noonan BP, Moss T, Townsend TM, Reeder TW, Sites Jr JW y Wiens JJ, 2012. Estimating divergence dates and evaluating dating methods using phylogenomic and mitochondrial data in squamate reptiles. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 65(3), 974-991.
- Müller JP, 1832. Beiträge zur Anatomie und Naturgeschichte der Amphibien. *Zeitschrift für Physiologie*, Heidelberg 4(2), 190–275.
- Murphy J, 2007. *Homalopsid Snakes. Evolution in the Mud* (Kreiger, Melbourne, Florida).

- Murphy JC y Voris HK, 2014. A checklist and key to the homalopsid snakes (Reptilia, Squamata, Serpentes), with the description of new genera. *Fieldiana Life and Earth Sciences*, 2014(8), 1-43.
- Nessov LA, 2000. Remains of the Teleosts and a Sea Snake from the Eocene of the Transural Region. *Materials on Stratigraphy and Paleontology of the Ural Mountains*, 154-157.
- Nicéforo-María H, 1950. Contribución al conocimiento de los ofidios de Colombia. *Revista Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, Bogotá 7(28), 517-518.
- Nopcsa F, 1923. Die Familien der Reptilien. *Fortschritte der Geologie und Palaeontologie*, 2, 1-210.
- Olori JC y Bell CJ, 2012. Comparative skull morphology of Uropeltid snakes (Alethinophidia: Uropeltidae) with special reference to disarticulated elements and Variation. *PLoS ONE*, 7(3).
- Oppel M, 1811. Die Ordnungen, Familien und Gattungen der Reptilien als Prodrom einer Naturgeschichte derselben. München. 86 pp.
- O'Shea M, 2018. *The Book of Snakes: A life-size guide to six hundred species from around the world*. University of Chicago Press.
- Owen R, 1842. Report on British Fossil Reptiles. Part II. Report of the British Association for the Advancement of Science. Plymouth Meeting. 1841:60-240.
- 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(1), 131-140.
- Parker HW y Grandison AGC. 1977. *Serpientes: una historia natural*. 2ª edición. Museo Británico (Historia Natural) y Cornell University Press.
- Parmley D y Hunter KB, 2010. Fossil snakes of the Clarendonian (late Miocene) Pratt Slide local fauna of Nebraska, with the description of a new natricine colubrid. *Journal of Herpetology*, 44(4), 526-544.
- Paton RL, Smithson TR y Clack JA, 1999. An amniote-like skeleton from the Early Carboniferous of Scotland. *Nature*, 398 (6727), 508.

- Peng L, Lu C, Huang S, Guo P y Zhang Y, 2014. A new species of the genus *Thermophis* (Serpentes: Colubridae) from Shangri-La, Northern Yunnan, China, with a proposal for an eclectic rule for species delimitation. *Asian Herpetological Research*, 5(4), 228-239.
- Peters WCH, 1854. Diagnosen neuer Batrachier, welche zusammen mit der früher (24. Juli und 17. August) gegebenen Übersicht der Schlangen und Eidechsen mitgeteilt werden. Berichte über die Bekanntmachungsgewöhnlichen Verhandlungen der Königlich-Preußischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin 1854(11), 614-628.
- Peters WCH, 1860. Drei neue Schlangen des k. zoologischen Museums aus America vor und fügte hieran Bemerkungen über die generelle Unterscheidung von anderen bereits bekannten Arten. *Monatsberichte der königlich Akademie der Wissenschaften zu Berlin* 1860(10), 517–521.
- Phenome10k (2019). *Pseudoxenodon bambusicola*. Archivo digital y fotografía lateral del cráneo disponibles en <https://phenome10k.org/pseudoxenodon-bambusicola/> (Consultado el 9 de diciembre de 2019).
- Pinou T, Vicario S, Marschner M y Caccone A, 2004. Relict snakes of North America and their relationships within Caenophidia, using likelihood-based Bayesian methods on mitochondrial sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 32 (2): 563-574.
- Pough FH, Andrews RM, Crump ML, Savitzky AH, Wells KD, Brandley MC, 2016. *Herpetology*. Fourth Edition. Sunderland, Massachusetts, U.S.A. Sinauer Associates, Inc. 591 pp.
- Pyron RA, Burbrink FT y Wiens JJ, 2013. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC evolutionary biology*, 13(1), 93.
- Pyron RA, Burbrink FT, Colli GR, De Oca ANM., Vitt LJ, Kuczynski CA y Wiens JJ. 2011. The phylogeny of advanced snakes (Colubroidea), with discovery of a new subfamily and comparison of support methods for likelihood trees. *Molecular phylogenetics and evolution*, 58(2), 329-342.
- Pyron RA, Reynolds RG y Burbrink FT, 2014. A taxonomic revision of Boas (Serpentes: Boidae). *Zootaxa*, 3846(2), 249-260.
- Rage JC y Augé M, 1993. Squamates from the Cainozoic of the Western part of Europe. A review. *Revue de Paléobiologie*, volume spécial 7:199–216.

- Rage JC y Prasad GVR, 1992. New snakes from the Late Cretaceous (Maastrichtian) of Naskal, India. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 187: 83–97.
- 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, 1975a. Un Caenophidien primitif (Reptilia, Serpentes) dans l’Eocène inférieur. *Compte Rendu Sommaire des Séances de la Société Géologique de France*, 17(2):46-47.
- Rage JC, 1975b. Un serpent du Paléocène du Niger. Étude préliminaire sur l’origine des caenophidiens (Reptilia, Serpentes). *Comptes Rendus de l’Académie des Sciences, Paris* 281D (9), 515–518.
- Rage JC, 1978. La poche a phosphate de Ste-Neboule et sa faune de vertebres du Ludien Supérieur. 5. Squamates. *Palaeovertebrata, Montpellier* 8(2–4), 201–215.
- Rage JC, 1980. Un serpent marin nouveau de l’Eocène de Belgique. Le probleme des serpents marins du Paleogene. *Comptes Rendus de l’Académie des Sciences, Paris* 291D (5), 469–471.
- Rage JC, 1984. Serpentes. Part 11. *Handbuch der Paläoherpetologie, Encyclopedia of Paleoherpetology*. Gustav Fischer Verlag., Stuttgart.
- Rage JC, Bajpai S, Thewissen JGM, Tiwari BN, 2003. Early Eocene snakes from Kutch, Western India, with a review of the Palaeophiidae. *Geodiversitas*, 25 (4): 695–716.
- Rage JC, Folie A, Rana RS, Singh H, Rose KD y Smith T, 2008. A diverse snake fauna from the early Eocene of Vastan Lignite Mine, Gujarat, India. *Acta Palaeontologica Polonica* 53 (3): 391–403.
- Rahadian R y Das I, 2013. A new record of *Pseudoxenodon inornatus* (Boie En: Boie, 1827) from Gunung Gedeh National Park, west Java, Indonesia. *Hamadryad* 36: 174-177.
- Reyes-Torres A, Vázquez-Rodríguez SD, Carreño AL y Velasco-de León MP, 2002. Ostrácodos lacustres del Plioceno–Pleistoceno inferior de la Formación Atotonilco El Grande, Hidalgo, México: (resumen) en VIII Congreso Nacional de Paleontología, Guadalajara, Jalisco: Sociedad Mexicana de Paleontología y Museo de Paleontología de Guadalajara, p. 128.

- Reynoso VH, 2006. Research on fossil amphibians and reptiles in Mexico, from 1869 to early 2004 (including marine forms but excluding pterosaurs, dinosaurs, and obviously, birds). En: Studies on Mexican Paleontology (pp. 209-231). Springer, Dordrecht.
- Ritgen FA, 1828 Versuch einer Natürlichen Eintheilung der Amphibien. Nova Acta Academiae Caesareae Leopoldino Carolinae, Bonn 14, 246–284.
- Romer AS, 1956. Osteology of the Reptiles. University of Chicago Press, Chicago.
- Rossman DA y Wilson LD, 1965. Comments on the revival of the colubrid snake subfamily Heterodontinae. Herpetologica, 20(4), 284-285.
- Salvador-Flores R, 2001. Origen sedimentológico y estratigrafía del Paleolago de Amajac, Hidalgo. México, D. F. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ingeniería. Tesis de Licenciatura. 87 pp.
- Santillán Badillo V, González Coronel Y y Castillo Cerón JM, 2004. Vértebrae fósiles conferidas al género *Crotalus* del Pleistoceno del estado de Hidalgo, Cuaderno de resúmenes del IX Congreso Nacional de Paleontología, México, p. 88.
- Säve-Söderbergh G, 1934. Some points of view concerning the evolution of the vertebrates and the classification of this group. Arkiv för Zoologi, 26A, 1-20.
- Say T, 1825. Descriptions of three new species of Coluber, inhabiting the United States. Journal of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia 4(2), 237-241.
- Scanferla CA, 2006. The oldest record of *Clelia* (Serpentes–Colubridae) in South America. Comptes Rendus Palevol, 5(5), 721-724.
- Scanferla CA, Cenizo M y De Los Reyes M, 2005. Sobre el primer registro fósil del género *Lystrophis* Cope, 1885 (Serpentes-Colubridae-Xenodontinae). Studia Geologica Salmanticensia, 41, 93-101.
- Scanlon JD y Lee MS, 2011. The Major Clades of Living Snakes: Morphological Evolution, Molecular Phylogeny, and Divergence Dates. En: Aldridge RD y Sever DM. Reproductive Biology and Phylogeny of Snakes. Science Publishers CRC Press. Enfield. pp. 55–95.

- Schneider JG, 1799. *Historiae amphibiorum naturalis et literariae. Fasciculus primus, continens Ranas, Calamitas, Bufones, Salamandras et Hydros in genera et species descriptos notisque suis distinctos.* Friederici Frommanni, Jenae, 264 pp.
- Segerstrom K, 1961. Geología del suroeste del estado de Hidalgo y del noreste del estado de México: Boletín de la Asociación Mexicana de Geólogos Petroleros, 13(3-4), 147-168.
- Servicio Geológico Mexicano, 1995. Carta Geológico-Minera Actopan F14-D71, Hidalgo, Escala 1: 50,000. Pachuca, Hidalgo. Servicio Geológico Mexicano, Secretaría de Economía.
- Shaw G, 1802. *General Zoology, or Systematic Natural History.* Vol.3, part 2. G. Kearsley, Thomas Davison, London: 313-615.
- Smith MA, 1921. New or little-known reptiles and batrachians from southern Annam (Indo-China). *Proceedings of the Zoological Society of London* 91(2), 423-440.
- Smith ML, 1980. *The Evolutionary and Ecological History of the fish Fauna of the Río Lerma Basin, Mexico.* Tesis de Doctorado, UMi dissertation services, Ann Harbor, Michigan, 190 pp.
- Snetkov PB, 2011. Vertebrae of the sea snake *Palaeophis nessovi* Averianov (Acrochordoidea, Palaeophiidae) from the Eocene of Western Kazakhstan and phylogenetic analysis of the superfamily Acrochordoidea. *Paleontological Journal*, 45(3), 305.
- Sonnini CS y Latreille PA, 1801. *Histoire naturelle des reptiles, avec figures dessinees d'apres nature.* Tome IV. Seconde partie. Serpens. Deterville, Paris, 410 pp.
- Steindachner F, 1870. *Herpetologischen Notizen (II).* II. Über einige neue oder seltene Reptilien des Wiener Museums. *Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften in Wien, Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse*, Wien 62, 336- 350.
- Stejneger LH, 1907. *Herpetology of Japan and adjacent territory.* *Bulletin of the United States National Museum* (58), i-xx, 1-577.
- Szyndlar Z, 1984. Fossil snakes from Poland. *Acta zoológica cracoviensia*, 28 [1 (1)].
- Taylor EH y Smith HM, 1943. A review of American Sibynophine snakes, with a proposal of a new genus. *University of Kansas Science Bulletin* 29(6), 301-337.

- The Deep Scaly Project, 2007a. "Diadophis punctatus" (On-line), Digital Morphology. Consultado el 9 de Diciembre del 2019 en: http://digimorph.org/specimens/Diadophis_punctatus/.
- The Deep Scaly Project, 2007b. "Heterodon platirhinos" (On-line), Digital Morphology. Consultado el 9 de Diciembre del 2019 en: http://digimorph.org/specimens/Heterodon_platirhinos/.
- Theobald W Jr, 1876. Descriptive catalogue of the reptiles of British India. Thacker, Spink & Co., Calcutta, xiii + 238 pp. + xxxviii + xii.
- Tovar-Liceaga RE, 2005. Fauna pleistocénica de Santa Cruz Nuevo, Puebla. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., 120 pp.
- Uetz P, Freed P, Hošek J, 2019. (Editores). The Reptile Database. <http://www.reptile-database.org> [Consultado el 9 de diciembre del 2019].
- Underwood G, 1967. A comprehensive approach to the classification of higher snakes. *Herpetologica*, 23(2), 161-168.
- Van Devender TR, Rea AM y Smith ML, 1985. The Sangamon interglacial vertebrate fauna from Rancho la Brisca, Sonora, Mexico. San Diego Society of Natural History.
- Velasco-de León MP y Aguilar-Arellano FJ, 2002. La fisonomía foliar y el paleoclima de Santa María Amajac, Hidalgo, México. VII Congreso Latinoamericano de Botánica y II Congreso Colombiano de Botánica, Cartagena de Indias, Colombia. Asociación Latinoamericana de Botánica. Resúmenes. p. 83.
- Velasco-de León MP y Ortiz-Martínez EL, 2010. Nuevas especies de *Quercus* (Fagaceae) en el Plioceno de Santa María Amajac, Hidalgo, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 27(2), 264-277.
- Velasco-de León MP, Arellano-Gil J y Silva-Pineda A, 2000. La secuencia lacustre y su biota de la Formación Atotonilco El Grande de Santa María Amajac, en el Estado de Hidalgo (resumen). II Reunión Nacional de Ciencias de la Tierra, Puerto Vallarta, Jalisco: GEOS, 20(3), p. 302.
- Vidal N y Hedges SB, 2002. Higher-level relationships of caenophidian snakes inferred from four nuclear and mitochondrial genes. *Comptes Rendus Biologies*, 325: 987-995.

- Vidal N y Hedges SB, 2004. Molecular evidence for a terrestrial origin of snakes. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(Supplement 4), 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(10-11), 1000-1008.
- Vidal N y Hedges SB, 2009. The molecular evolutionary tree of lizards, snakes, and amphisbaenians. *Comptes rendus biologies*, 332 (2-3), 129-139.
- Vidal N, Delmas AS, David P, Cruaud C, Couloux A y Hedges SB, 2007a. The phylogeny and classification of caenophidian snakes inferred from seven nuclear protein-coding genes. *Comptes rendus biologies*, 330(2), 182-187.
- Vidal N, Delmas AS, Hedges SB, 2007b. The higher-level relationships of alethinophidian snakes inferred from seven nuclear and mitochondrial genes. Eagle Mountain, Utah, USA: Eagle Mountain Publishing. 27–33.
- Vitt LJ y Caldwell JP, 2014. *Herpetology. An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles*. Academic Press Elsevier. 4ta Edición. 776 pp.
- Vogt T, 1922. Zur Reptilien- und Amphibienfauna Südchinas. En: Mell, R. (Editor), *Beiträge zur Fauna Sinica*. *Archiv für Naturgeschichte*, Berlin 88A (10), 135-146.
- Wagler JG, 1824. *Serpentum brasiliensium species novae ou Histoire Naturelle des espèces nouvelles de serpens, recueillies et observées pendant le voyage dans l'intérieur du Brésil dans les années 1817, 1818, 1819, 1820, exécuté par ordre de Sa Majesté le Roi de Bavière, publiée par Jean de Spix, écrite d'après les notes du voyageur par Jean Wagler*. Monachii, Franc. Seraph. Hübschmanni, viii + 75 pp.
- Wagler JG, 1830. *Natürliches System der Amphibien, mit vorangehender Classification der Saugthiere und Vogel. Ein Beitrag zur vergleichenden Zoologie*. J.G. Cotta schen Buchhandlung. Munchen, Stuttgart und Tubingen, vi + 354 pp.
- Weinell JL y Brown RM, 2018. Discovery of an old, archipelago-wide, endemic radiation of Philippine snakes. *Molecular phylogenetics and evolution*, 119, 144-150.

- White RS, Mead JI, Baez A y Swift SL, 2010. Localidades de vertebrados fósiles del Neógeno (Mioceno, Plioceno y Pleistoceno): una evaluación preliminar de la biodiversidad del pasado. FE Molina–Frenner y TR Van Devender (eds.), *Diversidad biológica de Sonora*, 51-72.
- Wied-Neuwied M, 1824. *Abbildungen zur Naturgeschichte Brasiliens*. *Isis von Oken* 15: 1103.
- Wiens JJ, Hutter CR, Mulcahy DG, Noonan BP, Townsend TM, Sites Jr JW, Reeder TW, 2012. Resolving the phylogeny of lizards and snakes (Squamata) with extensive sampling of genes and species. *Biology letters*, 8(6), 1043-1046.
- Wiens JJ, Kuczynski CA, Smith SA, Mulcahy DG, Sites Jr JW, Townsend TM, Reeder TW, 2008. Branch lengths, support, and congruence: testing the phylogenomic approach with 20 nuclear loci in snakes. *Systematic Biology*, 57(3), 420-431.
- Wiens JJ, Kuczynski CA, Townsend T, Reeder TW, Mulcahy DG, y Sites Jr JW, 2010. Combining phylogenomics and fossils in higher-level squamate reptile phylogeny: molecular data change the placement of fossil taxa. *Systematic Biology*, 59(6), 674-688.
- Wikipedia, 2019. Fossil of an *Archaeophis proavus* Massalongo, Monte Bolca. Museum für Naturkunde (Berlin). Consultado el 9 de diciembre del 2019 en:
https://en.wikipedia.org/wiki/Archaeophis#/media/File:Naturkundemuseum_Berlin_-_Archaeophis_proavus_Massalongo_-_Monte_Bolca.jpg
- Williston SW, 1925. *The osteology of the reptiles* (Vol. 13, p. 300). Cambridge: Harvard University Press.
- Zaher HED y Scanferla CA, 2011. The skull of the Upper Cretaceous snake *Dinilysia patagonica* Smith-Woodward, 1901, and its phylogenetic position revisited. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 164(1), 194-238.
- Zaher HED, Graziotin FG, Cadle JE, Murphy RW, Moura-Leite JCD y Bonatto SL, 2009. Molecular phylogeny of advanced snakes (Serpentes, Caenophidia) with an emphasis on South American Xenodontines: a revised classification and descriptions of new taxa. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 49(11), 115-153.

- Zaher HED, Grazziotin FG, Graboski R, Fuentes RG, Sánchez-Martínez P, Montingelli GG, Zhang YP, Murphy RW, 2012. Phylogenetic relationships of the genus *Sibynophis* (Serpentes: Colubroidea). *Papéis Avulsos de Zoologia*, 52(12): 141-149.
- Zaher HED, Murphy RW, Arredondo JC, Graboski R, Machado-Filho PR, Mahlow K, Montingelli GG, Quadros AB, Orlov NL, Wilkinson M, Zhang YP, Grazziotin FG, 2019. Large-scale molecular phylogeny, morphology, divergence-time estimation, and the fossil record of advanced caenophidian snakes (Squamata: Serpentes). *PloS one*, 14(5).
- Zaragoza-Caballero S y Velasco-de León MP, 2003. Una especie nueva de *Epicauta* (Coleoptera: Meloidae) del Plioceno del Estado de Hidalgo, México: *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 20(2), 154-159.
- Zheng Y y Wiens JJ, 2016. Combining phylogenomic and supermatrix approaches, and a time-calibrated phylogeny for squamate reptiles (lizards and snakes) based on 52 genes and 4162 species. *Molecular phylogenetics and evolution*, 94, 537-547.