

Pesquisas em Geociências

<http://seer.ufrgs.br/PesquisasemGeociencias>

**Una Nueva Serpiente (Reptilia) en el Cretácico Superior de Patagonia,
Argentina**

Adriana Maria Albino

Pesquisas em Geociências, 21 (1): 58-63, set./dez., 1994.

Versão online disponível em:

<http://seer.ufrgs.br/PesquisasemGeociencias/article/view/21251>

Publicado por

Instituto de Geociências



Portal de Periódicos
UFRGS

UNIVERSIDADE FEDERAL
DO RIO GRANDE DO SUL

Informações Adicionais

Email: pesquisas@ufrgs.br

Políticas: <http://seer.ufrgs.br/PesquisasemGeociencias/about/editorialPolicies#openAccessPolicy>

Submissão: <http://seer.ufrgs.br/PesquisasemGeociencias/about/submissions#onlineSubmissions>

Diretrizes: <http://seer.ufrgs.br/PesquisasemGeociencias/about/submissions#authorGuidelines>

Data de publicação - set./dez., 1994.

Instituto de Geociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, RS, Brasil

Una Nueva Serpiente (Reptilia) en el Cretácico Superior de Patagonia, Argentina

ADRIANA MARIA ALBINO

Centro Regional Universitario Bariloche, Casilla de Correo, 1336, 8400 San Carlos de Bariloche, Argentina

(Recebido em 09/03/94. Aceito para publicação em 13/09/94.)

Abstract - A new species of Madtsoiidae (Reptilia: Serpentes) from Los Alamitos Formation (Campanian-early Maastrichtian) of Rio Negro province, Argentina, is described. The specific features of *Alamitophis elongatus* sp. nov. are: (1) vertebral centrum larger than in *A. argentinus* Albino, (2) zygosphenes with a medium tubercle, and (3) synapophysis farther from the vertebral centrum than in *A. argentinus*. The presence of madtsoiids in the Upper Cretaceous of Argentina favors the hypothesis about the gondwanic differentiation of the Alethinophidia and the subtropical environment in the north of Patagonia during the Late Cretaceous. The identification of a new species makes evident a greater specific diversity of the madtsoiids during the Southamerican Cretaceous than the one supposed.

Resumo - O objetivo deste trabalho é apresentar uma nova espécie de Madtsoiidae (Reptilia, Serpentes) procedente da Formação dos Alamitos (Campaniano - Maastrichtiano Inferior) na Província de Rio Negro, Argentina. *Alamitophis elongatus* sp. nov. se diferencia de outra espécie conhecida deste gênero, *A. argentinus* Albino nos seguintes aspectos: (1) centro vertebral mais alongado; (2) zigofeno com um tubérculo anterior mediano e (3) sinapófises mais distantes do centro vertebral. A presença de madtesoideos no Cretáceo Superior da Argentina favorece a hipótese sobre a diferenciação dos abtinofídios gonduânicos e sobre a existência de clima subtropical no norte da Patagônia no Cretáceo Superior. A identificação desta nova espécie de madtesoideo evidencia uma diversidade específica desta família, no Cretáceo sul-americano, maior do que se supunha até então.

INTRODUCCION

Luego del reconocimiento de Dinilysiidae en el Campaniano de Neuquén (Woodward, 1901; Estes *et al.*, 1970; Hecht, 1982; Rage & Albino, 1989), las serpientes del Cretácico de Argentina se conocieron a partir de los hallazgos realizados en niveles del sector medio de la Formación Los Alamitos (Campaniano-Maastrichtiano inferior, Franchi & Sepúlveda, 1981), aflorantes en la Estancia Los Alamitos, al sudeste de la provincia de Rio Negro, Argentina (Bonaparte,

que se sigue en el presente trabajo.

Entre los restos de serpientes de esta procedencia depositados en el Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", de Buenos Aires, Argentina (MACN), se identificaron tres especies: *Alamitophis argentinus*, *Patagoniophis parvus* y *Rionegrophis madtsoioides*, las cuales se asignaron a la familia Boidae, subfamilia Madtsoiinae (*sensu* Hoffstetter, 1961a), (Albino, 1986, 1987). Esta subfamilia extinta fue elevada al rango de familia (Familia Madtsoiidae) por McDowell (1987), opinión que es seguida por Rage (1991) basándose en la morfología de huesos craneanos procedentes del Paleoceno Medio de Brasil.

Con posterioridad a dichos hallazgos fueron encontradas nuevas serpientes en sedimentitas del Cretácico Superior, probablemente correlacionables a la Formación Los Alamitos (Cione, com. pers.), de las salinas de Bajo Trapalcó y de la Ea. El Palomar, también de la Patagonia argentina (Fig. 1). Este material, depositado en el Museo de La Plata, Argentina (MLP), junto con nuevos hallazgos realizados en Los Alamitos, enriqueció considerablemente el registro y permitió realizar la revisión de las formas descriptas, además del estudio de material inédito.

El objetivo de esta contribución es dar a conocer una nueva especie de madtsoideo del Cretácico Superior procedente de las localidades de Los Alamitos y Bajo Trapalcó, en la provincia de Río Negro, Argentina (Fig. 1), dar una diagnosis modificada y ampliada del género *Alamitophis* y discutir su ubicación sistemática. Además, se discutirán las implicancias paleobiogeográficas del hallazgo de madtsoideos en el sur de América del Sur, en relación a datos paleontológicos obtenidos en los últimos años, y se comentarán las implicancias paleoclimáticas y paleoecológicas relacionadas con estos hallazgos.

En general, el material de serpientes cretácicas de las localidades mencionadas es numeroso pero consistente en

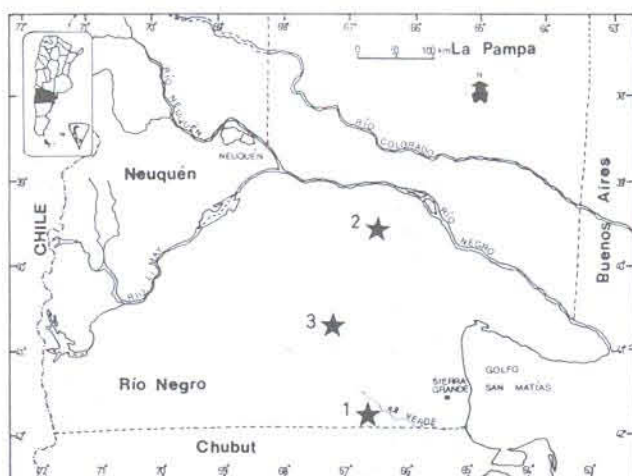


Figura 1 - Mapa de localidades de Argentina con madtsoideos cretácicos. (1) Los Alamitos, (2) Trapalcó, (3) El Palomar.

1984a, b; Albino, 1986, 1987) (Fig. 1).

Bonaparte (1984c) le asigna una antigüedad Campaniana *s.l.* a la edad de la fauna de esta Formación y Bonaparte *et al.* (1987) definen la "Edad Provincial" Alamitense caracterizada por la asociación de vertebrados registrados. Ortiz & Pascual (1989) y Legarreta *et al.* (1990) asignan la Edad Alamitense al Campaniano-Maastrichtiano Inferior, siendo ésta la opinión

vértebras aisladas fragmentarias, lo cual dificulta su determinación. Además, se observa una gran variabilidad de tamaño y morfología que, aunque sólo en parte, se puede atribuir a variaciones ontogenéticas, intracolumnares o intraespecíficas. Por consiguiente, para este trabajo, se describen e identifican solamente los restos más completamente preservados.

Para realizar las descripciones y determinaciones se siguieron los trabajos de Auffenberg (1963), Hoffstetter & Gasc (1969), Holman (1979), Rage (1984), Szyndlar (1984), y otros más específicos presentados en la bibliografía, y se compararon los restos fósiles con material osteológico de formas vivientes.

PALEONTOLOGIA SISTEMATICA

Orden Serpentes Linné, 1758

Suborden Alethinophidia Nopcea, 1923

Familia Madtsoiidae Hoffstetter, 1961

Alamitophis Albino, 1986

Distribución – Niveles asignables a la Formación Los Alamitos (Campaniano-Maastrichtiano Inferior) aflorantes en las localidades de Los Alamitos, Bajo Trapalcó y El Palomar, provincia de Río Negro, Argentina (Fig. 1).

Diagnosis modificada y ampliada – Vértebras troncales generalmente de pequeño tamaño. Arco neural (an) alto y ancho. Espina neural (en) bien desarrollada, gruesa y larga. Zigósforo (zf) poco robusto y proyectado anteriormente. Presencia de forámenes parazigantal (fpz) y lateral (fl). Prezigapófisis (pr) de posición elevada e inclinadas sobre la horizontal. Ausencia de proceso prezigapofisario. Canal neural (cn) proporcionalmente grande. Centro vertebral (cv) ligeramente elongado o elongado, angosto, con crestas subcentrales subparalelas. Carena hemal (ch) prominente, delimitada por depresiones del centro. Presencia de forámenes subcentrales (fs). Cótilo (ct) y cóndilo (co) más anchos que altos. Presencia de foramen paracotilar (fpc). Eje del cóndilo poco inclinado sobre la horizontal. Sinapófisis (sn) prominentes, que alcanzan lateralmente el extremo de la prezigapófisis. Superficies diapofisaria y parapofisaria escasamente diferenciadas.

Alamitophis elongatus sp. nov.

Holotipo – MACN-RN 38. Vértebra troncal mediana incompletamente preservada (Fig. 2).

Material referido – MACN-RN 39 (una vértebra caudal incompleta) y MLP 88-III-31-1 (una vértebra troncal mediana incompleta).

Etimología – De *elongatus* = elongado. En referencia a la notoria elongación del centro vertebral.

Procedencia geográfica – El holotipo (MACN-RN 38) y el material MACN-RN 39 proceden de la ladera sudeste del Cerro Cuadrado, Estancia Los Alamitos, Dpto. Valcheta, sudeste de la provincia de Río Negro, Argentina. El resto MLP 88-III-31-1 proviene del noreste de las salinas de Bajo Trapalcó, aproximadamente 80 km al sudeste de General Roca, en las proximidades de las localidades de Trapalcó y Menucos, Dpto. Avellaneda, centro-norte de la provincia de Río Negro.

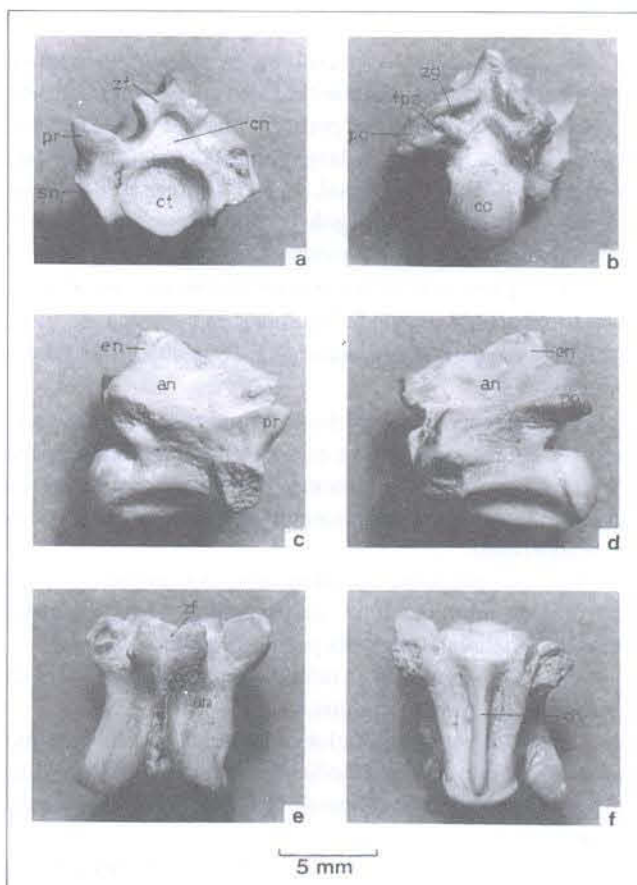


Figura 2 - Holotipo de *Alamitophis elongatus* sp. nov. (MACN-RN 38). Vértebra troncal en vista anterior (a), posterior (b), lateral derecha (c), lateral izquierda (d), dorsal (e) y ventral (f).

(Fig. 1).

Procedencia estratigráfica y cronológica – Formación Los Alamitos (Campaniano-Maastrichtiano Inferior, *sensu* Franchi & Sepúlveda, 1981).

Diagnosis – Además de las características diagnósticas del género se observa que el centro vertebral es más elongado que en *Alamitophis argentinus*, el zigósforo presenta un tubérculo en la parte mediana, y las sinapófisis se encuentran ubicadas más distantes del centro vertebral.

Descripción del holotipo (Fig. 2)

Se trata de una vértebra troncal que carece de la prezigapófisis izquierda, la postzigapófisis derecha, gran parte de la espina neural y ambas sinapófisis. En el aspecto general es de tamaño mediano-pequeño, robusta, larga, ancha y alta.

El arco neural (an) es más largo que ancho y que alto. Las paredes laterales están separadas ventralmente del centro vertebral por crestas subcentrales bien definidas. Presentan sobre sus superficies forámenes laterales. El techo del arco es alto, no deprimido y posteriormente está abovedado. A ambos lados de la espina se observan dos marcadas depresiones curvadas que definen su nacimiento. Las paredes y el techo del arco neural están separadas por crestas interzigapofisarias netamente definidas.

Sobre la superficie posterior del arco neural, adyacente al zigantro izquierdo, se observa un foramen parazigantal (fpz). Del lado derecho está completamente roto.

La espina neural (en) está rota en su mayor parte; sólo puede observarse que nace sobre el techo zigósforo y que era larga, posiblemente elevada, delgada anteriormente y gruesa

posteriormente.

El zigósforo (zf) es poco robusto, más delgado en su parte media, y más angosto que el cótilo (ct). Está parcialmente roto del lado izquierdo pero se observa su superficie articular derecha que es oval, larga y angosta, y está proyectada anteriormente. En vista dorsal, el zigósforo presenta en su parte media un tubérculo dirigido anteriormente, por lo cual el borde aparece con una convexidad mediana.

Del zigantro (zg) sólo persiste totalmente completo el izquierdo. Es muy profundo; su superficie articular es oval, elongada y angosta, poco prominente de la superficie posterior del arco.

La prezigapófisis derecha (pr), que es la única conservada, es de ubicación elevada; está muy inclinada hacia arriba y orientada anterolateralmente. Su faceta articular es subtriangular y de pequeño tamaño. No se observa proceso prezigapofisario.

Persiste solamente la postzigapófisis izquierda (po). Su superficie de articulación es subtriangular y está inclinada sobre la horizontal, orientada posterolateralmente.

El canal neural (cn) es relativamente grande y triangular, de base ancha y poca altura.

El centro vertebral es elongado y angosto. Es bastante más largo (cl) que el ancho mediano del arco neural (ana). Las crestas subcentrales son subparalelas, poco divergentes hacia adelante.

Ventromedialmente presenta una carena hemal (ch) gruesa y prominente, bien definida lateralmente por profundas depresiones. Del lado derecho se observan dos forámenes subcentrales, a la izquierda solamente uno. Por la presencia de una carena hemal bien desarrollada, esta vértebra corresponde probablemente a una región troncal mediana.

El cótilo (ct) es grande, muy profundo, más ancho que alto. Su borde inferior está en continuación con la carena hemal, pero dorsal y lateralmente presenta un reborde demarcatorio definido.

Del lado derecho se observa una profunda depresión, con dos forámenes paracotilares. A la izquierda también se observa la depresión pero no los forámenes por estar cubierto de sedimento.

El cóndilo (co) es apenas más ancho que alto, prominente, con su eje poco inclinado hacia arriba respecto a la horizontal.

Ambas sinapófisis (sn) están rotas, aparentemente eran de ubicación baja, muy alejadas de la superficie prezigapofisaria, lateralmente distantes del centro, proyectadas, y apenas alcanzan el borde inferior del cótilo.

Medidas (en mm): ana (ancho del arco neural) = 6,38; cl (longitud del centro vertebral) = 7,76; cna (ancho del canal neural) = 3; cona (ancho del cóndilo) = 3,82; conh (altura del cóndilo) = 3,78; cta (ancho del cótilo) = 4,12; cth (altura del cótilo) = 3,70; sna (ancho de la sinapófisis) = 2,14; snl (longitud de la sinapófisis) = 3,34; zfh (altura del zigósforo) = 0,90.

Descripción del material referido

MACN-RN 39

Es una vértebra caudal con pleuroapófisis y hemapófisis rotas. Carece de la espina neural, el zigósforo, ambas prezigapófisis, la postzigapófisis izquierda, parte del cótilo y

del cóndilo.

Es de pequeño tamaño, robusta y alta, aunque elongada y angosta, y presenta forámenes paracotilares y parazigantales.

En particular, el centro vertebral es elongado y angosto, con las crestas subcentrales sólo definidas hasta la mitad, sin

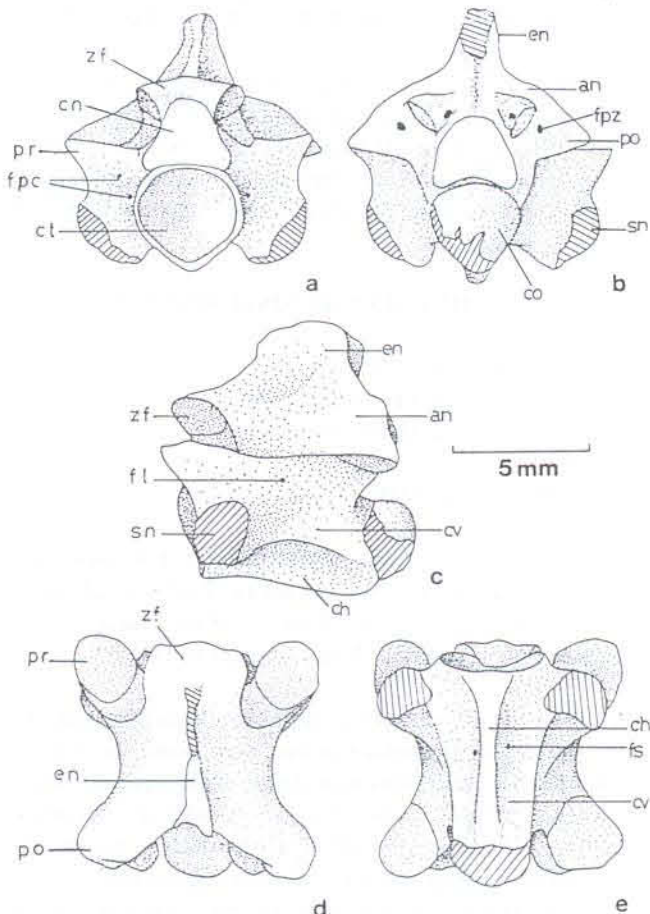


Figura 3 - Material referido a *A. elongatus* sp. nov. (MLP 88-III-31-1). Vértebra troncal en vista anterior (a), posterior (b), lateral (c), dorsal (d) y ventral (e).

llegar al extremo posterior. Anteriormente, en especial del lado izquierdo, se observa la base de la pleuroapófisis. En la parte mediana existe una marcada cresta desde la base del cótilo hasta el nivel del nacimiento de las hemapófisis, a modo de carena hemal. A ambos lados de ésta se observan los forámenes subcentrales en una posición bastante anterior.

En la parte posterior y ventral del centro se observan dos ligeras concavidades que corresponderían al lugar de ubicación de las bases hemapofisarias; son superficies alargadas y anchas que ocupan parte del centro vertebral.

Esta vértebra se adjudica a *Almitophis elongatus* debido a que la longitud del centro vertebral es como la observada en esta especie, es decir que es un centro bastante más largo que el ancho mediano del arco neural. Sin embargo, las otras características diagnósticas de la especie no pueden ser observadas debido a que la preservación del resto no es completa. Por consiguiente, la determinación es tentativa ya que no se han conservado vértebras caudales de *A. argentinus* para comparar.

MLP 88-III-31-1 (Fig. 3)

En el aspecto general es una vértebra de tamaño medio-pequeño, ancha, alta y elongada. Su preservación es casi completa, ya que sólo presenta roto gran parte del cóndilo, las

sinapófisis y parte de la espina neural.

En particular la espina neural, que no está conservada en el holotipo de *Alamitophis elongatus*, se encuentra sólo ligeramente rota. Es una espina muy delgada que en el extremo más posterior se engrosa. Anteriormente nace sobre la base del techo zigósferal, se inclina ligeramente hacia atrás y alcanza altura. Es proximalmente larga y delgada, y distalmente más corta.

Las sinapófisis, aunque rotas, se observa que están bien distanciadas del centro vertebral. Son de ubicación bajas ya que inferiormente casi alcanzan el borde inferior del cótilo correspondiente a su continuación con la carena hemal y dorsalmente están muy distantes de las superficies de articulación prezigapofisarias. Son de pequeño tamaño, angostas, cortas y lateralmente prominentes.

Este ejemplar es muy semejante al MACN-RN 38, aunque este último es ligeramente más grande. No obstante, las diferencias más sobresalientes que presenta con el holotipo de esta especie tales como tener las prezigapófisis menos inclinadas sobre la horizontal y el zigósfero ligeramente más ancho que el cótilo, en lugar de más angosto, pueden ser significativas si se demostrara que no se deben a variaciones intraespecíficas. El hallazgo de nuevos materiales de *Alamitophis* permitiría resolver si se trata de una especie diferente. Por el momento, se lo adjudica tentativamente a *A. elongatus*.

Medidas (en mm): ana = 5,72; ca (ancho del centro vertebral) = 6; cl = 7,82; cna = 3,18; cnh (altura del canal neural) = 2,24; cona = 3; conh = 3; cta = 3,50; cth = 3,42; ena (ancho de la espina neural) = 1; enl (longitud de la espina neural) = 3,70; pr-pr (ancho entre prezigapófisis) = 8,80; po-po (ancho entre postzigapófisis) = 8,64; pr-po (distancia entre pre y postzigapófisis) = 8,58; sna = 1,70; snl = 2,86; zfa (ancho del zigósfero) = 3,70; zfh = 0,68.

DISCUSION

La subfamilia Madtsoiinae fue definida por Hoffstetter (1961a) sobre la base de la morfología vertebral debido a la ausencia de elementos craneanos conservados. Según Hoffstetter (1961a) los caracteres diagnósticos que permiten diferenciar a los madtsoiinos de otros boideos son: (1) la ausencia de proceso prezigapofisario, (2) la presencia de foramen parazigantral, y (3) la presencia de foramen paracotilar.

Underwood (1976) incluye a los Madtsoiinae en la tribu Boini de los Boinae (Boini + Candoiini) suponiendo que la presencia de foramen paracotilar es un estado primitivo para los Boinae. No obstante, Rage (1984) considera que los Madtsoiinae poseen caracteres en un estado más primitivo que los Boinae, como la falta de proceso prezigapofisario, y el dentario con tres forámenes mentonianos, al mismo tiempo que especializaciones propias como la presencia de foramen parazigantral, el acortamiento del dentario y la morfología particular del proceso medial del palatino.

Posteriormente, Mc Dowell (1987) eleva a los Madtsoiinae al rango familiar y los refiere a los Cholophidia, un grupo parafilético de serpientes fósiles primitivas, basándose en que sus vértebras serían menos semejantes a las de serpientes vivientes que las de *Dinilyisia* y que el cráneo de *Dinilyisia* sería más primitivo que el de cualquier grupo viviente de serpiente. De acuerdo con Mc Dowell (1987) las diapófisis de los

Madtsoiidae proyectadas al menos tan lejos lateralmente como las prezigapófisis y la falta de proceso prezigapofisario son estados más primitivos que los de *Dinilyisia*. No obstante, la posición filética de *Dinilyisia* fuertemente controversial (Estes *et al.*, 1970; Rieppel, 1979; Rage, 1977; Mc Dowell, 1974, 1987).

Recientemente, Rage (1991) coincide con Mc Dowell (1987) en remover a los Madtsoiidae de los Boidae y considerarlo como una familia distintiva basándose en material craneano aún no descrito.

Scanlon (1992) considera que el material craneano de *Wonambi naracoortensis* descrito por Barrie (1990) sugiere que los Madtsoiidae conforman un linaje distintivo de Alethinophidia probablemente cercano a su origen. Sin embargo, la asignación de *Wonambi* a los Madtsoiidae es dudosa debido a que el foramen parazigantral no aparece en todas las vértebras conservadas (Rage, 1984) y posee sólo un foramen mentoniano en el dentario (Barrie, 1990).

La posición filética de los Madtsoiidae podría ser dilucidada con el hallazgo y descripción de material craneano. Por el momento, en este trabajo se asume que los Madtsoiidae es un grupo distintivo de serpientes provisoriamente asignado a los Alethinophidia. Esta última presunción se fundamenta en adoptar que *Dinilyisia* es el grupo hermano de los alethinofidios (Rieppel, 1979), y en considerar que la presencia de foramen paracotilar y de una escotadura posterior en el arco neural son estados derivados presentes en éstos últimos y en los Madtsoiidae.

Con la única base de la morfología vertebral es posible asignar el género *Alamitophis*, al que pertenece el material descrito en este trabajo, a la familia Madtsoiidae por presentar los caracteres enunciados por Hoffstetter (1961a) y Mc Dowell (1987).

Según las descripciones e ilustraciones de los trabajos de Simpson (1933), Hoffstetter (1961a, b), Andrews (1901, 1906), Barrie (1990), Molnar (1985) y Scanlon (1992), otras semejanzas que presenta *Alamitophis* con los Madtsoiidae: *Madtsoia* Simpson, *Gigantophis* Andrews y *Yurlungur* Scanlon, y con los probables Madtsoiidae *Wonambi* Smith y *Rionegrophis* Albino, son tener el cótilo y el condilo más anchos que altos y el eje de este último poco inclinado sobre la horizontal. Por otro lado, se diferencia de las vértebras troncales medianas de estos géneros en: (1) tamaño más pequeño, (2) vértebras más elongadas y gráciles, (3) zigósfero más delgado y proyectado anteriormente, (4) centro vertebral más elongado, más angosto y con crestas subcentrales subparalelas, no divergentes, (5) carena hemal prominente, definida por depresiones profundas (en *Madtsoia* y aparentemente *Yurlungur* la carena no sobresale del centro y es más o menos aplanada; en *Gigantophis* y *Rionegrophis*, en cambio, la carena es prominente y está bien definida), y (6) canal neural más grande.

Con respecto a sus semejanzas con *Patagoniophis* Albino, puede observarse que comparten el pequeño tamaño, el centro vertebral ligeramente elongado, el zigósfero delgado, y el canal neural relativamente grande. No obstante, se observan marcadas diferencias con este género; éstas son: (1) centro vertebral con crestas subcentrales subparalelas en *Alamitophis* y algo divergentes en *Patagoniophis*; (2) espina neural alta y gruesa en *Alamitophis* y baja y delgada en *Patagoniophis*; (3) carena hemal menos delimitada por

depresiones profundas en *Patagoniophis* que en *Alamitophis*.

Se han reconocido dos especies de *Alamitophis*: la especie tipo, *A. argentinus*, y la nueva especie aquí descrita, *A. elongatus*. Ya que las propiedades diferenciales entre ambas no han podido ser explicadas como debidas a variaciones ontogenéticas, intracolumnares o individuales, se las interpreta como características distintivas a nivel específico (Albino, 1989). Estas diferencias son: (1) el centro vertebral en *A.*

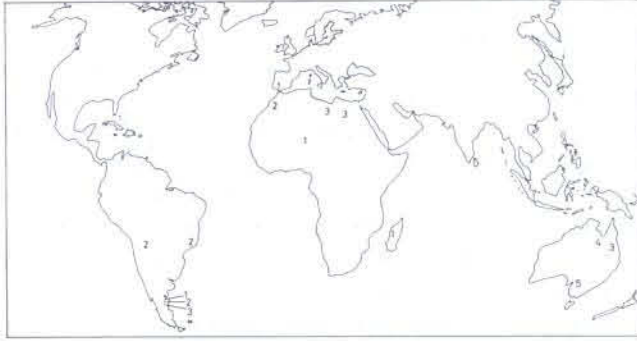


Figura 4 - Distribución de la familia Madtsoiidae. (1) Cretácico, (2) Paleoceno, (3) Eoceno, (4) Oligo-Mioceno y Mioceno Medio, (5) Pleistoceno.

elongatus es proporcionalmente más elongado que en *A. argentinus*, siendo la relación $cl/ana = 1,21$ mm en el holotipo de la primera y 1,03 mm en el de la segunda, (2) el zigósforo de *A. elongatus* presenta una convexidad o tubérculo anterior en su parte media, mientras que en *A. argentinus* el borde anterior del zigósforo es rectilíneo, (3) las sinapófisis se encuentran más alejadas del centro vertebral en *A. elongatus* que en *A. argentinus*. Este último carácter podría ser debido a una posición más posterior de la vértebra en la columna; no obstante, se ha observado que en vértebras presumiblemente de la región troncal mediana del material referido a *A. argentinus* las sinapófisis, mejor conservadas que en el holotipo, son más adyacentes al centro vertebral que en *A. elongatus* (Albino, 1989).

La presencia de una nueva especie de *Alamitophis* indica que la diversidad de madtsoideos en el Cretácico de Patagonia era mayor que la supuesta con anterioridad a este registro y sugiere que estos ofidios eran abundantes, diversos e importantes integrantes de las paleocomunidades de ese entonces.

Por otro lado, de acuerdo a su distribución, la familia Madtsoiidae sería originaria de Gondwana (Rage, 1978, 1981; Albino, 1986, 1987). La evidencia más fuerte para sostener esta hipótesis es la presencia de representantes de esta familia en el Cretácico superior de África (Broin *et al.*, 1974), Madagascar (Hoffstetter, 1961a), y Patagonia (Albino, 1986, 1987, 1989).

Además, esta familia está también representada en el Paleoceno de Patagonia (Hoffstetter, 1959; Simpson, 1935; Albino, en prensa), Brasil (Rage, 1981), Bolivia (Rage, 1991) y Marruecos (Rage, 1987), en el Eoceno de Patagonia (Simpson, 1933, Albino, 1993), Egipto (Andrews, 1901, 1906), Libia (Hoffstetter, 1961b) y Australia (Scanlon, 1992), y en el Oligo-Mioceno, Mioceno Medio y Pleistoceno de Australia (Smith, 1976; Barrie, 1990; Scanlon, 1991, 1992) (Fig. 4).

Estos hallazgos apoyan la hipótesis sobre el origen gondwánico de los Madtsoiidae e indican que esta familia conforma un linaje ancestral muy ampliamente representado en el registro fósil. Por otro lado, el registro de probables

Alamitophis y *Patagoniophis* en el Eoceno de Australia (Scanlon, 1990, 1992), además del Cretácico sudamericano, evidencia que estos géneros tuvieron una amplia distribución espacial y temporal. Lo mismo ocurre con *Madtsoia* que se encuentra en el Cretácico de África (de Broin *et al.*, 1974) y Madagascar (Hoffstetter, 1961a), y en el Paleoceno y Eoceno de América del Sur (Hoffstetter, 1959; Simpson, 1933, 1935; Albino, 1993; Rage, 1981).

No obstante la distribución gondwánica de los madtsoideos, restos de *Madtsoia* sp. también proceden de sedimentos del Cretácico Superior de Europa (Fig. 4), aunque este registro ha sido interpretado como una inmigración etiópica durante el Cretácico (Astibia *et al.*, 1990).

Por otra parte, la presencia de serpientes, algunas de las demisiones de una boa actual (*Rionegrophis*), en el Cretácico Superior del norte de Patagonia, favorece la hipótesis acerca de la existencia de un clima cálido durante el Cretácico Superior (Albino, 1986, 1987, 1989), ya que las boas vivientes habitan fundamentalmente zonas de clima subtropical (Dowling & Duellman, 1978).

Según las características morfológicas vertebrales, las serpientes del Cretácico de Patagonia eran formas de hábitos terrestres o arborícolas, aunque no se descarta que, como muchas boas vivientes, tuvieran tendencias más o menos acuáticas.

Al mismo tiempo, puede notar-se que las formas más antiguas de madtsoideos de Patagonia son de menores dimensiones que las más modernas. Probablemente el notorio aumento de tamaño hasta llegar al gigantismo de algunas de sus especies tales como *Madtsoia bai* en el Paleoceno y Eoceno haya estado relacionado con la proliferación, a comienzos del Terciario de mamíferos herbívoros de mediano a gran tamaño como presas habituales, y a la ausencia o escasez de otros importantes predadores en los territorios que poblaban (Albino, 1993).

Sin embargo, el aumento desmesurado de tamaño debió imponerles restricciones ecológicas, limitando su dispersión. En particular, los cambios ambientales de mediados del Terciario (Pascual, 1986; Bond, 1986; Gasparini *et al.*, 1986) habrían sido factores importantes en la extinción de las formas gigantes de serpientes en territorio patagónico.

Agradecimientos - Al Dr. José F. Bonaparte del Museo Argentino de Ciencias Naturales y al Dr. Rosendo Pascual del Museo de La Plata (Argentina) por el préstamo del material estudiado. Este trabajo con modificaciones forma parte de la Tesis Doctoral de la autora (Universidad Nacional de La Plata).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Albino, A.M. 1986. Nuevos Boidae Madtsoiinae en el Cretácico tardío de Patagonia (Formación Los Alamitos, Río Negro, Argentina). *Actas*, 4º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Mendoza, 2: 15-21.
- 1987. The Late Cretaceous fauna of Los Alamitos, Patagonia, Argentina. Part. V. The Ophidians. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, *Paleontología*, 3 (3): 141-146.
- 1989. *Los Booidea (Reptilia: Serpentes) extinguidos del territorio argentino*. Universidad Nacional de La Plata, Tesis de Doctorado. 311 p.
- 1993. Snakes from the Late Paleocene and Early Eocene of Patagonia (Argentina): paleoecology and coevolution with mammals. *Historical Biology*, 7 (1): 51-69.
- Andrews, C. W. 1901. Preliminary notes on some recently discovered extinct Vertebrates from Egipt (Part II). Reptiles. *Geological Magazine*, 8 (448):

- 436-444.
- 1906. A descriptive catalogue of the Tertiary Vertebrata of the Fayum, Egypt. *London (British Museum), Ophidia*: 306-310.
- Astibia, H.; Buffetaut, E.; Buscalioni, A. D.; Cappetta, H.; Corral, C.; Estes, R.; Garcia-Garmilla, F. J.; Jaeger, J.J.; Jimenez-Fuentes, E.; Le Locuff, J.; Mazin, J.M.; Orue-Etxebarria, X.; Pereda-Suberbiola, J.; Powell, J.E.; Rage, J.C.; Rodriguez-Lazaro, J.; Sanz, J.L. & Tong, H. 1990. The fossil vertebrates from Laño (Basque Country, Spain); new evidence on the composition and affinities of the Late Cretaceous continental faunas of Europe. *Terra Nova*, 2: 460-466.
- Auffenberg, W. 1963. The fossil snakes of Florida. *Tulane Studies in Zoology*, 10 (3): 131-216.
- Barrie, J. 1990. Skull elements and additional remains of the Pleistocene boid snake *Wonambi naracoortensis*. *Memoirs of the Queensland Museum*, 28 (1): 139-151.
- Bonaparte, J.F. 1984a. El intercambio faunístico de Vertebrados continentales entre América del Sur y del Norte a fines del Cretácico. *Memoria*, 3º Congreso Latinoamericano de Paleontología, Santa Cruz de la Sierra 1: 438-450.
- 1984 b. Late Cretaceous faunal interchange of terrestrial vertebrates between the Americas. *Short Papers, 3º Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems*, Attempto Verlag, Tübingen 1: 19-24.
- 1984 c. Nuevas pruebas de la conexión física entre Sudamérica y Norteamérica en el Cretácico tardío (Campaniano). *Actas*, 3º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Corrientes, 1: 141-149.
- Báez, A.M.; Cione, A.L.; Andreis, R.; Broin, F. de; Powell, J.E. & Albino, A.M. 1987. The Late Cretaceous fauna of Los Alamitos, Patagonia, Argentina. Part IX. Resume. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, *Paleontología*, 3 (3): 171-178.
- Bond, M. 1986. Los ungulados fósiles de Argentina: evolución u paleoambientes. *Actas*, 4º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Mendoza, 2: 173-186.
- Broin, F. de; Buffetaut, E.; Koeniguer, J.C.; Rage, J.C.; Russel, D.; Taquet, P.; Vergnaud-Grazzini, C. & Wenz, S. 1974. La faune de Vertébrés continentaux du gisement d'In Beceten (Senonien du Niger). *Comptes Rendus de l'Académie de Sciences de Paris*, D, 279 (6): 469-472.
- Dowling, H.G. & Duellman, W.E. 1978. Systematic Herpetology: A synopsis of families and higher categories. In: Hiss Publications (ed.). *Publications in Herpetology*. New York, 7: 100.1-114.3.
- Estes, R.; Frazzetta, T.H. & Williams, E.E. 1970. Studies on the fossil snake *Dinilysia patagonica* Woodward. Part I. Cranial Morphology. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 140 (2): 25-74.
- Franchi, M. & Sepúlveda, E. Descripción de la hoja geológica 41 h-Cona Niyeu, Pcia. de Rio Negro. *Servicio Geológico Nacional*. (inédito).
- Gasparini, Z. B. de; Fuente, M. de la & Donadio, O. 1986. Los reptiles Cenozoicos de la Argentina: Implicancias paleoambientales y evolución biogeográfica. *Actas*, 4º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Mendoza, 2: 119-130.
- Hecht, M.K. 1982. The vertebral morphology of the Cretaceous snake *Dinilysia patagonica* Woodward. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatsh*, 9: 523-532.
- Hoffstetter, R. 1959. Un dentaire de *Madtsioia* (serpent géant du Paléocène de Patagonie). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 31 (4): 379-386.
- 1961a. Nouveaux restes d'un serpent Boidé (*Madtsioia madagascariensis*) dans le Cretacé supérieur de Madagascar. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 33 (2): 152-160.
- 1961b. Nouvelles recoltes de Serpents fossiles dans l'eocene supérieur du desert libyque. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 33 (3): 326-331.
- & Gasc, J. P. 1969. Vertebrae and ribs in modern Reptiles. In: Gans, C.; Bellairs A. d'A. & Parsons, T.H. (eds.). *Biology of the Reptilia*. Academic Press, London and New York, p. 201-310.
- Holman, J.A. 1979. A review of North American Tertiary snakes. *Publication of the Museum Michigan State University, Paleontological Serie*, 1 (6): 200-260.
- Legarreta, L.; Uliana, M.A. & Torres, M.A. 1990. Secuencias deposicionales cenozoicas de Patagonia central: sus relaciones con las asociaciones de mamíferos terrestres y episodios marinos epicontinentales. Evaluación preliminar. *Actas*, 2º Simposio sobre el Terciario de Chile 1: 135-176.
- McDowell, S.B. 1974. A catalogue of the snakes of New Guinea and the Solomons, with special reference to those in the Bernice P. Bishop Museum. Part. 1. Scolecophidie. *Journal of Herpetology*, 8 (1): 1-57.
- 1987. Systematics. In Seigel, R.A.; Collins, J.T. & Novak, S.S. (eds.). *Snakes. Ecology and Evolutionary Biology*. McGraw-Hill Publishing Company, New York, p. 3-50.
- Molnar, R. 1985. *Wonambi naracoortensis* Smith 1976. The giant Australian python. In: Rich, P.V. & van Tets, G.F. (eds.). *Kadimakara, Extinct Vertebrates of Australia*, p. 156-159.
- Ortiz Jaureguizar, E. & Pascual, R. 1989. South American Land-Mammal Faunas during the Cretaceous-Tertiary Transition: Evolutionary Biogeography. In: Spalletti, L. (ed.). *Contribuciones de los simposios sobre Cretácico de América Latina. Parte A: Eventos y registro sedimentario*. Buenos Aires, p. 231-252.
- Pascual, R. 1986. Evolución de los vertebrados cenozoicos: sumario de los principales hitos. *Actas*, 4º Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Mendoza, 2: 209-218.
- Rage, J.C. 1977. La position phyletique de *Dinilysia patagonica*, serpent du Cretacé supérieur. *Comptes Rendus de l'Académie de Sciences de Paris*, D, 284 (18): 1765-1769.
- 1978. Une connexion continentale entre Amérique du Nord et Amérique du Sud au Crétacé supérieur?. L'exemple des Vertébrés continentaux. *Comptes Rendus sommaires Société Géologique de France*, 6: 281-285.
- 1981. Les Continents Péri-atlantiques au Crétacé Supérieur: Migrations des Faunes Continentales et Problèmes Paléogéographiques. *Cretaceous Research*, 2: 65-84.
- 1984. Serpentes. In Wellnhofer, P. (ed.). *Handbuch der Paläoherpetologie*, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 11: 1-80.
- 1987. Fossil History. In: Seigel, R. A.; Collins, J. T. & Novak, S. S. (eds.). *Snakes. Ecology and Evolutionary Biology*, McGraw-Hill Publishing Company, New York, 2: 51-74.
- 1991. Squamate Reptiles from the early Paleocene of the Tiupampa area (Santa Lucia Formation), Bolivia. *Revista Técnica de YPF*, 12 (3-4): 503-508.
- & Albino, A.M. 1989. *Dinilysia patagonica* (Reptilia, Serpentes): matériel vertébral additionnel du Crétacé supérieur d'Argentine. Etude complémentaire des vertébrés, variations intraspécifiques et intracolumnaires. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatsh*, 7: 433-447.
- Rieppel, O. 1979. A cladistic classification of primitive snakes based on skull structure. *Zoologische systematische Evolutionforschung*, 17 (2): 140-150.
- Scanlon, J. 1990. Rainbow serpents: the family Modtsoiidae in Australia. *Abstracts the Australian Society of Herpetologists*, p. 18.
- 1991. A new genus of large Madtsoiid snakes from Oligo-Miocene deposits at Riversleigh (Queensland) and Miocene deposits at Bullock Creek (Northern Territory). *Abstracts Conference on Australasian Vertebrate Evolution, Palaeontology and Systematics*, p. 15.
- 1992. A new large Madtsoiid snake from the Miocene of the Northern Territory. *The Beagle, Records of the Northern Territory Museum of Arts and Sciences*, 9 (2): 49-60.
- Simpson, G. G. 1933. A new fossil snake from the Notostylops beds of Patagonia. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 67: 1-22.
- 1935. Early and middle Tertiary Geology of the Gaiman Region, Chubut, Argentina. *American Museum Novitates*, 775: 1-29.
- Smith, M. J. 1976. Small fossil vertebrates from Victoria Fossil Cave, Naracoorte, South Australia. *Transactions of the Royal Society of South Australia*, 100 (1): 39-51.
- Szyndlar, Z. 1984. Fossil snakes from Poland. *Acta Zoologica Cracoviensis*, 28 (1): 1-156.
- Underwood, G. 1976. A systematic analysis of boid snakes. In: Bellairs, A. d'A. & Cox, C. B. (eds.). *Morphology and Biology of Reptiles*, Linnean Society Symposium Serie, Academic Press, London, 3: 151-175.
- Woodward, A. S. 1901. On some extinct reptiles from Patagonia of the genera *Miolamia*, *Dinilysia* and *Genyodectes*. *Proceeding Zoological Society of London* 1: 169-184.