



Universidad de Buenos Aires  
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales  
Departamento de Ciencias Geológicas

**Anatomía y relaciones filogenéticas de *Najash rionegrina* Apesteguía y Zaher, 2006 (holotipo y nuevos especímenes): un taxón clave en la evolución de las serpientes**

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires  
en el área de Ciencias Geológicas

**Fernando Fabio Garberoglio**

Director de Tesis: Sebastián Apesteguía

Director Adjunto: Raúl Orencio Gómez

Consejero de Estudios: Oscar Limarino

Lugar de trabajo: Área de Paleontología de Vertebrados, Fundación de Historia Natural Félix de Azara

Fecha de Defensa: 14-07-2021

## Resumen

Esta tesis doctoral tiene como objetivo la descripción de los materiales de serpientes colectados en el Área Paleontológica de La Buitrera, del Cretácico Tardío (Cenomaniano). Se realizó un análisis anatómico detallado del holotipo de *Najash rionegrina* Apesteguía y Zaher, 2006, los materiales previamente referidos y una cantidad numerosa de nuevos materiales, tanto craneanos como postcraneanos. La observación de los especímenes se complementó con imágenes obtenidas mediante microtomografía computada de rayos X y como método comparativo se observaron representantes fósiles y actuales relevantes. Esto permitió esclarecer la taxonomía de los ofidios del Área Paleontológica de La Buitrera, reconociendo una nueva especie asignada al género *Najash*. Con el objetivo de evaluar las relaciones filogenéticas de *Najash* entre las serpientes extintas y vivientes, se realizaron análisis cladísticos a partir de una matriz osteológica previa con numerosas modificaciones, que fue evaluada por medio de máxima parsimonia e inferencia bayesiana. Los resultados recuperan de manera robusta a *Najash*, *Dinilysia* y los madtsóidos como serpientes basales, por fuera del grupo corona Serpentes. A su vez, la inclusión de la nueva información de *Najash* en los diversos análisis arroja topologías novedosas, como una posición derivada para los escolecofidios entre las serpientes modernas (en base a soporte morfológico), una posición basal (por fuera de Serpentes) de los simoliófidios y afinidad cercana entre *Najash*, *Dinilysia* y los madtsóidos, concordante con ciertos rasgos morfológicos en común entre estas formas gondwánicas. En conjunto, estas topologías permiten establecer que la condición ancestral de las serpientes modernas esta representada por formas de boca grande, similares a los aletínofidios no macrostomados actuales. Además, permite esclarecer ciertas homologías entre las serpientes con otros escamados, como la retención del yugal y la pérdida del postorbital en los ofidios, la presencia de intercentros (post atlas-axis), la ausencia de la crista circumfenestralis y la retención de los miembros posteriores y cintura pelvica funcionales en formas basales por un extenso período de tiempo, ayudando a reconstruir las transformaciones anatómicas que ocurrieron previamente al origen de las serpientes modernas (Serpentes).

## **Abstract**

### **Anatomy and phylogenetic relationships of *Najash rionegrina* Apesteguía and Zaher, 2006 (holotype and new specimens): a key taxon in the evolution of snakes**

The aim of this doctoral dissertation is to describe the Late Cretaceous (Cenomanian) fossil snake materials from the La Buitrera Paleontological Area. A detailed anatomical description was conducted, including the holotype of *Najash rionegrina* Apesteguía Zaher, 2006, previous materials assigned to the same taxon, and an important suite of new materials with crania and postcrania. The observations were made with standard techniques and through images obtained by X-ray micro-computed tomography. Their study allowed clarification of the taxonomy of the snakes from the La Buitrera Paleontological Area, with the recognition of a new species assigned to the genus *Najash*. Cladistic analyses were performed to evaluate the phylogenetic relationships of *Najash* among extinct and extant snakes, based on a largely modified version of a previous osteological data matrix, evaluated by both Maximum Parsimony and Bayesian Inference. The results robustly recover *Najash*, *Dinilysia*, and the madtsoiids as basal snakes, outside crown-group Serpentes. This inclusion of the new information available from *Najash* in the analyses retrieved novel topologies, such as morphological support for a derived position among extant snakes for scolecophidians, and close affinities between *Najash*, *Dinilysia* and madtsoiids, which is also supported by the observation of morphological characters among this Gondwanic forms. These topologies established that the ancestral condition for snakes is represented by big-mouthed forms, similar to modern non-macrostromatan alethinophidians. Moreover, allows clarification of certain homologies between snakes and other squamates, such as the retention of the jugal and loss of the postorbital in ophidians, the presence of intercentra (post atlas-axis), the absence of the crista circumfenestralis, and the retention of functional hindlimbs and pelvic girdle in basal snakes for a substantial period of time, shedding light into the anatomical transformations that occurred before the origin of modern snakes (Serpentes).

## Índice

<b>01.</b> Introducción	004
<b>02.</b> Materiales y métodos	030
<b>03.</b> Redescrición del género <i>Najash</i>	070

### Anatomía y taxonomía de las serpientes del Área Paleontológica de La Buitrera

<b>04.</b> Parte I - <i>Najash rionegrina</i>	105
<b>05.</b> Parte II - <i>Najash</i> sp. nov.	196
<b>06.</b> Parte III - Especímenes indeterminados, <i>Najash</i> sp.	261
<b>07.</b> Análisis filogenéticos	275
<b>08.</b> Discusión y conclusiones	320
<b>09.</b> Referencias	388
<b>10.</b> Apéndice	411

## 1. INTRODUCCIÓN



<b>1.1. Las serpientes actuales</b>	<b>005</b>
<b>1.2. El registro fósil</b>	<b>008</b>
<b>1.3. Objetivos e hipótesis</b>	<b>018</b>
<b>1.4. Figuras</b>	<b>020</b>

## 1.1. Las serpientes actuales

Los lepidosaurios ("reptiles con escamas") son junto con las aves los dos grupos de tetrápodos más diversos actualmente (Uetz et al., 2020). Lepidosauria incluye a Rhynchocephalia y Squamata, mientras que el primero hoy día sólo está representado por *Sphenodon*, la tuatara de Nueva Zelanda, dentro de Squamata se incluye a todos los lagartos y serpientes actuales. Entre los escamados, las serpientes (Squamata, Serpentes) son uno de los grupos más exitosos y diversos actualmente, con más de 3800 especies vivientes reconocidas (Pincheira-Donoso et al., 2013; Uetz et al., 2020). Si bien la característica externa más notable y típicamente asociada con las serpientes es la elongación axial y la reducción extrema de los miembros, totalmente ausentes en la gran mayoría, esto también ocurre en muchos otros grupos de tetrápodos (Caldwell, 2003). Incluso existen numerosos linajes de lagartos además de las serpientes con diversos grados de elongación axial y ausencia o marcada reducción de los miembros, como anfisbénidos, ánguidos, escíncidos, gimnoftálmidos y gecónidos (Figura 1.1). Independientemente de la ausencia de miembros, las serpientes están caracterizadas por un conjunto de caracteres derivados distintivos y pueden ser diagnosticadas por un extenso conjunto de caracteres osteológicos y de la anatomía blanda, por lo que la monofilia de este grupo está ampliamente aceptada (e.g., Lee y Scanlon, 2002). No obstante, las relaciones evolutivas de las serpientes entre los demás escamados distan de haber alcanzado un consenso, habiendo hasta el día de hoy un continuo conflicto entre las hipótesis propuestas para relaciones de los grandes grupos de escamados, de acuerdo a los resultados dispares obtenidos alternativamente por filogenias moleculares, morfológicas o combinadas (Conrad 2008; Vidal y Hedges, 2009; Müller et al., 2011; Gauthier et al., 2012; Pyron et al., 2013; Reeder et al., 2015; Zheng & Wiens, 2016; Simões et al., 2018; Mongiardino Koch y Gauthier, 2018). Asimismo, algunos aspectos de las relaciones internas de las serpientes aun son debatidos, tales como por ejemplo la monofilia de Anilioidea y Scolecophidia, o la posición de Tropidophiidae (Vidal et al., 2007; Siegel et al, 2011; Gauthier et al., 2012; Scanferla et al., 2016; Miralles et al., 2018).

Generalmente se acepta que las serpientes vivientes, que forman el clado Serpentes, se divide en dos grupos hermanos, Scolecophidia y Alethinophidia (e.g., Lee y Scanlon, 2002; Gauthier et al., 2012; Palci et al., 2013a), dos grupos con planes corporales morfológicamente contrastantes, aunque estudios recientes indican que los linajes de serpientes que tradicionalmente conforman Scolecophidia podrían ser una agrupación parafilética (e.g., Pyron et al., 2013; Miralles et al., 2018). Este grupo minoritario en cuanto a su diversidad, monofilético o no, está representado por alrededor de unas 300 especies de serpientes de pequeño a mediano tamaño, comúnmente llamadas “culebras ciegas” (Figura 1.2), siendo *Tetracheilostomata carlae* la serpiente más pequeña conocida, con sus 104 mm de longitud (Adalsteinsson et al., 2009). Todos los escolecofidios son serpientes de hábitos estrictamente fosoriales, de cuerpos delgados y cilíndricos, con escamas suaves, cabezas pequeñas con la boca de ubicación ventral, los ojos extremadamente reducidos y algunos de ellos con cintura pélvica rudimentaria (List, 1966; Palci et al., 2019). Tradicionalmente son considerados como las formas más basales dentro de las serpientes modernas (Coates y Ruta, 2000; Lee y Scanlon, 2002; Rieppel, 2012; Gauthier et al., 2012; Pyron et al., 2013; Da Silva et al., 2017), aunque muchos investigadores coinciden también en que sus cuerpos se hallan tan modificados en relación a su hábito subterráneo y su modo de alimentación altamente especializado (Kley y Brainerd, 1999; Kley, 2001) que su aporte para comprender el origen del grupo es, cuando menos, sumamente problemático. Es así que, aún considerando a Scolecophidia (o parte) como el linaje viviente más basal de Serpentes, éstos no reflejarían la condición ancestral del grupo por ser formas autapomórficamente derivadas y posiblemente pedomórficas (e.g., Chretien et al., 2019; Caldwell, 2019).

Alethinophidia, por otro lado, es un grupo sumamente numeroso que comprende al resto de las serpientes vivientes. Incluye a un pequeño grupo considerado típicamente basal en esta agrupación, "Anilioidea", el cual está conformado por alrededor de unas 40 especies de serpientes pequeñas a medianas y, aunque menos especializados que los escolecofidios, también son de hábitos semi-fosoriales (Figura 1.3). Si "Anilioidea" es un grupo monofilético o

parafilético aún está en discusión (e.g., Cundall et al., 1993; Lee y Scanlon, 2002; Vidal et al., 2007; Gauthier et al., 2012; Zaher y Scanferla, 2012), pero generalmente existe consenso en que representan las formas más basales dentro de los aletinofidios vivos, que si bien pueden ingerir presas relativamente grandes, carecen de la capacidad de ingerir presas mayores que el diámetro de la cabeza. Los demás miembros de Alethinophidia se ubican generalmente dentro de Macrostromata, que resulta el grupo más diverso y donde se incluye a la mayoría de las serpientes vivientes y más comúnmente conocidas (boas, víboras, elápidas y culebras). Las serpientes macrostomadas exhiben una mayor variación en cuanto a la forma y tamaño (Figura 1.4), así también como muestran una gran diversidad ecológica, existiendo formas adaptadas a todo tipo de ambientes y modos de vida, con formas terrestres, arborícola, fosoriales, acuáticas, marinas (Greene, 1997; Vitt y Caldwell, 2013). Mientras que la gran mayoría de las serpientes macrostomadas ronda el metro de longitud, algunas llegan a alcanzar dimensiones realmente gigantescas, estando el récord entre las serpientes actuales en poder de la pitón reticulada, *Python reticulatus*, con 6,95 m de longitud registrados (Fredriksson, 2005). Las serpientes macrostomadas están caracterizadas por poseer una mayor quinesis craneana que los aletinofidios basales, ya que poseen una gran movilidad mandibular, con el supratemporal y el cuadrado alargados, y una sínfisis mandibular totalmente libre (Coates y Ruta, 2000), lo que les permite una amplia mordida y con ello la posibilidad de ingerir grandes presas, incluso mayores que sus propias cabezas (de ahí la denominación macrostomadas, que justamente significa “de boca grande”). La gran diversificación de los linajes modernos de serpientes ocurrió rápidamente a partir del Paleoceno y hoy en día se encuentran distribuidas en todos los continentes a excepción de la Antártida e incluso formas especializadas a la vida marina habitan los océanos Índico y Pacífico (Figura 1.5).

## 1.2. El registro fósil

La gran diversidad actual de las serpientes contrasta con un registro fósil comparativamente mucho más escaso, el cual se encuentra compuesto mayormente por material vertebral aislado (e.g., LaDuke et al., 2010; Longrich et al., 2012), siendo realmente raros los hallazgos en los que se cuenta con material craneano y mucho más raro aún contar con individuos articulados (Wilson et al., 2010; Scanferla et al., 2013). El motivo de este sesgo en su registro se debe principalmente a la frágil naturaleza de su esqueleto craneano y a la facilidad con la que se desarticulan los elementos que lo componen. Mucho más acentuada y notoria es esta situación en rocas del Mesozoico, de donde provienen los fósiles más antiguos que se conocen del grupo.

### Registro del Jurásico–Cretácico Temprano

Los registros geológicamente más antiguos conocidos de serpientes son del Jurásico Medio y el Jurásico Tardío (Figura 1.6), incluyendo vértebras y restos craneanos del Bathoniano y Tithoniano del Reino Unido, el Kimmeridgiano de América del Norte y Portugal (Apesteguía et al., 2014; Caldwell et al., 2015), lo que podría sugerir que el origen de las serpientes fue coincidente con la radiación estimada de los grandes grupos actuales de Squamata, hacia el Jurásico Medio (Evans, 2003), aunque probablemente sean mucho más antiguos, ya que el origen de los escamados se remonta hasta el Triásico (Simões et al., 2018). Aunque estos restos de serpientes del Jurásico son bastante escasos y fragmentarios, estas formas fósiles poseían una anatomía vertebral mucho más generalizada, con caracteres de serpientes en forma incipiente y similar a la de otros escamados no ofidios, mientras que los restos mandibulares poseían características más similares a las de serpientes actuales, lo que indica que la evolución temprana de las serpientes se centra alrededor de la especialización del cráneo (Caldwell et al., 2015; 2017) y no alrededor de las características del postcráneo como fuera propuesto previamente (Longrich et al., 2012). Estas serpientes del Jurásico proceden de ambientes diversos, planteando un nuevo escenario en torno al

origen ecológico de las serpientes, aparentemente mucho más complejo que hipótesis previas (Caldwell et al., 2015; Caldwell, 2019). Aunque durante el Cretácico se observa un gran aumento en la diversidad de linajes de serpientes, los registros del Cretácico Temprano, al igual que el registro Jurásico, es aún escaso y está representado sólo por restos craneanos del Berriasiano del Reino Unido y el Valanginiano de Sudáfrica (Caldwell et al., 2015; Caldwell et al., 2017; Caldwell, 2019), este último aún no formalmente descrito, además de vértebras aisladas, como las del Albiano de Argelia, el Albiano–Cenomaniano de América del Norte y el Barremiano de España (Cuny et al., 1990; Gardner y Ciffelli, 1999; Rage y Richter, 1994).

### Registro del Cretácico Tardío

Más allá de su notable antigüedad, los registros del Jurásico y el Cretácico Temprano han aportado datos limitados en cuanto a la evolución temprana del grupo, algo que históricamente ha generado tanto una gran curiosidad como una gran incertidumbre. En contraste, para el Cretácico Tardío el registro fósil de serpientes es mucho más abundante, evidenciando una gran radiación de este grupo durante este período, concordante con su origen mucho más temprano. Aunque existen numerosos taxones vertebrales conocidos del Cretácico Tardío, algunos de los cuales representan linajes de afinidades taxonómicas inciertas (e.g., Rage y Werner, 1999), se conoce un número importante de taxones preservados relativamente completos y articulados o con material craneano relevante. Estos últimos resultan muy informativos y han sido intensamente estudiados con el propósito de comprender la evolución temprana del clado (Caldwell, 2019) e incluyen principalmente a las serpientes marinas de Medio Oriente, a las serpientes terrestres patagónicas *Dinlysia* y *Najash* y formas consideradas como madtsóidos (e.g., *Sanajeh*), entre otros.

### -Simoliófidios

Estos importantes fósiles incluyen a los taxones de serpientes marinas del Cenomaniano de Medio Oriente, algunos preservados articulados y casi

completos: *Pachyophis woodwardi* (Nopcsa, 1923; Lee et al., 1999); *Mesophis nopcsai* (Bolkay, 1925); *Pachyrhachis problematicus* (Haas, 1979; Caldwell y Lee, 1997); *Eupodophis descouensi* (Rage y Escuillie, 2000; Rieppel y Head, 2004), *Haasiophis terrasanctus* (Tchernov et al., 2000; Rieppel et al., 2003) y *Simoliophis rochebrunei* (Sauvage, 1880; Rage et al., 2016). Estos taxones han tomado gran relevancia y notoriedad debido a la presencia (no preservados en todos ellos) de miembros posteriores desarrollados y otros caracteres presuntamente primitivos que las han llevado a ser centrales en el estudio del origen de las serpientes (Coates y Ruta, 2000; Zaher y Rieppel, 2002; Rieppel et al., 2003; Caldwell, 2007; Palci et al., 2013b). Si bien algunos son conocidos sólo por material vertebral (e.g., Rage et al., 2016; Đurić et al., 2017), los taxones más relevantes son los que se encuentran sumamente completos y articulados con el cráneo (*Pachyrhachis*, *Haasiophis* y *Eupodophis*, Figura 1.7) e incluso algunos están preservados por más de un espécimen (e.g., Rieppel y Head, 2004). Lamentablemente, todos ellos están preservados en dos dimensiones, por lo que las cuestiones tafonómicas han dificultado estudiar su anatomía y ha llevado a que existan notables disidencias entre diferentes autores (e.g., Polcyn et al., 2005; Palci et al., 2013b), no sólo en cuanto a la interpretación de los caracteres, sino en la identificación misma de los huesos presentes (Caldwell, 2007; Caldwell, 2019). Su posición filogenética también ha sido motivo de intenso debate (e.g., Zaher, 1998; Caldwell, 2000) y aunque recientemente se ha aceptado mayormente su posición como el grupo hermano de los macrostomados actuales (Hsiang et al., 2015; Reeder et al., 2015; Da Silva et al., 2017; Pyron, 2017), estudios recientes también soportan nuevamente su posición como formas basales al resto de las serpientes vivientes (Simões et al., 2018; Garberoglio et al., 2019a).

#### -Las serpientes patagónicas *Dinilysia* y *Najash*

Aunque las serpientes del Cretácico Tardío de Patagonia están representadas por un gran número de taxones, estos mayormente son formas vertebrales asignadas a la familia extinta Madtsoiidae (e.g., Albino 2011; Albino y Brizuela, 2014a; Gómez et al., 2019) Sin embargo, restos craneanos son

conocidos sólo para dos taxones sumamente relevantes e informativos, *Dinilysia patagonica* del Santoniano (Woodward, 1901; Estes et al., 1970; Caldwell y Albino, 2002; Zaher y Scanferla, 2012) y *Najash rionegrina* del Cenomaniano (Apesteguía y Zaher, 2006; Zaher et al., 2009a), además de un dentario aislado más reciente, del Campaniano–Maastrichtiano (Gómez, 2011).

*Dinilysia patagonica* (Figura 1.8), que por casi un siglo fue la única serpiente mesozoica de la cual se conocía el cráneo, actualmente está representada por un importante número de especímenes articulados y sumamente informativos, bien preservados y en 3 dimensiones (en contraste con los simoliófidios), incluyendo un gran número de cráneos articulados e incluso el registro de series ontogenéticas y aspectos de la anatomía endocraneana (Scanferla y Bhullar, 2014; Yi y Norell, 2015; Triviño et al., 2018). Aunque en base a los especímenes conocidos de *Dinilysia patagonica* la anatomía del cráneo se encuentra sumamente completa (e.g., Zaher y Scanferla, 2012), aún se desconocen algunos aspectos clave del postcráneo de este taxón. En cuanto a su posición filogenética, aunque originalmente fue considerada como relacionada con los booidos (e.g., Estes et al., 1970) y fue recuperada en diversos análisis filogenéticos como el grupo hermano de los aletinofidios (e.g., Rieppel, 1988; Zaher, 1998; Apesteguía y Zaher, 2006; Conrad, 2008; Wilson et al., 2010), hoy día la mayoría de los análisis filogenéticos recientes recuperan a *Dinilysia patagonica* como una serpiente basal, por fuera del grupo corona Serpentes (e.g., Lee y Scanlon, 2002; Scanlon, 2006; Zaher y Scanferla, 2012; Caldwell et al., 2015; Harrington y Reeder, 2017; Simões et al., 2018)

*Najash rionegrina* (Figura 1.9) resulta una de las serpientes fósiles más relevantes halladas en tiempos recientes debido a su antigüedad (~95 millones de años), su exquisita preservación, algunos rasgos anatómicos notables y su posición filogenética basal a todas las serpientes vivientes (Apesteguía y Zaher, 2006; Zaher et al., 2009a; Palci et al., 2013a). Esto la ha llevado junto a *Dinilysia* a ocupar un lugar clave en prácticamente cualquier estudio que aborda el origen y la evolución temprana de las serpientes (Apesteguía y Zaher, 2006; Zaher et al.,

2009a; Wilson et al. 2010; Longrich et al., 2012; Zaher y Scanferla 2012; Palci et al., 2013a; Caldwell et al., 2015; Hsiang et al., 2015; Harrington y Reeder, 2017; Simões et al., 2018).

#### -Madtsóidos y otras serpientes relevantes del Cretácico

Como fue mencionado previamente, Madtsoiidae constituye un grupo extinto de serpientes terrestres, ampliamente distribuido durante el Cretácico Tardío, especialmente en el continente de Gondwana y el cual está representado por un gran número de taxones, gran parte conocidos solamente por vértebras (Scanlon, 2005a; Rage, 1998; LaDuke, 2010; Mohabey et al., 2011; Rage et al., 2014). La monofilia y posición filogenética de este grupo es cuestión de debate, aunque muchos análisis recientes lo recupera en una posición más basal que la previamente considerada (e.g., Lee y Scanlon, 2002; Scanlon, 2006; Longrich et al., 2012; Caldwell et al., 2015; Gómez et al., 2019), por lo que resulta un grupo relevante en cuanto al entendimiento de la evolución y radiación temprana de las serpientes. Entre los pocos madtsóidos del Cretácico con material craneano se encuentran *Menarana nosymena* (LaDuke et al., 2010) del Maastrichtiano de Madagascar y *Sanajeh indicus* (Wilson et al., 2010) del Maastrichtiano de la India. *Menarana* es conocida sólo por un basicráneo parcial (Figura 1.10), además de material vertebral asociado (LaDuke et al., 2010). Este basicráneo muestra muchas similitudes con las serpientes terrestres patagónicas *Najash* y *Dinilysia*, pero dado su carácter fragmentario sólo ha sido considerado previamente en unos pocos análisis filogenéticos, incluso algunos restringidos a explorar las relaciones internas entre los madtsóidos (Vasile et al., 2013; Rio y Mannion, 2017; Gómez et al., 2019). Por otro lado, el holotipo de *Sanajeh* está representado por un espécimen articulado con restos del cráneo y el postcráneo (Figura 1.11), que también muestra similitudes en el cráneo con las serpientes terrestres patagónicas (Caldwell, 2019). Este taxón informativo ha sido utilizado en diversos análisis filogenéticos y ha sido generalmente recuperado formando junto a las formas cenozoicas de Australia el grupo monofilético Madtsoiidae (e.g., Wilson et al., 2010; Zaher y Scanferla, 2012; Caldwell et al., 2015), independientemente de su

posición respecto a las demás serpientes. Un espécimen adicional de *Sanajeh* ha sido reportado por Zaher et al. (2017), corrigiendo algunas de las interpretaciones previas del holotipo por parte de Wilson et al. (2010), pero todavía no ha sido formalmente publicado.

Además, para el Cretácico Tardío de América del Sur se conoce una cantidad importante de taxones vertebrales, que indican una gran diversidad taxonómica y ecológica para este período. Entre estos, los madtsóidos se encuentran sumamente bien representados en el Cretácico Tardío de Patagonia. Se conocen varios géneros y especies de pequeño y mediano tamaño, como *Alamitophis argentinus* (Albino, 1986), *Alamitophis elongatus* (Albino, 1994), *Patagoniophis parvus* (Albino, 1986), y *Rionegrophis madtsoioides* (Albino, 1986; Martinelli y Forasiepi, 2004), además de una forma de gran tamaño, *Eomadtsoia ragei* (Gómez et al., 2019). Otro taxón del Cretácico Tardío de Patagonia es el registro más antiguo de un "anilioideo", *Australophis aniliooides* (Gómez et al., 2008). Cabe destacar otros dos taxones conocidos sólo por vertebras del Cretácico Tardío de América del Sur, *Seismophis septentrionalis* (Hsiou et al., 2010) del Cenomaniano de Brasil, de afinidades inciertas pero que posee varias similitudes con *Najash rionegrina* (Hsiou et al., 2010; Garberoglio et al., 2019b) y *Lunaophis aquaticus* (Albino et al., 2016) del Cenomaniano de Venezuela, que indica la probable presencia de un nuevo linaje de serpientes de hábitos acuáticos.

Finalmente, otro registro Cretácico que ha sido considerado relevante en el debate sobre la evolución temprana de las serpientes son los restos craneanos fragmentarios (Figura 1.10) del Maastrichtiano de Estados Unidos, asignados por Longrich et al. (2012) a la forma vertebral *Coniophis predecens* (Marsh, 1892). Igualmente, la asignación de estos restos a este taxón, e incluso la afinidad de algunos de los materiales referidos por Longrich et al. (2012) con serpientes han sido posteriormente discutidos (Nydham et al., 2014; Caldwell et al., 2015; Caldwell, 2019).

#### Registros relevantes del Cenozoico

Como se mencionó antes, las serpientes incluidas en la extinta familia Madtsoiidae están muy bien documentadas a lo largo de todo el Cretácico de Gondwana, aunque también en Europa (e.g., Rage, 1996; Vasile et al., 2013). Sin embargo, esta familia tiene un biocrón sumamente extenso (alrededor de 100 millones de años) ya que sobrepasan el límite K/Pg y sobrevivieron hasta el Pleistoceno Tardío, pero quedando restringidas a Gondwana durante el Cenozoico y sólo a Argentina y Australia para el Eoceno (Scanlon, 2004; Albino y Brizuela, 2014b; Rage et al., 2014). Aunque la mayoría de los taxones conocidos del Cenozoico también están representados sólo por vértebras (e.g., Scanlon, 2005a), las formas de Australia (Figuras 1.11) representan el mejor registro de la anatomía craneana de los madtsóidos (e.g., Palci et al., 2018).

Los dos taxones con material craneano mejor preservado están asignados a los géneros de gran tamaño *Wonambi* (Smith, 1976; Scanlon y Lee, 2000; Scanlon, 2005b) del Pleistoceno y *Yurlunggur* (Scanlon, 1992) del Oligoceno–Mioceno. El primero comprende dos especies (*W. naracoortensis* y *W. barriei*), representadas por una cantidad sustancial de material craneano y postcraneano. *Yurlunggur*, por su parte, es un taxón originalmente designado únicamente en base a vértebras, anatómicamente bien diferenciables de las de *Wonambi* (Scanlon, 1992; Palci et al., 2018), al que se han referido diversos materiales craneanos, incluyendo un cráneo sumamente completo (Scanlon, 2003; 2006), aunque aún la taxonomía del género *Yurlunggur* no está completamente resuelta. Ambos han sido ampliamente utilizados en diversos estudios como terminales taxonómicas en prácticamente todos los análisis filogenéticos recientes que incluyen serpientes fósiles, diagnosticando a los madtsóidos. Otros madtsóidos australianos con cráneo son ambas especies de *Nanowana* (Scanlon, 1997), del Mioceno, además de algunos restos mandibulares referidos tentativamente a *Patagoniophis* y *Alamitophis* del Eoceno (Scanlon, 2005a). Finalmente, los madtsóidos sudamericanos con material craneano del Cenozoico son más escasos (Figura 1.12), contando únicamente con un dentario aislado del Eoceno de Argentina referido por Hoffstetter (1959) a la forma vertebral *Madtsoia bai* (Simpson, 1933) y los restos fragmentarios del cráneo asociados con numerosas

vertebras de *Madtsoia camposi* (Rage, 1998) del Paleoceno de Brasil. La anatomía de los madtsóidos del Cenozoico y los estudios filogenéticos recientes indican que probablemente representan formas basales y relictuales que sobrevivieron en regiones aisladas con una fauna particular como Australia y Sudamérica, posteriormente a su extinción en otras regiones. En contraste con *Yurlunggur* y *Wonambi*, los madtsóidos cenozoicos con cráneo conocidos de manera más incompleta sólo han sido incorporadas en algunos pocos análisis filogenéticos previamente (Vasile et al., 2013; Rio y Mannion, 2017; Gómez et al., 2019).

En este contexto es que se aborda en esta tesis el estudio de nuevos materiales de serpientes procedentes de distintas localidades dentro del Área Paleontológica de La Buitrera, hallado en campañas recientes (2012 en adelante), que incluyen numerosos especímenes entre los que se cuenta un cráneo prácticamente completo, proveyendo material anatómico sumamente relevante para conocer la anatomía y filogenia de las serpientes basales. A su vez, se cuenta con especímenes que preservan tanto cráneo como postcráneo, los cuales permiten comparaciones pormenorizadas con el holotipo de *Najash rionegrina* y los materiales previamente referidos al mismo taxón, con lo que se pretende esclarecer la taxonomía de las serpientes del Área Paleontológica de La Buitrera y el estado de *Najash rionegrina* Apesteguía y Zaher, 2006.

*Najash* es considerado un taxón clave en cualquier estudio relacionado con el origen y evolución temprana de las serpientes. Su nombre proviene de la palabra hebrea para serpiente, *Najash*, haciendo referencia a la mitológica serpiente del Génesis bíblico, muchas veces representada con miembros en representaciones clásicas, o también antropomorfizada (e.g., Figura 1.13), quien en ese mito tentó a la primera pareja, Adán y Eva, a comer el fruto del árbol prohibido. El epíteto específico es por la provincia de Río Negro, haciendo referencia al lugar de proveniencia del fósil (Apesteguía y Zaher, 2006). Este taxón resulta notable por la presencia de un sacro diferenciado en la columna vertebral que articula con la cintura pélvica, algo que previamente no había sido

documentado en ninguna otra serpiente tanto actual como fósil y por poseer miembros posteriores robustos y funcionales (Apesteguía y Zaher, 2006; Zaher et al., 2009a; Palci et al., 2013a). Además, *Najash* se destaca por presentar tanto la pelvis como los miembros posteriores de manera externa, es decir por fuera de la parrilla costal, en contraste con lo que ocurre tanto en las simoliófidas como en algunas serpientes actuales con miembros posteriores rudimentarios (Mlinarski y Madej, 1961; List, 1966; Palci et al., 2013b; Palci et al., 2019). El ejemplar holotipo de *Najash rionegrina*, depositado en el Museo Provincial Carlos Ameghino (MPCA) de Cipolletti, fue hallado en el año 2001 en el Área Paleontológica de La Buitrera, en la provincia de Río Negro, Argentina, donde afloran rocas de los últimos 50 metros de la Formación Candeleros, que fueron depositadas entre el Cenomaniano Tardío y el Turoniano (Leanza et al., 2004). El holotipo consta de un esqueleto postcraneano casi completo, con una serie de al menos 122 vértebras (incluyendo cervicales, troncales, sacra, cloacales y caudales), cintura pélvica, miembros posteriores y un dentario izquierdo incompleto junto con una porción del correspondiente esplénico articulada (Apesteguía y Zaher, 2006; Zaher et al., 2009a). Todos estos materiales se encuentran articulados o cercanamente asociados, muy bien preservados y en tres dimensiones. Apesteguía y Zaher (2006) y Zaher et al. (2009a) refirieron a *Najash rionegrina* una serie de otros especímenes provenientes de la misma localidad que incluyen un cráneo parcial aislado (MPCA 385) y vértebras aisladas cercanas al mismo en un metro a la redonda, por lo que su grado de asociación no pudo certificarse, un dentario izquierdo incompleto de un individuo del doble de tamaño de aquel representado por el holotipo (MPCA 380), sumado a un axis (MPCA 383), vértebras presacras y caudales de gran tamaño (MPCA 384), presuntamente del mismo individuo (Zaher et al., 2009a). Aparte, se han colectado cuatro secciones de vértebras articuladas (MPCA 386), una vértebra presacra posterior grande (MPCA 388) y un cuadrado asociado con 5 vértebras presacras (MPCA 387). La asignación de estos especímenes fue posteriormente cuestionada por Palci et al. (2013a), quienes realizaron una nueva diagnosis de *Najash rionegrina* en la que únicamente consideran la información brindada por el postcráneo del holotipo, menos la fíbula

identificada por Zaher et al. (2009a), que consideran que no pertenece al mismo individuo. Estos últimos autores remueven materiales del holotipo y la totalidad del material referido a *Najash* principalmente sobre la base de criterios anatómicos, tafonómicos y la falta de elementos contrastables entre los especímenes, cuestionando así el carácter "oligotípico" originalmente atribuido (Apesteguía, 2008) a la asociación de vertebrados de la Localidad de La Buitrera".

### 1.3. Objetivos e hipótesis

#### Objetivos de estudio

Objetivo general:

Incrementar el conocimiento sobre un taxón clave (*Najash*) en la discusión sobre el origen de las serpientes, así como sobre la anatomía, diversidad, y relaciones filogenéticas de las serpientes basales del Cretácico de Patagonia.

Objetivos específicos:

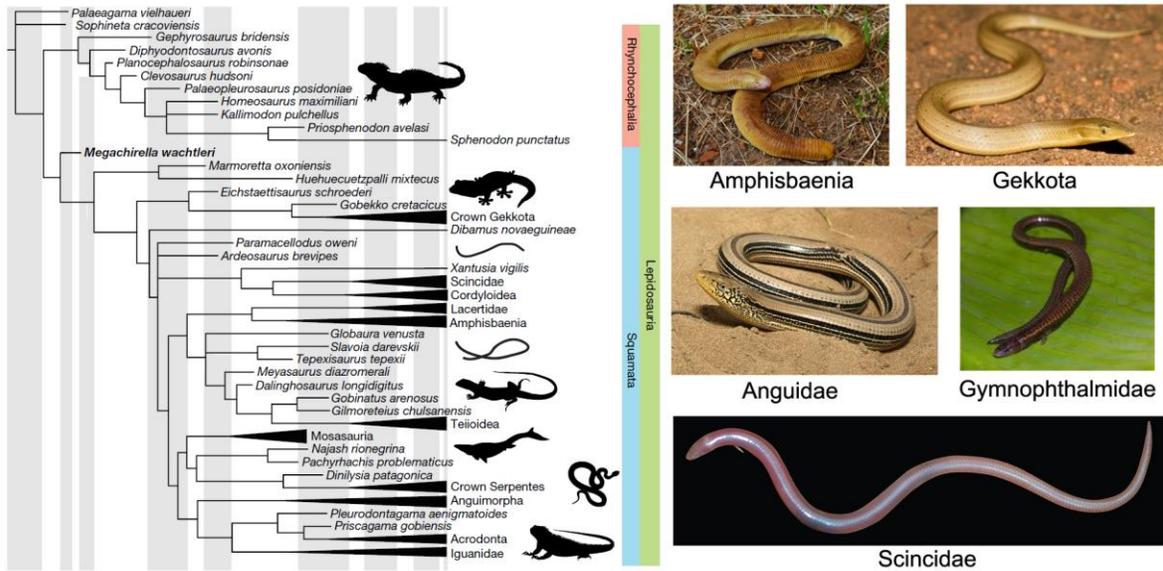
1. Determinar cuántos taxones de serpientes convivieron en el Área Paleontológica de La Buitrera.
2. Re-describir los materiales de *Najash rionegrina* Apesteguía y Zaher, 2006, hallados en los sitios Med 4 y Hoyada de Muñoz de la Localidad de La Buitrera, dentro del Área Paleontológica de La Buitrera.
3. Describir los nuevos materiales provenientes del Área Paleontológica de La Buitrera hallados en campañas recientes, incluyendo el cráneo completo MPCA 500.
4. Estudiar la morfología del cráneo de *Najash* a través de su reconstrucción por medio de tomografías computadas de los materiales disponibles.
5. Revisar los taxones conocidos de serpientes cretácicas de la Cuenca Neuquina para las formaciones Bajo de la Carpa, Anacleto y Allen (y equivalentes).
6. Construir una matriz de datos con la nueva información emergente y establecer las relaciones de parentesco entre los taxones cretácicos de Patagonia con las otras serpientes cretácicas conocidas.

7. Utilizar los rasgos anatómicos del taxón, integrados con datos ambientales y el conocimiento de taxones actuales, para poder establecer aspectos paleoecológicos.
8. Testear la hipótesis de terrestrialidad del taxón.
9. Contrastación de los resultados filogenéticos con las evidencias ambientales de origen de las serpientes.

### Hipótesis de trabajo

- 1.-En La Buitrera existe un taxón dominante (¿o único?) de serpientes, tal como parece ocurrir con los esfenodontes, los dromeosáuridos y los mamíferos (Apesteguía, 2008).
- 2.-El cráneo parcial de serpiente hallado en 2013 (MPCA 418) corresponde a *Najash rionegrina*. Esto podrá desprenderse de la morfología vertebral asociada y, por ello, deberá ser idéntico al descrito por Apesteguía y Zaher (2006) y se podrán reconocer en él los caracteres diagnósticos.
- 3.-El cráneo completo (MPCA 500) hallado en 2013 corresponde a *Najash rionegrina*. Esto será evaluado en virtud de la morfología de sus vértebras, mandíbula y techo craneano, ya descritos (Apesteguía y Zaher, 2006).
- 4.-La morfología del basicráneo contiene suficientes rasgos diagnósticos como para poder diferenciar taxones cretácicos como *Najash* y *Dinilysia*.
- 5.-*Najash* contiene información en su cráneo y vértebras que la posicionan como una serpiente terrestre a subterránea (Zaher et al., 2009a), difiriendo sustancialmente de formas acuáticas, actuales o fósiles.
- 6.-Las serpientes terrestres del Cretácico de Patagonia son herederas de la primera radiación adaptativa de las serpientes y no adaptaciones secundarias de un linaje marino.

## 1.4. Figuras



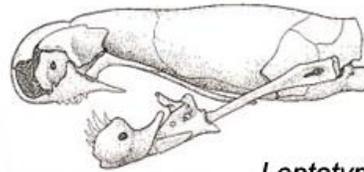
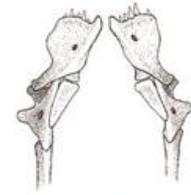
**Figura 1.1.** Relaciones evolutivas entre los lepidosaurios, filogenia combinada según Simões et al. (2018) y ejemplos de escamados no ofidios con miembros ausentes o reducidos: *Amphisbaena alba* (anfísbénido); *Lialis burtonis* (gecónido); *Ophisaurus attenuatus* (ánguido); *Bachia bicolor* (gimnoftálmido); *Voeltzkowia yamagishii* (escíncido).



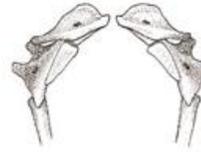
*Leptotyphlops dulcis*



*Typhlops jamaicensis*



*Leptotyphlops dulcis*



*Tetracheilostomata carlae*



*Anomalepis mexicanus*

**Figura 1.2.** Escolecófidios. Cráneo de *Typhlops jamaicensis* en vista lateral, tomado de Digimorph. Cráneo en vista lateral de *Leptotyphlops dulcis* y mandíbulas en vista ventral mostrando el "mandibular raking", tomado de Kley y Brainerd (1999). No a escala.



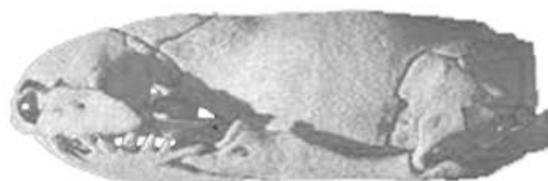
*Anilius scytale*



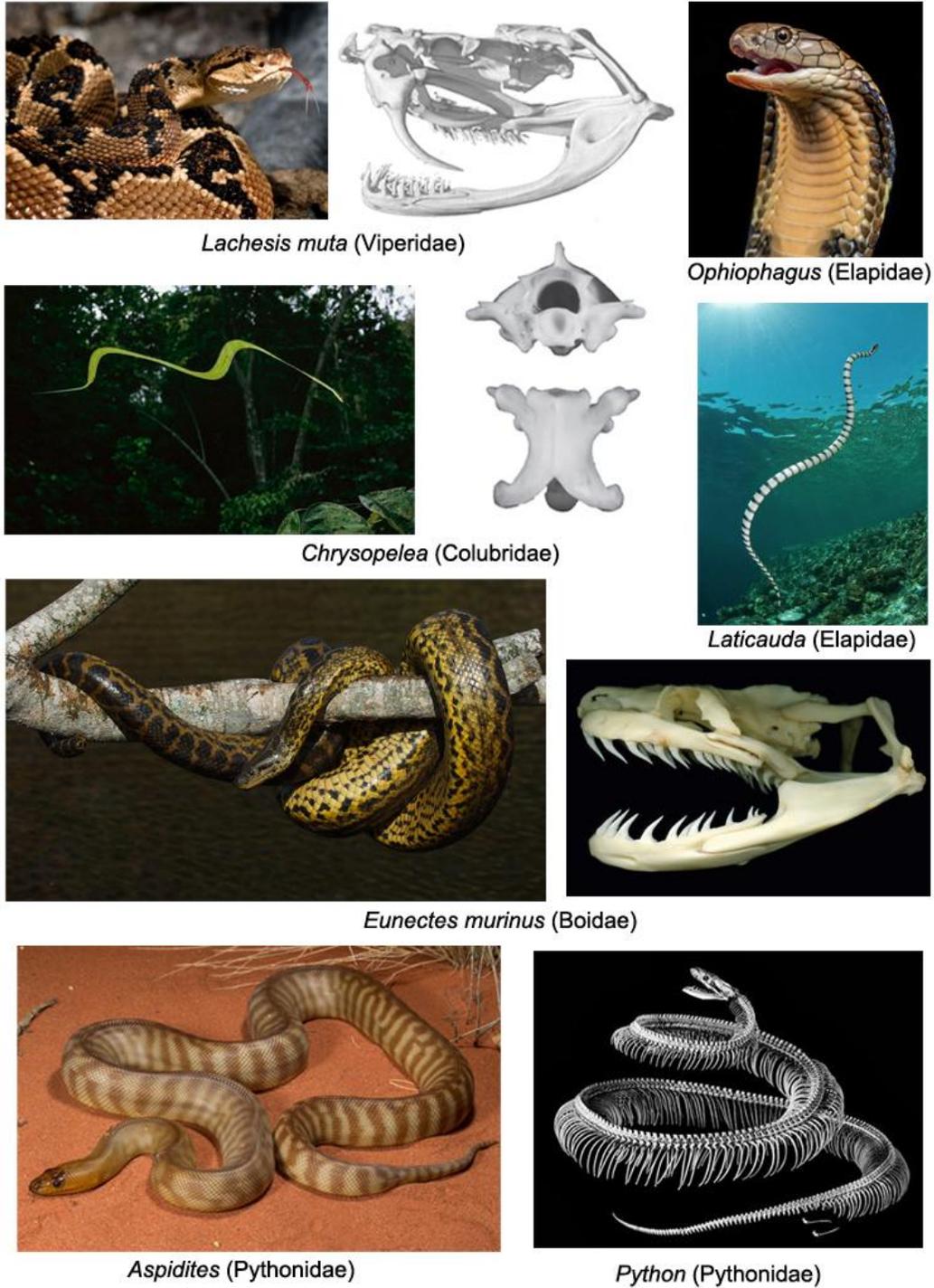
*Cylindrophis ruffus*



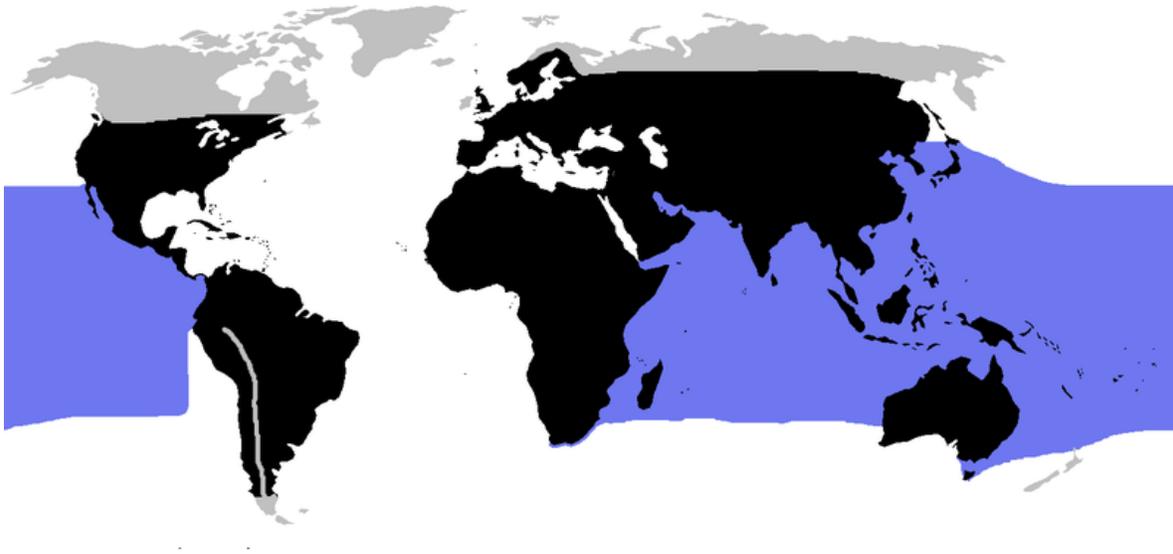
*Anomochilus leonardi*



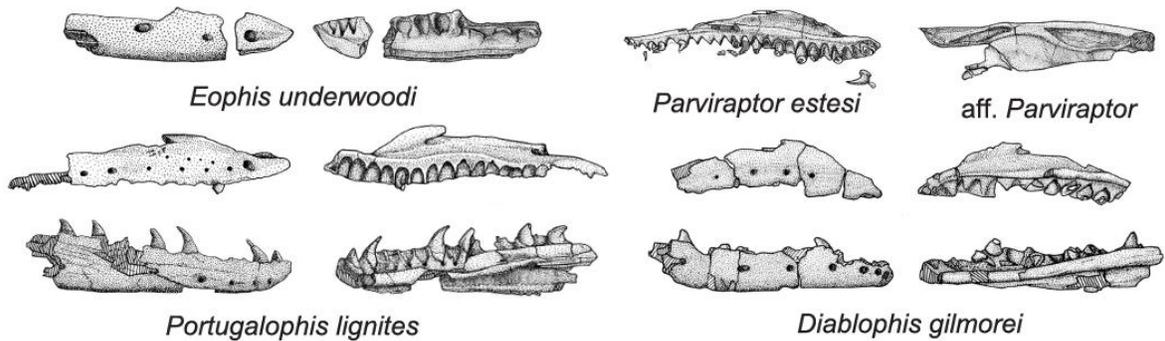
**Figura 1.3.** Aletinofidios no macrostomados. Cráneos en vista lateral tomados de Digimorph.



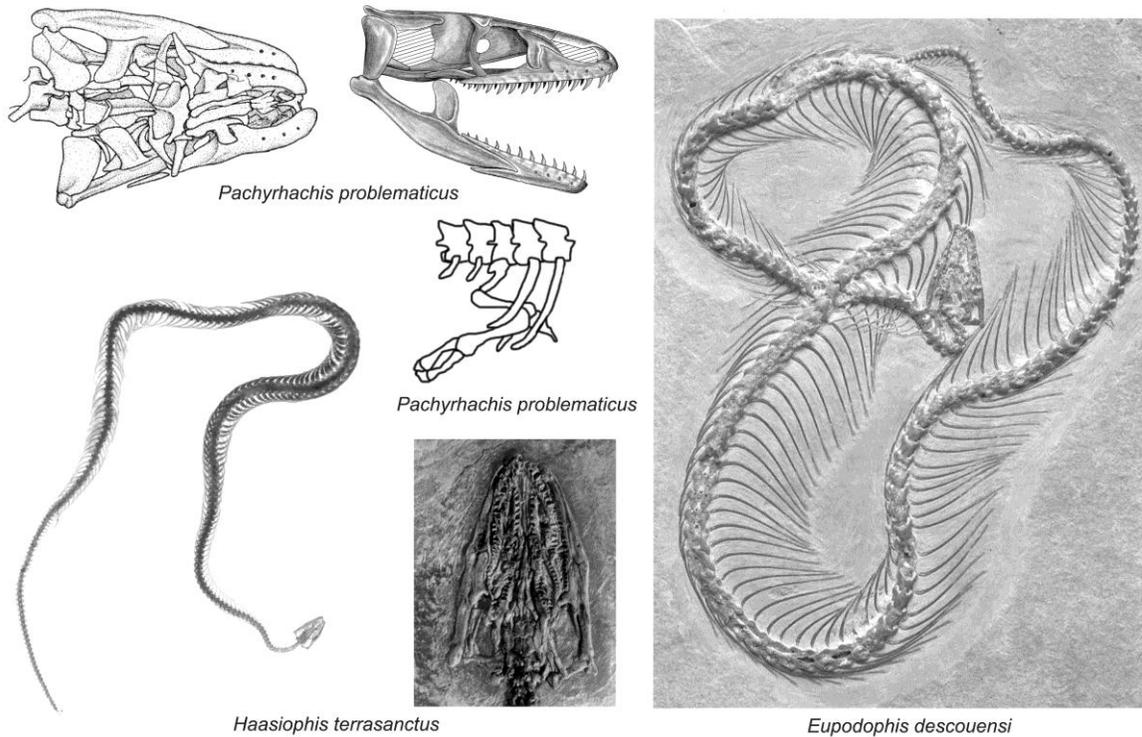
**Figura 1.4.** Macrostromados. Cráneo en vista lateral de *Lachesis* tomado de Digimorph. Vértebras de *Chrysopelea* en vista anterior y dorsal tomadas de Ikeda (2007). No a escala.



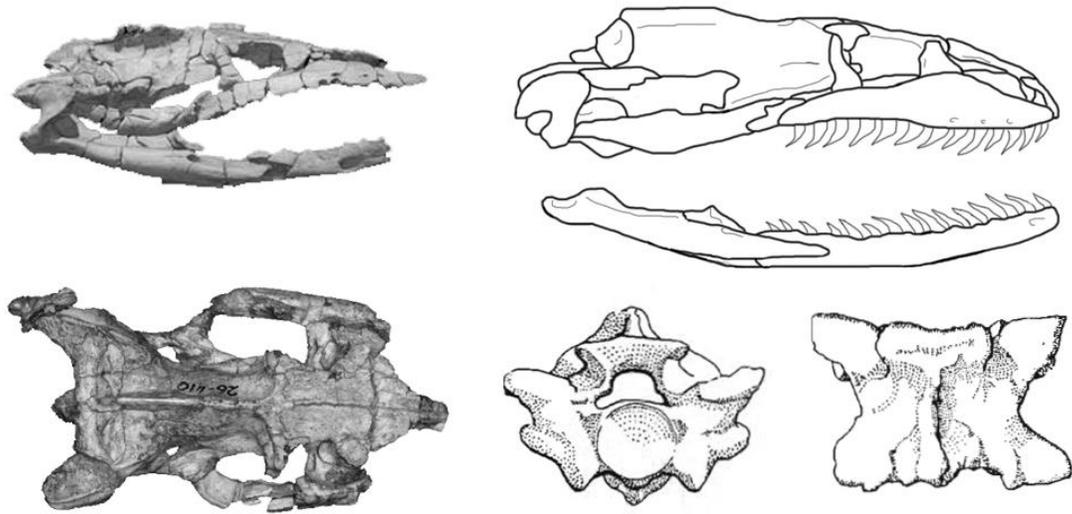
**Figura 1.5.** Distribución geográfica global de las serpientes actuales. Datos basados en Spawls y Branch (1995), Cogger y Sweifel (1998), Phillips (2002), Campbell y Lamar (2004) y Ernst y Ernst (2011).



**Figura 1.6.** Fragmentos de cráneo de serpientes del Jurásico y Cretácico Temprano. Dentario en vista labial y lingual de *Eophis underwoodi*, maxilar en vista lingual de *Parviraptor estesi* y frontal en vista lateral de aff. *Parviraptor estesi*, maxilar y dentario en vista labial y lingual de *Portugalophis lignites* y maxilar y dentario de *Diablophis gilmorei* en vista labial y lingual. Ilustraciones tomadas de Caldwell et al. (2015). No a escala.

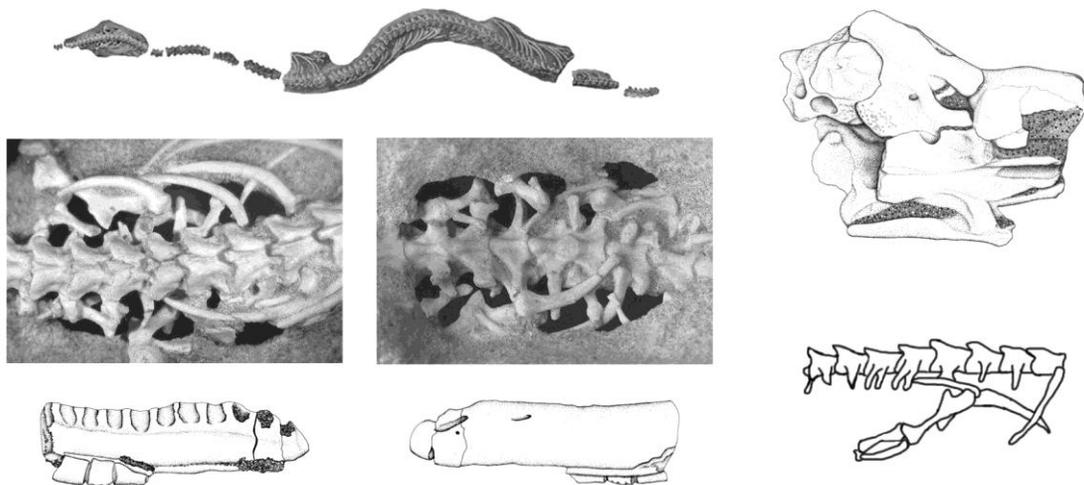


**Figura 1.7.** Simoliófididos. Dibujo interpretativo del cráneo de *Pachyrhachis problematicus* (tomado de Lee y Caldwell, 1998) y reconstrucción (tomada de Palci et al., 2013b), reconstrucción de la cintura de *Pachyrhachis problematicus*, radiografía de *Haasiophis terrasanctus* (tomada de Rieppel et al., 2003) y detalle del cráneo (tomado de Tchernov et al., 2000) y espécimen articulado de *Eupodophis descouensi* (tomado de Rieppel y Head, 2004). No a escala.



*Dinilysia patagonica*

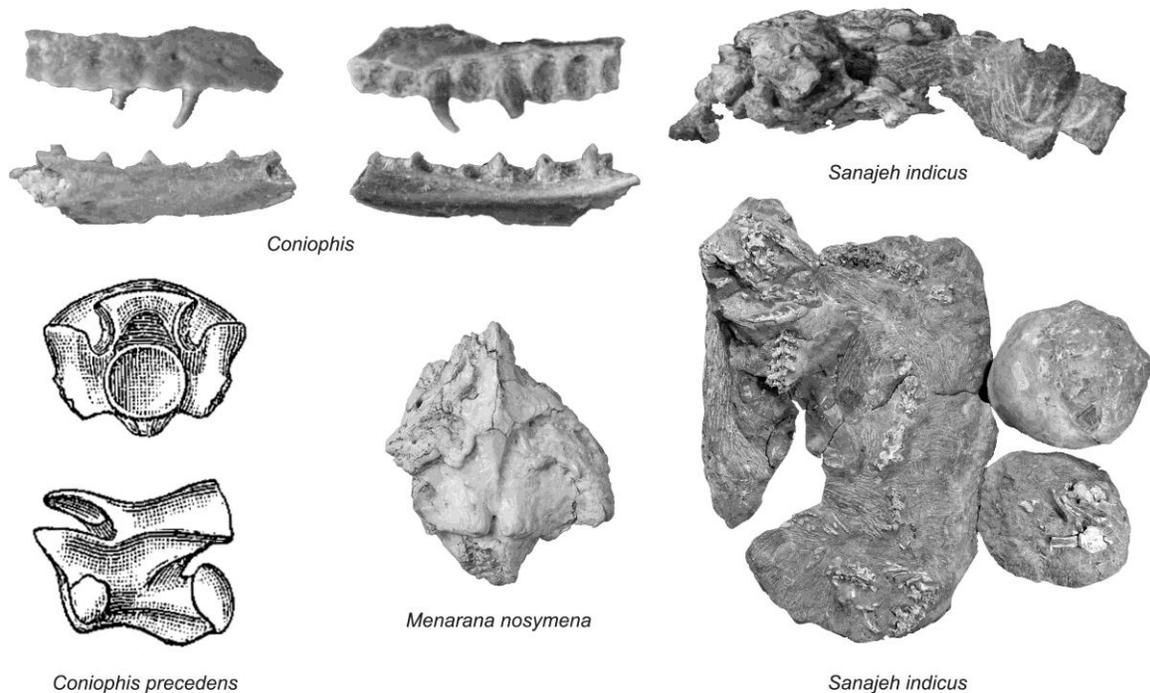
**Figura 1.8.** *Dinilysia patagonica*. Reconstrucción digital del cráneo en tres dimensiones (tomado de Scanferla y Bhullar, 2014), reconstrucción del cráneo, cráneo del holotipo en vista dorsal (tomado de Zaher y Scanferla, 2012) y vértebras en vista anterior y dorsal (tomado de Hecht, 1982). No a escala.



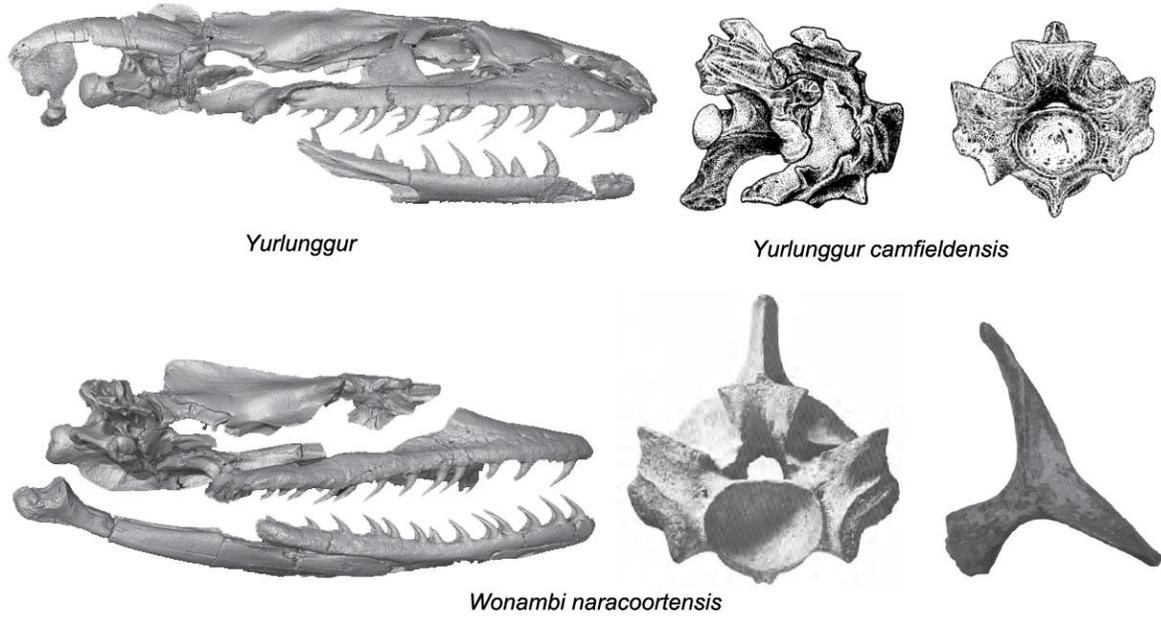
*Najash rionegrina*

**Figura 1.9.** *Najash rionegrina*. Postcráneo articulado y asociado del holotipo (tomado de Scanferla, 2016b), detalle de la región cloacal, cintura pélvica y miembros posteriores en vista dorsal y ventral (tomado de Apesteguía y Zaher,

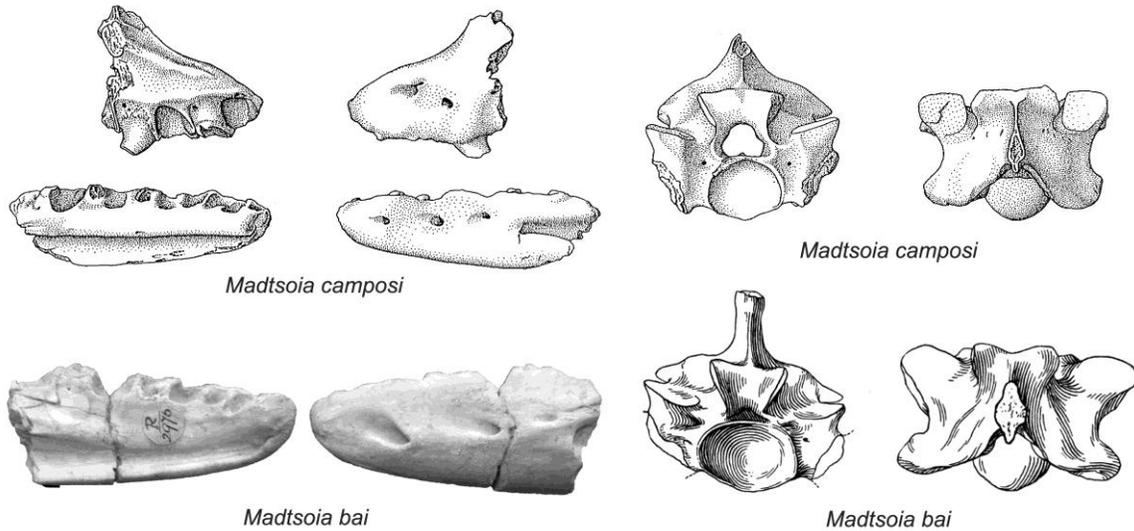
2006), dentario parcial y esplenial del holotipo en vista lingual y labial (tomado de Apesteguía y Zaher, 2006), cráneo parcial referido a *Najash rionegrina* (tomado de Apesteguía y Zaher, 2006) y reconstrucción de la región cloacal-caudal, cintura pélvica y el miembro posterior.



**Figura 1.10.** *Coniophis* y madtsóidos del Cretácico Tardío. Fragmentos de maxilar y dentario referidos a *Coniophis precedens* en vista labial y lingual (tomado de Longrich et al., 2012), vértebra del holotipo de *Coniophis precedens* en vista anterior y lateral (tomado de Marsh, 1892). Cráneo parcial en vista lateral del holotipo de *Sanajeh indicus* y resto del espécimen articulado y asociado con una nidada de saurópodos (tomado de Wilson et al., 2010). Basicráneo parcial de *Menarana nosymena* en vista ventral (tomado de LaDuke et al., 2010). No a escala.



**Figura 1.11.** Madtsóidos australianos. Reconstrucción digital del cráneo de *Yurlunggur* en vista lateral (tomada de Palci et al., 2018), vértebras cervicales del holotipo de *Y. camfieldensis* (atlas y axis) en vista lateral (tomada de Scanlon, 2004) y vértebra precloacal media del holotipo en vista anterior (tomada de Scanlon, 1992). Reconstrucción digital del cráneo de *Wonambi naracoortensis* en vista lateral (tomado de Palci et al., 2018), vértebra precloacal media del holotipo en vista anterior (tomada de Smith, 1976) y cintura pélvica referida en vista lateral (tomada de Palci et al., 2014). No a escala



**Figura 1.12.** Madtsóidos sudamericanos del Cenozoico. Fragmento de maxilar y dentario parcial de *Madtsoia camposi* en vista lingual y labial junto a vértebra precloacal media asociada en vista anterior y dorsal (ilustraciones tomadas de Rage, 1998) y dentario parcial referido a *M. bai* en vista lingual y labial junto a vértebra precloacal media de *M. bai* en vista anterior y dorsal (ilustración tomada de Simpson, 1933). No a escala.



**Figura 1.13.** Fresco de Miguel Ángel en la Capilla Sixtina que data del año 1509, representando la tentación de la serpiente y la expulsión del paraíso.

## 2. MATERIALES Y MÉTODOS



<b>2.1. Marco geológico</b>	<b>031</b>
<b>2.2. Materiales y metodología</b>	<b>037</b>
<b>2.3. Tablas</b>	<b>048</b>
<b>2.4. Figuras</b>	<b>050</b>

## 2.1. Marco geológico

La Cuenca Neuquina se encuentra en el Centro-Oeste de Argentina y el Este de Chile (Figura 2.1), entre los 31° y 41° S y está expuesta en Argentina en las provincias de Neuquén, Mendoza, Río Negro y La Pampa (Leanza et al., 2004). Se extiende hacia el norte a lo largo del eje de la Cordillera de los Andes hasta los 31° de latitud S (Provincia de San Juan) donde se desarrolla como la cuenca de Aconcagua. Entre los 34° y los 37° S está restringida a una banda angosta desarrollada a lo largo del cinturón cordillerano. Hacia el sur de los 37° S se expande hacia el este, llegando a terrenos extra andinos, donde se formó el llamado Engolfamiento Neuquino (Digregorio, 1972; Digregorio y Uliana, 1980; Legarreta y Uliana 1998). Ya desde principios del siglo XX, el estudio de esta cuenca ha recibido gran atención, debido principalmente a la explotación de hidrocarburos. Dentro de la Cuenca Neuquina, entre el Cenomaniano Temprano y el Campaniano Medio (Cretácico Superior) se desarrolla el Grupo Neuquén (Ramos, 1981), el cual está limitado en su base por la discordancia Patagónica y en su techo por la discordancia Huantraíquica. Este grupo conforma una secuencia que alcanza un espesor máximo de 1200 m (Cazau y Uliana, 1973), compuesta por una sucesión de capas rojas o “red beds”, pertenecientes a depósitos continentales de origen fluvial, eólico y lacustre somero. La depositación del Gr. Neuquén está relacionada con el desarrollo de una fase de antepaís en la Cuenca Neuquina, debido a la migración hacia el este de los depocentros sedimentarios, en respuesta a la formación de una faja plegada y corrida producida por los esfuerzos tectónicos compresivos que se dieron sobre el margen andino de la cuenca, ya activos a partir del Cretácico Inferior. El Gr. Neuquén está conformado litoestratigráficamente por 3 subgrupos y 9 formaciones (Figura 2.2, según Garrido, 2010). En la base del grupo se encuentra el Subgrupo Río Limay, conformado por las formaciones Candeleros y Huincul, habiendo pasado la más joven, la Fm. Cerro Lisandro, a formar parte del Subgrupo Río Neuquén, de acuerdo a la propuesta de Garrido (2010) en base a relaciones estratigráficas y

por sus atributos sedimentarios, mucho más acordes a las formaciones de este segundo subgrupo.

La Formación Candeleros fue originalmente descrita como grupo (“Grupo del Candelero”) y luego llevada al rango de Miembro (Cazau y Uliana, 1973). Posteriormente fue categorizada como formación por Di Paola (1973), criterio que también fue seguido luego por Ramos (1981). La localidad tipo de esta formación se ubica en el sector de Los Candeleros (39° 11´ 38`` S - 69° 34´ 58`` O), un grupo de cerros testigo ubicados a unos 8 km de Cerro Lotena. La formación tiene extensos afloramientos dentro del Valle Inferior del Río Limay, entre Arroyito y Picún Leufú, principalmente a lo largo de la Bajada del Chocón, Barda Aquebeque y Barda Atravesada. En el sector del perilargo del embalse Ezequiel Ramos Mexía las principales rocas aflorantes pertenecen a depósitos de esta formación. Importantes afloramientos (entre los que se cuenta la localidad tipo) se encuentran también entre Cerro Lotena, Cerro Granito y el sector occidental de Barda Colorada y Barda Cortaderas. El espesor total estimado de la formación es de unos 200 m (Garrido, 2010). Litológicamente, la formación está compuesta por una sucesión predominantemente clástica y de granulometría variable. Las secuencias presentan un arreglo típicamente estrato y grano decreciente (Leanza et al., 2004). En cuanto a la composición, predominan las areniscas cuarzo-líticas, finas a gruesas, con clastos subangulosos a subredondeados y de moderada a buena selección. Un rasgo que distingue a estos depósitos del resto de las unidades que conforman al Grupo Neuquén es la presencia de una abundante matriz fangosa, la cual produce una típica coloración, de morada a rojo hígado.

En cuanto al contenido paleontológico, los niveles de la Fm. Candeleros son portadores de una importante y diversa fauna de vertebrados, la cual incluye numerosos dinosaurios saurópodos, como *Andesaurus delgadoi* (Calvo y Bonaparte, 1990), *Limaysaurus tessonei* (Calvo y Salgado, 1996), *Nopcsaspondylus alarconensis* (Apesteguía, 2007b), *Rayososaurus agrioensis* (Bonaparte, 1996), el cual ha sido reubicado estratigráficamente a la Fm. Candeleros por Carballido et al. (2010), y terópodos como *Giganotosaurus carolinii* (Coria y Salgado, 1995; Calvo y Coria, 1998), *Ekrixinosaurus novasi* (Calvo et

al., 2004), *Buitreraptor gonzalezorum* (Makovicky et al., 2005) y *Alnashetri cerropoliciensis* (Makovicky et al., 2012). En contraste, los dinosaurios ornitisquios sólo son conocidos por restos de iguanodontes (Coria et al., 2007) y huellas (Calvo, 1991) para la zona de Villa El Chocón y Picún Leufú. Asimismo, las huellas de la Fm. Candeleros también incluyen icnogéneros asignados a pterosaurios (Calvo y Lockley, 2001) y una gran diversidad de icnotaxones pertenecientes a dinosaurios saurópodos y terópodos (Calvo, 1991). Entre otros grupo de reptiles, los cocodrilos se encuentran representados por *Araripesuchus patagonicus* (Ortega et al., 2000) y *Araripesuchus buitreaensis* (Pol y Apesteguía, 2005). Entre los lepidosaurios destacan esfenodontes como *Priosphenodon avelasi* (Apesteguía y Novas, 2003), serpientes representadas por *Najash rionegrina* (Apesteguía y Zaher, 2006) y una diversidad de otros lagartos poco conocidos aún (Apesteguía et al., 2005; Apesteguía et al., 2019). Numerosos restos de tortugas pleurodiras del género *Prochelidella* (de la Fuente, 2007) se hallan en acumulaciones masivas. Otros grupos de vertebrados, aunque con registros menos numerosos, también han sido reportados. Los mamíferos se hallan representados por driolestoides como *Cronopio dentiacutus* (Rougier et al., 2011) y los anuros reportados, como *Avitabatrachus uliana* (Báez et al., 2000; Báez et al., 2007), pertenecen a pipoideos. También se han encontrado peces dipnoos como *Ceratodus argentinus* (Apesteguía et al., 2007). En estos depósitos son comunes también las trazas de invertebrados, reconociéndose dos tipos de icnofacies, *Scoyenia* (Armajo y Bocanegra, 2001) y *Termitichnus* (Garrido, 2010).

Entre los numerosos lugares donde aflora la Fm. Candeleros, se destaca el Área Paleontológica de La Buitrera (Garberoglio et al., 2019b), una extensa zona que se extiende a través de la Provincia de Río Negro. Se ubica a unos 100 km al este de la Cordillera de los Andes y al noroeste del pueblo de Cerro Policía, cerca de la costa sur del Lago Ezequiel Ramos Mexía (Figura 2.3), e incluye dentro de su extensión diversas localidades donde aflora la parte alta de la formación: La Buitrera; Cerro Policía; El Loro; La Escondida y El Pueblito, correspondientes a la extensión de un gran paleoerg durante el Cretácico Tardío, el Desierto de Kokorkom (Candia Haluckzop et al., 2018). Los afloramientos están compuestos

principalmente por bancos subhorizontales de areniscas, expuestas en un área que abarca, con interrupciones, alrededor de unos 40 km lineales entre la localidad de La Escondida, cerca de El Chocón, hasta El Pueblito, en dirección a Aguada Guzmán. En estas localidades (Figura 2.4, Figura 2.5), especialmente en la localidad típica (la Localidad de La Buitrera), no es rara la presencia de imponentes acantilados rojizos que alcanzan hasta 40 m de altura (Apesteguía et al., 2007a; Apesteguía, 2008; Zaher et al., 2009a) que reflejan la cohesividad de los paredones de areniscas con respecto a las unidades más arcillosas. No obstante, entre las areniscas también se encuentran parches de lutitas aislados, de origen lacustre, lo que sugiere eventos de inundación en los cuales se formaban planicies inundadas y lagos efímeros dentro de un ambiente semiárido (Apesteguía et al., 2007a; Apesteguía, 2008; Zaher et al., 2009a; Pérez Mayoral et al., 2018). La edad de los depósitos del Área Paleontológica de La Buitrera, correspondientes a los últimos 50 metros de la Fm. Candeleros, es de unos 92–94 millones de años (Leanza et al., 2004), estando acotada por el inicio de la depositación de la Fm. Candeleros hace 98–100 Ma (Leanza et al., 2004) y por un estudio de trazas de fisión sobre una toba en los primeros metros de la suprayacente Fm. Huincul que arrojó una edad de 88 Ma (Corbella et al., 2004).

Específicamente en el Área Paleontológica de La Buitrera se ha encontrado una gran diversidad y cantidad de tetrápodos terrestres, generalmente de pequeño a mediano tamaño, en contraste con otras áreas donde aflora la Formación Candeleros, reconocidas por su fauna de dinosaurios de gran tamaño. La rica fauna del Área Paleontológica de La Buitrera está formada por dinosaurios saurisquios, pterosaurios, cocodrilos, esfenodontes, serpientes, lagartos, tortugas y mamíferos (e.g., Apesteguía et al., 2001). La localidad se caracteriza por la excelente preservación y abundancia de los esqueletos de estos animales, los cuales se encuentran casi siempre bien definidos y separados claramente unos de otros (obs. pers.). En los casos en los que se encuentran restos desarticulados y erosionados, generalmente se mantienen asociados preservando su identidad. La mezcla de esqueletos pertenecientes a diferentes especies, si bien ocurre, es muy rara en esta localidad y los depósitos de “lags” que se hallan en la localidad son

modernos. Es decir, no los típicos depósitos residuales producidos por el transporte antiguo, desarticulación y subsiguiente depositación de elementos sueltos, lo que usualmente genera la mezcla de diferentes especímenes en depósitos mixtos. Al contrario, los depósitos residuales que ocurren en la localidad son consecuencia de la meteorización y desarticulación moderna de esqueletos que se encontraban completos, depositados in situ, o con muy poco transporte. La preservación de los esqueletos sin deformación y de los cráneos completos, en 3 dimensiones, articulados y exquisitamente preservados, con gran abundancia de detalles histológicos y marcas de carroñeo (de Valais et al., 2012; Gianechini y de Valais, 2016), indicaría un enterramiento relativamente rápido, que podría estar producido por inundaciones fluviales estacionales, con escaso transporte y moderada exposición subáerea (Apesteguía, 2008; Zaher et al., 2009a). Apesteguía et al. (2007a) y Zaher et al. (2009a) proponen para la localidad un modo de preservación similar al de la conocida Formación Djadokhta (Cretácico Superior) del actual desierto de Gobi (Dashzeveg et al., 1995). Apesteguía (2008) introduce el concepto de "oligotipicidad" para la fauna del Área Paleontológica de La Buitrera, el cuál es seguido por Zaher et al. (2009a) utilizado para describir una baja diversidad y una gran abundancia de unos pocos taxones. Sin embargo, nuevos hallazgos y un mayor conocimiento actual de la fauna de esta localidad indica la presencia de una mayor diversidad taxonómica, aunque de taxones estrechamente relacionados entre sí, que la originalmente propuesta (e.g., Fernández Dumont et al., 2017, 2018) por estos autores cuando acuñaron este término para describir la fauna de animales de mediano y pequeño tamaño de este particular ambiente desértico del Cretácico de Patagonia.

Los especímenes de serpientes aquí descritos fueron colectados en tres localidades distintas dentro del Área Paleontológica de la Buitrera: La Buitrera, Cerro Policía y El Pueblito. Dentro de estas localidades los fósiles fueron hallados en diferentes sub-localidades o sitios específicos, más que lo que propiamente se denomina excavaciones o "quarries" (ver lista más abajo y Figura 2.6). En general, todos los materiales fueron colectados en depósitos de sucesiones arenosas (e.g., Figura 2.7), considerados producto de la interacción eólica-fluvial y acumulados en

un ambiente árido a semi-árido, el Desierto de Kokorkom (Candia Haluckzop et al., 2018). Muchos de los especímenes fueron colectados en areniscas gruesas con estratificación entrecruzada, relacionadas a la migración de grandes dunas eólicas (Figuras 2.8, 2.9), comúnmente asociadas con paleosuelos, evidenciado por la abundante presencia de rizolitos (Gualde et al., 2018) y bioturbación, lo que indica cambios en el nivel freático y eventos de inundaciones fluviales.

## 2.2. Materiales y metodología

### Materiales osteológicos utilizados

Los materiales fósiles descritos en esta tesis provienen del Área Paleontológica de La Buitrera, en la provincia de Río Negro y son el fruto de sucesivos esfuerzos en campañas recientes realizadas por el Área de Paleontología de Vertebrados de la Fundación Azara, entre el 2012 y el 2019, con la participación del autor en la mayoría de ellas. Estas campañas fueron dirigidas por Sebastián Apesteguía, con el importante aporte de otros investigadores, entre ellos Guillermo W. Rougier, Peter J. Mackovicky y Michael W. Caldwell y la valiosa participación de un gran número de otros investigadores, técnicos, colegas, estudiantes y colaboradores. El lugar de repositorio final de los materiales colectados en el Área Paleontológica de La Buitrera es el Museo Provincial Carlos Ameghino (MPCA), de la ciudad de Cipolletti, Río Negro, Argentina. Algunos de los fósiles colectados fueron trasladados en calidad de préstamo a la Fundación Azara, en la Universidad Maimónides (Ciudad Autónoma de Buenos Aires) para su preparación y subsiguiente estudio para esta tesis. La preparación mecánica para su estudio se realizó en el Taller de Preparación de Fósiles de la Fundación Azara, por el jefe de técnicos Leonardo J. Pazo y el técnico Jonatan Kaluza. Allan Lindoe, técnico de la Universidad de Alberta (Canadá) visitó la Fundación Azara en reiteradas ocasiones, realizando un invaluable trabajo de micropreparación de detalle de varios de los especímenes. Los materiales estudiados y descritos fueron observados con lupas binoculares Zeiss Stemi SV11. Las medidas se tomaron tanto manualmente con un calibre digital (0.01 mm de error) como digitalmente a partir de fotografías, usando el programa Screen Calipers versión 4.0. Los dibujos se realizaron con Adobe Illustrator versión 17.0.0 y Adobe Photoshop C5S Extended versión 12.0. Las fotografías fueron tomadas mayormente con una cámara digital Nikon D3200 equipada con una lente macro y con un microscopio digital USB Dino-Lite (Dino Capture 2.0 versión 1.5.18.A),

aunque también se utilizaron otras cámaras: Nikon Coolpix S9500, Nikon Coolpix S2800, Samsung SM-G570M, Nikon 1 AW1.

Lista de principales materiales de ofidios del Área Paleontológica de La Buitrera

MPCA 380-384: dentario parcial y vértebras asociadas (axis, varias precloacales y una caudal) y fragmentos provenientes de la Localidad La Buitrera, sitio Hoyada de Muñoz.

MPCA 385: cráneo parcial aislado, proveniente de la Localidad La Buitrera, sitio Hoyada de Muñoz.

MPCA 386: serie de vértebras precloacales articuladas, provenientes de La Localidad La Buitrera, sitio Vifa.

MPCA 387: cuadrado desarticulado asociado con cinco vértebras precloacales desarticuladas, proveniente de la Localidad La Buitrera, sitio Vifa.

MPCA 388: vértebra precloacal aislada proveniente de la Localidad La Buitrera, sitio Vifa.

MPCA 389-398 y MPCA 400: holotipo de *Najash rionegrina* (esqueleto postcraneano prácticamente completo, formado por más de 122 vértebras más cintura pélvica y miembros posteriores, junto con fragmento del dentario y esplénial asociado), proveniente de la Localidad La Buitrera, sitio Med4.

MPCA 399: fragmentos de vértebras y costillas, provenientes de la Localidad La Buitrera, sitio Med4.

MPCA 414-b: vértebra precloacal y sacra articuladas, dos vértebras caudales articuladas, dos fragmentos de vértebras cloacales y fragmentos de la cintura

pélvica y miembros posteriores, asociados y provenientes de la Localidad La Buitrera, sitio Vifa.

MPCA 417: parietal aislado, proveniente de la Localidad La Buitrera, sitio Tefa1.

MPCA 418: cráneo parcial asociado a vértebras precloacales y fragmentos de costillas, provenientes de la Localidad La Buitrera, sitio Tefa2.

MPCA 419: materiales articulados y asociados que incluyen fragmentos craneanos y postcraneanos provenientes de la Localidad Cerro Policía, sitio Guica.

MPCA 480: cráneo parcial articulado con las vértebras cervicales, asociado con vértebras precloacales y fragmentos de costillas, proveniente de la Localidad La Buitrera, sitio sin nombre cercano al sitio de *Cathartesaura*, pero 20 m por debajo.

MPCA 500: cráneo prácticamente completo, articulado con vértebras cervicales y asociado a vértebras precloacales posteriores, provenientes de la Localidad Cerro Policía, sitio Loma del Cronopio, 39°43' 17.1'' S, 68°36' 33.4'' O (punto específico del hallazgo del espécimen).

MPCA 536: cráneo parcial aislado proveniente de la Localidad La Buitrera, sitio Arenas de los esfenodontes.

MPCA 564: espécimen articulado con cráneo y postcráneo, proveniente de la Localidad La Buitrera, sitio Cato.

MPCA 581: cráneo parcial articulado con el atlas proveniente de la Localidad Cerro Policía, sitio Loma del Cronopio.

MPCA 589: vértebras precloacales y costillas articuladas provenientes de la Localidad Cerro Policía, sitio Loma del Cronopio.

MPCA 590: espécimen articulado y asociado con restos craneanos, vértebrales y costillas provenientes de la Localidad La Buitrera, sitio Med3.

MPCA 591: cráneo y vértebras cervicales articuladas, asociado con secciones articuladas de vértebras proveniente de la Localidad El Pueblito.

Las medidas de estos materiales se encuentran en las Tablas 2.1. y 2.2.

A modo comparativo se observaron especímenes actuales y fósiles de diversas colecciones:

**CFA** - Colección Fundación Azara, Buenos Aires, Argentina.

CFA-Re-167 *Homonota fasciata*

CFA-Re-201 *Heloderma suspectum*

CFA-Re-417 *Salvator merianae*

CFA-Re-427 *Teius teyou*

CFA-Re-428 *Teius teyou*

CFA-Re-429 *Bothrops neuwiedi diporus*

CFA-Re-430 *Tarentola mauritanica*

CFA-Re-463 *Tupinambis merianae*

CFA-Re-472 *Clelia clelia*

CFA-Re-473 *Boa constrictor*

CFA-Re-524 *Eunectes notaeus*

CFA-Re-534 *Eunectes notaeus*

CFA-Re-535 *Eunectes notaeus*

CFA-Re-542 *Salvator merianae*

CFA-Re-543 *Salvator merianae*

CFA-Re-564 *Caiman latirostris*

CFA-Re-566 *Salvator rufescens*

CFA-Re-568 *Salvator merianae*

CFA-Re-570 *Salvator merianae*  
CFA-Re-571 *Teius teyou*  
CFA-Re-574 *Salvator merianae*  
CFA-Re-575 *Philodryas patagoniensis*  
CFA-Re-576 *Liolaemus kingii*  
CFA-Re-577 *Bothrops alternatus*  
CFA-Re-585 *Homonota darwini*  
CFA-Re-590 *Homonota fasciata*  
CFA-Re-595 *Leiosaurus bellii*  
CFA-Re-599 *Teius teyou*  
CFA-Re-628 *Philodryas baroni*  
CFA-Re-646 *Philodryas mattogrossensis*  
CFA-Re-650 *Cnemidophorus longicauda*

**FMNH** - Field Museum of Natural History, Chicago, Estados Unidos.

FMNH 9922 *Callopistes maculatus*  
FMNH 35146 *Egernia major*  
FMNH 145710 *Varanus rudicollis*  
FMNH 168850 *Poromera fordii*  
FMNHA 207657 *Dracaena* sp

**MACN** - Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Buenos Aires, Argentina.

MACN 7568 *Xenopeltis unicolor*  
MACN 8817 *Anilius scytale*

**MACN-PV-N** - Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" - Paleontología de Vertebrados - Neuquén, Buenos Aires, Argentina.

MACN-PV-N 25 *Dinilysia patagonica*  
MACN-PV-N 26 *Dinilysia patagonica*  
MACN-PV-N 27 *Dinilysia patagonica*

MACN-PV-N 115 *Dinilysia patagonica*

MACN-PV-N 116 *Dinilysia patagonica*

**MACN-PV-RN** - Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" -  
Paleontología de Vertebrados - Río Negro, Buenos Aires, Argentina.

MACN-PV-RN 976 *Dinilysia patagonica*

MACN-PV-RN 1013 *Dinilysia patagonica*

MACN-PV-RN 1014 *Dinilysia patagonica*

MACN-PV-RN 1015 *Dinilysia patagonica*

MACN-PV-RN 1016 *Dinilysia patagonica*

MACN-PV-RN 1017 *Dinilysia patagonica*

MACN-PV-RN 1019 *Dinilysia patagonica*

MACN-PV-RN 1101 *Dinilysia patagonica*

**MPEF-PV** - Museo Paleontológico Egidio Feruglio - Paleontología de Vertebrados,  
Chubut, Argentina.

MPEF-PV 2378 – 2387 *Eomadtsoia ragei*

MPEF-PV 2388 – 2389 ?*Eomadtsoia ragei*

**MPCA-PV** - Museo Provincial Carlos Ameghino - Paleontología de Vertebrados,  
Río Negro, Argentina

MPCA-PV 235 *Araripesuchus buitrraensis*

MPCA-PV 250 ?Iguanidae

MPCA-PV 275 *Priosphenodon avelasi*

MPCA-PV 374 *Priosphenodon avelasi*

MPCA-PV 380 – 384 *Najash*

MPCA-PV 385 *Najash rionegrina*

MPCA-PV 386 – 388 *Najash*

MPCA-PV 389 – 398, MPCA-PV 400 *Najash rionegrina* (holotipo)

MPCA-PV 410 – 416 *Najash*

MPCA-PV 417 – 419 *Najash*

MPCA-PV 480 *Najash rionegrina*  
MPCA-PV 500 *Najash rionegrina*  
MPCA-PV 527 *Dinilysia patagonica*  
MPCA-PV 536 *Najash*  
MPCA-PV 564 *Najash*  
MPCA-PV 581 *Najash rionegrina*  
MPCA-PV 589 *Najash*  
MPCA-PV 590 *Najash*  
MPCA-PV 591 *Najash*  
MPCA-PV 603 *Najash*  
MPCA-PV 613 *Priosphenodon avelasi*

**OMNH** - Oklahoma Museum of Natural History, Oklahoma, Estados Unidos.

OMNH 28444 *Coniophis precedens*  
OMNH 28464 *Coniophis precedens*

**TMP** - Tyrell Museum of Paleontology, Alberta, Canadá.

TMP 1990.007.0021 *Gekko gekko*  
TMP 1990.007.0347 *Physignathus sp*  
TMP 1990.7.27 *Heloderma sp*  
TMP 1990.7.33 *Varanus exanthematicus*  
TMP 1990.7.36 *Varanus salvator*  
TMP 1990.7.46 *Varanus salvator*  
TMP 1990.7.357 *Heloderma suspectum*  
TMP 1997.30.333 *Gekko sp*

**UALVP** - University of Alberta Laboratory of Vertebrate Paleontology, Alberta, Canadá.

UALVP 12008 *Coniophis precedens*  
UALVP 12010 *Coniophis precedens*  
UALVP 12016 *Coniophis precedens*

UALVP 12017 *Coniophis precedens*  
UALVP 12018 *Coniophis precedens*  
UALVP 12019 *Coniophis precedens*  
UALVP BTB A *Coniophis precedens*  
UALVP BTB B *Coniophis precedens*  
UALVP 41744 *Heremiasaurus heterodontus*  
UALVP 48850 *Tethysaurus sp*  
UALVP 51746 (MHNM.KHG.221) *Globidens simplex*  
UALVP 55497 *Platercarpus tympanicus*  
UALVP 56123 *Halisaurus arambourgi*

**UAMZ** - University of Alberta Museum of Zoology, Alberta, Canadá.

UAMZ 373 *Varanus sp*  
UAMZ 374 *Iguana iguana*  
UAMZ 375 *Chamaeleo sp*  
UAMZ 377 *Gekko gekko*  
UAMZ 378 *Constrictor imperator*  
UAMZ 379 *Constrictor imperator*  
UAMZ 380 *Macrurus nigrocinctus*  
UAMZ 381 *Python sp*  
UAMZ 382 *Gerrhosaurus flavigularis*  
UAMZ 383 *Python sp*  
UAMZ *Amphisbaena alba*  
UAMZ 404 *Chamaelo sp*  
UAMZ 405 *Sphenodon punctatus*  
UAMZ 423 *Iguana sp*  
UAMZ 798 *Python sp*  
UAMZ 799 *Caiman sp*  
UAMZ 947 *Varanus arbigularis*  
UAMZ 3818 *Python regius*  
UAMZ 3819 *Lichanura trivirgata*

**UF/IGM** - University of Florida / Instituto Nacional de Investigaciones Geológica-Mineras, Bogotá, Colombia.

UF/IGM 1 – UF/IGM 28 *Titanoboa cerrejonensis*

IGM p450100 *Yaguarasaurus columbianus*

**USNM** - United States National Museum, Washington, Estados Unidos.

USNM 16453 *Typhlops* sp

USNM 222795 *Leptotyphlops humillis*

USNM 297456 *Cylindrophis ruffus*

USNM 287277 *Xenopeltis unicolor*

USNM 305914 *Dibamus novaeguinae*

USNM 305916 *Dibamus novaeguinae*

USNM 320704 *Typhlops punctatus*

USNM 509423 *Rhamphotyphlops braminus*

También se observaron especímenes esqueletizados de las colecciones privadas del tesista y del Dr. Sebastián Apesteguía: *Bothrops ammodytoides*, *Helicops infrataeniatus*, *Homonota* sp, *Leiosaurus* sp, *Philodryas patagoniensis*, *Salvator meriana*, *Tarentola mauritanica*.

#### Terminología anatómica utilizada

La diferente denominación que utilizan diversos autores para referirse a las mismas estructuras óseas es una constante fuente de conflicto a la hora de realizar comparaciones anatómicas. Por lo tanto, resulta crucial esclarecer la terminología utilizada. En este estudio se sigue generalmente la misma nomenclatura osteológica ya utilizada en estudios previos realizados por o con participación del tesista (Garberoglio et al., 2019a, 2019b, 2019c; Gómez et al., 2019), que tienen como fuente principal a los trabajos de Rieppel (1979), Rage (1998, 2001), Lee y Scanlon (2002), Scanlon (2005a, 2005b), Apesteguía y Zaher

(2006), Scanferla y Canale (2007), Zaher et al., (2009) y Palci y Caldwell (2013; 2014). Las principales nomenclaturas osteológicas del cráneo se resumen en los esquemas de las Figuras 2.10 - 2.28 y las nomenclaturas osteológicas del postcráneo y de las medidas vertebrales (Tabla 2.2) en los esquemas de las Figuras 2.29 - 2.33.

### Tomografía computada

Los materiales fósiles estudiados fueron tomografiados en la Universidad Maimónides. El cráneo completo MPCA 500 fue analizado por medio de microtomografía computada de rayos X, con una intensidad de 60 kV y una resolución espacial de 11.0147  $\mu\text{m}$ .

### Segmentación

El cráneo de *Najash rionegrina* (MPCA 500) fue segmentado en Avizo v.9. (Thermo Scientific™). El stack de imágenes Tif (1780 segmentos, 887x930 pixels) fue importado al software y la herramienta de Threshold fue utilizada para remover la mayor cantidad de matriz posible. Sin embargo, en varias partes del espécimen la densidad del hueso se asemeja demasiado a la de la matriz sedimentaria y la presencia de mineralización densa y fracturas no permiten una remoción efectiva de la matriz sedimentaria por medio de la herramienta de Threshold, sin afectar el hueso. Por lo tanto, todos los huesos individuales tuvieron que ser segmentados manualmente corte por corte ("slices"), teniendo cuidado de mantener la precisión del proceso por medio de referencia constante a las vistas en 3 dimensiones y cortes ortogonales del editor. Los huesos individuales fueron siendo segmentados usando las herramientas de Lasso y Brush del programa, posteriormente a bloquear el exterior y/o otros huesos previamente segmentados. Los elementos segmentados fueron renderizados como una superficie en Avizo v.9.0, a través del módulo de generación y visualización de superficies y exportados como archivos de estereolitografías (.stl).

## Análisis filogenéticos

Para el análisis filogenético de las relaciones entre serpientes se empleó una matriz osteológica basada en la matriz de Caldwell et al. (2015), la cual a su vez es una versión modificada de la matriz presentada por Longrich et al. (2012). Esta matriz fue revisada, resultando en una nueva versión sustancialmente modificada y actualizada, ampliando el muestreo taxonómico y la lista de caracteres (ver Capítulo 7), incorporando parte de los cambios realizados anteriormente a la misma matriz en trabajos previos, i.e., Xing et al. (2018), Garberoglio et al. (2019a, 2019b; 2019c) y Gómez et al. (2019). Para la construcción de la versión final de la matriz se empleó el programa Mesquite Version 3.31 (Maddison y Maddison, 2011). Los análisis filogenéticos se llevaron a cabo por medio de máxima parsimonia mediante el uso del programa TNT 1.5-beta (Goloboff et al., 2008) y por medio de análisis bayesiano mediante el uso del programa MrBayes V 3.2.6 (Ronquist et al., 2012). El detalle de los procedimientos para los análisis filogenéticos realizados se describe en el Capítulo 7.

## 2.4. Tablas

**Tabla 2.1.** Medidas (largo en mm) del total preservado de los elementos seleccionados de los especímenes del Área Paleontológica de La Buitrera.

	Parietal	Supraoccipital	Frontal	Dentario	Basioccipital	Cráneo total
MPCA 380	-	-	-	14	-	-
MPCA 385	7,11	3,92	-	-	--	11,49
MPCA 390	-	-	-	15	-	-
MPCA 417	11,19	-	-	-	-	18,52
MPCA 418	9,43	5,66			6,21	16,91
MPCA 419	-	-	9,91	32,54	-	-
MPCA 480	8,47	4,04	-	-	5,69	13,21
MPCA 500	5,36	3,64	3,28	7,7	3,69	17,54
MPCA 536	-	5,43	-	-	6,58	13,78
MPCA 564	-	-	-	-	6,34	14,22
MPCA 581	6,04	3,35	-	-	4,22	9,15
MPCA 590	17,64	-	-	-	-	22,28
MPCA 591	17,58	5,32	8,0	17,98	7,52	31,98

**Tabla 2.2.** Medidas vertebrales (en mm) de diferentes especímenes con postcráneo preservado del Área Paleontológica de la Buitrera: AA, ancho del arco neural; ACN, ancho del cóndilo; ACT, ancho del cótilo; AD, ancho entre las diapófisis; AZ, ancho del zigósfero; APO, ancho entre las postzigapófisis; APR, ancho entre las prezigapófisis; AE, altura de la espina neural; LC, largo del centro; PR-PO, largo desde la prezigapófisis a la postzigapófisis (ver Figura 2.33).

	AA	ACN	ACT	AD	AZ	APO	APR	AE	LC	PR-PO
MPCA 380	9.96	5.53	5.63	18.92	-	9.7	-	-	8.32	11.97
MPCA 386	6.82	6.63	3.52	11.03	-	-	-	1.88	6.22	7.55
MPCA 388	6.55	3.51	4.19	12.02	3.2	10.51	10.58	-	-	8.98
MPCA 395	5.93	-	2.3	7.93	-	8.34	-	2.47	4.81	-
MPCA 397	4.45	2.32	2.50	8.34	2.79	-	6.97	0.63	4.64	5.35
MPCA 418	5.19	1.83	1.85	6.67	-	-	6.96	-	3.97	5.42
MPCA 419	13.3	-	6.10	23.39	7.81	20.29	-	-	13.59	-
MPCA 591	5.19	-	3.11	9.61	-	8.11	9.91	2.52	5.63	6.74

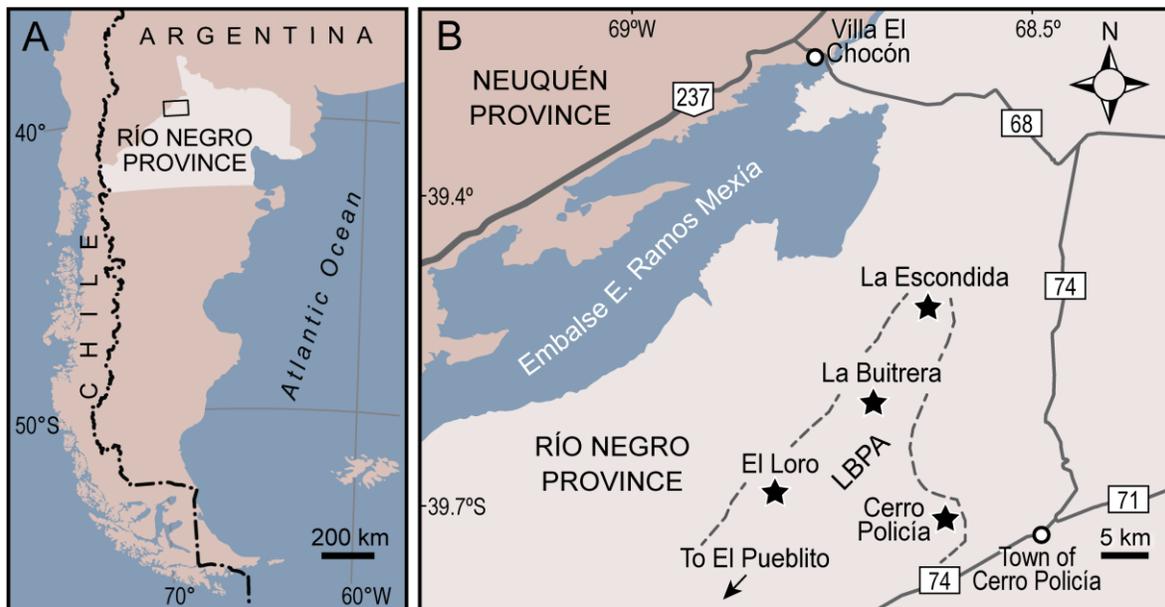
## 2.5. Figuras



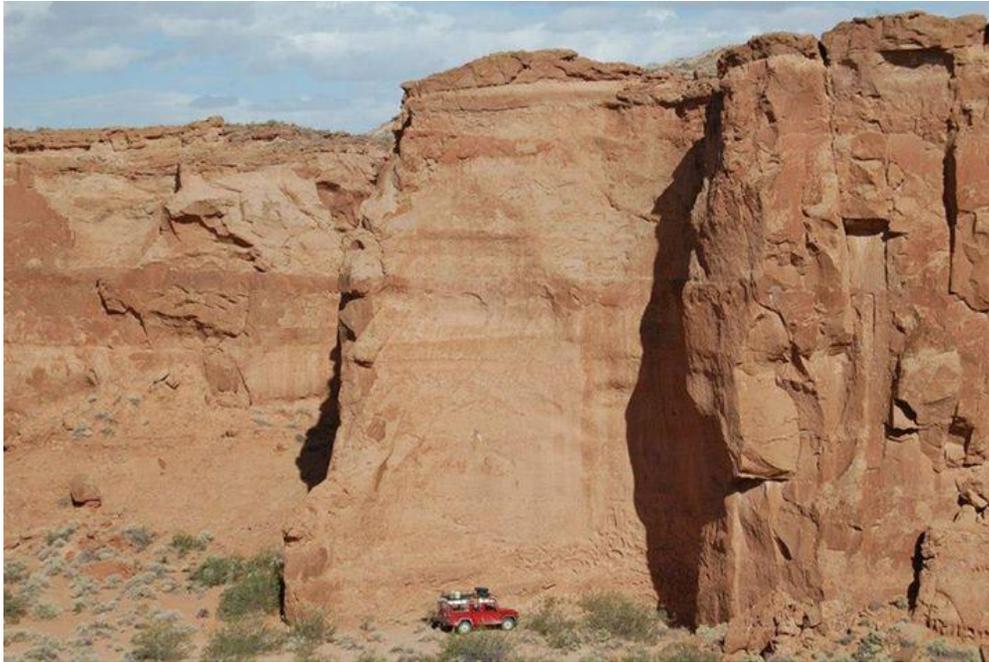
**Figura 2.1.** Mapa geográfico mostrando la ubicación de los afloramientos de la Cuenca Neuquina.

Edad	Esquema litoestratigráfico vigente (*)	Esquema litoestratigráfico propuesto		
65.5 Ma	<b>Grupo Malargüe (parcial)</b>	<b>Grupo Malargüe (parcial)</b>		
Maastrichtiano				
70.6 Ma	Discordancia Huantráiquica			
Campaniano	<b>Grupo Neuquén</b>	<b>Grupo Neuquén</b>		
83.5 Ma			Subgrupo Río Colorado	F. Anacleto
Santoniano			F. Bajo de la Carpa	
85.8 Ma			F. Plottier	
Coniaciano			F. Portezuelo	
88.6 Ma			F. Sierra Barrosa	
Turoniano			F. Los Bastos	
93.6 Ma	Subgrupo Río Limay	F. Cerro Lisandro		
Cenomaniano	F. Huincul			
	F. Candeleros			
99.6 Ma	Discordancia Miránica Principal			
	Discordancia Patagónica			

**Figura 2.2.** Cuadro estratigráfico de los subgrupos y las formaciones del Grupo Neuquén, según Garrido (2010).



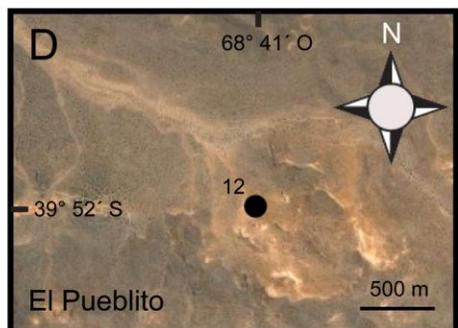
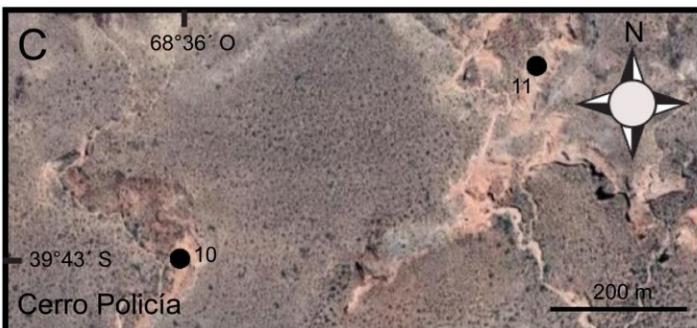
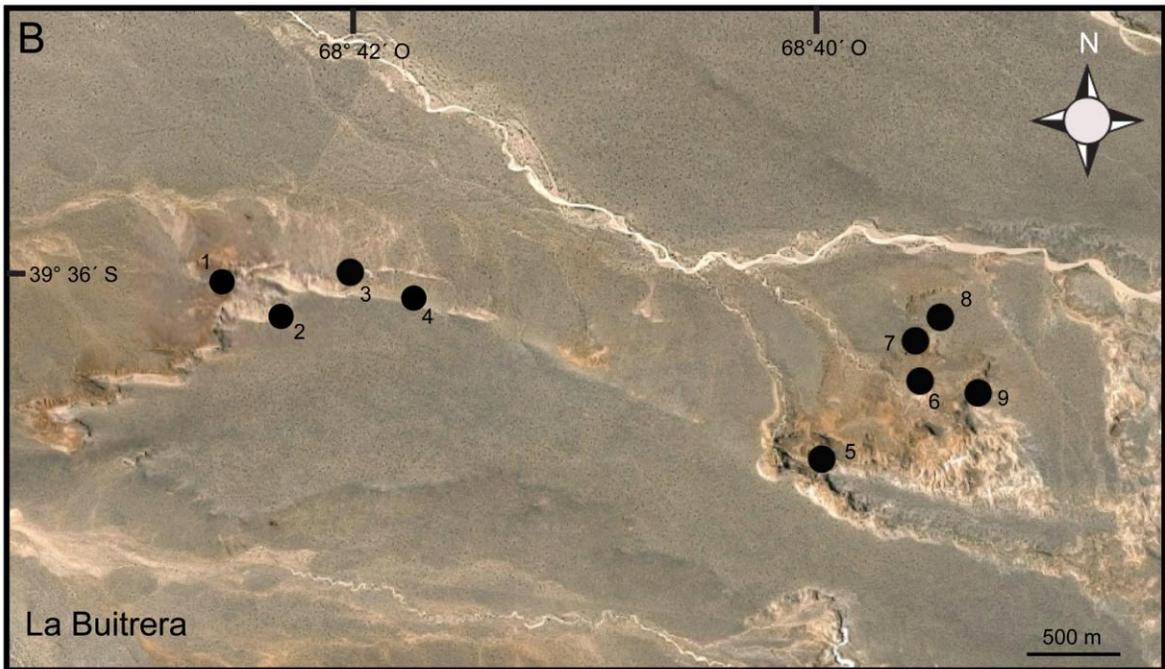
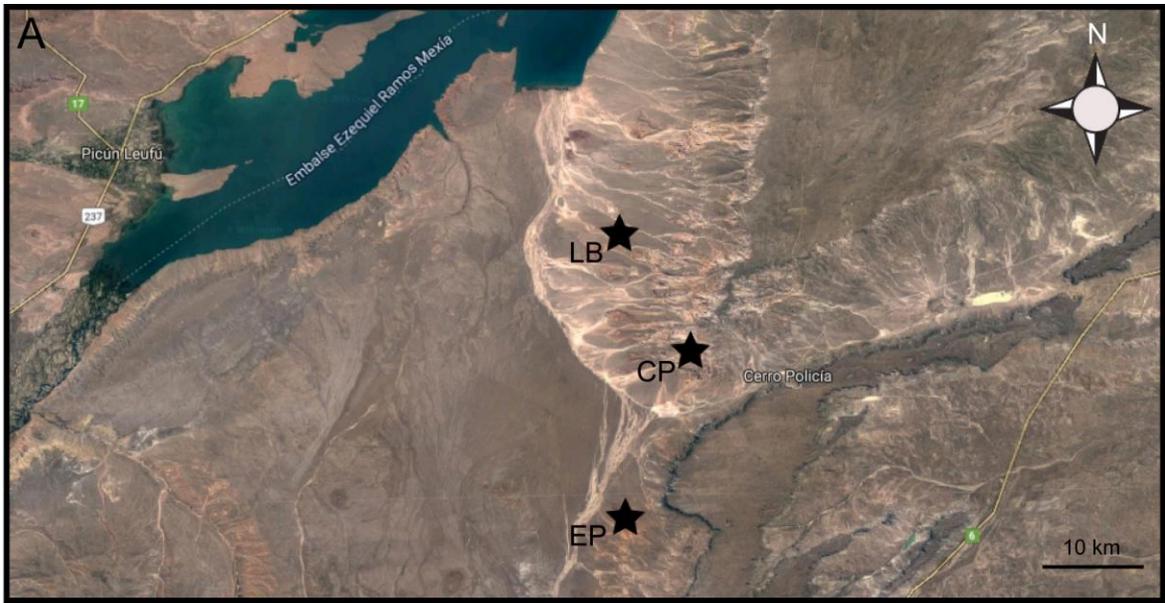
**Figura 2.3.** Mapa geográfico del área de estudio (modificado de Garberoglio et al., 2019b). **A)** Ubicación del Área Paleontológica de La Buitrera en la Provincia de Río Negro. **B)** Detalle del Área Paleontológica de La Buitrera (LBPA) y las localidades comprendidas en su extensión (estrellas negras).



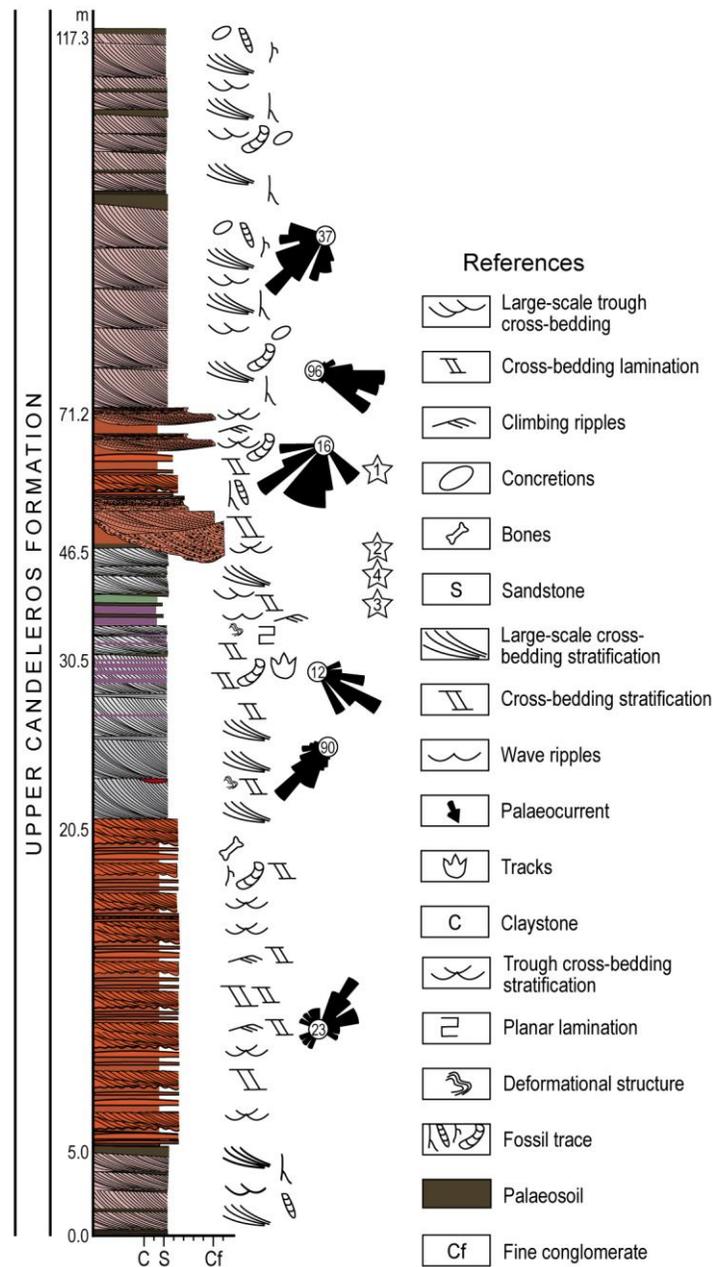
**Figura 2.4.** Área Paleontológica de La Buitrera, Localidad La Buitrera y los característicos acantilados rojizos formados principalmente por acumulación eólica.



**Figura 2.5.** Área Paleontológica de La Buitrera, Localidad Cerro Policía.



**Figura 2.6.** Mapa mostrando los lugares de hallazgo de los fósiles estudiados. **A)** Área Paleontológica de La Buitrera, localización de las localidades (estrellas negras): CP, Cerro Policía; EP, El Pueblito; LB, La Buitrera. **B)** Detalle de la Localidad La Buitrera y sitios de proveniencia de los fósiles (círculos negros): 1, Cato ( $39^{\circ}36'23.2''$  S,  $68^{\circ}42'52.4''$  O); 2, Vifa ( $39^{\circ}60'78.8''$  S,  $68^{\circ}71'20.3''$  O); 3, Med4 ( $39^{\circ}36'43.6''$  S,  $68^{\circ}42'42.7''$  O); 4, Med3 ( $39^{\circ}36'27.7''$  S,  $68^{\circ}42'13.0''$  O); 5, sitio sin nombre ( $39^{\circ}36'59.1''$  S,  $68^{\circ}40'37.5''$  O); 6, Hoyada de Muñoz ( $39^{\circ}36'75.5''$  S,  $68^{\circ}40'23.4''$  O); 7, Tefa1 ( $39^{\circ}36'37.8''$  S,  $68^{\circ}40'15.1''$  O); 8, Tefa2 ( $39^{\circ}36'35.0''$  S,  $68^{\circ}40'10.7''$  O); 9, Arenas de los esfenodontes ( $39^{\circ}36'47.3''$  S,  $68^{\circ}40'00.9''$  O). **C)** Detalle de la Localidad Cerro Policía y sitios de proveniencia de los fósiles (círculos negros): 10, Guica ( $39^{\circ}43'26.9''$  S,  $68^{\circ}36'56.7''$  O); 11, Loma del Cronopio ( $39^{\circ}43'17.1''$  S,  $68^{\circ}36'33.4''$  O), **D)** Detalle de la Localidad El Pueblito y sitio de proveniencia de los fósiles (círculo negro): 12, sitio sin nombre ( $39^{\circ}52'16.3''$  S,  $68^{\circ}41'22.1''$  O).



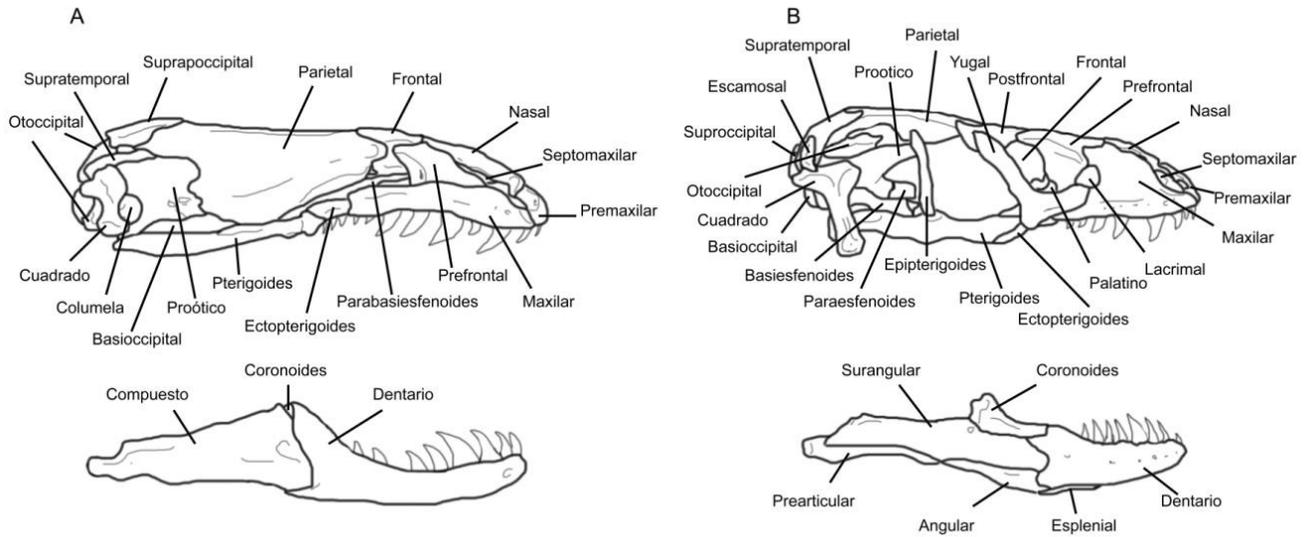
**Figura 2.7.** Columna estratigráfica de la Localidad La Buitrera (Modificado de Garberoglio et al., 2019b). Los colores refleja la coloración de los afloramientos, las estrellas blancas indican la ubicación en el perfil de algunos de los sitios fosilíferos: 1, Tefa; 2, Hoyada de Muñoz; 3, Med4; 4, Vifa.



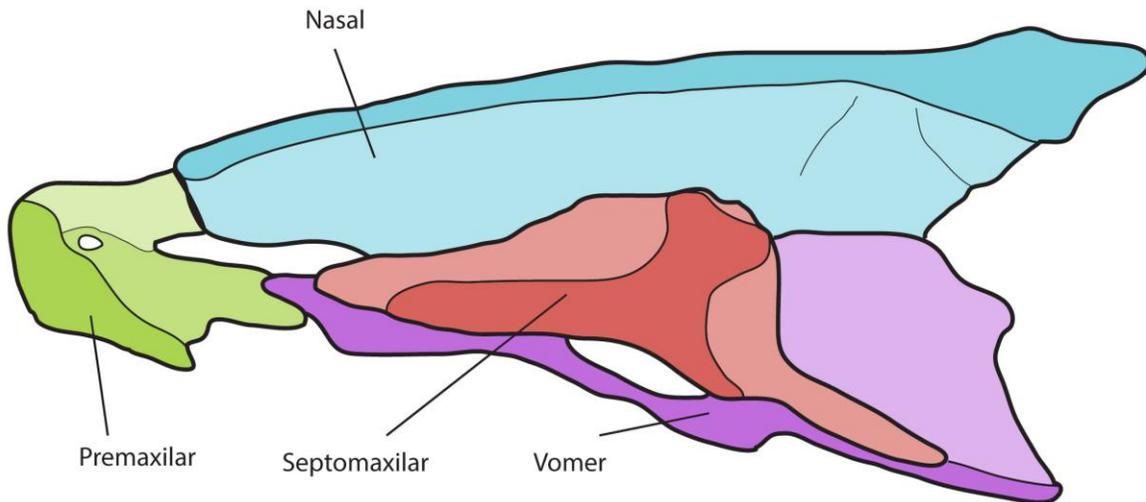
**Figura 2.8.** Sección en la Localidad de La Buitrera, sitio Lejor, paquetes de depósitos eólicos con estratificación entrecruzada producto de la migración de grandes dunas eólicas.



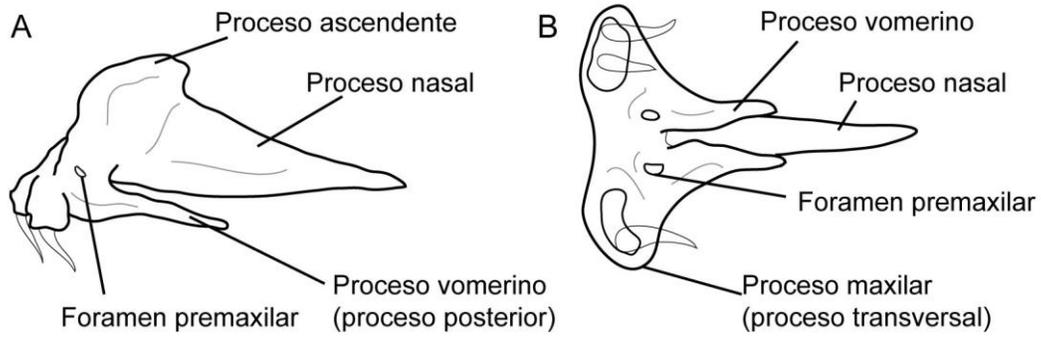
**Figura 2.9.** Sección en la Localidad de La Buitrera, sitio Med4, paquetes de depósitos eólicos con estratificación entrecruzada producto de la migración de grandes dunas eólicas seguidos de depósitos de interacción eólica-fluvial.



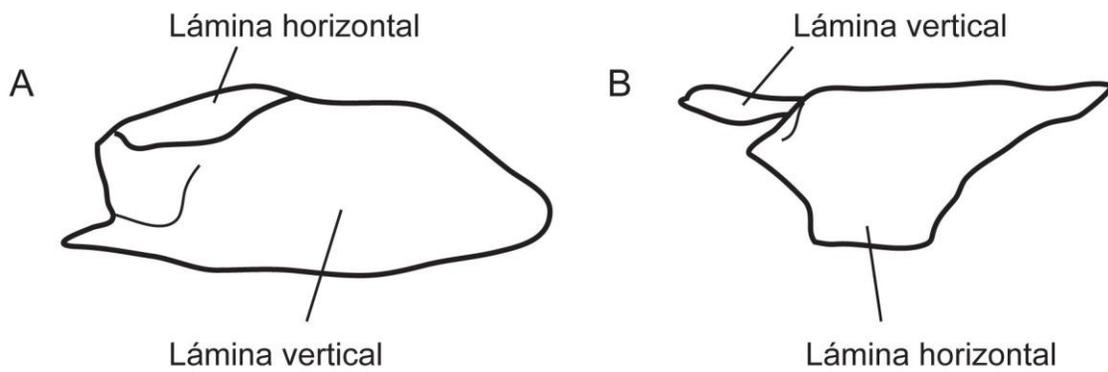
**Figura 2.10.** Anatomía general del cráneo y mandíbula en lagartos (Squamata). **A)** *Anilius scytale* (Serpentes, Aniliidae). **B)** *Heloderma suspectum* (Anguimorpha, Helodermatidae). Vista lateral, anterior a la derecha.



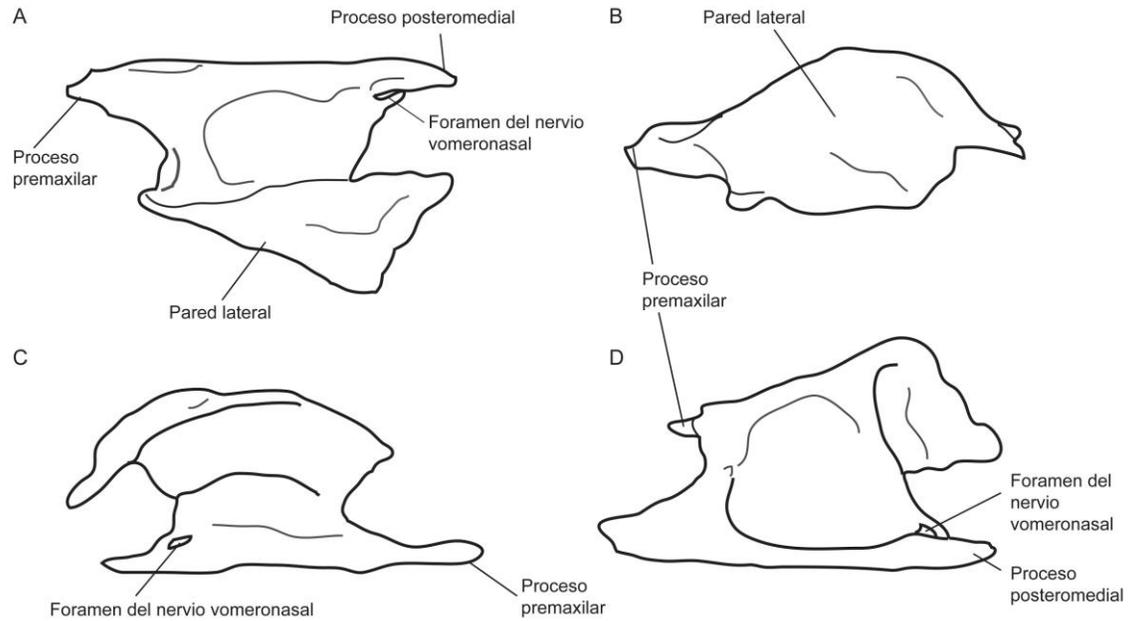
**Figura 2.11.** Hocico de *Loxocemus bicolor* en vista lateral, anterior a la izquierda.



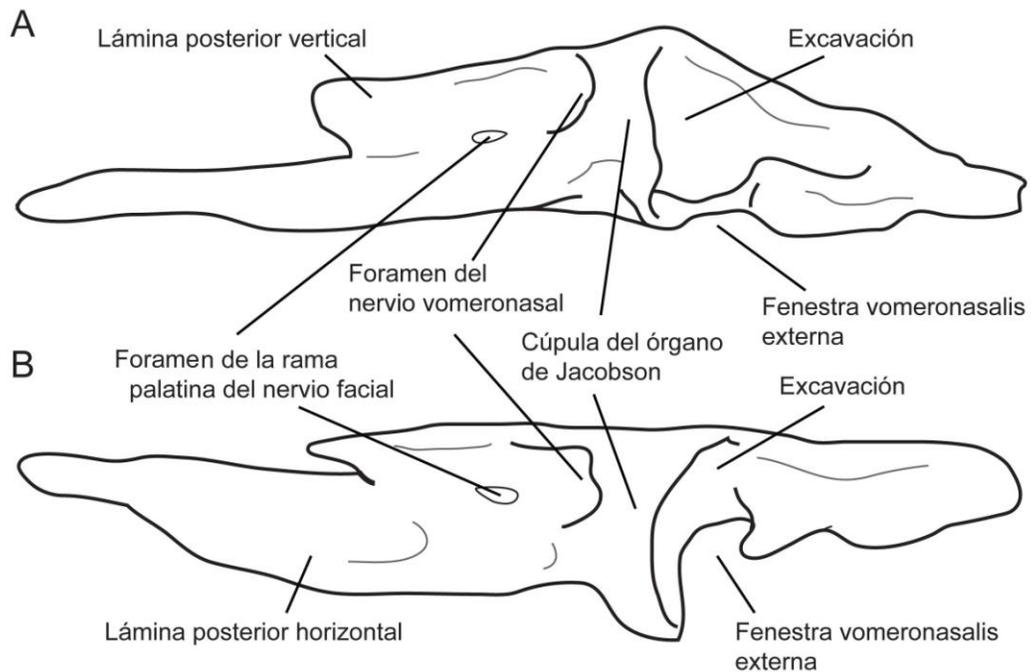
**Figura 2.12.** **A)** Premaxilar en vista lateral de *Python sebae*, anterior a la izquierda. **B)** Premaxilar en vista ventral de *Python molurus*, anterior a la izquierda.



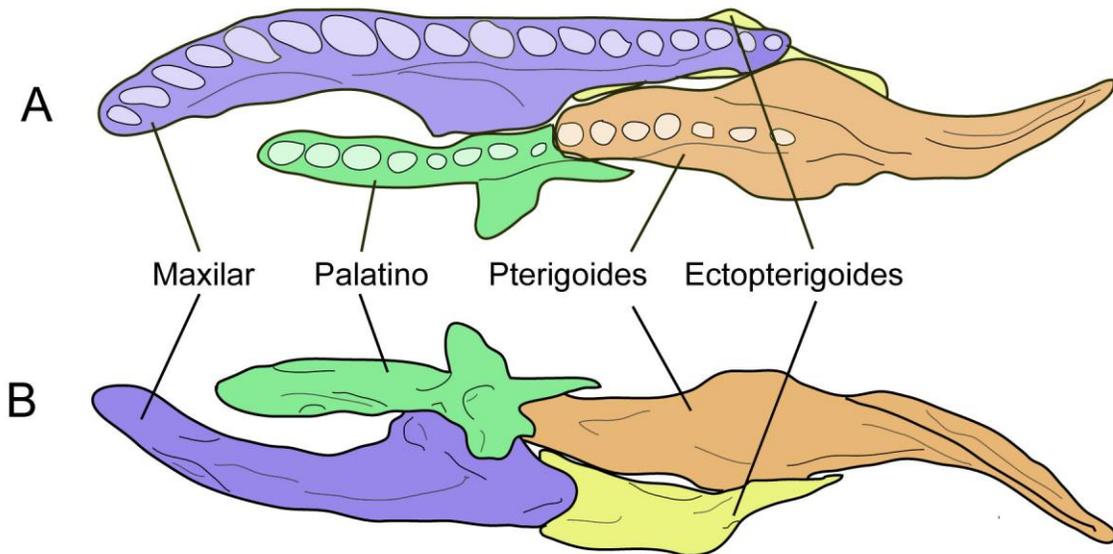
**Figura 2.13.** Nasal derecho de *Hydrops caesurus* en vista lateral (**A**) y dorsal (**B**), anterior a la derecha.



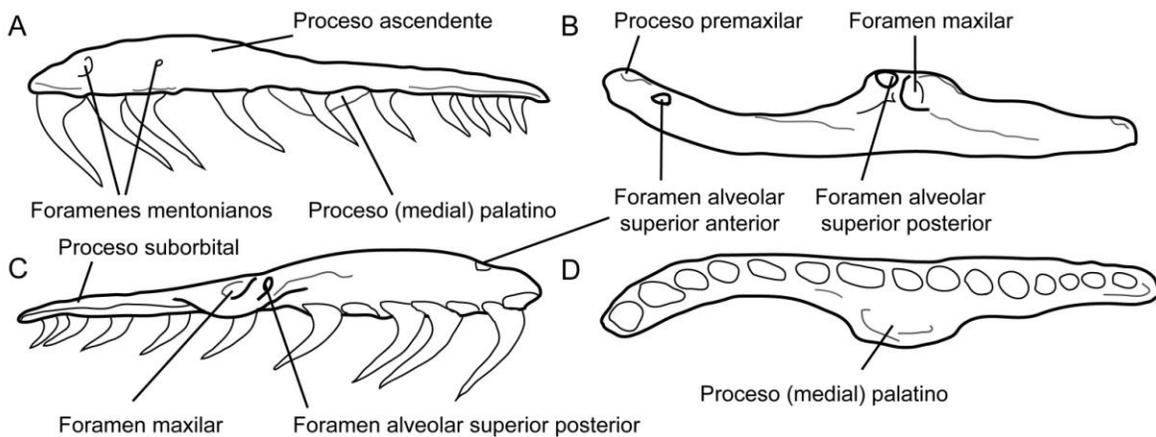
**Figura 2.13.** Septomaxilar izquierdo de *Uropeltis woodmasoni* en vista dorsal (A), lateral (B), ventral (C) y medial (D). Anterior a la izquierda en A, B y D, anterior a la derecha en C.



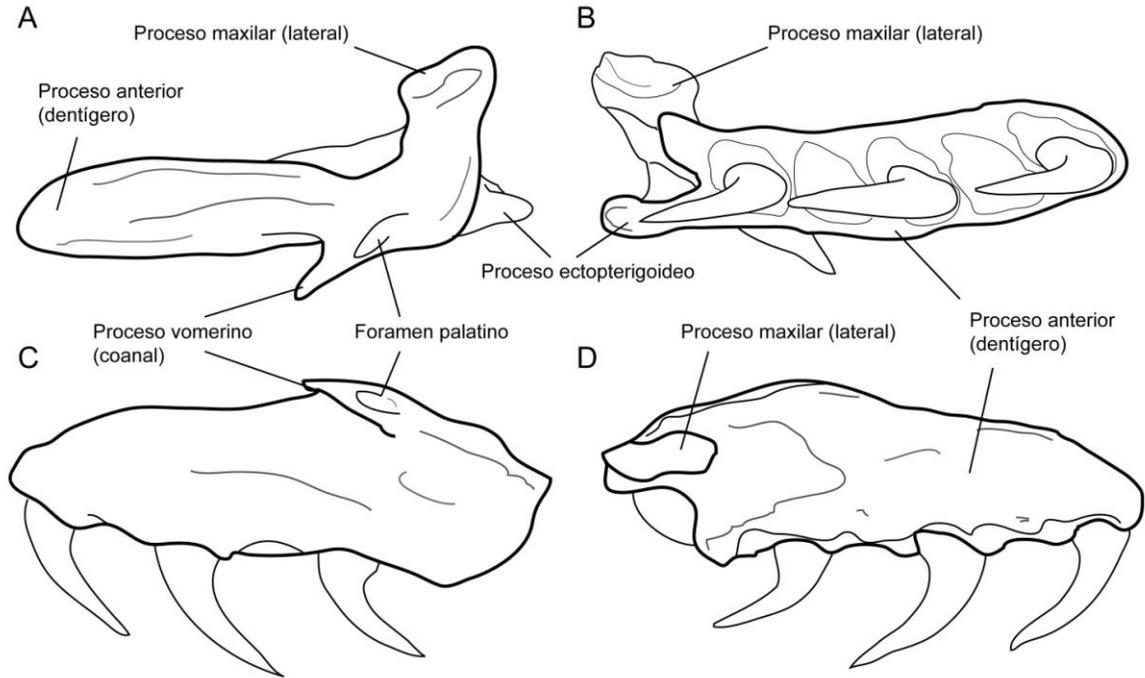
**Figura 2.14.** Vómer derecho en vista lateral (A) y dorsal (B) de *Cylindrophis ruffus*, anterior a la derecha.



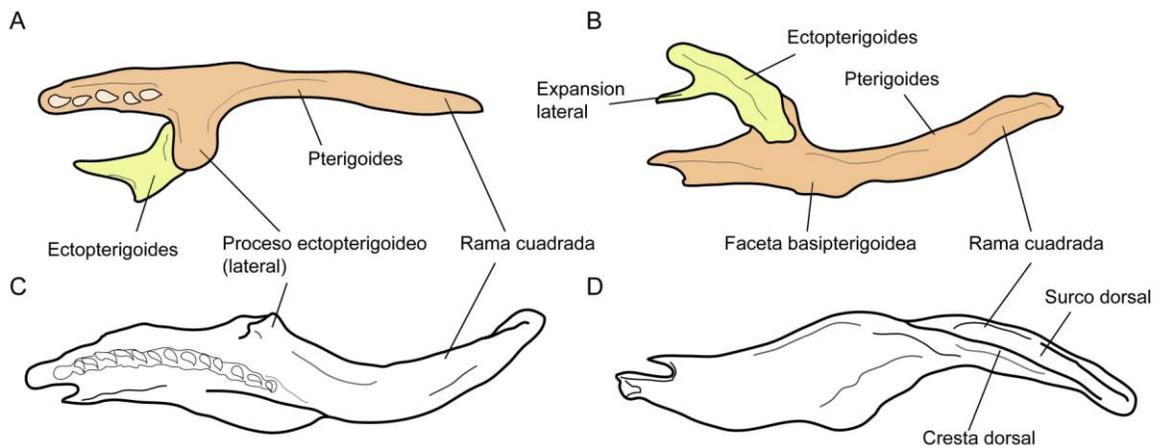
**Figura 2.15.** Paladar izquierdo de *Python* sp en vista ventral (A) y dorsal (B), anterior a la izquierda.



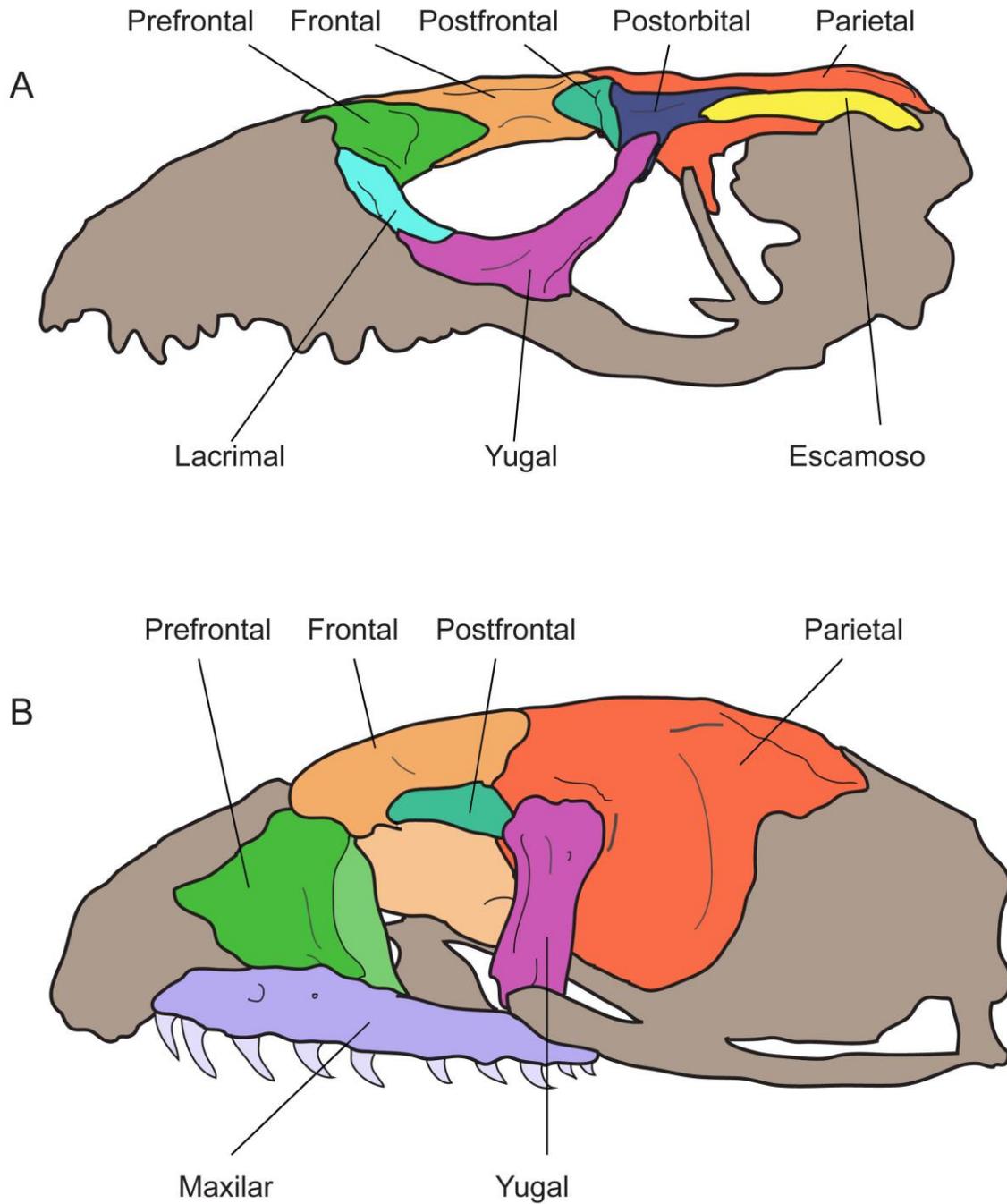
**Figura 2.16.** Maxilar izquierdo de *Python sebae* en vista lateral (A), dorsal (B), medial (C) y ventral (D), anterior a la izquierda en A, B y D, anterior a la derecha en C.



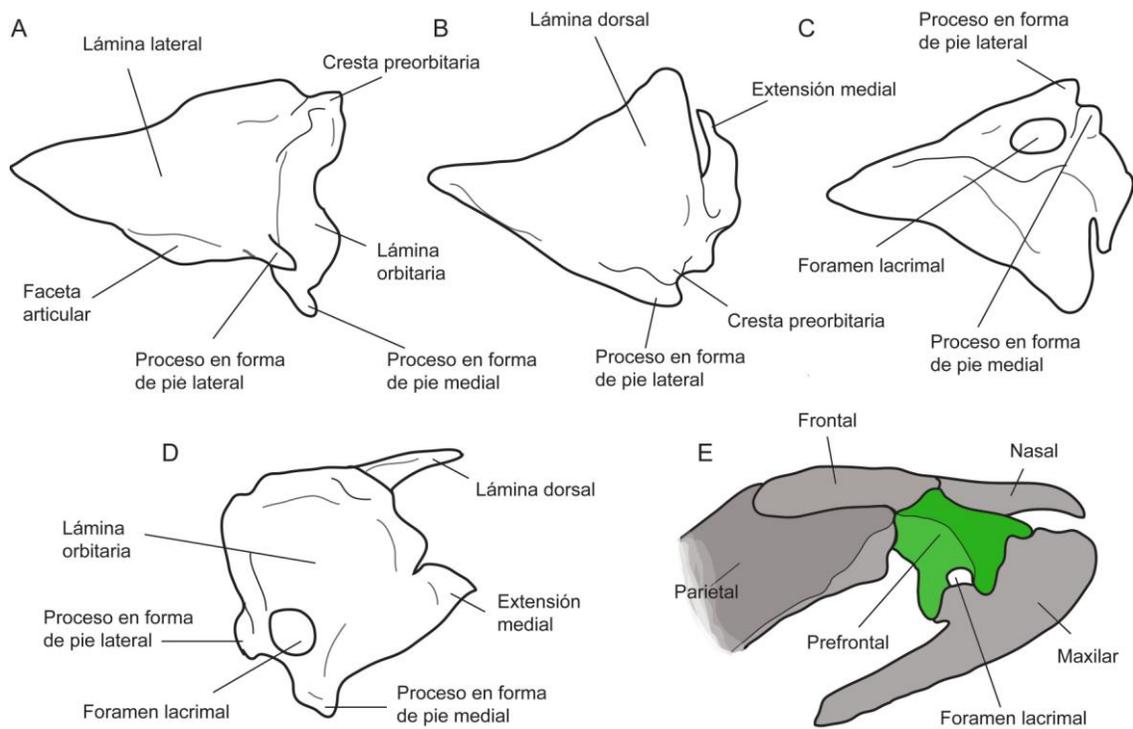
**Figura 2.17.** Palatino derecho de *Eunectes murinus* en vista dorsal (A), ventral (B), medial (C) y lateral (D), anterior a la izquierda en A y C, anterior a la derecha en B y D.



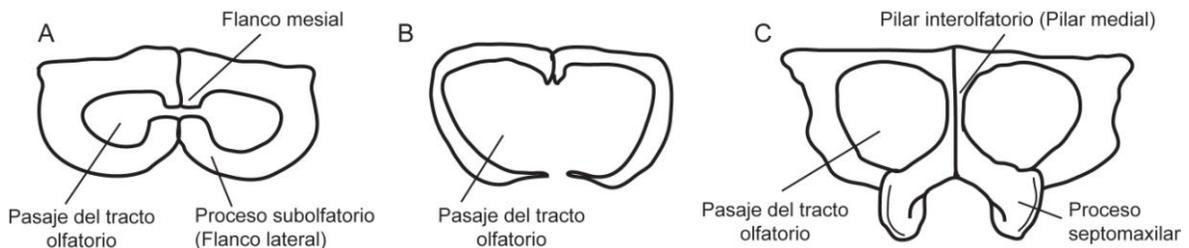
**Figura 2.18.** Ectopterygoides y pterigoides derecho de *Cylindrophis ruffus* en vista ventral (A) y dorsal (B) y pterigoides izquierdo de *Boa constrictor* en vista ventral (C) y dorsal (D), anterior a la izquierda.



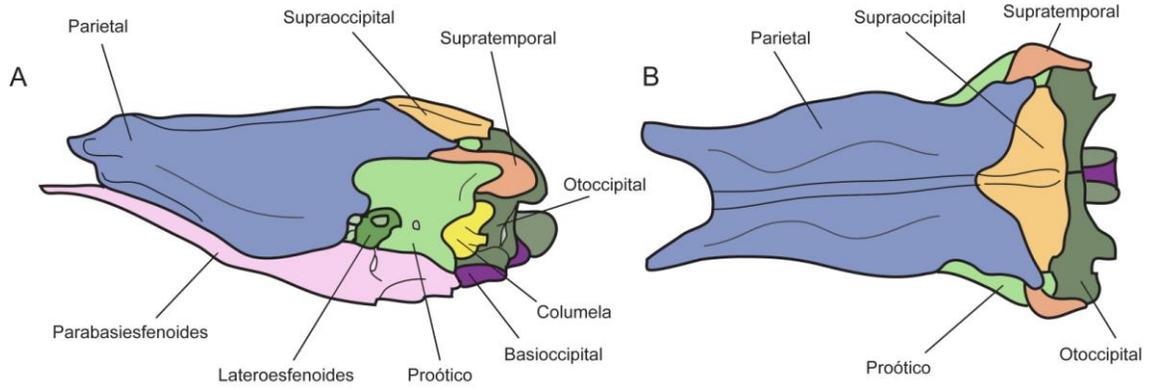
**Figura 2.19.** Cráneos en vista lateral de *Salvator merianae* (Lacertoidea, Teiidae) (A) y *Calabaria reinhardtii* (Serpentes, Boidae) (B) mostrando los huesos que conforman la región orbital y la fenestra supratemporal, anterior a la izquierda.



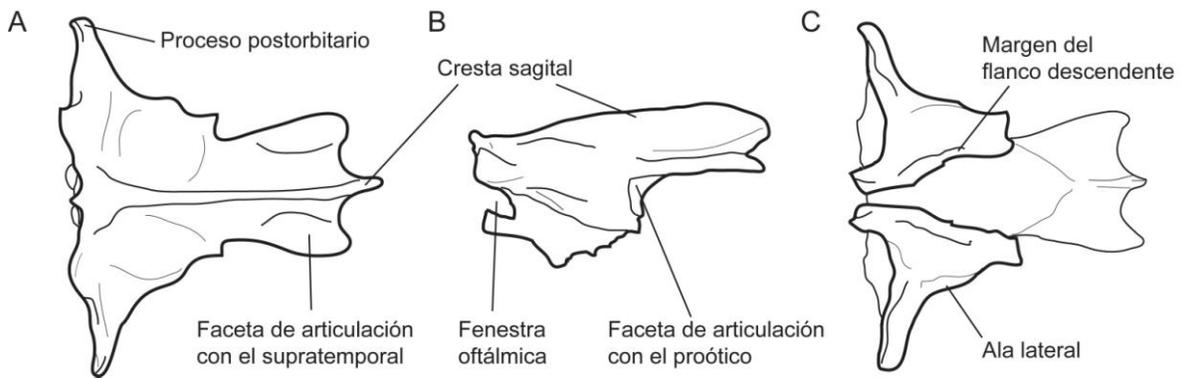
**Figura 2.20.** Prefrontal izquierdo de *Python sp* en vista lateral (A), dorsal (B), ventral (C) y posterior (D), anterior a la izquierda en A-C. Vista posterodorsal de la órbita de *Cylindrophis ruffus*, con la ubicación del prefrontal resaltado.



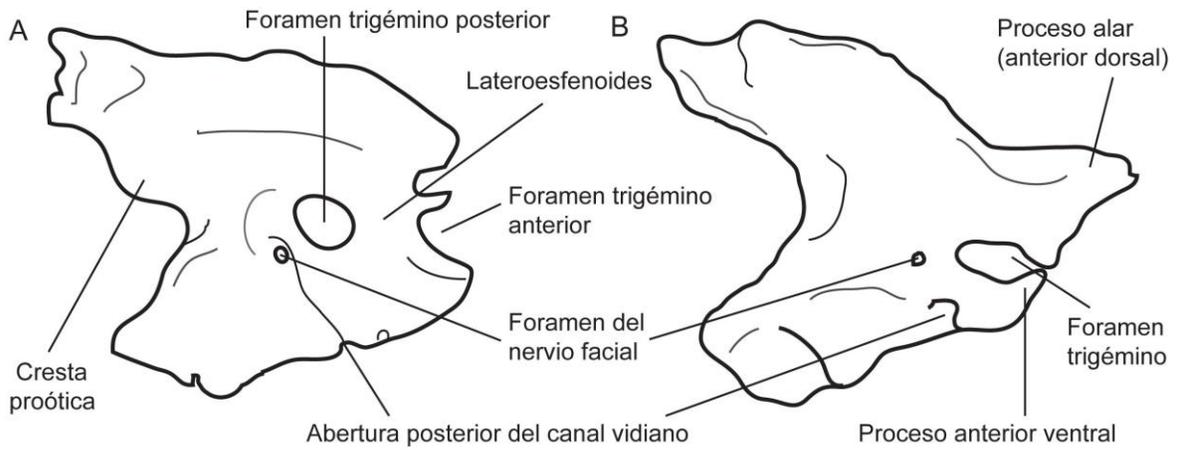
**Figura 2.21.** Frontales en vista anterior de *Pseudotyphlops philippinus* (Alethinophidia, Uropeltidae) (A), *Typhlops lumbricalis* (Scolocophidia) (B) y *Nerodia rombhifer* (Alethinophidia, Colubridae) (C).



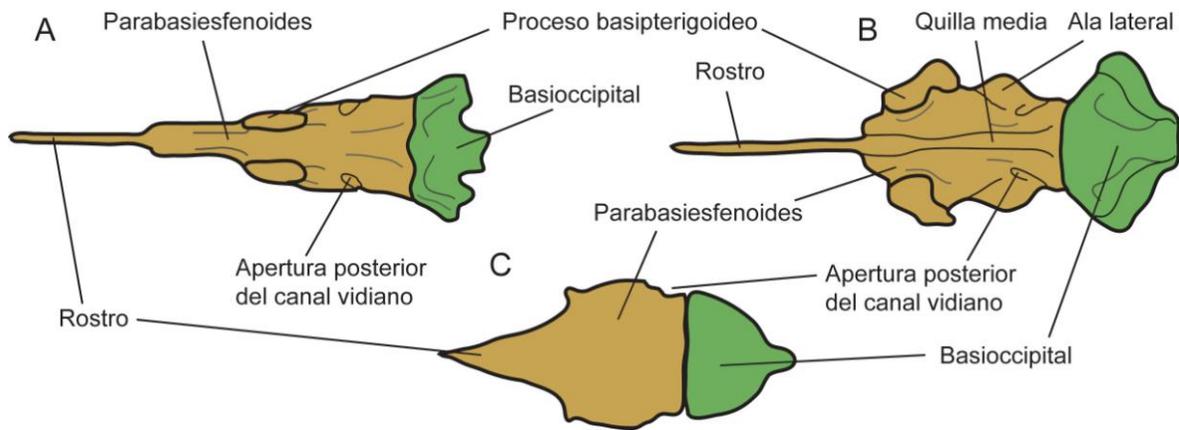
**Figura 2.22.** Región postorbital del cráneo de *Anilius scytale* en vista lateral (A) y dorsal (B), anterior a la izquierda.



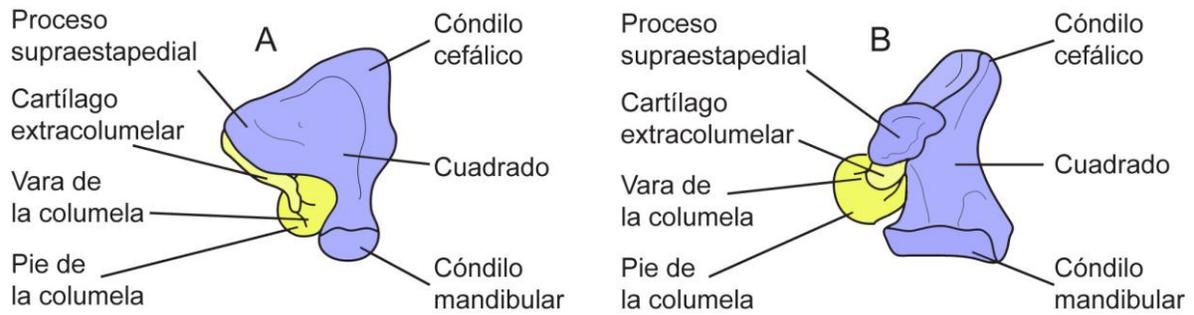
**Figura 2.23.** Parietal de *Boa constrictor* en vista dorsal (A), lateral (B) y ventral (C), anterior a la izquierda.



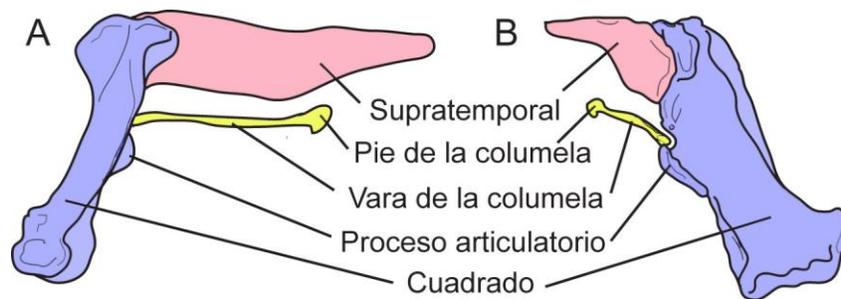
**Figura 2.24.** Proótico derecho en vista lateral de *Cyliodrophis ruffus* (A) y *Dinilyisia patagonica* † (B), anterior a la derecha.



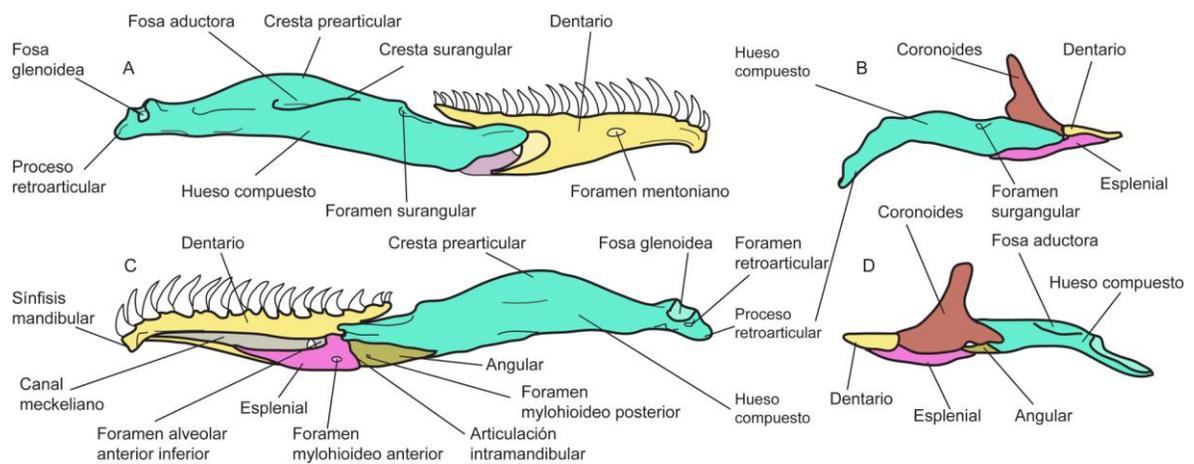
**Figura 2.25.** Parabasipteroide y basioccipital en vista ventral de *Anilius scytale* (Alethinophidia, Aniliidae) (A), *Acrantophis dumerili* (Alethinophidia, Boidae) (B) y *Typhlops jamaicensis* (Scolecoophidia) (C), anterior a la izquierda.



**Figura 2.26.** Cuadrado y columela derechos de *Anilius scytale* en vista lateral (A) y vista posterior (B), anterior a la derecha.

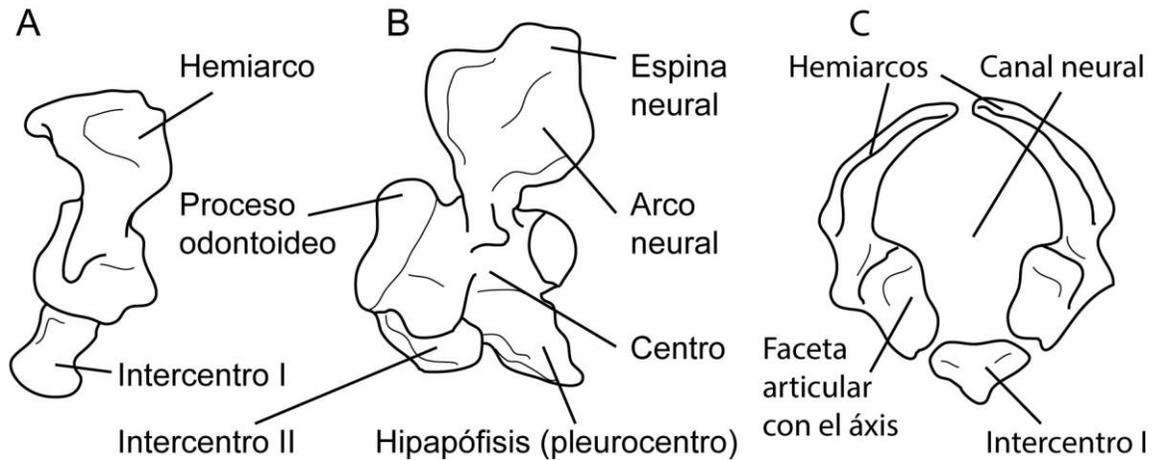


**Figura 2.27.** Cuadrado, columela y supratemporal derechos de *Python reticulatus* en vista anterior (A) y vista posterior (B).

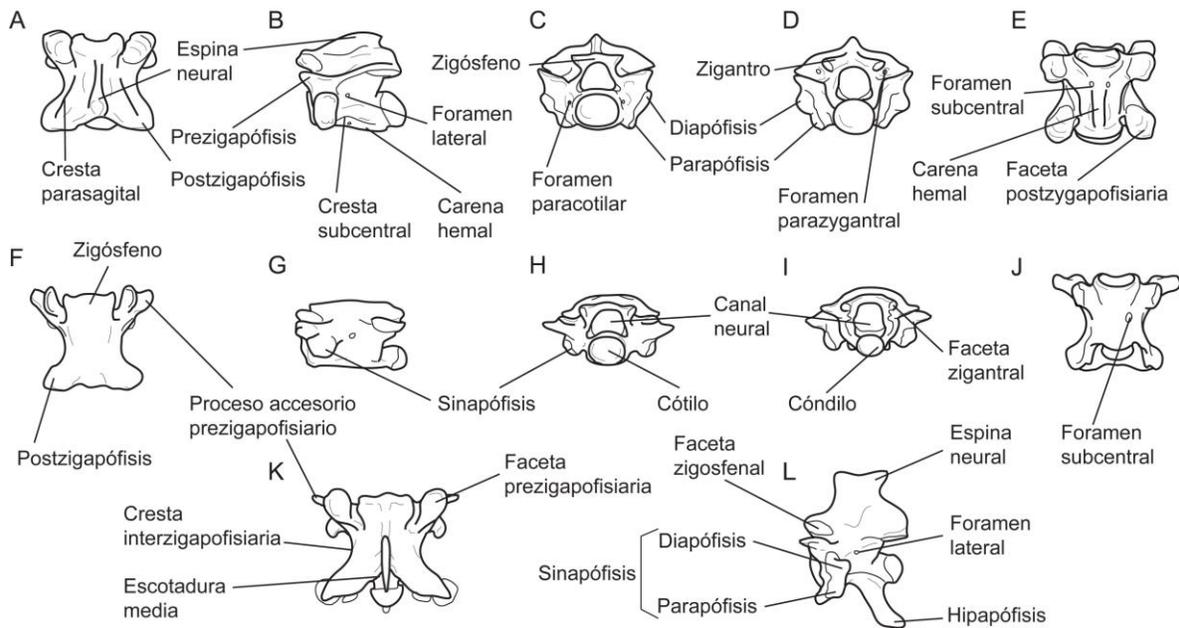


**Figura 2.28.** Mand6bula derecha de *Tropidophis melanurus* (Alethinophidia) (A) y *Ramphotyphlops* (Scoleophidia) (B) en vista lateral, anterior a la derecha.

Mandíbula derecha de *Tropidophis melanurus* (C) y *Ramphotyphlops* (D) en vista medial, anterior a la izquierda.

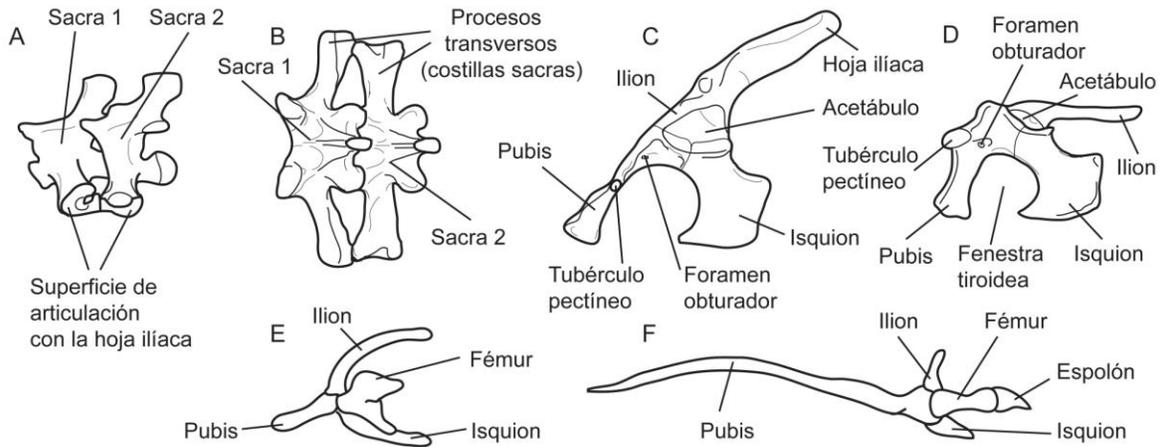


**Figura 2.29.** Atlas (A) y axis (B) de *Anilius scytale* en vista lateral, anterior a la izquierda. Atlas de *Typhlops jamaicensis* en vista posterior (C).

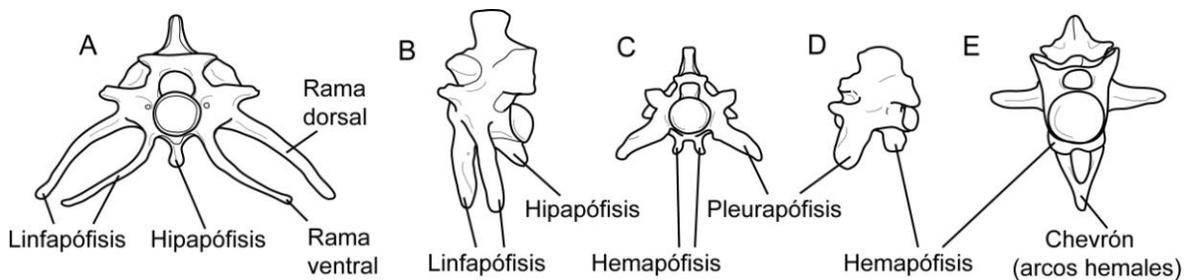


**Figura 2.30.** Vértebra prelocaal media de *Patagoniophis †* (A-E) en vista dorsal (A), lateral (B), anterior (C), posterior (D) y ventral (E). Vértebra prelocaal media

de *Leptotyphlops humilis* (Scolecophidia) (F-J) en vista dorsal (F), lateral (G), anterior (H), posterior (I) y ventral (J). Vértebra precloacal media de *Thamnophis radix* (Alethinophidia) (K-L) en vista dorsal (K) y lateral (L).

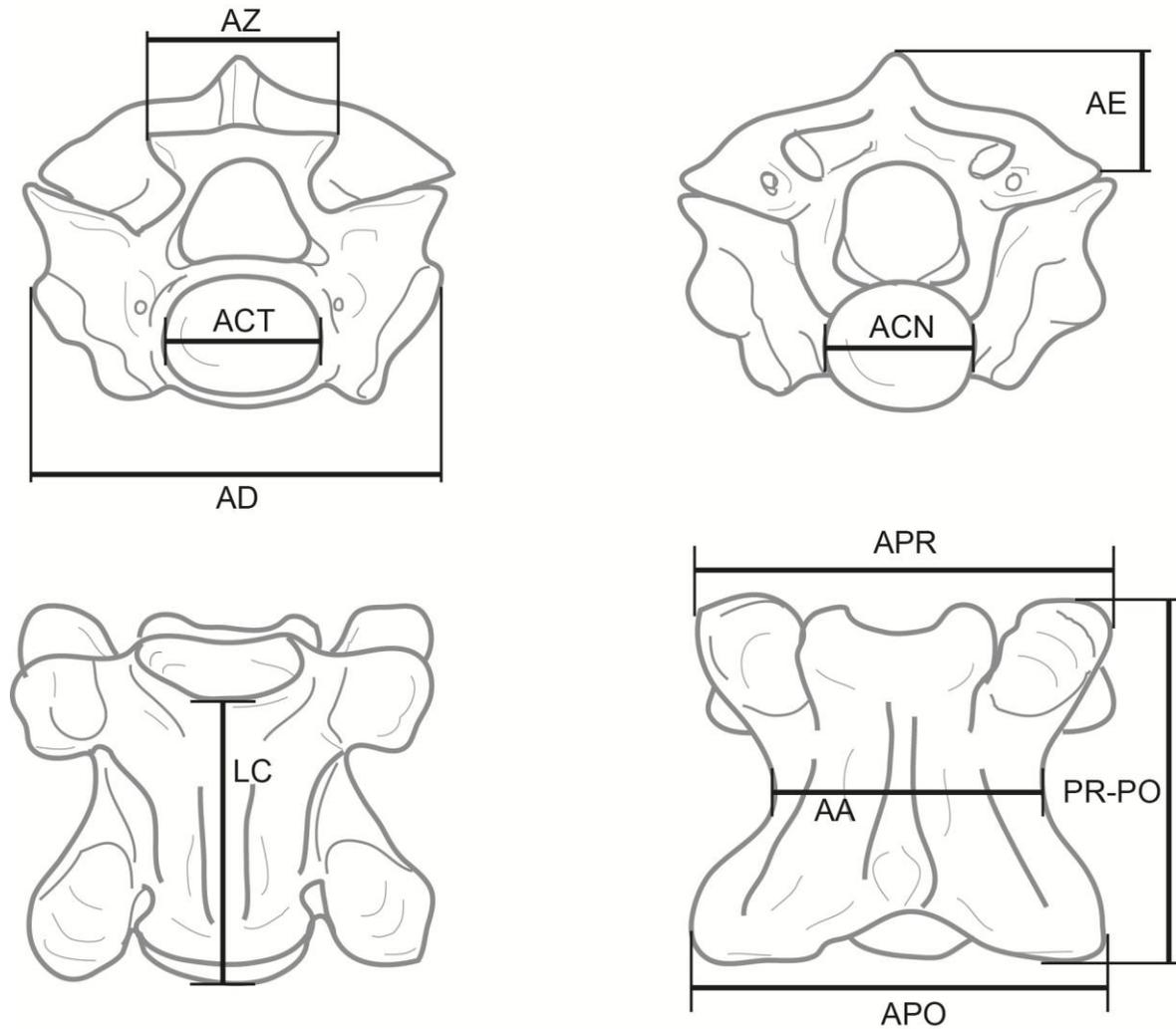


**Figura 2.31.** Sacro de *Shinisaurus cocodrillus* (Anguimorpha, Shinisauridae) (A-B) en vista lateral (A) y dorsal (B), anterior a la izquierda. Cintura pélvica de *Shinisaurus cocodrillus* (C-D) en vista lateral (C) y ventral (D), anterior a la izquierda. Cintura pélvica y miembro posterior de *Leptotyphlops humilis* (Serpentes, Scolecophidia) (E) y *Python* (Serpentes, Alethinophidia) (F) en vista lateral, anterior a la izquierda.



**Figura 2.32.** Vértebra cloacal anterior de *Boa constrictor* (Serpentes, Alethinophidea) (A-B) en vista anterior (A) y lateral (B). Vértebra postcloacal (caudal) de *Boa constrictor* (C-D) en vista anterior (C) y lateral (D). Vértebra

postcloacal (caudal) de *Shinisaurus cocodrilurus* (Anguimorpha, Shinisauridae) en vista anterior (E).



**Figura 2.33.** Vértebra precloacal media de *Patagoniophis* † (en vista anterior, posterior, ventral y dorsal) ilustrando las medidas tomadas (Tabla 2.2). AA, ancho del arco neural; ACN, ancho del cóndilo; ACT, ancho del cótilo; AD, ancho entre las diapófisis; AZ, ancho del zigósfeno; APO, ancho entre las postzigapófisis; APR, ancho entre las prezigapófisis; AE, altura de la espina neural; LC, largo del centro; PR-PO, largo desde la prezigapófisis a la postzigapófisis

### 3. Redescripción del género *Najash*



3.1. Introducción	071
3.2. Descripción de MPCA 418	073
3.3. Resultados y discusión	089
3.4. Figuras	098

### 3.1. Introducción

La descripción original de *Najash rionegrina* por parte de Apesteguía y Zaher (2006) y su descripción en detalle por parte de Zaher et al. (2009a) fueron posteriormente contrastadas por Palci et al. (2013a). Estos últimos realizaron una nueva diagnosis de *Najash rionegrina* cuestionando tanto aspectos anatómicos del holotipo, la asignación de diferentes elementos que componen al holotipo como parte de un mismo individuo, la naturaleza de ciertas diferencias entre distintos especímenes (que fueran previamente atribuidas a variación ontogenética) y por último la asignación de casi todos los especímenes referidos al mismo taxón, debido a la falta de elementos contrastables entre ellos, citando especialmente la falta de material craneano en el holotipo. Por lo tanto, al momento de realizarse este estudio, el concepto taxonómico original de *Najash rionegrina* Apesteguía y Zaher, 2006 se encontraba debatido y restringido a un concepto más conservativo en parte de la bibliografía reciente (e.g., Palci et al., 2013a; Palci et al., 2013b; Caldwell et al., 2015; Simões et al., 2018).

Pese a que la crítica por parte de Palci et al. (2013a) ignora cuestiones tafonómicas de la Localidad de La Buitrera (especialmente a la hora de no considerar como parte de un mismo individuo algunos de los elementos que forman parte del holotipo), su nuevo concepto conservativo para la diagnosis de *Najash rionegrina* surge frente a la preocupación de que el concepto original por parte de Apesteguía y Zaher (2006) y Zaher et al. (2009a) de *Najash rionegrina*, a su vez utilizado como una unidad terminal taxonómica dentro del análisis filogenético, sea en parte una quimera basada en asociación faunística más que en asociación morfológica. Uno de los aspectos cruciales de esta crítica se desprende de que la anatomía craneana de *Najash* se basó principalmente en un espécimen referido, MPCA 385: un cráneo parcial aislado, mientras que el holotipo (MPCA 390-398 y MPCA 400) sólo consta de escaso material craneano (fragmento anterior del dentario y esplénial). En ausencia de elementos contrastables, la asignación taxonómica de MPCA 385 a *Najash rionegrina* se basó en la cercanía del mismo a vértebras aisladas referibles a este taxón y

teniendo en cuenta el concepto de "oligotipicidad" que Apesteguía (2008) define para la fauna de La Buitrera, considerado que *Najash rionegrina* es el único taxón de serpiente presente en la Localidad. Sin embargo, estas cuestiones resultaban prácticamente imposibles de esclarecer con los pocos materiales previamente conocidos y disponibles al momento de la nueva diagnosis de Palci et al. (2013a). La resolución de las asignaciones taxonómicas de los distintos fósiles requería de la colección de nuevos especímenes con elementos del cráneo y del postcráneo articulados y/o cercanamente asociados que permitieran caracterizar de manera confiable el cráneo de *Najash rionegrina* y contrastar la anatomía de los especímenes parciales conocidos.

En este contexto, fue hallado en localidad de La Buitrera un nuevo espécimen de serpiente, MPCA 418, que consta de un cráneo parcial asociado con vértebras y costillas. Esto permitió justamente contrastarlo y compararlo tanto con el holotipo de *Najash rionegrina* (MPCA 390-398 y MPCA 400) como con el cráneo parcial previamente referido (MPCA 385).

### 3.2. Descripción de MPCA 418

MPCA 418 (Figuras 3.1-3.5) fue encontrado en la Localidad de La Buitrera, en el sitio denominado como "Tefa" (ver Figura 2.6), en la zona baja de las terrazas que ahí se encuentran ( $39^{\circ} 36' 35.0''$  S,  $68^{\circ} 40' 10.7''$  O). Este material está compuesto de un cráneo parcial asociado con restos del postcráneo (vértebras y costillas). El cráneo se encontraba desprendido y erodado del conjunto mientras que los demás restos se encontraron cercanamente asociados y mayormente desarticulados dentro de un mismo bloque de sedimentos de alrededor de 30 cm. Dentro del mismo bloque también se encontraban 4 fragmentos de un esfenodonte indeterminado, con un grado de preservación mucho menor.

#### Vértebras y costillas

Cinco vértebras precloacales con cótilos y cóndilos relativamente pequeños bien preservadas y varios restos de costillas y otros fragmentos de vértebras se encontraron en el mismo bloque que el cráneo, representando dos precloacales medias y tres precloacales posteriores (Figuras 3.1, 3.2) los elementos mejor preservados del postcráneo. El ancho del cótilo es menor a un tercio del ancho total de la vértebra. Pese a que el cóndilo se encuentra ligeramente erodado, posiblemente mostrando de esta manera un tamaño menor que en vida, la misma proporción en el cótilo, el cual se encuentra mejor preservado ya que naturalmente se encuentra menos expuesto que el cóndilo, muestra que este pequeño tamaño no es un efecto preservacional o tafonómico. Comparaciones con las vértebras de la misma región, (i.e., precloacales medias y posteriores) en otras serpientes vivientes y fósiles muestra que este es un carácter inusual. La morfología vertebral de las poco conocidas serpientes jurásicas, observable en *Diablophis* (Caldwell et al., 2015), muestra un cótilo de mayor tamaño, con una proporción similar (ancho cótilo/ancho total) a la de algunos lagartos anguimorfos (e.g., *Heloderma*, *Varanus*), mientras que la mayoría de las serpientes examinadas presentan proporciones intermedias entre lo observado en MPCA 418 y escamados no

ofidios. El pequeño tamaño del cótilo en MPCA 418 es compartido con el holotipo de *Najash rionegrina* (Apesteguía y Zaher, 2006), algunos nigerófidios (Rage y Werner, 1999), los cuales sin duda poseen unas vértebras distintivas y muy elongadas y simoliófidios como *Simoliophis* (e.g., Rage et al., 2016), en este último caso probablemente como consecuencia del engrosamiento de las vértebras por la paquiostosis propia de estas serpientes marinas.

En vista anterior, lateralmente al cótilo y ubicados en depresiones someras, forámenes paracotilares se encuentran presentes en MPCA 418 (Figura 3.2). Estos forámenes son comúnmente considerados diagnósticos, aunque no exclusivos, de los madtsóidos (Scanlon, 1997, 2005b; LaDuke et al., 2010, Rage et al., 2014). También están presentes variablemente a lo largo de la columna en *Dinilysia* (Rage y Albino, 1989) y en algunas serpientes actuales como *Tropidophis* (Lee y Scanlon, 2002). De acuerdo a Zaher et al. (2009a), la presencia de forámenes paracotilares no fue registrada en ninguno de los materiales asignados a *Najash*. Pese a que el holotipo se encuentra articulado, por lo cual no es posible evaluar la presencia o ausencia de estos forámenes a lo largo de toda la columna, contrario a lo reportado por Zaher et al. (2009a), si se observaron estos forámenes durante la re-evaluación de los materiales, tanto en vértebras pertenecientes al holotipo de *Najash rionegrina* (MPCA 397; Apesteguía y Zaher, fig 1d), como en otras vértebras previamente referidas a *Najash* (e.g., MPCA 384, 386, 387).

El centro vertebral de MPCA 418 es triangular en vista ventral, como se observa en *Najash*, *Seismophis* (Hsiou et al., 2014), *Dinilysia* y en gran cantidad de madtsóidos (e.g., Scanlon, 2005b), diferenciándose claramente en este aspecto de *Coniophis* (Longrich et al, 2012), *Diablophis* (Caldwell et al., 2015) y simoliófidios, como *Pachyrhachis* o *Simoliophis* (Lee y Caldwell, 1998; Rage et al., 2016), los cuales poseen un centro vertebral de forma rectangular en vista ventral. Las preclocales medias y posteriores preservadas de MPCA 418 carecen de hipapófisis, en su lugar poseen carenas hemales bien definidas a lo largo de todo el centro, que alcanzan la constricción condilar (Figuras 3.1, 3.2). Estas carenas hemales son más altas y angostas en las preclocales medias, mientras que en las posteriores presentan una forma más baja y ensanchada, como se observa en

*Najash*, *Dinilysia*, anilioideos y *Xenopeltis*. La carena hemal no presenta crestas ni subdivisiones como se observa en algunos madtsóidos (e.g. Gómez y Báez 2005, 2006). En MPCA 418 la carena hemal define dos cavidades someras laterales, que corresponden a las fosas linfáticas subcentrales, presentes en serpientes aletinofidias, *Najash*, *Dinilysia* y también madtsóidos (e.g., Rage et al., 2014), ausentes en escolecofidios (List, 1966). Las precloacales más posteriores son bajas y muestran una espina neural deprimida (Figura 3.2), como ha sido descrito previamente para la morfología vertebral de *Najash* (Zaher et al., 2009a), similar a lo que se observa en precloacales medias de serpientes actuales fosoriales o semi-fosoriales (i.e., *Anilius*). Sin embargo en las precloacales medias de MPCA 418, al igual que ocurre en *Najash* como fuera mencionado por Palci et al. (2013a), las espinas son más altas y delgadas (Figura 3.1), pareciéndose más a la morfología generalizada que se observa en serpientes terrestres que se desplazan por la superficie, con espinas mucho más altas que las de *Anilius* u otras especies fosoriales o semi-fosoriales en general.

El zigantro no está bien preservado en ninguna de las vértebras disponibles de MPCA 418, por lo que no es posible confirmar la presencia del foramen parazigantrol individual a cada del zigantro presente en *Najash* (Apesteguía y Zaher, 2006; Zaher et al., 2009a). La presencia de forámenes parazigantrol es un carácter típico de los madtsóidos y a su vez el único considerado ubicuamente como diagnóstico de esa familia (e.g., Scanlon, 2005b). Sin embargo, los forámenes parazigantrol se encuentran presentes también en otras serpientes fósiles y evidencias recientes parecen indicar que no serían propios de Madtsoiidae estrictamente, sino de un grupo más inclusivo (Gómez et al., 2019).

La lámina del arco neural de MPCA 418 se encuentra marcadamente facetada, estando esta faceta delimitada a cada lado por una cresta parasagital (=cresta dorsolateral) desarrollada a largo de la superficie dorsal, que corre desde el borde lateral del zigosfeno a la postzigapófisis (Figura 3.1). Algunas formas actuales, como boidos de gran tamaño, i.e., *Boa* (Albino, 2011), *Eunectes*, muestran crestas parasagitales similares, pero no tan fuertemente desarrolladas como en MPCA 418. En serpientes fósiles, varios madtsóidos muestran también

crestas parasagittales desarrolladas y arcos neurales facetados, e.g., *Madtsoia*, *Yurlunggur* (Simpson 1933; Scanlon, 1992), aunque en menor grado que lo observado en MPCA 418. Crestas parasagittales conspicuas como la presente en MPCA 418 sólo se observan en *Najash* y *Seismophis* (Hsiou et al., 2014). Además, la forma marcadamente facetada del arco neural exhibida por *Najash rionegrina* es el único carácter considerado autapomórfico por Apesteguía y Zaher (2006) y Zaher et al. (2009a) en la diagnosis de este taxón.

En vista lateral, las vértebras de MPCA 418 muestran una discreta cresta lateral que se extiende desde la parapófisis hasta el margen lateral (Figura 3.1), corriendo ventralmente al foramen lateral, el cuál es relativamente de gran tamaño y de posición anterior (e.g., mucho más grande que el foramen lateral observado en *Dinilysia* o *Seismophis* y posicionado cerca del borde paradiapófisial). En todas las serpientes examinadas, tanto fósiles como vivientes, ninguna muestra una cresta similar, con las excepciones de *Najash* (Zaher et al., 2009a fig. 9e) y *Eomadtsoia ragei* (Gómez et al., 2019). En las precloacales más posteriores de MPCA 418 esta cresta también está presente, pero suavemente desarrollada y orientada de manera más horizontal (Figura 3.2).

Las facetas prezigapofisiarias se encuentran separadas del zigosfeno por un área no articular y las prezigapófisis están inclinadas entre 20-30° respecto al plano horizontal. En contraste con las serpientes actuales, los procesos accesorios prezigapofisiales están ausentes en MPCA 418, un rasgo considerado plesiomórfico, compartido con otras serpientes fósiles como los simoliófidios (Palci et al., 2013b), todos los madtsóidos (Scanlon, 2005b) y aparentemente también *Seismophis* (Hsiou et al., 2014). Tradicionalmente se ha considerado que estos procesos están incipientemente presentes en *Dinilysia* y *Coniophis* (Rage y Albino, 1989; Rage, 1998; Scanferla y Canale, 2007). Sin embargo, la observación de estos taxones fósiles no soporta esta interpretación y se considera que están ausentes en ambos. *Coniophis precedens* no muestra ninguna evidencia de estos procesos (Longrich et al., 2012) y los supuestos débiles procesos en *Dinilysia* no parecen ser nada más que una pequeña porción de la prezigapófisis expuesta lateralmente a la postzigapófisis suprayacente.

En MPCA 418, la constricción interzigapofisial es notoria, estando fuertemente marcada en las precloacales medias (Figura 3.1). La porción articular de la postzigapófisis tiene una forma triangular. Las sinapófisis presentan dos superficies articulares bien diferenciadas, la diapófisis dorsalmente y la parapófisis ventralmente, considerado generalmente un carácter derivado de aletinofidios (e.g., Apesteguía y Zaher, 2006) ya que en los escolecofidios las sinapófisis no se encuentran diferenciadas, con una sola cara articular (List, 1966).

Las vertebrae de MPCA 418 presentan diapófisis bien desarrolladas, extendiéndose lateralmente hasta el límite terminal de la prezigapófisis (Figura 3.1). Esta condición, donde el ancho interdiapofisial es igual o mayor al ancho interzigapofisial, a semejanza de la condición observada usualmente en escamados no ofidios, está presente también en *Najash* (Apesteguía y Zaher, 2006; Zaher et al., 2009a) y es común dentro de los madtsóidos (Scanlon, 2005b; Gómez y Báez, 2006). En contraste, esto lo diferencia de *Dinilysia*, *Seismophis* y la mayoría de las serpientes (Caldwell y Calvo, 2008; Hsiou et al., 2014).

Algunos fragmentos de costillas fueron encontrados asociados junto al resto del material que comprende a MPCA 418 (Figura 3.2). Estas costillas poseen un proceso tuberculiforme, aunque no tan bien desarrollado como en la mayoría de las serpientes terrestres actuales (Zaher et al., 2009a) y una lámina bien desarrollada en la cara antero-ventral, como en las costillas de *Dinilysia* y *Najash* (Rage y Albino 1989; Zaher et al., 2009a). La lámina en MPCA 418 está más extendida ventralmente que en madtsóidos en general (Scanlon, 2005b). Tanto las costillas de MPCA 418 como las de *Najash* difieren de *Madtsioia* y *Dinilysia*, en donde se observa que la faceta articular de la parapófisis tiene una expansión medial mayor, mucho más proyectada, que la faceta articular de la diapófisis (Rage, 1998).

### Cráneo

Como ya fue mencionado, junto a los restos postcranianos previamente descritos se encontró cercanamente asociado un cráneo parcial (Figuras 3.3-3.5). Este comprende la parte posterior del cráneo y consta de la parte posterior de los

parietales, el supraoccipital, el cuerpo principal del basiesfenoides, el basioccipital, ambos proóticos, parte de la columela izquierda y el otoccipital izquierdo.

Parietal. Los parietales fusionados se encuentran incompletos, faltando la porción más anterior. Anteriormente, donde parte del hueso se ha perdido, ciertos aspectos de la región interna se encuentran preservados como un molde natural del endocráneo. El parietal es elongado y se ensancha posteriormente, como en MPCA 385, *Dinilysia*, *Anilius* y *Xenopeltis*. La cresta sagital es marcadamente robusta y bien desarrollada a lo largo de toda la superficie preservada del parietal, observando que se continúa anteriormente en el molde interno (Figura 3.3). Una característica notable de la cresta sagital es que termina en un abultamiento posterior en su contacto con el ápice del supraoccipital, donde se bifurca en dos cortas ramas que corren a lo largo de los márgenes anterolaterales del supraoccipital (Figura 3.3). Aunque la cresta sagital del parietal se encuentra rota en su porción posterior en MPCA 385, también se observa una condición similar, aunque con una cresta sagital más baja y menos robusta (Zaher et al., 2009a fig. 3a). Esta morfología particular no se ha observado en ninguna otra forma examinada, actual o fósil. Los flancos descendientes del parietal se encuentran con el proceso alar del proótico en una sutura en forma de "L" en vista lateral (Figura 3.4), como en MPCA 385 y similar a *Anilius*, *Dinilysia* y *Wonambi* (Scanlon, 2005a), difiere de estos últimos en que el contacto entre parietal y proótico es más suave, ya que el proceso alar del proótico es más corto y no termina en una punta pronunciada. Como ocurre típicamente en serpientes, el proótico se superpone al flanco descendiente del parietal (Zaher et al., 2009a; Scanlon, 2005a). Posteriormente, el parietal se apoya sobre la porción dorsal del proótico, de acuerdo a la faceta articular que se observa sobre el proótico en MPCA 418, similar a lo que se observa en MPCA 385, *Dinilysia* y *Sanajeh* (Wilson et al., 2010). Se puede observar en la región posterolateral del parietal un receso (Figura 3.3, 3.4) donde se articula la porción anterior del supratemporal (no preservado). Esta faceta está situada lateralmente al contacto entre parietal y proótico, y es más ancha que la faceta articular que se observa en *Wonambi* (Scanlon, 2005a). La pared lateral del flanco descendiente del parietal presenta una pequeña cresta

lateral cerca al borde anterior del foramen trigémino, similar a la cresta de *Cylindrophis* y de MPCA 385, aunque la superficie se encuentra mal preservada en ambos fósiles (Zaher et al., 2009a). En contraste, *Dinilysia*, *Wonambi* y *Yurlunggur* muestran una cresta más marcada sobre la superficie lateral del parietal, que continua anteriormente y forma una expansión cóncava anteriormente (Scanlon, 2005a, 2006; Zaher y Scanferla, 2012). Sin embargo esta porción anterior del parietal no se encuentra preservada en MPCA 418 o 385. Anteriormente al proceso ventral del proótico, el parietal muestra un receso, también presente en *Dinilysia* y *Wonambi*, que Scanlon (2005a) interpreta en este último como un posible receso para el epipterigoides, sin embargo no existe evidencia que soporte la presencia de este elemento en otros fósiles más completos (e.g., *Dinilysia*), lo que indica que probablemente ya se encontrara ausente previamente en ofidios, al menos para el Cretácico Superior.

Supraoccipital. Este hueso muestra una exposición dorsal notable (Figura 3.3), ocupando una proporción mayor del techo craneano en comparación a la mayoría de las serpientes conocidas, similar a lo que se observa en juveniles de algunas especies actuales (e.g., Palci et al., 2016). Es relativamente similar en forma y proporción al supraoccipital de MPCA 385, *Haasiophis* y *Sanajeh* (Rieppel et al., 2003; Wilson et al., 2010). Se encuentra transversalmente expandido en un grado similar al de "anilioideos", como *Cylindrophis* o *Anilius*, pero es considerablemente mucho más largo en contraste. El supraoccipital de MPCA 418 difiere del de cualquier otra serpiente examinada, excepto MPCA 385, debido a su característica forma de diamante (Figura 3.3), con ambos ápices terminando en punta, contactando al parietal en una sutura en forma de "V" y a ambos otoccipitales a lo largo de amplias suturas ligeramente cóncavas, que convergen posteriormente sin tocarse, como en MPCA 385 (Zaher et al., 2009a). La cresta sagital del parietal se continúa en el supraoccipital, débilmente desarrollada y desaparece alrededor del punto medio, sin terminar en un abultamiento posterior como en MPCA 385. No se encuentran presentes crestas transversas sobre la superficie del supraoccipital, diferenciándose así claramente del supraoccipital de *Dinilysia* (Zaher y Scanferla, 2012). Lateralmente, el supraoccipital se angosta y contacta al parietal y al

otoccipital, aparentemente sin alcanzar al proótico en vista dorsal del techo craneano (Figura 3.3), en contraste con MPCA 385 y "anilioideos" como *Anilius* o *Cylindrophis*.

Proótico. Ambos proóticos se encuentran preservados en MPCA 418 (Figura 3.4), el izquierdo es el que se encuentra más completo, aunque la superficie está erodada. El lateroesfenoides está ausente, al igual que en los escolecofidios, *Dinilysia*, madtsóidos, MPCA 385 y probablemente en *Haasiophis* y *Eupodophis* (Scanlon, 2005a; Zaher et al., 2009a; Wilson et al., 2010; Zaher y Scanferla, 2012; Palci et al., 2013b). De esta manera, el proótico retiene un foramen trigémino único, delimitado por un proceso anterior dorsal largo (el proceso alar) y un proceso anterior ventral corto y delgado (Figura 3.4). Ambos procesos no se contactan entre sí, sin encerrar al foramen trigémino dentro del proótico, al contrario de lo que ocurre en *Wonambi* (Scanlon, 2005a), especímenes adultos de *Dinilysia* (Caldwell y Calvo, 2008; Zaher y Scanferla, 2012) y la mayoría de las serpientes actuales, donde el proceso anterior dorsal alcanza el proceso anterior ventral, por medio de un contacto no sutural y encierra al foramen trigémino. La condición en MPCA 418 y MPCA 385 es similar a lo observado en especímenes juveniles de *Dinilysia*, así como en algunas serpientes juveniles y adultas actuales (Scanferla y Bhullar, 2014; Palci et al., 2016), donde el foramen trigémino es cerrado anteriormente por el parietal. La presencia de un proceso alar distintivo y bien desarrollado distingue a MPCA 418 de las serpientes actuales (Scanlon y Lee, 2000), también está presente en MPCA 385, madtsóidos y *Dinilysia*. El foramen para la salida del nervio facial (VII) se encuentra situado posteroventralmente al borde posterior del foramen trigémino (Figura 3.4), dorsalmente a un área deprimida sobre la superficie del proótico, como se observa en MPCA 385. El borde posterior del proótico es marcadamente cóncavo y delimita el borde anterior de la fenestra ovalis. Aunque la superficie del proótico donde este compone el margen posterior de la fenestra ovalis no se encuentra del todo bien preservada, la crista proótica no es visible, ya que la misma se encuentra pobremente definida, o lo que es más probable: directamente ausente. En MPCA 385, la "crista proótica" es la menos desarrollada dentro de las

serpientes de acuerdo a Zaher et al. (2009a). Sin embargo, Caldwell y Calvo (2008) interpretan en *Dinilysia* y *Najash* a lo que Zaher et al. (2009a) se refiere como la "crista prootica" como simplemente el margen posterior del proótico. Palci y Caldwell (2014) coinciden esta interpretación y no encuentran la crista prootica presente. Como fuera discutido en Palci et al. (2014), la posición tomada por Zaher et al. (2009a), para *Najash* y por Zaher y Scanferla (2012), para *Dinilysia*, implica la presencia de una crista circumfenestralis desarrollada en ambos taxones, una estructura que Palci y Caldwell (2014) consideran completamente ausente en *Dinilysia* y probablemente ausente también en *Najash*, aunque no concluyen categóricamente debido a la falta de preservación de algunos elementos del otoccipital de MPCA 385. En vista ventral (Figura 3.5), en MPCA 418 el borde postero-ventral del proótico se extiende hasta el contacto entre el basioccipital y el parabasiesfenoides. En vista lateral, el proceso posterior ventral del proótico está en contacto con el parabasiesfenoides ventralmente, por medio de un contacto cóncavo en vista lateral, de manera similar a *Wonambi* (Scanlon, 2005a) y *Dinilysia*, y se extiende hasta el contacto entre el parabasiesfenoides y el basioccipital, contactando posteriormente el proceso accesorio de la crista interfenestralis (Figura 3.5). El proceso posterior dorsal es largo y angosto y se extiende sobre el proceso paroccipital del otoccipital. En vista dorsal (Figura 3.3), no se aprecia una exposición dorsal del proótico entre el supratemporal, otoccipital y parietal, en contraste con la condición que comparten *Anilius*, *Dinilysia* y MPCA 385 (Zaher et al., 2009a; Zaher y Scanferla, 2012).

Supratemporal. Este hueso no se encuentra preservado en su lugar en MPCA 418, pero en la porción posterior izquierda del cráneo se puede observar un receso largo y angosto que corresponde a la posición de articulación del supratemporal (Figuras 3.3, 3.4). Esta faceta parte desde el parietal al nivel marcado por el contacto con el supraoccipital y se extiende posteriormente continuando sobre el otoccipital, como se puede ver por el receso sobre el proceso paroccipital del parietal y por el borde irregular en el área de contacto con el supratemporal. En MPCA 418, como en MPCA 385, *Dinilysia* y aletínofidios basales (i.e., *Anilius*, *Cylindrophis*), el supratemporal se encuentra incorporado

totalmente en la pared craneana, sin un proceso posterior libre como en aletínofidios derivados (e.g., *Python*). Como el proceso paroccipital no está tan fuertemente desarrollado posteriormente como en *Dinilysia*, el límite posterior del supratemporal (sin un proceso posterior libre) no se extendería posteriormente más allá del límite del cóndilo occipital.

Otoccipital. Sólo el otoccipital (fusión del opistótico y el exoccipital - *sensu* Maisano, 2001) izquierdo está preservado. Este hueso forma el aspecto posterior y posterolateral de la caja craneana y se extiende hasta la región ótica y occipital (Figuras 3.3, 3.4). Dorsalmente, está en contacto con el parietal, el supraoccipital y el proótico. Ventralmente, está en contacto principalmente con el basioccipital. La proyección posterior del supraoccipital indica que ambos otoccipitales no se contactaban al otro dorsalmente, lo cual es considerado un carácter primitivo en serpientes, que también ocurre en *Haasiophis* (Rieppel et al., 2003), MPCA 385 y en escamados no ofidios (Lee y Scanlon, 2002). Aunque también ocurre en cierto grado en grandes macrostomados, como *Boa* o *Eunectes* (Zaher y Rieppel, 2002, obs. pers.). El proceso paroccipital es similar al de *Anilius*, aunque está más desarrollado que en cualquier otra serpiente, a excepción de *Dinilysia* donde se extiende posteriormente de manera notable, sobrepasando el límite del cóndilo occipital (Estes et al., 1970). La faceta de articulación del supratemporal sobre el parietal se extiende sobre el proceso paroccipital del otoccipital, el cuál muestra un borde irregular en su superficie de contacto con el supratemporal (Figura 3.3), como se observa en el proceso paroccipital de *Wonambi* (Scanlon, 2005a). Un proceso ventrolateral del otoccipital, la cresta tuberalis, se ubica sobre el ala lateral del basioccipital, formando la parte posterior del borde ventral de la apertura lateral del recessus scalae tympani, como en MPCA 385 (Zaher et al., 2009a), *Dinilysia* (Zaher y Scanferla, 2012; Palci y Caldwell, 2014) y *Wonambi* (de acuerdo con Rieppel et al., 2002; *contra* Scanlon, 2005a donde nombra a esta abertura como la fenestra pseudorotunda), esta abertura se considera homóloga a la fenestra rotunda (también llamado receso occipital) en otros lagartos (Palci y Caldwell, 2014). En vista ventral, la cresta tuberalis tiene forma de placa, más desarrollada que en *Dinilysia* y con una pequeña proyección posterior, similar a *Menarana*

(LaDuke et al., 2010). Difiere de *Wonambi*, donde la crista tuberalis se extiende posteriormente aproximándose al límite del cóndilo occipital en vista ventral (Scanlon, 2005a). En MPCA 418, la porción anterolateral de la crista tuberalis alcanza el borde posterior de los tubérculos esfeno-occipitales del basioccipital, posteriormente proyectados. La crista interfenestralis se extiende anteroventralmente hacia el margen posterior del proótico, por medio de un proceso accesorio delgado (Figura 3.4), aunque no se encuentra bien preservado se observa que es más pequeño que el proceso accesorio robusto de la crista interfenestralis en *Dinilysia* y *Wonambi* (Scanlon, 2005a; Zaher y Scanferla, 2012). El resto de la crista interfenestralis, separando la apertura lateral del receso scalae tympani de la fenestra ovalis, no se puede apreciar en su totalidad, ya que se encuentra visiblemente obstruida por el pie columelar, el cual se encuentra levemente desplazado de su posición natural. La organización anatómica alrededor del espacio yuxtaestapedial (espacio que ocupan la fenestra oval y la abertura lateral del recessus scalae tympani *sensu* Palci y Cadwell, 2014) en MPCA 418 se asemeja a la condición observada en *Dinilysia*, que claramente carece de una crista circumfenestralis (ver Palci y Caldwell, 2014), pero en MPCA 418 el tubérculo basal del basioccipital no se encuentra separando las crestas del otoccipital que contribuyen a la formación de la crista circumfenestralis (cuando está presente como tal), la crista interfenestralis y la crista tuberalis. Ambas crestas se contactan ventralmente al pie columelar (Figura 3.4), encerrando la apertura lateral del receso scalae tympani y excluyendo al basioccipital del margen del espacio yuxtaestapedial. Sin embargo, una cresta continua de hueso formada por el proótico y el otoccipital alrededor del espacio yuxtaestapedial, conformando un receso yuxtaestapedial propiamente dicho, no está presente en MPCA 418, de esta manera queda claro que carece de la crista circumfenestralis, ya que la crista proótica no se encuentra desarrollada en el margen posterior del proótico, quedando expuesta lateralmente la superficie del pie columelar (Figura 3.4). En MPCA 385 la condición es aparentemente similar a la de MPCA 418 (ambos carecen de crista proótica), sin embargo las crestas del otoccipital (crista tuberalis e interfenestralis) no están completamente preservadas para determinar la

condición concretamente (Caldwell y Calvo, 2008; Palci y Caldwell, 2014). El proceso ascendente de la crista tuberalis está débilmente desarrollado en MPCA 418 (Figura 3.4), formando una pared delgada que separa al espacio yuxtaestapedia del espacio donde se aloja el foramen yugular, como en *Dinilysia* (Zaher y Scanferla, 2012) y no presenta una espina como se observa en *Wonambi* (Scanlon, 2005a). La apertura para el foramen yugular se abre posterolateralmente dentro de un espacio deprimido entre la crista tuberalis y el borde inferior de la crista atlantal, en la misma posición observada en MPCA 385 (Zaher et al., 2009a). En vista posterior, el foramen magnum es ligeramente más ancho que el cóndilo occipital y la crista atlantal es a su vez ligeramente aún más ancha. Como en *Wonambi*, el margen lateral de la crista atlantal se conecta con el proceso paroccipital por medio de un margen transversalmente cóncavo, el cuál define una leve muesca en vista dorsal (Figura 3.3). Esta configuración contrasta con la de *Dinilysia* (Estes et al., 1970; Zaher y Scanferla, 2012) y la mayoría de los escamados no ofidios (Scanlon, 2005a), donde la crista atlantal y el proceso paroccipital son uniformemente continuos sobre el margen posterior, con un margen uniforme en vista dorsal. En contraste, en "anilioideos" (i.e., *Anilius*, *Cylindrophis*), se ve una marcada constricción formando una muesca entre la crista atlantal y el (mucho menor) proceso paroccipital (Estes et al., 1970). En MPCA 418 el proceso paroccipital está presente y elongado posteriormente, más desarrollado que en la mayoría de las serpientes conocidas, similar a *Wonambi* y escamados no ofidios (Estes et al., 1970; Scanlon, 2005a). La porción distal del proceso paroccipital muestra una superficie irregular y semi-porosa la cuál puede ser atribuida al área de contacto con la placa de crecimiento de la epífisis cartilaginosa paroccipital, que en lagartos pasa por un proceso de calcificación endocondreal y se fusiona con la punta distal del proceso paroccipital (Scanferla y Bhullar, 2014). Este es el primer reconocimiento de la presencia de esta porción cartilaginosa distal en una serpiente fósil. En contraste, los estadios ontogenéticos postnatales atribuidos a *Dinilysia patagonica* muestran que carecía de una epífisis paroccipital, al igual que en serpientes actuales como *Anilius* o *Python sebae* (Scanferla y Bhullar, 2014).

Columela. El pie de la columela izquierda se ha preservado en su lugar, aunque ligeramente desplazado de su posición original, a su vez, la superficie expuesta está dañada y la vara columelar se ha roto. Posee una forma elipsoidal y la cápsula ótica es enorme en proporción relativo al tamaño del cráneo, más grande que en cualquier otra serpiente, incluyendo madtsóidos, como *Wonambi* o *Yurlunggur* (Scanlon, 2005a, 2006). Sólo MPCA 385 y *Dinilysia* presentan un pie columelar de tales proporciones, aunque probablemente también los mucho más incompletamente preservados *Menarana* (LaDuke et al., 2010) y *Sanajeh*, ya que en Wilson et al. (2010) se identifica erróneamente al pie columelar como el supratemporal (Zaher et al., 2017). Como la crista proótica está ausente en MPCA 418, el proótico no recubre anteriormente al pie estapedial, el cual se encuentra expuesto casi por completo en vista lateral, en ausencia de la crista circumfenestralis.

Parabasiesfenoides. Este hueso se encuentra roto y parcialmente preservado, mayormente por la región posterior, con algunas partes sólo preservadas como un molde interno (Figura 3.6). El molde del rostro anterior muestra dos marcas en forma de líneas paralelas dejadas por las carótidas cerebrales. Además, el lugar de emplazamiento de la silla turca es visible en este molde interno (Figura 3.6), localizada en el centro del parabasiesfenoides, la misma posición relativamente anterior que ocupa en *Dinilysia* y *Wonambi*, al contrario de *Anilius* y escolecofidios donde se ubica más posteriormente, cercano al contacto con el basioccipital (Scanlon, 2005a; Zaher y Scanferla, 2012). La distintiva condición del rostro del parabasiesfenoides de MPCA 385, con la presencia de un surco profundo (Zaher et al., 2009a), no se puede evaluar en MPCA 418. Los procesos basipterigoideos se encuentran incompletos y rotos, pero su base se encuentra preservada y muestra que estos eran masivos y anchos, como en *Wonambi*, *Dinilysia* y MPCA 385. Estos muestran un contacto sutural cerrado con los flancos descendientes del parietal, mientras que el borde anteroventral del parietal se apoya sobre el borde anterolateral del parabasiesfenoides, anteriormente al nivel del contacto parietal-proótico (Figuras 3.4, 3.5). La porción posterior de la superficie ventral del parabasiesfenoides muestra una quilla media levemente marcada, que se extiende

desde el nivel de la abertura posterior del canal vidiano hasta el límite posterior. Esto difiere de lo observado en "anilioideos" (i.e., *Anilius*, *Cylindrophis*) y MPCA 385, donde la superficie ventral del cuerpo posterior del parabasiesfenoides carece de una quilla media. En el caso de *Dinilysia* y madtsóidos (Scanlon, 2005a; Wilson et al., 2010) el cuerpo del parabasiesfenoides presenta en su superficie crestas transversas y una fuerte quilla media, mucho más marcada que la observada en MPCA 418 y no sólo restringidas a la porción distal del hueso. El parabasiesfenoides contacta al basioccipital en una sutura ancha y mayormente recta, bordeada lateralmente por los proóticos, al nivel marcado por el borde anterior de la fenestra ovalis, una posición más posterior que la mayoría de las serpientes actuales, a excepción de *Anomochilus*, como también se ve en *Dinilysia* y *Haasiophis* (Zaher et al., 2009a). En sus esquinas posterolaterales, superficies expandidas dorsalmente del parabasiesfenoides apuntan lateralmente. Las esquinas laterales no se encuentran desarrolladas ventralmente como en *Dinilysia* (Estes et al., 1970; Zaher y Scanferla, 2012). Alas laterales ("lateral wings") expandidas del basiesfenoides, típicas de serpientes aletinofidias, están ausentes en MPCA 418, al igual que en MPCA 385 y *Dinilysia* (Zaher et al., 2009a; Zaher y Scanferla, 2012), así como también *Wonambi* y *Yurlunggur* (según Scanlon, 2003, 2005a, aunque consideradas poco desarrolladas pero presentes en ambos según Zaher y Scanferla, 2012). La abertura posterior del canal vidiano se encuentra localizada ventro-medialmente al contacto entre el proótico y el parabasiesfenoides, al mismo nivel que el borde posterior del foramen trigémino. Al igual que en MPCA 385, la abertura posterior del canal vidiano se encuentra bordeada por el proótico y el parabasiesfenoides, no sólo por el parabasiesfenoides como en *Dinilysia*, o sólo por el proótico, la condición típica de los uropeltidos (Lee y Scanlon, 2002; Rieppel y Zaher, 2002). El canal vidiano se encuentra visible prácticamente en su totalidad o preservado como un molde interno en MPCA 418, ya que la superficie ventral del parabasiesfenoides se ha perdido en varias aéreas dejando expuestos aspectos internos tales como este o la silla turca. Al igual que en "anilioideos" y en *Dinilysia* (Zaher y Scanferla, 2012; Rieppel, 1979), el canal vidiano corre internamente sobre el parabasiesfenoides y

se abre intracranealmente en su abertura anterior primaria, ubicada a la altura media de la base de los procesos basipterigoideos (Figuras 3.4, 3.5). Luego el canal vidiano continúa anteriormente de manera interna hasta su abertura anterior secundaria, ubicada por delante de la base de los procesos basipterigoideos, frente al contacto del parabasiesfenoides con el borde ventral del flanco descendente del parietal, con una configuración del canal vidiano para MPCA 418 similar a la condición en "anilioideos" (Rieppel, 1979). El molde interno de la crista trabecularis se encuentra preservado en el lado derecho, evidenciando que la misma es elongada en vista lateral, no corta e indistinta como en escolecofidios.

Basioccipital. Este hueso forma la parte central de la base craneana posterior y parte del cóndilo occipital (Figuras 3.4, 3.5). En MPCA 418 es amplio y ancho, más ancho en comparación que el basioccipital de *Wonambi* o *Haasiophis* (Scanlon, 2005a, 2006), similar en proporción al de *Menarana* (LaDuke et al., 2010). El basioccipital no se encuentra preservado en MPCA 385, pero el espacio entre los márgenes postventrales de los proóticos indica la presencia de un elemento de proporciones similares. En MPCA 418 el basioccipital presenta una superficie ventral lisa, sin la presencia de una quilla media o crestas, en contraste con los madtsóidos conocidos, como *Menarana*, *Sanajeh* y *Wonambi*, donde la prominente quilla media del parabasiesfenoides es continuada por una quilla marcada en el basioccipital (LaDuke et al., 2010; Wilson et al., 2010). Los procesos posterolaterales del basioccipital, los tuberculos basales, están bien desarrollados en MPCA 418 y orientados posteriormente, formando junto con el otoccipital tubérculos esfeno-occipitales bien desarrollados, similar a *Dinilysia*, *Menarana* y *Sanajeh* (LaDuke et al., 2010; Wilson et al., 2010), más orientados posteriormente que los tubérculos proyectados lateralmente de *Wonambi* y *Yurlunggur* (Scanlon, 2005a, 2006). En MPCA 418, los procesos posterolaterales del basioccipital se combinan con la crista tuberalis extendiéndose posteriormente en dirección hacia el margen posterior del cóndilo occipital. La misma condición se observa en madtsóidos (Scanlon 2005a; Wilson et al., 2010) y *Dinilysia*, en contraste con serpientes actuales, donde los procesos posterolaterales del basioccipital son cortos y angostos y no se extienden posteriormente. Como en *Wonambi*, los

tubérculos basales del basioccipital quedan excluidos del margen ventral del espacio yuxtaestapedial por la participación del otoccipital (mediante el contacto entre la crista tuberalis y la interfenestralis), a diferencia de *Dinilysia*, donde el basioccipital conforma el margen ventral la abertura lateral del recessus scalae tympani (Palci y Caldwell, 2014).

### 3.3. Resultados y discusión

#### Sistemática Paleontológica

Lepidosauria Duméril y Bibron, 1839 (*sensu* Evans, 1984)

Squamata Opperl, 1811

Ophidia Brongniart, 1800 (*sensu* Lee, 1998)

*Najash* Apesteguía y Zaher, 2006

Diagnosis enmendada: las autapomorfías están indicadas por un asterisco (\*). \*dentario sin placa subdental ("subdental shelf"); \*esplénico grueso; ausencia de lateroesfenoides; foramen trigémino cerrado anteriormente por el parietal; \*superficie ventral del rostro del parabasiesfenoides fuertemente cóncava, formando un surco recto y profundo; ausencia de crista circumfenestralis; pie columelar grande y robusto; supraoccipital grande y en forma de diamante; \*ausencia de contacto dorsal entre otoccipitales; superficie ventral del basioccipital lisa; \*segundo intercentro del axis no fusionado y con proyecciones laterales en forma de gancho a cada lado; hipapófisis presentes sólo en precloacales anteriores; presencia de intercentros articulados en precloacales anteriores; vértebras precloacales con forámenes paracotilares y un solo foramen parazigantral a cada lado del zigantro; crestas arcuales (*sensu* Scanferla y Canale, 2007) en precloacales medias y posteriores; \*arco neural de vértebras precloacales fuertemente facetado, con crestas parasagitales (=crestas dorsolaterales) conspicuas uniendo el borde lateral del zigósforo y el margen posterior de la postzigapófisis; vértebras precloacales con espinas neurales expandidas mediolateralmente posterodorsalmente, en forma de gota o "Y" en vista dorsal; \*precloacales medias con carenas hemales altas y angostas; \*cóndilos y cótilos de precloacales medias de ancho menor a un tercio del ancho total de la vértebra; \*vértebras precloacales con una leve cresta lateral extendida

desde la parapósis, por debajo del foramen lateral; pubis largo y en forma de vara, ligeramente curvado mediolateralmente, con presencia de un foramen obturador distintivo cerca de la cabeza proximal; vértebras caudales con hemápofisis pares cortas y redondeadas.

Localidad tipo, horizonte y edad: Localidad La Buitrera, Sección superior de la Formación Candeleros. Cretácico Superior temprano (Cenomaniano).

Rango geográfico y estratigráfico: Área Paleontológica de La Buitrera.

### Asignación de MPCA 418

El espécimen MPCA 418 presenta un número de caracteres que confirman su atribución a Ophidia y más específicamente permiten su asignación dentro de serpientes al género *Najash* Apesteguía y Zaher, 2006. Caracteres propios de Ophidia incluyen; caja craneana completamente cerrada por flancos descendentes del parietal; fusión de opistótico y exoccipital (conformando el otoccipital); vértebras troncales con el cótilo y el cóndilo formando una superficie circular y presencia de zigósfenos y zigántros, estando las facetas prezigapofisiarias y zigosfenales separadas por una superficie no articular.

Dentro de Ophidia, los caracteres vertebrales de MPCA 418 permiten su asignación a *Najash*, basado en una combinación única de caracteres propia de este género. En principio presenta un marcado facetamiento de la lámina del arco neural, producido por fuertemente desarrolladas crestas parasagitales (=crestas dorsolaterales) sobre el arco neural, que corren desde el límite lateral del zigósfeno y el margen posterior de la postzigapósis. Notablemente, este es el único carácter autapomórfico reconocido por Zaher et al. (2009a) para las vértebras de *Najash rionegrina*. Además, mediante la comparación de MPCA 418 con el holotipo de *Najash rionegrina*, dos nuevos caracteres han sido reconocidos que distinguen a *Najash* de la mayoría de las serpientes examinadas: la presencia de un cóndilo y un cótilo redondeado y relativamente pequeño (de un ancho menor a un tercio del ancho total de la vértebra) y la presencia de una pequeña cresta en

la cara lateral, que se extiende posteriormente desde la paradiapófisis, ventralmente al foramen lateral.

Cótilos de proporciones similares a *Najash rionegrina* también se han observado en algunos nigerófidos (e.g., Rage y Werner, 1999), simoliófidos (e.g., Rage et al., 2016) y otras serpientes que no guardan relación cercana con *Najash* (e.g., en algunos colubroideos; Rage, 2001), pero este carácter permite diferenciar a *Najash* del resto de las serpientes conocidas del Cretácico de América del Sur y del resto de los madtsóidos en general. La presencia de una cresta lateral como la de *Najash* solo se ha observado en las vértebras del madtsóido *Eomadtsoia* (Gómez et al., 2019), de una configuración claramente distinta, del Maastrichtiano de Chubut (Formación La Colonia).

Adicionalmente a los caracteres ya mencionados, Apesteguía y Zaher (2006), consideraron la combinación de otros cinco rasgos como diagnósticos del esqueleto axial de *Najash rionegrina*, estos son: presencia de un foramen parazigantrol a cada lado del zigantro, crestas arcuales presentes en precloacales medias y posteriores, caudales con hemapófisis redondeadas, diapófisis extendidas lateralmente al límite lateral de la prezigapofisis y ausencia de procesos prezigapofisiarios. Sin embargo, es importante notar que estos cinco caracteres tienen una distribución taxonómica más amplia que la considerada por Apesteguía y Zaher (2006) y Zaher et al. (2009a) y están presentes en muchos madtsóidos (Scanlon, 1997, 2005b, Rage, 1998, Gómez y Báez, 2006). En este sentido, otro carácter típico de madtsóidos, pero no exclusivo, es la presencia de forámenes paracotilares (e.g., Lee y Scanlon, 2002; Rage, 1998, Scanlon, 2005b), los cuáles previamente fueron considerados ausente en *Najash rionegrina* (Zaher et al., 2009a). No obstante, MPCA 418 muestra claramente que se encontraban presentes. Aunque resulta difícil de observar en el holotipo, al encontrarse las vértebras mayormente articuladas, la reevaluación del mismo permite confirmar su presencia, pese a que su frecuencia y distribución a lo largo del esqueleto no se puede determinar. En muchas serpientes, cuando estos forámenes están presentes, el número y distribución a lo largo de la columna pueden no ser constantes (Rage, 1998, 2001; Rage y Albino, 1989).

Como las vértebras de MPCA 418 permiten su asignación a *Najash*, este espécimen provee material craneano para este taxón. La comparación del cráneo de MPCA 418 y el cráneo parcial previamente referido por Apesteguía y Zaher (2006) y Zaher et al (2009) proporcionó los siguientes resultados:

En la descripción original de MPCA 385, la superficie fuertemente cóncava del rostro del parabasiesfenoides fue el único carácter considerado autapomórfico (Apesteguía y Zaher, 2006; Zaher et al., 2009a). Desafortunadamente, esto no se puede evaluar en MPCA 418, ya que el rostro del parabasiesfenoides no se encuentra completo y está solo parcialmente preservado por medio de un molde interno. Otros caracteres diagnósticos de MPCA 385, aunque no autapomórficos, listados por Zaher et al. (2009a), si pueden ser evaluados en MPCA 418, encontrándose presentes los siguientes: la ausencia del lateroesfenoides, el gran tamaño del pie columelar y la ausencia de una crista circumfenestralis.

La ausencia del lateroesfenoides ha sido tradicionalmente considerado plesiomórfico para serpientes (Rieppel, 1976), un escenario que sustentan la mayoría de las filogenias recientes (e.g., Caldwell et al., 2015). También se encuentra ausente en otras serpientes fósiles, como *Dinilysia*, *Wonambi*, *Yurlunggur* y *Sanajeh* (Scanlon, 2005a, 2006; Wilson et al., 2010; Zaher & Scanferla, 2012). Notablemente, también está ausente en los escolecofidios, aunque la morfología del proótico en los cráneos altamente miniaturizados de estas serpientes no es comparable con lo observado en *Najash* u otros madtsóidos (Lee y Scanlon, 2002; Caldwell, 2007). Para el caso de los escolecofidios parece probable que el lateroesfenoides esté secundariamente ausente debido a pedomorfosis en este grupo altamente derivado de serpientes ciegas y cavadoras, un caso similar a lo propuesto para la ausencia de la crista circumfenestralis en *Achrochordus* (Rieppel y Zaher, 2001).

Con respecto a la crista circumfenestralis, esta estructura compuesta está presente, en una variedad de formas, en la mayoría de las serpientes vivientes, aunque existen excepciones (Rieppel y Zaher, 2001; Palci y Caldwell, 2014). La ausencia de esta crista se ha registrado o se infiere en una variedad de serpientes fósiles, como *Dinilysia*, *Najash*, *Wonambi* y *Menarana*. En el caso de

*Dinilysia* y *Najash*, aunque ausente en ambas, como demuestran MPCA 418 y MPCA 385 (Caldwell y Calvo, 2008; Zaher et al., 2009; Palci y Caldwell, 2014), la configuración del espacio yuxtaestapedia contrasta entre ambas en que *Dinilysia* posee una crista prootica mucho más prominente (Zaher y Scanferla, 2012), con un proceso accesorio mayor al observado en *Najash*. A su vez, mientras que en *Dinilysia* el basioccipital forma el margen ventral de la abertura lateral del recessus scalae tympani, al igual que se puede observar en el cráneo parcial de *Menarana* (LaDuke et al., 2010), en MPCA 418 la crista interfenestralis y la crista tuberalis se contactan entre sí, encerrando completamente a la fenestra rotunda y la fenestra ovalis dentro del espacio yuxtaestapedia, como también se observa en *Wonambi* (Scanlon, 2005a). Lamentablemente, en MPCA 385, el margen ventral del espacio yuxtaestapedia, así como el basioccipital, no se encuentran preservados.

Aparte de las características mencionadas previamente, nuevos caracteres diagnósticos que MPCA 418 y MPCA 385 comparten pueden ser reconocidos, que claramente distinguen a estos cráneos del resto de las serpientes examinadas, tanto fósiles como actuales y permiten asignarlos a un mismo taxón. Entre estos caracteres se pueden mencionar: la particular morfología de la cresta sagital, la cual está fuertemente desarrollada y termina en un abultamiento en su contacto con el supraoccipital, donde se bifurca a lo largo de los márgenes del mismo; la característica forma de diamante del supraoccipital y la gran proporción del techo craneano que éste ocupa; la presencia de un proceso alar del proótico pronunciado y ancho el cual contacta con el parietal mediante una sutura en forma de "L" de bordes redondeados; y una superficie mayormente lisa del cuerpo ventral del parabasiesfenoides.

De esta manera, cómo MPCA 418 es asignado a *Najash* en base a su morfología vertebral, la presencia de estos caracteres en común entre MPCA 385 y MPCA 418 corrobora la asignación original de MPCA 385 a *Najash* por Apesteguía y Zaher (2006) y Zaher et al. (2009a). La ocurrencia en ambos casos de material craneano similar cercano a vértebras atribuidas a *Najash*, no es evidencia suficiente por sí misma, pero soporta la identificación de todo este

material como al menos el mismo género de manera confiable, pese a la falta de elementos contrastables entre MPCA 385 y el holotipo.

Sin embargo, pese a que la morfología general entre los especímenes aquí considerados permite su asignación al género *Najash*, la presencia de más de una especie en el Área Paleontológica de La Buitrera no se puede descartar basado en estos tres especímenes, ya que existen algunas diferencias entre MPCA 385 y MPCA 418 que podrían deberse a variación ontogenética, intraespecífica, o incluso interespecífica, representando más de una morfoespecie dentro del género *Najash*. Ya que el holotipo cuenta con sólo un dentario parcial junto a una porción del esplenial como los únicos elementos craneanos preservados, en el caso de que las diferencias entre MPCA 385 y MPCA 418 no se deban a variación ontogenética o intraespecífica, sino que representen más de un taxón, no se podría asegurar cuál correspondería a la morfología de *Najash rionegrina*. Por lo tanto, de momento se considera que los rasgos en común entre los 3 especímenes permiten asignar estos materiales craneanos de manera confiable al género *Najash*, considerando las nuevas características en común tanto en las vértebras como en ambos cráneos como diagnósticas del género, ya que se necesitan evaluar las diferencias en un estudio comprensivo de todo el material proveniente del Área Paleontológica de La Buitrera, especialmente especímenes que provean elementos contrastables entre el holotipo (MPCA 390-398 y MPCA 400) y ambos cráneos parciales aquí evaluados (MPCA 385 y MPCA 418), así como con otros materiales previamente asignados a *Najash rionegrina* por Apesteguía y Zaher (2006) y Zaher et al. (2009a), como el otro dentario previamente conocido (MPCA 380) o el cuadrado aislado (MPCA 387). Esto permitirá determinar de manera robusta y confiable si las diferencias observadas entre ambos cráneos parciales (MPCA 385 y MPCA 418) y las diferencias previamente mencionadas por Palci et al. (2013a) entre ambos dentarios (MPCA 390 y MPCA 380), tanto en forma como en tamaño, se deben a variación intraespecífica u ontogenética, como fuera propuesto por Zaher et al. (2009a), o si las diferencias entre los especímenes evidencian la presencia de más de un taxón

de serpiente en el Área Paleontológica de La Buitrera, como fuera propuesto por Palci et al. (2013a) y justifican la designación de una nueva especie.

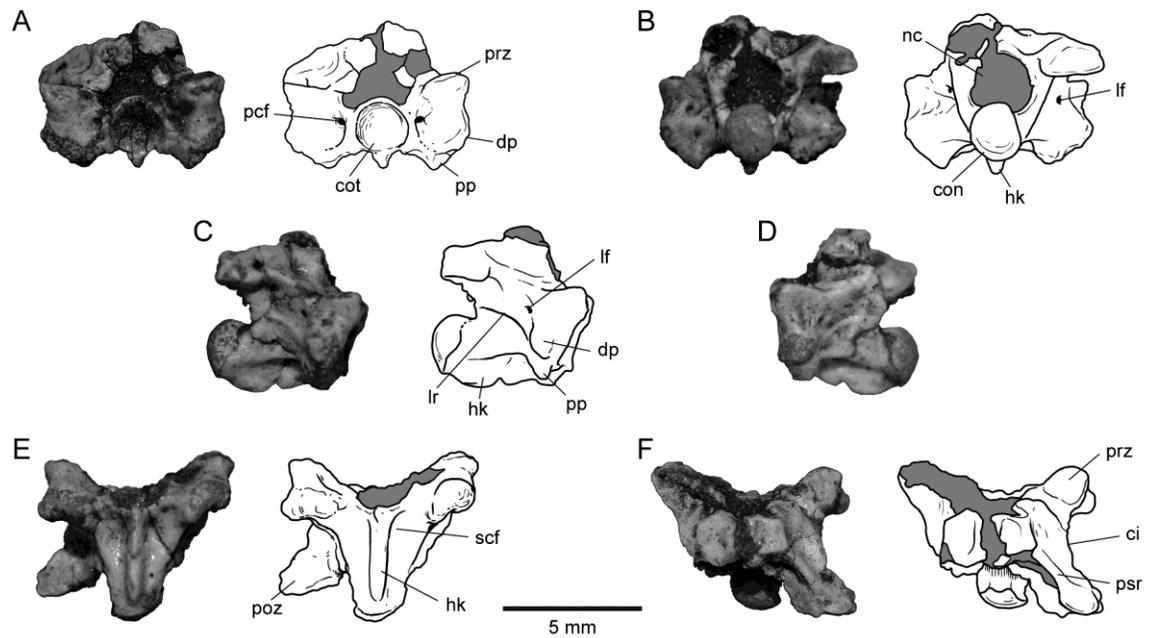
### Análisis filogenético

Para reforzar el criterio de asignación de los especímenes a *Najash* y el impacto de estos nuevos datos en las relaciones entre serpientes, especialmente fósiles, se realizaron tres análisis filogenéticos separados, por medio de máxima parsimonia en TNT v.1.5-beta (Goloboff et al., 2008). Los mismos se realizaron sobre la base de la matriz de Caldwell et al. (2015), tanto en su versión original como una modificada donde se agregaron 11 caracteres para evaluar cladísticamente los nuevos rasgos anatómicos descritos para *Najash*. A su vez, algunos taxones fueron re-escoreados para algunos pocos caracteres basado tanto en nueva información como en la re-interpretación de la literatura (la lista de caracteres y la matriz en formato Nexus se encuentran en el apéndice). Todas las búsquedas heurísticas consistieron de 1000 rondas de TBR ("tree bisection reconnection branch swapping"), guardando 10 árboles por réplica y colapsando ramas de longitud 0 después de cada búsqueda. Los árboles obtenidos fueron sujetos a otra ronda de TBR y las topologías óptimas se enraizaron con un taxón supragenérico denominado "anguimorph root" (Caldwell et al. 2015). El soporte de los nodos se calculó mediante frecuencias absolutas de Jackknife e índice de Bremer. Se realizó un primer análisis de la matriz original de Caldwell et al. (2015), sin ningún cambio adicional y restringiendo el escoreo de *Najash* a la información disponible en el holotipo. Se obtuvieron 9 árboles más parsimoniosos de 511 pasos cada uno (Figura 3.6 A). El consenso estricto está bien resuelto y recupera a *Najash* en una posición relativamente basal como el grupo hermano de *Coniophis* + Serpentes, pero más derivados que las serpientes jurásicas, *Dinilysia* y los madtsóidos (*Yurlunggur*, *Sanajeh* y *Wonambi*). Se recupera una única autapomorfia para *Najash*, relacionada a la forma del proceso angular del dentario (carácter 209: estado 0). Cabe destacar que la inclusión de este elemento como parte del holotipo fue rechazado por Palci et al. (2013a) y este análisis no recupera

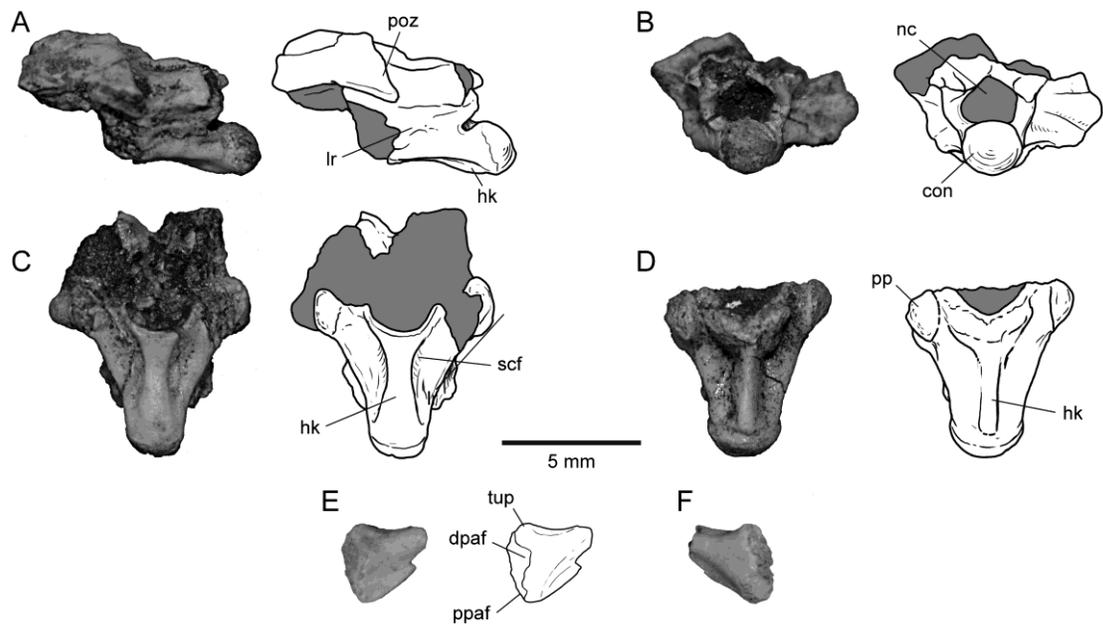
ninguna autapomorfia no ambigua para el postcráneo de *Najash*. En un segundo análisis, se utilizó la versión modificada de la matriz con los 11 caracteres adicionales y los re-escoreos, incluyendo al holotipo de *Najash rionegrina*, a MPCA 385 y a MPCA 418 como terminales separadas. Con este análisis se obtuvo un único árbol más parsimonioso de 55 pasos, que recupera a los tres especímenes formando un clado, consistente con la asignación propuesta (Figura 3.6 B). Este clado está soportado por 4 sinapomorfias no ambiguas: ausencia de contacto dorsal entre los otoccipitales (carácter 84: estado 0); presencia de carenas hemales altas y angostas en precloacales medias (carácter 243: estado 1), cóndilos y cótilos vertebrales de tamaño pequeño (carácter 244: estado 2) y crestas lateral en las vértebras (carácter 245: estado 1). Este análisis recupera a *Najash* en una posición basal, por fuera del grupo corona (Serpentes) y como grupo hermano de los madtsóidos (*Sanajeh*, *Yurlunggur* y *Wonambi*). La posición de *Najash* en relación a las serpientes vivientes (escolecofida + aletinofofia) es consistente con la que ocupa en la mayoría de los análisis previos (e.g., Longrich et al., 2012; Zaher y Scanferla, 2012; Palci et al., 2013a; Caldwell et al., 2015; Hsiang et al., 2015), aunque no como la serpiente más basal como fuera propuesto previamente (e.g., Zaher et al., 2009a). En un tercer análisis, utilizando la misma matriz modificada del análisis anterior, toda la información anatómica disponible de *Najash* se codificó en una única terminal compuesta. La búsqueda heurística encontró un único árbol de 554 pasos, con la misma topología que en el segundo análisis, donde *Najash* y las madtsóidas forman un clado monofilético, aunque se lo recupera con soporte bajo, ambos análisis encuentran 3 sinapomorfias no ambiguas soportando esta relación, una craneana (carácter 204: estado 1) y dos vertebrales (caracteres 128: estado 1 y carácter 132: estado 0). De este modo, las similitudes morfológicas entre *Najash* y los madtsóidos serían evidencia de un linaje distintivo de serpientes basales y no son solamente producto de la retención de caracteres plesiomórficos. Notablemente, las dos sinapomorfias vertebrales que unen a *Najash* con los madtsóidos son aquellas dos que usualmente diagnostican a Madtsoiidae (e.g., Rage, 1998; Scanlon, 2005b; Gómez y Báez, 2006). Adicionalmente, este tercer análisis recupera a las

madtsóidas fuertemente soportadas, con 10 sinapomorfias no ambiguas, 7 de las cuales corresponden al cráneo. Para *Najash*, 5 autapomorfias fueron recuperadas en este análisis, incluyendo las 4 identificadas en el análisis anterior más la ausencia de la placa subdental del dentario ("subdental shelf", caracter 215: estado 2). En conjunto, estos resultados indican que se puede codificar tanto información del cráneo como del postcráneo de *Najash* como una unidad taxonómica válida para su empleo en análisis filogenéticos sin preocupación de haber creado una químera taxonómica.

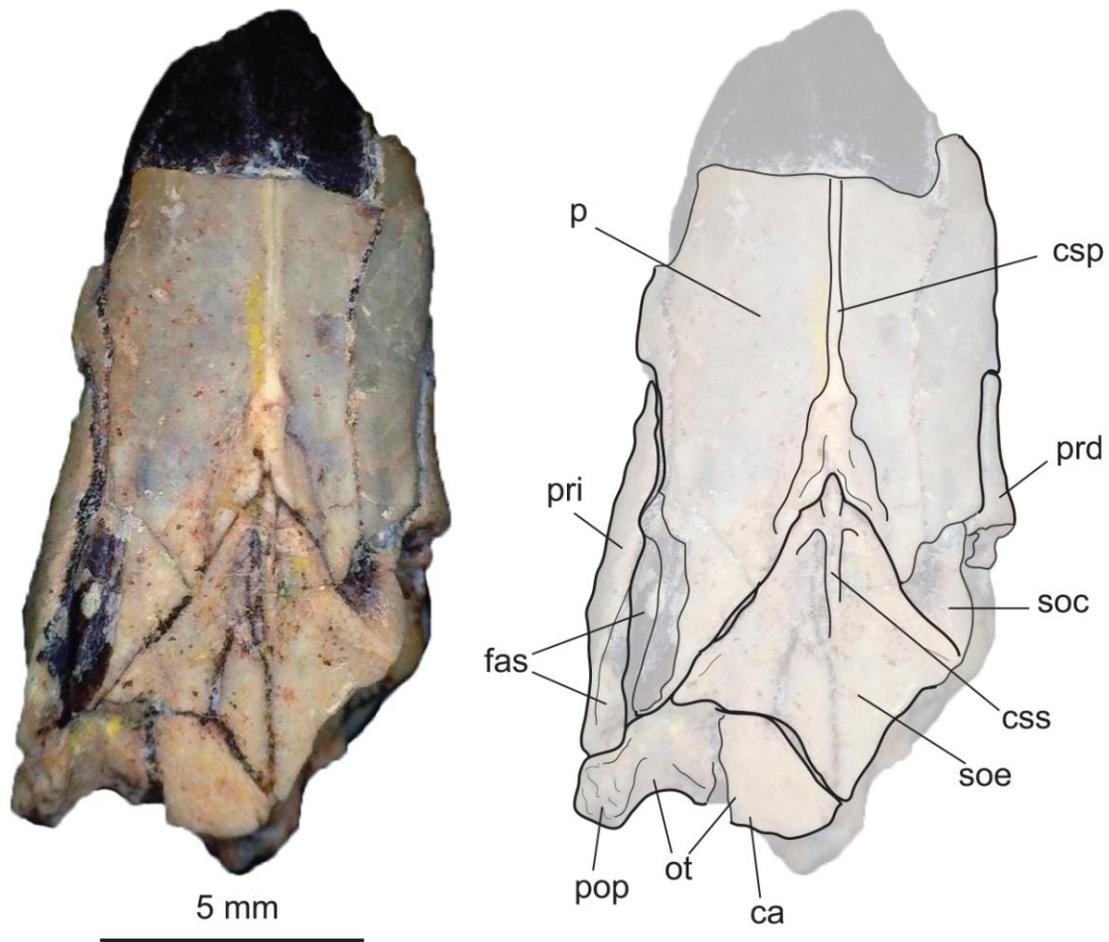
### 3.4. Figuras



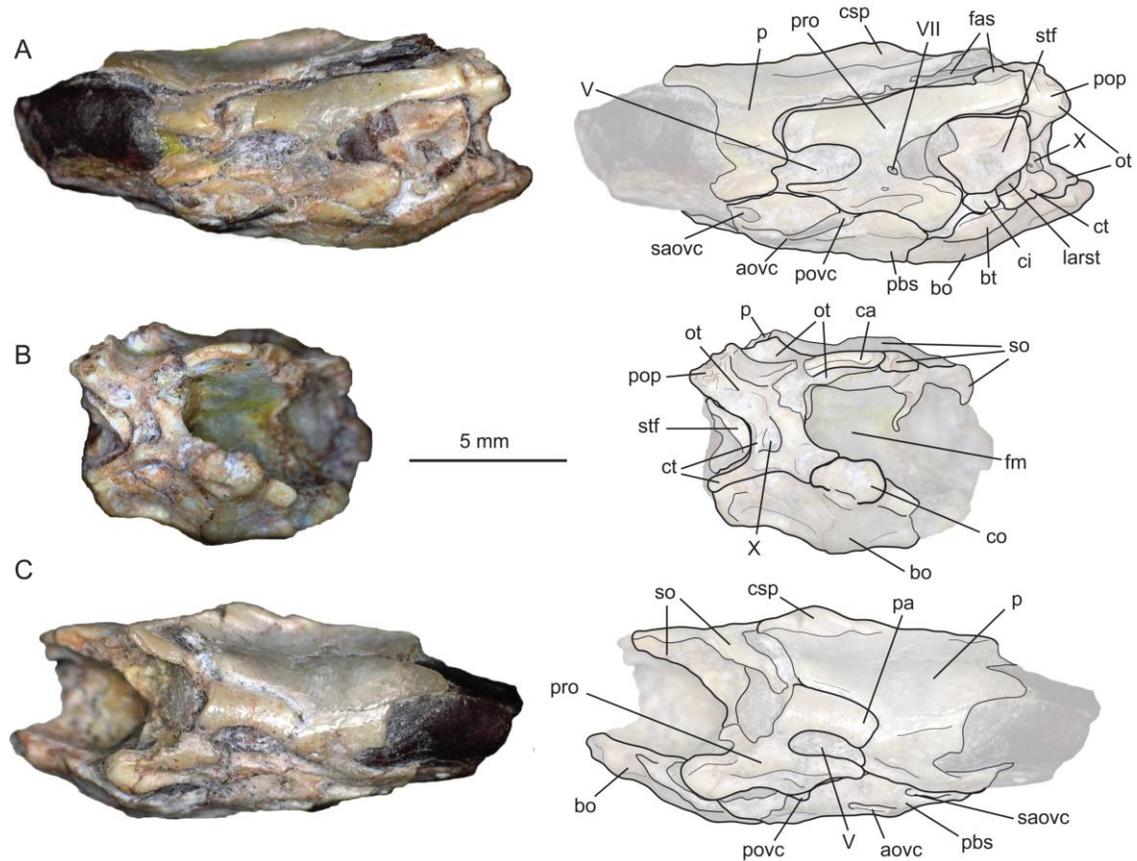
**Figura 3.1.** Preloacal media de MPCA 418 y dibujo interpretativo en vistas: **A**, anterior; **B**, posterior; **C**, lateral derecha; **D**, lateral izquierda (no dibujada); **E**, ventral y **F**, dorsal. Abreviaturas: ci, constricción interzigapofisiaria; con, cóndilo; cot, cótilo; dp, diapófisis; hk, carena hemal; lf, foramen lateral; lr, cresta lateral; nc, canal neural; pcf, foramen paracotilar; pp, parapófisis; psr, cresta parasagital; prz, prezigapófisis; poz, postzigapófisis; scf, fosa subcentral.



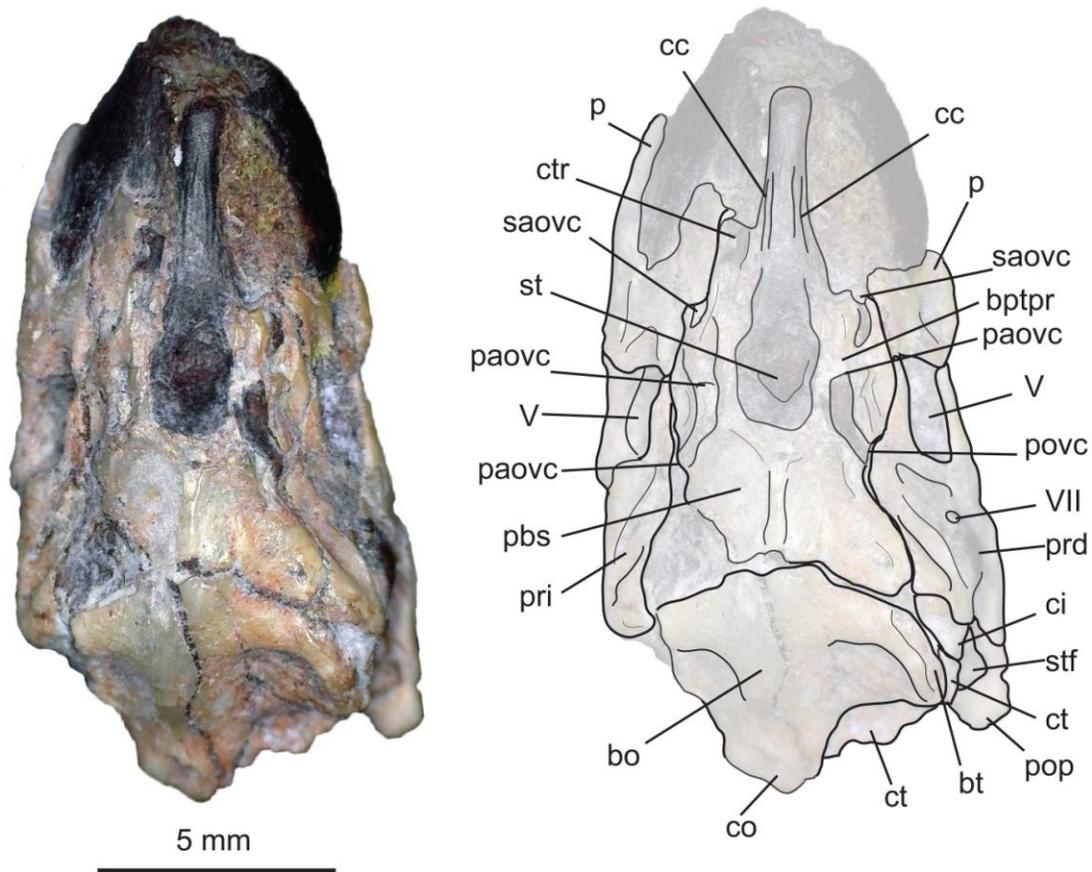
**Figura 3.2.** A-C, preclocales posteriores articuladas de MPCA 418 y dibujo interpretativo en vista: **A**, lateral izquierda; **B**, posterior y **C**, ventral. **D**, preclocaal posterior de MPCA 418 y dibujo interpretativo en vista ventral. **E-F**, fragmento proximal de costilla de MPCA 418 y dibujo interpretativo en vista: **E**, ventral y **F**, dorsal. Abreviaturas: con, cóndilo; dpaf, faceta articular para la diapósis; hk, carena hemal; lr, cresta lateral; nc, canal neural; pp, parapósis; ppaf, faceta articular para la parapósis; poz, postzigapósis; scf, fosa subcentral; tup, proceso tuberculiforme.



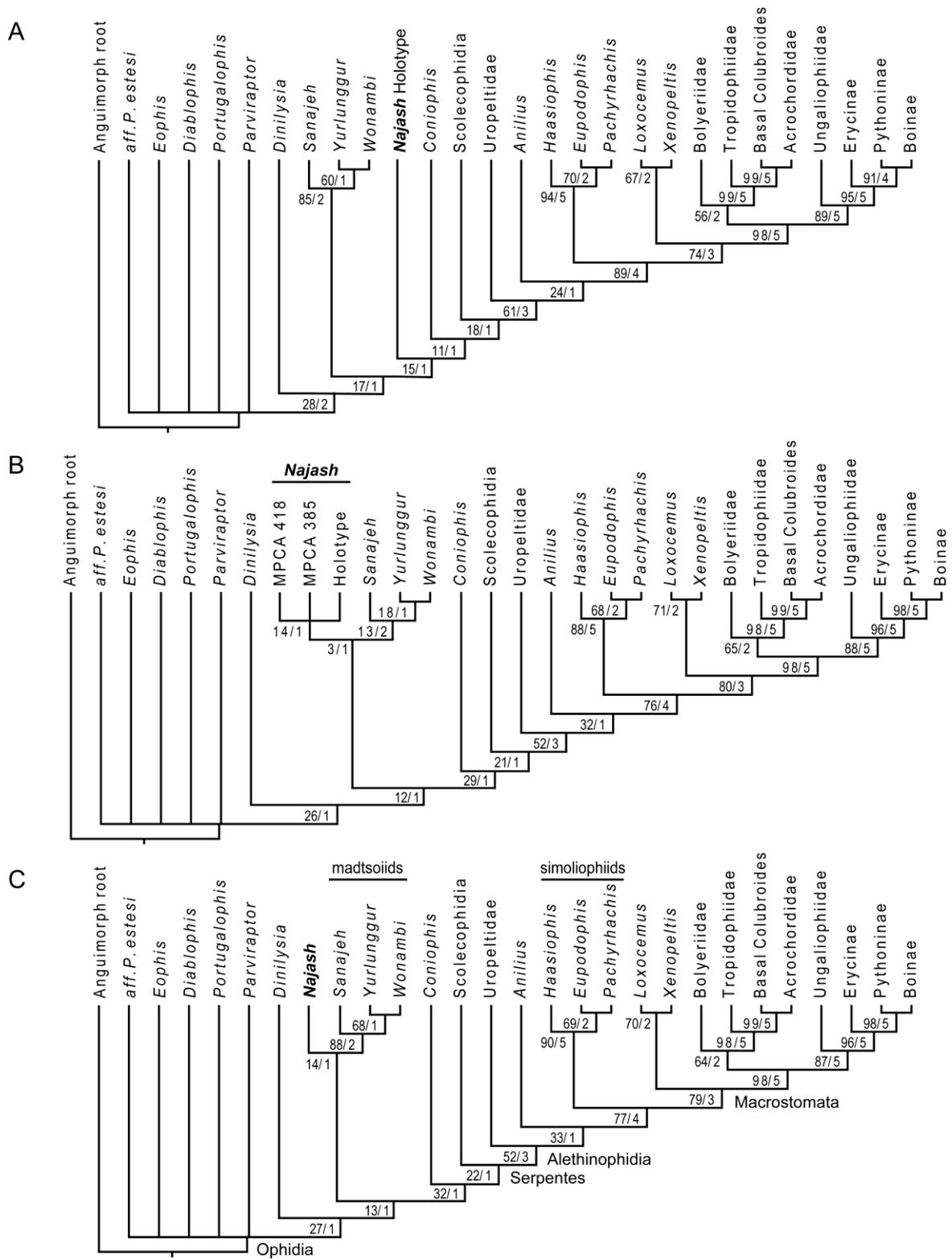
**Figura 3.3.** Cráneo parcial de MPCA 418 y dibujo interpretativo, vista dorsal. Abreviaturas: ca, cresta atlantal; csp, cresta sagital del parietal; css, cresta sagital del supraoccipital; fas, faceta articular del supratemporal; ot, otoccipital; p, parietal; pop, proceso paroccipital; prd, proótico derecho; pri, proótico izquierdo; soc, supraoccipital cubierto; soe, supraoccipital expuesto.



**Figura 3.4.** Cráneo parcial de MPCA 418 y dibujo interpretativo. **A**, vista lateral izquierda. **B**, vista posterior. **C**, vista lateral derecha. Abreviaturas: V, foramen del nervio trigémino; VII, foramen del nervio facial; X, foramen yugular; ac, cresta atlantal; aovc, abertura anterior primaria del canal vidiano; bo, basioccipital; bt, tuberosidad basal; ci, crista interfenestralis; co, cóndilo occipital; csp, cresta sagital del parietal; ct, crista tuberalis; fas, faceta articular del supratemporal; fm, foramen magnum; larst, apertura lateral del recessus scalae tympani; ot, otoccipital; p, parietal; pa, proceso alar; pbs, parabasipterygoides; pop, proceso paroccipital; povc, abertura posterior del canal vidiano; pro, proótico; saovc, abertura anterior secundaria del canal vidiano; so, supraoccipital; stf, pie de la columela.



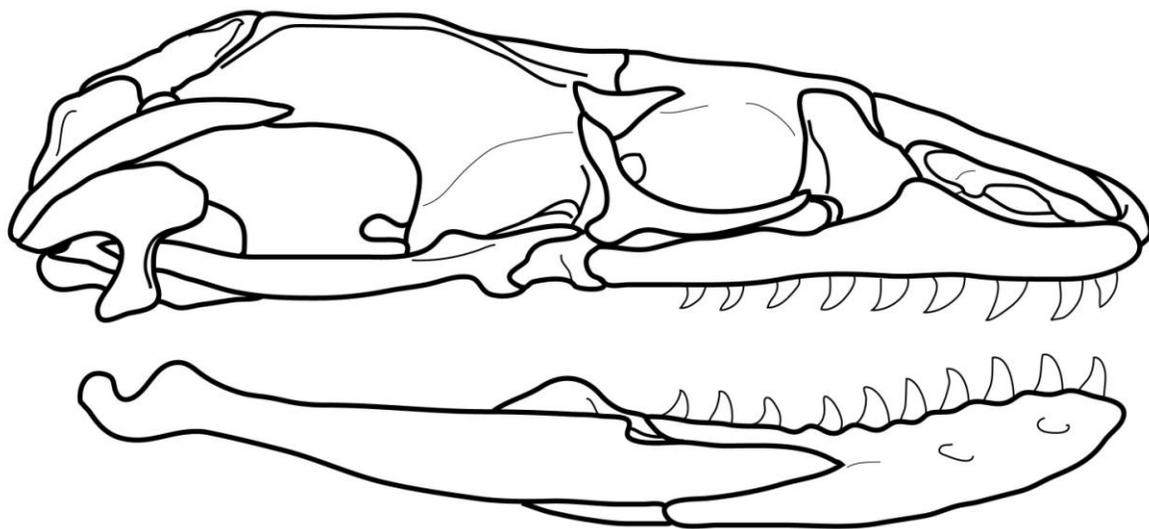
**Figura 3.5.** Cráneo parcial de MPCA 418 y dibujo interpretativo, vista ventral. Abreviaturas: V, foramen trigémino; VII, foramen del nervio facial; bo, basioccipital; bt, tuberosidad basal; bptpr, base del proceso basipterigoideo; cc, marca de la carótida cerebral; ci, crista interfenestralis; co, cóndilo occipital; ct, crista tuberalis; ctr, crista trabecularis; p, parietal; paovc, apertura anterior primaria del canal vidiano; pbs, parabasiesfenoides; pop, proceso paroccipital; povc, apertura posterior del canado vidiano; prd, proótico derecho; pri, proótico izquierdo; saovc, apertura anterior secundaria del canal vidiano; st, marca de la silla turca; stf, pie de la columela.



**Figura 3.6.** Análisis filogenético del holotipo de *Najash*, MPCA 418 y MPCA 385. A, consenso estricto de 9 árboles más parsimoniosos (MPTs) de 511 pasos cada

uno del análisis codificando sólo la información disponible en el holotipo de *Najash*. **B**, único MPT de 555 pasos del análisis incluyendo los diferentes especímenes de *Najash* como terminales separadas (Holotipo, MPCA 385 y MPCA 418). **C**, único MPT de 554 pasos del análisis combinando toda la información de *Najash* (basado en los tres especímenes) en una única terminal taxonómica. Los números junto a los nodos indican los valores de soporte de Jackknife (frecuencias absolutas)/índice de Bremer.

#### 4. Anatomía y taxonomía de las serpientes del Área Paleontológica de la Buitrera - Parte I - *Najash rionegrina*



<b>4.1. Introducción</b>	<b>106</b>
<b>4.2. <i>Najash rionegrina</i></b>	
Holotipo	109
MPCA 500	116
MPCA 385	143
MPCA 480	148
MPCA 581	154
<b>4.3. Figuras</b>	<b>161</b>

#### 4.1. Introducción

En base a lo expuesto en la Capítulo 3 el género *Najash* puede ser diferenciado de otras serpientes de manera clara sobre la base de caracteres de su morfología tanto vertebral como craneana. Sin embargo el análisis de una cantidad sustancial de nuevos ejemplares de serpientes fósiles colectados en el Área Paleontológica de La Buitrera, que incluyen la presencia de numerosos especímenes con material craneano (Figura 4.1), permite distinguir dos morfotipos craneanos distintos entre los especímenes.

Ya que los caracteres diagnósticos que permiten diferenciar a *Najash* (ver Capítulo 3) se encuentran presentes en todos los materiales aquí tratados, siendo más similares entre sí que con cualquiera otra de las serpientes examinadas, los dos morfotipos se interpretan como la presencia de dos taxones cercanamente emparentados, por lo que se pueden determinar dos especies cogenéricas. A continuación, se describirán en el capítulo 4 los especímenes asignados a la especie tipo, *Najash rionegrina* Apesteguía y Zaher, 2006, seguido en el Capítulo 5 por la descripción anatómica de los especímenes asignados a la nueva especie, dejando para el capítulo 6 la descripción y el comentario sobre la situación de los materiales que pueden ser referidos al género *Najash* pero que no pueden ser determinados de manera concluyente a nivel específico. La discusión final sobre las asignaciones taxonómicas se desarrolla en el Capítulo 8.

## 4.2. *Najash rionegrina*

### Sistemática Paleontológica

Lepidosauria Duméril y Bibron, 1839 (*sensu* Evans, 1984)

Squamata Opperl, 1811

Ophidia Brongniart, 1800 (*sensu* Lee, 1998)

*Najash* Apesteguía & Zaher, 2006

Diagnosis enmendada: las autapomorfias están indicadas por un asterisco (\*). Dentario sin placa subdental anteriormente ("subdental shelf"); \*esplénial grueso; ausencia de lateroesfenoides; foramen trigémino cerrado anteriormente por el parietal; \*superficie ventral del rostro del parabasiesfenoides fuertemente cóncava, formando un surco recto y profundo; ausencia de crista circumfenestralis; pie columelar grande y robusto; \*parietal con cresta sagital fuertemente desarrollada, terminando en un abultamiento y bifurcada en el contacto con el supraoccipital; supraoccipital grande y en forma de diamante; \*ausencia de contacto dorsal entre otoccipitales; superficie ventral del basioccipital lisa; \*segundo intercentro del axis no fusionado y con proyecciones laterales en forma de gancho a cada lado; hipapófisis presentes sólo en precloacales anteriores; presencia de intercentros articulados en precloacales anteriores; vértebras precloacales con forámenes paracotilares y un solo foramen parazigantrol a cada lado del zigantrol; crestas arcuales (*sensu* Scanferla y Canale, 2007) en precloacales medias y posteriores; \*arco neural de vértebras precloacales fuertemente facetado, con crestas parasagitales (=crestas dorsolaterales) conspicuas uniendo el borde lateral del zigófeno y el margen posterior de la postzigapófisis; vértebras precloacales con espinas neurales expandidas mediolateralmente posterodorsalmente, en forma de gota o "Y" en vista dorsal; \*precloacales medias con espinas hemales altas y angostas; \*cóndilos y cótilos de vértebras precloacales medias de ancho menor a un tercio del ancho total de la vértebra; \*vértebras precloacales con una leve

cresta lateral extendida desde la parapófisis, por debajo del foramen lateral; \*pubis largo y en forma de vara, ligeramente curvado mediolateralmente, con presencia de un foramen obturador distintivo cerca de la cabeza proximal; vértebras caudales con hemápofisis pares cortas y redondeadas.

Localidad tipo, horizonte y edad: Localidad La Buitrera, Sección superior de la Formación Candeleros. Cretácico Superior temprano (Cenomaniano).

Rango geográfico y estratigráfico: Área Paleontológica de La Buitrera.

*Najash rionegrina* Apesteguía y Zaher, 2006

Holotipo: MPCA 390–398 y MPCA 400 (Área Paleontológica de La Buitrera, Localidad La Buitrera, sitio Med 4).

Material referido: MPCA 385 (Apesteguía y Zaher 2006; Zaher et al. 2009; Garberoglio et al., 2019a), cráneo parcial aislado (Área Paleontológica de la Buitrera, Localidad La Buitrera, sitio Hoyada de Muñoz). MPCA 480, cráneo parcial articulado con vértebras cervicales y asociado a vértebras y costillas (Área Paleontológica de la Buitrera, Localidad La Buitrera, sitio sin nombre). MPCA 500 (Área Paleontológica de la Buitrera, Localidad Cerro Policía, sitio Loma del Cronopio), cráneo completo articulado con vértebras cervicales y vértebras posteriores asociadas. MPCA 581 (Área Paleontológica de la Buitrera, Localidad Cerro Policía, sitio Loma del Cronopio), cráneo parcial articulado con vértebras cervicales.

Diagnosis enmendada: Las autapomorfías están indicadas con un asterisco (\*). Serpiente de tamaño pequeño a mediano, alrededor de 1,5 metros, con miembros posteriores robustos completos al menos hasta los metatarsos. Dentario con alvéolos subcirculares; \*ausencia de dentición en el paladar; procesos basipterigoideos desarrollados y proyectados lateralmente; maxilar excluido del margen orbital por el yugal; yugal trirradiado, con un proceso posteroventral robusto y cuadrado; ausencia de crista circumfenestralis, con participación del basioccipital en el borde ventral del espacio yuxtaestapedial; foramen trigémino

subcircular; proótico globoso, con proceso alar corto y redondeado; contacto proótico-supraoccipital expuesto dorsalmente en el techo craneano; \*parietal sin cresta en forma de ala lateral; supraoccipital con ápices de punta bifurcada y con dos forámenes sobre su superficie dorsal; sutura recta entre parabasiesfenoides y basioccipital; dos vertebras con costillas cortas fusionadas anteriores al sacro; una vértebra sacra con procesos transversos cortos y cuadrados; fémur robusto con un trocánter grande; ilion elongado y en forma de vara, ligeramente curvado dorsoventralmente y aguzado posteriormente.

Localidad tipo, horizonte y edad: Localidad La Buitrera, Sección superior de la Formación Candeleros. Cretácico Superior temprano (Cenomaniano).

Rango geográfico y estratigráfico: Área Paleontológica de La Buitrera, localidades La Buitrera y Cerro Policía.

#### Descripción anatómica de los materiales asignados

##### MPCA 390-398 y MPCA 400, holotipo de *Najash rionegrina*

#### Cráneo

Dentario y esplenial. El único material craneano presente en el holotipo de *Najash rionegrina* es MPCA 390, un dentario izquierdo parcial (Figura 4.2), originalmente con la porción anterior del correspondiente esplenial en articulación (Apesteguía y Zaher, 2006; Zaher et al., 2009a). Este material sufrió una desafortunada rotura durante la manipulación del mismo en la revisión de los materiales de *Najash* por parte de otro investigador, quedando fragmentado en 3 porciones del dentario (Figura 4.2 D) más el esplenial desarticulado (Simões T. R., com. pers.). Posteriormente, se procedió a pegar nuevamente los 3 fragmentos del dentario en los puntos de contacto de las fracturas, lo cual fue llevado a cabo en una visita de estudio al Museo Provincial Carlos Ameghino con la ayuda del técnico Leonardo J. Pazo. De esta manera, ahora MPCA 390 queda compuesto por la porción anterior

del dentario (con sus 3 fragmentos pegados) y el esplenial correspondiente, ahora desarticulado (Figura 4.2 H).

Este dentario se encontró en clara asociación con el resto del esqueleto articulado que conforma el holotipo de *Najash rionegrina*, estando originalmente ubicado en el sedimento a unos 5 cm del axis (Apesteguía S., com. pers.). Al momento de su hallazgo, los elementos que componen el holotipo se encontraban originalmente en un estado mayor de articulación y/o asociación (Gallina P. A., com. pers.). Lamentablemente, frente a la falta de los implementos adecuados el material se extrajo de la única forma posible (es decir, "optimizado"), por lo que fue extraído en partes. Por este motivo, el holotipo se encuentra representado por varios bloques de diferente numeración (Scanferla, 2010). Palci et al. (2013a) excluyen al dentario como parte del holotipo debido a la ausencia de continuidad anatómica entre este y el resto del postcráneo. Sin embargo, este criterio resulta por demás conservativo en paleontología de vertebrados. Pese a la falta de elementos entre el dentario y el axis, considerando su cercanía y el carácter tafonómico de la localidad de La Buitrera, resulta confiable considerar a este elemento como parte del mismo individuo.

La superficie labial del dentario de *Najash rionegrina* es uniformemente lisa, a excepción de los dos forámenes mentonianos (Figura 4.2). Los mismos se ubican por debajo del segundo y el quinto alvéolo preservado (Palci et al., 2013a). Sin embargo, la porción anterior del mismo se encuentra claramente rota, faltando la porción de la sínfisis y probablemente uno o más alvéolos, por lo que no se puede determinar la posición exacta de los forámenes mentonianos respecto a los alvéolos en este espécimen. Los alvéolos donde se emplazan los dientes son de forma subcircular en vista dorsal (Figura 4.2), estando las posiciones dentarias separadas entre sí por crestas interdetales ("interdental ridges"), conformando un alvéolo de tres caras alrededor de cada diente. La forma de los alvéolos de *N. rionegrina* contrasta con los alvéolos mediolateralmente expandidos de MPCA 380 (Palci et al., 2013a) y otros especímenes de mayor tamaño (e.g., MPCA 419, MPCA 591) y con lo que generalmente se observa en *Dinilysia patagonica* (Palci et al., 2013a). La porción conservada del dentario presenta un margen dentario

mayormente recto, sin embargo la curvatura anterior y el área de la sínfisis mandibular se han perdido. El surco del cartílago de Meckel es profundo anteriormente y se encuentra abierto en toda la longitud preservada del dentario. A su vez es medio-lateralmente angosto en la porción más anterior del dentario y se ensancha en la porción posterior. La placa basal del dentario, al igual que en *Dinilysia*, se encuentra ausente en *Najash* (Zaher et al., 2009a; Gómez, 2011; Zaher y Scanferla, 2012). La placa subdental ("subdental shelf" *sensu* Rage y Augé, 2010) no está presente en la porción preservada en el dentario del holotipo de *N. rionegrina*, ya que el margen medial (lingual) es uniformemente liso (Figura 4.2). Diversos autores han descrito o codificado a esta estructura del dentario en *Najash rionegrina* alternativamente como ausente (Apesteguía y Zaher, 2006; Longrich et al., 2012; Caldwell et al., 2015; Garberoglio et al., 2019b) o presente (Zaher et al., 2009a; Gómez, 2011) basándose principalmente en este material. Sin embargo, el mismo se encuentra incompleto y sin la porción posterior, lo que limita la comparación de este material con otros taxones fósiles en donde esta estructura sólo está presente en la porción posterior del dentario (e.g., *Dinilysia*), superior a la articulación con la porción posterior del esplenial (Caldwell et al., 2015). El esplenial del holotipo provee poca información, ya que sólo esta preservado por una porción del rostro anterior, fracturado en tres fragmentos, cubriendo ventralmente al surco meckeliano.

#### Postcráneo

El postcráneo del holotipo de *Najash rionegrina* (MPCA 390-398 y MPCA 400) se encuentra mayormente articulado, siendo al momento el espécimen con el postcráneo preservado de manera más completa, compuesto por al menos 122 vértebras, la cintura pélvica y los miembros posteriores. Como se mencionó anteriormente en el caso del dentario, el holotipo está formado por varios segmentos con distinta numeración, debido a que su extracción en el campo fue realizada en fragmentos o porciones asociadas de lo que originalmente formaba parte de un único espécimen articulado y/o asociado.

Los materiales son los siguientes: MPCA 391, secuencia articulada de 6 vértebras cervicales (Figura 4.3), incluyendo el axis y las siguientes 5 vértebras anteriores; MPCA 392, segmento de 47 vértebras precloacales articuladas y costillas (Figura 4.4), de las cuales una fue preparada por separado y numerada como MPCA 389 (Figura 4.5); MPCA 393, formado por 3 bloques con vértebras precloacales articuladas o asociadas, uno con 9 vértebras articuladas y costillas (Figura 4.6), uno con 10 vértebras y uno con 2 ó 3 vértebras fragmentarias y restos de costillas; MPCA 394, un bloque con costillas asociadas (Figura 4.7); MPCA 395, un segmento con 6 vértebras precloacales articuladas (Figura 4.8); MPCA 396, dos vértebras caudales articuladas (Figura 4.9); MPCA 397, 19 vértebras precloacales medias y posteriores, distribuidas en 7 segmentos de vértebras articuladas más 1 vértebra suelta (Figuras 4.10, 4.11); MPCA 398, 5 fragmentos indeterminados (Figura 4.12) y MPCA 400, segmento de 19 vértebras articuladas, que incluye precloacales posteriores, sacra, cloacales y caudales, más restos articulados de la cintura pélvica y los miembros posteriores (Figuras 4.13 - 4.16).

Palci et al. (2013a) cuestionaron la inclusión de dos materiales al holotipo de *Najash rionegrina*: MPCA 398 y MPCA 399, por falta de articulación o asociación directa. La exclusión de MPCA 399 (serie de vértebras fragmentarias y costillas) está justificada, ya que este material no conformaba parte del holotipo en su descripción original (Apesteguía y Zaher, 2006) siendo añadido luego al mismo por Zaher et al. (2009a). Por lo tanto, pese a que presenten caracteres morfológicos diagnósticos para permitir su asignación a *Najash rionegrina*, no pueden ser incorporados al holotipo al no haber evidencia de su asociación directa con el mismo. Sin embargo, la exclusión de MPCA 398 esta injustificada, ya que este material si conforma la composición original del holotipo (Apesteguía y Zaher, 2006), pese a que estos fragmentos no puedan ser determinados y no esten articulados con el resto del espécimen, si asociación directa con el mismo es evidente (Apesteguía y Zaher, 2006; Zaher et al., 2009a).

Nuevas observaciones sobre el postcráneo del holotipo

La observación del holotipo de *Najash rionegrina* permite corroborar la presencia de forámenes paracotilares, aunque estos son someros y poco conspicuos (Figuras 4.8, 4.9, 4.11). Estos forámenes, comunes en otras serpientes fósiles como *Dinilysia* y madtsóidos (Rage, 1998; Scanlon, 2005a), previamente se consideraron ausentes en este taxón (Zaher et al., 2009a). La cresta lateral sobre el arco neural y el pequeño tamaño del cótilo, ambos caracteres que distinguen a *Najash* (ver Capítulo 3), se pueden observar claramente en las preclocales media del holotipo (e.g., Figuras 4.8, 4.11). Se observa que las espinas neurales del holotipo de *Najash* son relativamente altas en las preclocales medias (Figuras 4.6, 4.8), como notan Palci et al. (2013a) en la re-evaluación del taxón, pese a ser relativamente bajas en la región precloacal posterior (Figura 4.11), como reportan Zaher et al. (2009a), comparándolo así con *Anilius*.

#### Re-caracterización de la región cervical

El holotipo de *Najash rionegrina* presenta parte de la región cervical, el material numerado como MPCA 391 (Figura 4.3). Este se compone de 6 vértebras preclocales anteriores articuladas, incluyendo el axis, las cuales están relativamente bien preservadas pero oscurecidas por sedimento en varias partes. En esta sección, los arcos neurales y el intercentro del atlas no están preservados. Como fuera descrito previamente por Zaher et al. (2009a), el axis es elongado y presenta un proceso odontoideo bien definido y pleurapófisis cortas. El centro del axis presenta dos proyecciones ventrales porsteriormente orientadas, la segunda presenta unas características proyecciones laterales en forma de gancho. Estas proyecciones corresponden a los intercentros del axis (el segundo y el tercer intercentro), los cuales se encuentran libres, no fusionados al axis. Como la condición en el holotipo no está muy bien preservada, Zaher et al. (2009a) infirieron para *Najash rionegrina* la condición usual en serpientes, con el primer intercentro del axis (el segundo intercentro) suturado y el segundo intercentro del axis (el tercer intercentro) fusionado al mismo, basado en la observación de otro espécimen, MPCA 383. Sin embargo, en MPCA 383 ambos intercentros se encuentran suturados o sólo parcialmente fusionados. Pese a que Palci et al.

(2013) cuestionaron la asignación de este material a *Najash*, este axis muestra también la característica proyección lateral en forma de gancho en el tercer intercentro (el segundo del axis), lo cual indica junto al resto del material asociado a ese espécimen (MPCA 380 - MPCA 384) que pertenece al mismo género. A su vez, para el axis del holotipo también se interpreta que ambos intercentros se encuentran articulados o solo parcialmente suturados.

Otro rasgo importante de las vértebras cervicales del holotipo de *Najash rionegrina* es la presencia de intercentros libres articulados posteriormente al axis. Zaher et al. (2009a) describen a las vertebras cervicales del holotipo como portadoras de hipapófisis en forma de vara ("rod-like"). En contraste, se interpreta aquí que estas vértebras portan intercentros articulados con hipapófisis cortas de margen terminal cóncavo. En la cuarta cervical (la tercer vértebra preservada), es donde esta condición se puede ver de manera más concreta, donde el intercentro se encuentra articulado con la hipapófisis posicionada posteriormente en el margen ventral del centro, evidenciado por la línea de sutura entre ambos elementos. En la quinta cervical (la cuarta vértebra preservada), el intercentro se ha perdido (no está preservado) y la hipapófisis redondeada muestra una superficie terminal cóncava, donde se articularía el intercentro, como se puede observar en las cervicales de *Dinilysia* (Caldwell y Calvo, 2008; Garberoglio et al., 2019c). En la sexta cervical se puede observar una hipapófisis similar a la de la vértebra anterior, sin embargo la superficie distal no está bien preservada. La última vértebra preservada de la serie cervical está incompleta, solo preservada por su porción anterior, por lo que su condición no se puede determinar.

#### Re-caracterización de la región cloacal y caudal

La región cloacal de *Najash rionegrina* fue recientemente reinterpretada por Palci et al. (2013a). De acuerdo con dicha evaluación, sólo una vértebra sacra se encuentra presente en *Najash rionegrina*, ya que las vértebras originalmente interpretadas como las sacras por Apesteguía y Zaher (2006) y Zaher et al. (2009a) representan en realidad a las últimas dos precloacales, con costillas fusionadas (Palci et al., 2013a). La única vértebra sacra corresponde a la que fue originalmente identificada por Apesteguía y Zaher (2006) y Zaher et al. (2009a)

como la primer caudal con linfapófisis. Siguiendo a la vértebra sacra, se encuentran dos vértebras caudales claramente con linfapófisis. Palci et al. (2013a), de manera conservativa, reconocen la presencia de dos o más vertebras con linfapófisis, ya que el lado ventral no es visible en esa región como para determinar si a partir de la 3ra vértebra postsacra las mismas son portadoras de linfapófisis o hemapófisis. Sin embargo, desde la tercer postsacra, las vértebras muestran procesos lateralmente y anteroventralmente dirigidos, que contrastan con los procesos de las dos primeras que poseen claramente linfapófisis. Estos procesos pueden ser interpretados inequívocamente como pleurapófisis, como originalmente fueron identificadas (Zaher et al., 2009a), pese a que no se pueda observar el lado ventral.

*Najash rionegrina* también fue originalmente descrita como poseedora de "hemapófisis" de bordes romos no articulares similares a *Anilius* (Apesteguía y Zaher, 2006; Zaher et al., 2009a) en las vértebras caudales. Sin embargo, los procesos ventrales posteriores de las caudales de *Najash rionegrina*, con hueso semi-poroso de superficie distal plana son muy similares a los procesos presentes en *Dinilysia* portadores de chevrones (Garberoglio et al., 2019c). Por lo tanto, las hemapófisis caudales de *Najash rionegrina* son re-interpretadas como procesos con superficies articulares con arcos hemales o "chevrones" (intercentros caudales), los cuales no se han preservado. Por lo que se considera a las hemapófisis en *Najash* y en serpientes actuales como homólogas a las de otros lagartos, formadas solamente por el pleurocentro. En tanto que el intercentro, según la evidencia provista por *Dinilysia* (Garberoglio et al., 2019c, ver Capítulo 8), presente en otros escamados no ofidios así como en otras serpientes fósiles (Palci et al., 2013b) se ha perdido en las serpientes actuales en todo el esqueleto axial posteriormente al complejo atlas-axis (Gauthier et al., 2012; Garberoglio et al., 2019c). Las primeras dos caudales con linfapófisis del holotipo no poseen hemapófisis, mientras que en la 5ta vértebra caudal ya se encuentran presentes en la región ventroposterior del centro. Lamentablemente, las vértebras caudales 3ra y 4ta no son visibles ventralmente, por lo que no se puede determinar de

manera precisa la cantidad de vértebras pigales (vértebras caudales sin desarrollo de hemapófisis) presentes en *Najash rionegrina*, habiendo al menos dos.

### MPCA 500

Este espécimen consta de un cráneo articulado (Figuras 4.1 A, 4.19 - 4.30, 4.32 - 4.35), con el lado derecho preservado prácticamente en su totalidad, mientras que varios elementos se han perdido en el lado izquierdo, revelando aspectos de la anatomía interna. De esta manera, MPCA 500 representa uno de los cráneos más completos y mejor preservados de una serpiente fósil. Los arcos neurales del atlas y una porción del axis se encuentran articulados con el cráneo, mientras que una serie de vértebras precloacales posteriores junto a fragmentos de costillas que se encontraban cercanamente asociadas, originalmente dentro del mismo bloque (Figura 4.19), fueron separadas durante la preparación del espécimen.

#### Cráneo

Premaxilar. El premaxilar se encuentra preservado de forma fragmentaria en MPCA 500. Se puede observar una porción del proceso nasal (Figura 4.21), que muestra que el mismo es relativamente corto y ancho anteriormente, de poca extensión posterior a lo largo de los nasales, quedando confinado a la punta terminal de los mismos. En la reconstrucción del cráneo basada en tomografías computadas se pueden apreciar los procesos vomerinos del premaxilar, los cuales son pares, de forma subtriangular y bien desarrollados posteriormente (Figura 4.21). No se puede determinar si el premaxilar era dentado o no en *Najash rionegrina*, ya que la región portadora de los dientes no está preservada en MPCA 500.

Nasal. Sólo el nasal derecho está preservado en MPCA 500. Éste es robusto y en forma de L en vista dorsal (Figuras 4.20 - 4.22), la lámina dorsal es angosta anteriormente y se ensancha posteriormente en la porción de contacto con el frontal, siendo muy similar a los nasales de *Dinilysia* (Estes et al., 1970). El nasal

se extiende anteriormente hacia la punta del rostro, alcanzando aproximadamente el nivel de la punta del dentario y contacta al frontal posteriormente y posterolateralmente. Como el prefrontal se encuentra roto en su margen anterior, no se puede reconocer si el nasal alcanzaba el margen del prefrontal, excluyendolo del margen de la narina. En vista lateral, se puede observar el aspecto medial del nasal y determinar que carece de una lámina descendente (Figuras 4.20, 4.22), una condición similar a la de la mayoría de los escamados no ofidios, así como a la de *Dinilysia* y escolecofidios entre las serpientes (Zaher y Scanferla, 2012). Posteriormente, el nasal posee una extensión dorsal en forma de reborde (Figura 4.22), el cual se apoya sobre un proceso anterior en forma de repisa horizontal del frontal, formando de esta manera una sutura naso-frontal firme.

Septomaxilar. Sólo el septomaxilar derecho se encuentra preservado en MPCA 500 (Figuras 4.20, 4.21). El proceso posterior de la lámina dorsal se encuentra presente en el septomaxilar de *Najash rionegrina*, es elongado pero carece de contacto con el frontal, en contraste con lo que ocurre en macrostomados derivados (Rieppel, 2007). El septomaxilar forma el margen lateral de la abertura del órgano de Jacobson, el cual se encuentra localizado anteriormente. El septomaxilar carece de una lamina medial desarrollada y al no haber contacto sutural entre el septomaxilar y el vómer, la cúpula vomeronasal se encuentra abierta medialmente (Figura 4.23).

Vómer. El vómer derecho está preservado en MPCA 500 (Figuras 4.20, 4.21). Este hueso forma una placa larga y angosta en vista palatal, ya que la lámina posterior horizontal está pobremente desarrollada (Figura 4.23), más larga que ancha y de bordes paralelos, de forma similar a lo que se observa en el vómer de escamados no ofidios y en el poco conocido vómer de *Dinilysia*, sólo preservado fragmentariamente en el holotipo (Estes et al., 1970; Zaher y Scanferla, 2012). La lámina posterior vertical del vómer se encuentra desarrollada en *Najash rionegrina* (Figura 4.23). El vómer de *N. rionegrina* presenta una excavación profunda en su superficie dorsal, donde se aloja el nervio vomeronasal, bordeada por paredes de

hueso a ambos lados, conformando un canal que permanece abierto dorsalmente (Figura 4.23). Esta condición es intermedia entre la condición típica de Serpentes y la de escamados no ofidios. En la mayoría de las serpientes actuales, el canal del nervio vomeronasal se encuentra rodeado completamente por el vómer mediante una estructura en forma de cúpula cerrada, mientras que en escamados no ofidios el vómer sólo presenta una excavación somera por donde pasa el nervio vomeronasal (Goombridge, 1979). De esta manera, no queda definido propiamente un foramen para la salida posterior del nervio vomeronasal en el vómer de *Najash rionegrina*. La fenestra vomeronasalis externa se abre anteriormente a la excavación profunda. Un surco marcado en la superficie del vómer, posterior a la excavación del nervio vomeronasal, se identifica como el lugar donde se aloja la rama palatina del foramen facial, aunque no se puede identificar bien el foramen de salida propiamente. Posteriormente, el vómer posee dos procesos que parten de la lámina posterior horizontal, uno largo y angosto medialmente que se extiende desde la pared medial y uno corto y ancho lateralmente, el proceso palatino del vómer. Ambos procesos posteriores del vómer articulan con el palatino, encerrando al proceso coanal del mismo (Figura 4.24). Anteriormente, el vómer posee un proceso premaxilar delgado y dirigido ventralmente, que contacta al proceso vomerino del premaxilar (Figuras 4.21, 4.23). El margen medial del vómer es netamente recto. Lateralmente, el vómer muestra un margen con una expansión cóncava anterior, delimitando un margen lateral levemente convexo entre el punto más expandido lateralmente y el ápice del vómer (Figuras 4.23, 4.24). Este margen es similar a la faceta de contacto del vómer con el maxilar en algunos escamados no ofidios (e.g., *Tupinambis*). Sin embargo, no se puede corroborar la existencia de contacto entre el maxilar y el vómer ya que la porción anterior del maxilar no se ha preservado en MPCA 500. Además, algunas serpientes actuales muestran facetas o procesos similares tanto en el vómer como el maxilar (e.g., *Xenopeltis*), sin contacto entre ambos elementos.

Palatino. Sólo una pequeña porción del palatino derecho está expuesto en MPCA 500, sin embargo, se puede visualizar prácticamente completo en las

reconstrucciones basadas en tomografías computadas (Figuras 4.20, 4.23). El palatino de *Najash rionegrina* carece de un proceso anterior dentífero, al igual que en *Dinilysia* (Zaher y Scanferla, 2012). El proceso coanal del palatino muestra un contacto extenso con el vómer, por medio de un flanco anterior expandido en el palatino (Figura 4.23). El proceso maxilar del palatino está bien desarrollado, se extiende lateralmente hasta el margen anterior de la órbita, siendo visible en vista lateral (Figuras 4.1 A, 4.20). Un único foramen infraorbital, relativamente grande, se encuentra presente sobre el proceso maxilar del palatino. El proceso maxilar del palatino se ubica anteriormente en el palatino, como en *Dinilysia* y la mayoría de los escamados no ofidios. Éste proceso se apoya sobre el maxilar formando una articulación bien definida, probablemente rígida, entre estos dos elementos, pero principalmente con la superficie dorsal del maxilar, en lugar de el débil proceso palatino del maxilar. El contacto palatino-maxilar es posterior al proceso en forma de pie lateral del prefrontal y el palatino no contacta con el prefrontal (Figura 4.20). El palatino contacta posteriormente al pterigoides por medio de una articulación corta, pero compleja y de forma interdigitada (Figura 4.24). Como en todas las serpientes conocidas, el palatino de *Najash rionegrina* carece de contacto con el ectopterigoides. El palatino de *N. rionegrina* es edentado, de acuerdo a las reconstrucciones basadas en tomografías computadas donde no se observa ninguna evidencia de dentición palatal (Figura 4.24), contrastando con *Dinilysia* que posee dientes en la porción posterior del palatino (Estes et al., 1970; Zaher y Scanferla, 2012).

Prefrontal. Sólo el prefrontal derecho se encuentra preservado en MPCA 500. Articula con el frontal posterodorsalmente, por medio de un proceso en forma de lengua que se aloja en un receso sobre la porción anterior del frontal (Figuras 4.20, 4.25). Este proceso del prefrontal se encuentra separado del nasal por medio de un puente preorbital desarrollado en el frontal. El mismo también está presente en *Dinilysia* (Zaher y Scanferla, 2012), pero ausente en aletinofidios basales (e.g., *Anilius*, *Cylindrophis*). Medialmente, el prefrontal abraza dorsalmente y ventralmente al frontal (Figura 4.25), indicando la presencia de una sutura quinética entre ambos elementos. En vista dorsal, la extensión medial del

prefrontal sobre el ancho del frontal es limitada. En vista lateral, el margen lateral del prefrontal se encuentra posicionado verticalmente. El proceso en forma de pie medial del prefrontal es bajo y se apoya en el palatino, mientras que el proceso en forma de pie lateral se apoya sobre la superficie dorsal del maxilar, sin contactar el proceso maxilar del palatino (Figura 4.20). El proceso facial (proceso ascendente) del maxilar articula ampliamente con el prefrontal, aunque el contacto entre los dos elementos no está bien preservado. El proceso en forma de pie lateral del prefrontal es recibido en una muesca posterior del proceso facial del maxilar (Figura 4.26), conformando una articulación prefrontal-maxilar en *Najash rionegrina* similar a la de *Dinilysia* y *Yurlunggur*, aparentemente sin formar la articulación distintiva en forma de muesca y pestaña ("tab and notch") que se observa entre el prefrontal y el maxilar en *Anilius* y *Cylindrophis* (Longrich et al., 2012). Desafortunadamente, la porción anterior del prefrontal está rota en MPCA 500. El flanco anterior del prefrontal está ausente o no preservado y la narina está probablemente poco desarrollada, como en *Anilius*. Como en todas las serpientes conocidas, el lacrimal se encuentra ausente en *Najash rionegrina*. A su vez, en *N. rionegrina* el prefrontal no encierra completamente al foramen lacrimal (Figura 4.26).

Maxilar. El maxilar izquierdo no se ha preservado en MPCA 500, sólo se encuentra el derecho, articulado aunque sin la porción anterior (Figura 4.20). Los alvéolos en la porción preservada del maxilar derecho no son visibles a simple vista ni en las reconstrucciones basadas en tomografía computada, debido a la cobertura de sedimento y la permineralización del material. Anteriormente, el maxilar es amplio y forma un proceso facial (proceso ascendente) alto, con un margen antero-dorsal recto (Figuras 4.20, 4.26). El proceso facial en *Najash rionegrina* es más alto y desarrollado que aquellos en *Dinilysia* y *Portugalophis* (Zaher y Scanferla, 2012; Caldwell et al., 2015), similar en su grado de desarrollo al de *Wonambi* (Scanlon, 2005b). El proceso en forma de pie lateral del prefrontal articula con la porción posterior del proceso facial del maxilar (Figura 4.26), en una muesca posterior marcada sobre la superficie medial; una excavación similar está presente en *Dinilysia*, madtsóidos, *Parviraptor*, *Diablophis*, *Portugalophis* (Caldwell

et al., 2015) y también en *Anilius*, aunque no tan conspicua. Posteriormente al contacto con el prefrontal, el maxilar recibe en su superficie dorsal ligeramente cóncava al proceso maxilar del palatino. Una condición similar a la observada en *Najash rionegrina* está presente en *Dinilysia*. Ambas serpientes difieren de lo que ocurre en serpientes actuales, donde el proceso maxilar del palatino es recibido sobre el proceso palatino del maxilar, sin extensión del palatino sobre la superficie dorsal del maxilar. En cambio, el proceso palatino del maxilar está debilmente desarrollado en *Najash rionegrina*, aún mas que lo observado en *Dinilysia*, apenas sobresaliendo lateralmente del cuerpo del maxilar y localizado en frente a la órbita en *N. rionegrina* (Figura 4.24). El foramen accesorio del maxilar está ausente en *N. rionegrina*. Posteriormente, el maxilar se angosta distalmente, terminando en un proceso suborbital corto que articula con el ectopterigoides. Anteriormente al contacto con el ectopterigoides, por debajo del yugal, la superficie dorsal del maxilar muestra un área deprimida que forma una leve concavidad sobre la superficie del proceso suborbital (Figura 4.26). La mayor parte de la superficie dorsal del maxilar recibe al proceso anteroventral del yugal, quedando de esta manera el maxilar excluido totalmente del margen ventral de la órbita.

Ectopterigoides. Sólo el ectopterigoides derecho está preservado en MPCA 500, completo y articulado. El ectopterigoides en *Najash rionegrina* es corto y grácil, similar al ectopterigoides en *Anilius*, difiriendo del notablemente más robusto ectopterigoides de *Dinilysia* o *Cylindrophis*. El borde lateral del ectopterigoides en *N. rionegrina* es recto, y el mismo se expande anteriormente, formando un amplio proceso lateral que articula con el borde posterior del maxilar y extendiéndose hasta el borde posteroventral del yugal (Figuras 4.24, 4.26). En la mayoría de las serpientes actuales, el ectopterigoides posee un proceso dorsal expandido que articula con la superficie dorso-medial del maxilar. El ectopterigoides de *N. rionegrina* carece de tal proceso, como en la mayoría de los escamados no ofidios que retienen un yugal bien desarrollado (e.g., *Shinisaurus*, *Heloderma*, *Egernia*) y como se observa en algunas serpientes actuales como *Cylindrophis*, *Anilius* y otras fósiles como *Yurlunggur* (Scanlon, 2006) y probablemente también en *Dinilysia* y *Wonambi*, basado en la ausencia de una faceta prolongada sobre la

superficie del maxilar en ambos taxones. En contraste con la mayoría de las serpientes, el ectopterigoides en *N. rionegrina* posee un proceso anteromedial elongado, que contacta al maxilar ampliamente en su cara medial y se extiende ventralmente hasta el borde ventral del yugal (Figuras 4.24, 4.26). Posteriomedialmente, el ectopterigoides articula con el corto proceso lateral del pterigoides (proceso ectopterigoideo), en un contacto digitado, donde el ectopterigoides abraza al pterigoides, contactando las superficies anterodorsal y anteroventral del proceso lateral del pterigoides (Figura 4.24).

Pterigoides. En MPCA 500, sólo el pterigoides derecho está preservado y aunque se encuentra mayormente oscurecido por sedimento o por otros elementos, es completamente visible mediante las reconstrucciones basadas en tomografías computadas (Figura 4.20). Anteriormente posee dos procesos cortos que abrazan al proceso pterigoideo del palatino, estos procesos, ausentes en la mayoría de las serpientes actuales (Zaher y Scanferla, 2012) también se encuentran presentes en las serpientes fósiles *Dinilysia* y *Yurlunggur*, así como en los aletínofidios basales *Anilius* y *Cylindrophis*. El proceso lateral (ectopterigoideo) del pterigoides se encuentra bien definido, formando una expansión lateral amplia (Figura 4.24), como en aletínofidios basales (e.g., *Anilius*, *Cylindrophis*) *Dinilysia* (Zaher y Scanferla, 2012) y *Yurlunggur* (Scanlon, 2006), quedando la articulación pterigoides-ectopterigoides restringida al proceso transversal del pterigoides con el ectopterigoides en *Najash rionegrina*, al igual que en *Dinilysia*. El pterigoides es abrazado dorsal y ventralmente por extensiones mediales del ectopterigoides. El pterigoides de MPCA 500 se encuentra desplazado de su contacto con el parabasiéfenoides, pero se puede observar la faceta cóncava que recibe al proceso basipterigoideo del parabasiéfenoides en la superficie dorsomedial del pterigoides (Figura 4.24), justo posteriormente al nivel del proceso lateral (ectopterigoideo). Esta faceta está presente como un surco oval profundo sobre la superficie medial del pterigoides en MPCA 500, como se observa en el pterigoides articulado en MPCA 385, una característica también presente en *Dinilysia* (Zaher y Scanferla, 2012), pero ausente en *Wonambi* (Scanlon, 2005b), así como también en *Yurlunggur* y en las serpientes actuales (Zaher et al., 2009a), en donde el

proceso basipterigoideo contacta con una faceta dorsal sobre el pterigoides. La rama cuadrada del pterigoides de MPCA 500 es robusta, chata y expandida mediolateralmente, en forma de hoja dorsalmente y subtriangular en sección. Se puede observar en MPCA 500 que el pterigoides de *N. rionegrina* carece de un surco longitudinal. A medida que el pterigoides se extiende hacia el cuadrado, se angosta y recurva posteriormente. La superficie dorsomedial es levemente cóncava, con la concavidad enfrentando al proótico y la pared lateral del parietal (Figuras 4.20, 4.24). De acuerdo a lo que se observa en las reconstrucciones basadas en tomografías computadas de MPCA 500, el pterigoides de *N. rionegrina* carece de dentición (Figura 4.24), diferenciándose claramente de la condición del pterigoides en otros especímenes de mayor tamaño provenientes de la misma localidad, los cuales son asignados a otra especie de *Najash* (sobre la base de ésta y otras diferencias morfológicas).

Postfrontal. El elemento posterodorsal enmarcando el margen orbital en MPCA 500 se identifica como el postfrontal (Figuras 4.20, 4.26). En escamados que poseen este elemento, el mismo usualmente forma el margen posterodorsal de la órbita y típicamente se ubica sobre la sutura entre el parietal y el frontal. Esto ocurre en muchos escamados no ofidios que poseen un postfrontal diferenciado, con la excepción de los iguánidos (Palci y Caldwell, 2013). Los mismos argumentos para la identificación del postfrontal en *Dinilysia* (Estes et al., 1970; Caldwell y Albino, 2002; Zaher y Scanferla, 2012), pueden ser aplicados para identificar la presencia del postfrontal en *Najash rionegrina*, ya que el elemento orbital posterior presente en MPCA 500 comparte las mismas relaciones topológicas y morfológicas con el postfrontal de *Dinilysia*. Este hueso es trirradiado en *N. rionegrina*, similar al de *Dinilysia* como fuera previamente mencionado y también al de *Yurlunggur* (Scanlon, 2006), aunque en este último el postfrontal es mucho más elongado anteriormente, contactando al prefrontal. Los procesos dorsales anteriores y posteriores del postfrontal se apoyan sobre la sutura frontoparietal en *N. rionegrina*, con el parietal y el frontal indentados someramente formando facetas que reciben a dichos procesos (Figuras 4.25, 4.27). Justamente, el proceso dorsal anterior del postfrontal se encuentra roto, pero la sutura sobre el

frontal evidencia una extensión anterior mayor del mismo, aproximándose casi hasta la línea media del margen orbital superior (Figuras 4.20, 4.25). En la mayoría de las serpientes actuales que retienen un postfrontal identificable (e.g., *Calabaria*), éste comparte la misma posición, con la excepción de los pitónidos, cuyo postfrontal se posiciona anteriormente a la sutura fronto-parietal (Palci y Cadwell, 2013). Ventralmente, el postfrontal posee una faceta que recibe a la porción dorsal del yugal, no preservada (Figura 4.26).

Yugal. Este conspicuo elemento se encuentra preservado en el lado derecho del cráneo en MPCA 500, completando el margen orbital ventral y posteriormente (Figuras 4.20, 4.26). Este hueso es identificado inequívocamente como el yugal debido a que comparte la misma morfología y relaciones topológicas con este elemento en escamados no ofidios. Es trirradiado; con un proceso dorsal que enmarca a la órbita posteriormente, que aunque se encuentra roto, dorsalmente contactaba al postfrontal y el parietal, basado en las facetas articulatorias presentes en aquellos elementos; un proceso posteroventral, bien desarrollado e interpretado como punto de inserción del ligamento homólogo al ligamento quadratomaxilar (Palci y Caldwell, 2013); y un proceso anteroventral (rama horizontal del yugal) elongado que contacta al maxilar y se extiende anteriormente alcanzando al prefrontal. Esto confirma la presencia de un yugal incuestionable en *N. rionegrina*, resolviendo aspectos importantes de la homología de los huesos circumorbitales en serpientes, especialmente el debate sobre la identificación de un yugal en otras serpientes fósiles, tales como *Dinilysia*, *Yurlunggur*, *Pachyrachis* y *Eupodophis* (Palci y Caldwell, 2013). La diferencia del yugal de *N. rionegrina* con el de otras serpientes es que en este taxón el yugal excluye al maxilar de la órbita y articula no solamente con la superficie dorsal del maxilar, sino también con el ectopterigoides, la condición plesiomórfica en lagartos. En cuanto a la articulación con el ectopterigoides, en el caso de *Yurlunggur*, la exclusión del ectopterigoides con la articulación yugal-maxilar se debe al pronunciado elongamiento posterior del maxilar, una condición típica de serpientes derivadas (Palci y Caldwell, 2013). En *Dinilysia*, el yugal alcanza al maxilar justo anteriormente al nivel del contacto maxilar-ectopterigoides. La porción distal del maxilar de *Dinilysia* muestra un surco

en su superficie dorso-medial (obs. pers.), lo cual sugiere la presencia de una expansión del ectopterigoides. Esto podría indicar que el yugal de *Dinilysia* habría tenido una articulación similar (entre ectopterigoides y maxilar) a la observada en *N. rionegrina*. En algunas serpientes actuales, el contacto entre el yugal y ectopterigoides también existe (aunque ligamentario, no sutural), pero éste se debe a la elongación anterior del ectopterigoides que invade la superficie dorsal del maxilar (Palci y Caldwell, 2013). En cuanto a la participación del yugal en la conformación del margen orbitario, el yugal de *Najash rionegrina* posee la condición plesiomórfica del yugal de escamados no ofidios, en donde se extiende anteriormente, alcanzando el prefrontal (en ausencia del lacrimal en *N. rionegrina*) y excluyendo al maxilar del margen ventral de la órbita (Figura 4.26), una condición única presente en *Najash rionegrina* dentro de las serpientes conocidas, tanto fósiles como vivientes. Otro aspecto relevante del yugal de *Najash rionegrina* es la presencia de un proceso posterior del yugal robusto y en forma cuadrada. Un proceso similar está presente en muchos escamados no ofidios, así como también en serpientes actuales y fósiles (Palci y Caldwell, 2013). No obstante, cuando está presente en serpientes, éste nunca está tan desarrollado como se observa en MPCA 500 (Figura 4.26). Este proceso es seguramente un punto de inserción de un ligamento homólogo al ligamento quadratomaxilar presente en serpientes actuales (Palci y Caldwell, 2013).

Frontal. Sólo uno de los frontales pares está preservado en MPCA 500 (Figuras 4.20, 4.25). La mayor parte de la superficie dorsal del frontal de MPCA 500 no se ha preservado, pero se aprecia que es más largo que ancho. Antero-lateralmente, el frontal forma una muesca que recibe el proceso superior en forma de lengua del prefrontal. En posición anterior a este contacto, separado por un puente preorbital robusto, el frontal posee una repisa horizontal amplia, donde se apoya el nasal, mediante una sutura mayormente recta (Figura 4.26). Al igual que en *Dinilysia*, el puente preorbital del frontal se encuentra bien desarrollado lateralmente entre el prefrontal y el nasal. No es claro si este puente preorbital se extendía hasta el margen de la narina, excluyendo al prefrontal del mismo, ya que el margen anterior del prefrontal no está completamente preservado. La condición observada

en *N. rionegrina* se asemeja a lo que se aprecia en MACN-1013 (*Dinilysia*), donde pareciera que el prefrontal y el nasal no se contactan entre sí. Sin embargo, el holotipo de *Dinilysia* (MPL 26-410) se encuentra más completo en esa zona del rostro y muestra que el puente preorbital no se extiende por completo hasta el margen de la narina, sin separar por completo al nasal y el prefrontal (Zaher y Scanferla, 2012). En contraste, en *Yurlunggur* las narinas se encuentran expandidas posteriormente con participación del frontal, como en varanoideos y mosasaurios (Scanlon, 2006). Lo mismo ha sido inferido para *Wonambi* (Scanlon, 2005b). El margen lateral del frontal es suavemente cóncavo dorsalmente a la órbita. Posteriormente presenta una faceta articular somera para el proceso anterior del postfrontal, que seguramente se extendiera hasta aproximadamente el punto medio de la órbita, basado en esta faceta. Los flancos laterales descendentes del frontal se extienden ventralmente hasta el parabasiesfenoides. El flanco descendente del frontal contacta posterodorsalmente al parietal y se encuentra levemente emarginado en su borde distal, conformando el margen anterior del foramen óptico (Figura 4.20), el cual se encuentra localizado de esta manera posteriormente (entre el frontal y el parietal). Eso se diferencia de la condición en escolecofidios (List, 1966) y la mayoría de los uropéltidos (Olori y Bell, 2012), en donde se encuentra ubicado anteriormente, bordeado enteramente por el frontal. A su vez, el flanco descendente del frontal no contacta con el parietal ventralmente al foramen óptico, por lo que el parabasiesfenoides participa del mismo, al igual que en *Dinilysia*, *Yurlunggur* y *Wonambi* (Estes et al., 1970; Scanlon, 2005b, 2006), en contraste con la mayoría de las serpientes actuales, a excepción de colubroideos derivados (Scanlon, 2006). En vista anterior (Figura 4.25), se puede ver claramente que el frontal carece de pilares mediales, como *Dinilysia* y escolecofidios (Zaher y Scanferla, 2012). A su vez, se puede observar en sección que tanto los flancos mesiales como los procesos subolfatorios son robustos, confiriéndole al frontal una pared de hueso relativamente gruesa.

Parietal. El parietal en MPCA 500 se encuentra parcialmente preservado, con su superficie anterior mayormente erodada. Los parietales fusionados contactan a los frontales anteriormente, donde los bordes antero-laterales del parietal son

indentados por el postfrontal (Figuras 4.20, 4.27). La sutura entre el frontal y el parietal no es visible en forma propicia en MPCA 500. El parietal en *Najash* es angosto anteriormente y ensanchado posteriormente, como en *Dinilysia* y *Anilius* (Zaher et al, 2009). En *N. rionegrina*, esto no es tan marcado como los especímenes asignados a la nueva especie. De esta manera, MPCA 500 presenta una morfología algo más globosa, reflejando la morfología de algunas serpientes en estadios juveniles o sub-adultos (Palci et al., 2016). En vista lateral, el margen anterior del parietal, suavemente curvo e inclinado posteriormente bordea el foramen óptico posteriormente (Figura 4.27). Posterodorsalmente, el parietal contacta al supraoccipital por medio de una sutura amplia en forma de "V", con el ápice del supraoccipital apuntando anteriormente. La superficie dorsal preservada del parietal de MPCA 500 presenta una cresta sagital baja pero bien desarrollada (Figuras 4.20, 4.27), lo cual indica que no es juvenil, siendo probablemente un ejemplar adulto o sub-adulto. La cresta no está bien preservada y no se puede evaluar su límite posterior. En sus esquinas posterolaterales, el parietal forma junto al proótico un receso angosto donde se articula el supratemporal, superponiéndose parcialmente al proótico en vista dorsal (Figura 4.20). En *Najash rionegrina*, el proótico permanece expuesto en el techo craneano, ya que el parietal no recubre el contacto proótico-supraoccipital, como en *Dinilysia* y "anilioideos" (Zaher et al., 2009a). Los flancos laterales descendientes del parietal contactan ventralmente al parabasiesfenoides, enmarcando anteriormente la base de los procesos basipterigoideos y conformando una sutura rígida de la caja craneana (Figura 4.28), como ocurre en todas las serpientes conocidas. En vista lateral, la porción posterior de los flancos descendientes del parietal contactan los procesos anteriores del proótico, participando en el margen anterior del foramen trigémino. La participación del parietal en el margen del foramen trigémino se ha registrado en especímenes juveniles de *Dinilysia*, pero no en adultos (Scanferla y Bhullar, 2014), un patrón ontogenético similar se ha observado en serpientes actuales (Scanferla y Bhullar, 2014; Palci et al., 2016). Sin embargo, también ocurre en casos adultos de serpientes actuales (e.g. *Epicrates*) y se registra en especímenes de *Najash* que claramente no muestran morfología juvenil. La sutura

entre el parietal y el proceso alar del proótico (el proceso anterior dorsal del proótico), el cual se superpone sobre el parietal (Figura 4.27), es amplia y en forma de "L", de forma suave y redondeada en *Najash rionegrina* (Figura 4.20). En MPCA 500, la pared lateral de los flancos descendientes del parietal muestra una cresta redondeada que corre postero-ventralmente en un contacto curvo desde el margen posterior del postorbital hacia el parabasiesfenoides (Figura 4.27). Una estructura similar está presente en el parietal de *Cylindrophis*. El parietal de *Najash rionegrina* carece antero-lateralmente de una expansión cóncava, en contraste con el ala parietal ("parietal wing") que se observa en especímenes asignados a la nueva especie de *Najash* y que también poseen *Dinilysia*, *Yurlunggur* y *Wonambi* (Caldwell y Albino, 2002; Scanlon, 2005b, 2006). MPCA 500 presenta sólo un suave facetamiento del flanco descendiente del parietal, a lo largo de una línea curva desde el postfrontal hacia el borde inferior del proceso alar.

Parabasiesfenoides. Aunque este elemento es poco visible directamente en MPCA 500, las reconstrucciones de tomografías computadas muestran al parabasiesfenoides completo (Figuras 4.20, 4.28, 4.29). El mismo contacta al parietal y al frontal antero-dorsalmente, al proótico postero-dorsalmente y al basioccipital posteriormente. El rostro del parabasiesfenoides, de forma subtriangular, tiene un marcado surco cóncavo longitudinal en su superficie ventral (Figura 4.29), carácter considerado diagnóstico para *Najash* (Apesteguía y Zaher, 2006; Zaher et al., 2009a), y presente aquí en especímenes asignados a las dos especies consideradas dentro del mismo género (e.g., MPCA 385, MPCA 536, MPCA 591). El extremo proximal del rostro posee un proceso corto ubicado medialmente al palatino que se proyecta anteriormente (Figura 4.28), aproximándose al extremo posterior del vómer. Si bien este proceso se ubica de manera relativamente ventral con respecto al eje del rostro parabasiesfenoidal, se identifica como el proceso cultriforme y la quilla/proceso intercoanal se considera ausente. Ya que se observa que cuando este último elemento está presente, o bien se extiende en forma de una quilla posteroventral al proceso cultriforme (e.g., *Cylindrophis*) o como una bifurcación ventral al proceso cultriforme que se

proyecta anteriormente (e.g., *Python*; ver Olori y Bell, 2012). El proceso coanal también ha sido considerado ausente en *Dinilysia*, según Zaher y Scanferla (2012), si bien resulta difícil de observar en este taxón. Posteriormente el parabasiesfenoides contacta al basioccipital en una sutura lisa y recta, localizada al nivel del margen anterior de la fenestra ovalis (Figura 4.28). En la región posterior al foramen óptico el rostro del parabasiesfenoides es relativamente ancho, mientras que el rostro, más fino, participa en el aspecto ventral del foramen óptico, ya que el parietal y el frontal no se contactan ventralmente. Esta condición es como en *Dinilysia*, *Yurlunggur* y *Wonambi*, pero difiere de aquella de la mayoría de las serpientes actuales (Estes et al., 1970; Scanlon 2005b, 2006). La crista trabecularis observable en MPCA 500 indica que en *Najash rionegrina* es elongada en vista lateral, no corta e indistinta como en escolecofidios, de acuerdo a lo observado en las reconstrucciones basadas en tomografías (Figuras 4.28, 4.29). Los surcos donde se alojaban las trabeculae cranii, visibles en la superficie lateral y dorsal del parabasiesfenoides (Figuras 4.28, 4.29), indican una configuración platibásica para el cráneo de *N. rionegrina*. Posteriormente, la superficie ventral del cuerpo central del parabasiesfenoides es mayormente lisa en MPCA 500, como en *Dinilysia*, careciendo de una quilla media desarrollada para la inserción de musculatura asociada al pterigoideo (el protractor pterygoidei), una característica que lo diferencia de otras serpientes fósiles en donde se encuentra presente una quilla bien desarrollada, como *Sanajeh*, *Yurlunggur* y *Wonambi* (Wilson et al., 2010). Las alas laterales expandidas del parabasiesfenoides, carácter típico de serpientes aletínofidas (Scanlon, 2003), se encuentran ausentes en *Najash rionegrina*. Los procesos basipterigoideos, de acuerdo a las reconstrucciones basadas en tomografías computadas, se encuentran poco desarrollados o mal preservados en MPCA 500, sólo visible la base de los mismos (Figuras 4.28, 4.29) y en el lado izquierdo se puede apreciar que la base preservada se proyecta anterolateralmente, como en MPCA 385. Al igual que en la mayoría de las serpientes, las esquinas posterolaterales del parabasiesfenoides no se encuentran fuertemente proyectadas ventralmente, en contraste con *Dinilysia* y escamados no ofidios (Zaher y Scanferla, 2012). Se puede observar en

las reconstrucciones basadas en tomografías computadas, en vista interna del parabasiesfenoides (Figura 4.29), que la silla turca en *Najash rioengrina* se encuentra bordeada posteriormente por un dorsum sellae distintivo, aunque bajo. La silla turca, de forma ovalada, se encuentra ubicada en una posición relativamente central del cuerpo del parabasiesfenoides en MPCA 500, aunque no tan anterior como en MPCA 418 (ver capítulo 3), *Dinilysia*, *Wonambi* y la mayoría de los aletínofidios (Rieppel, 1979a; Scanlon, 2005b; Zaher y Scanferla, 2012), sino ubicándose más cercano al basioccipital como en *Anilius*, *Cylindrophis* y escolecofidios (Rieppel, 1979a; 1979b). La abertura posterior del canal vidiano no es propiamente visible en MPCA 500 y no se puede discernir con exactitud su ubicación. A su vez, en vista dorsal (Figura 4.29), un área levemente deprimida anteromedialmente a la base de los procesos basipterigoides probablemente corresponda a la abertura anterior secundaria del canal Vidiano, aunque la zona no está bien preservada.

Proótico. El proótico se encuentra presente como una osificación individual en el cráneo de *Najash*, no fusionado al resto del basicraneo. En MPCA 500 Es grande y robusto, relativamente globoso y en forma de "I" (Figuras 4.20, 4.28, 4.30). El foramen trigémino es único e indiviso, ya que el lateroesfenoides está ausente, de manera similar a *Dinilysia*, madtsóidos (e.g., *Sanajeh*, *Yurlunggur*, *Wonambi*) y escolecofidios (List, 1966; Scanlon, 2006; Wilson et al., 2010; Zaher y Scanferla, 2012). Los márgenes posterior, dorsal y ventral del foramen trigémino se encuentran formados por el proótico, por medio de un proceso anterior dorsal del proótico ancho y de borde romo (el proceso alar) y un proceso anterior ventral del proótico más angosto. El margen ventral del proceso alar es marcadamente cóncavo, conformando un foramen trigémino semicircular y de gran tamaño (Figura 4.30). El proceso alar se superpone al flanco descendente del parietal, evidente por la faceta visible en la reconstrucción del parietal (Figura 4.27), siendo esta la condición típica de serpientes (Scanlon, 2005b). La sutura entre el proceso alar del proótico y el flanco descendente del parietal es en forma de "L", como en *Dinilysia*, pero en *Najash rionegrina* el proceso alar es más corto y de borde redondeado. El margen anterior del foramen trigémino se encuentra conformado

por el parietal, ya que el proceso anterodorsal (proceso alar) del proótico y el proceso anteroventral del proótico no se contactan entre sí. Zaher et al. (2009a) sugirieron que ambos procesos del proótico se contactaban entre sí cerrando completamente el foramen trigémino en *Najash*, basado en lo que interpretaron como la faceta sutural del proótico sobre el flanco del parietal en el espécimen referido MPCA 385. Sin embargo, la anatomía de MPCA 500 y otros materiales (e.g., MPCA 418, MPCA 581, MPCA 591), donde ambos procesos del proótico se encuentran bien preservados, no verifica esta interpretación sino que demuestra claramente que el parietal forma el margen anterior del foramen trigémino en *Najash*. En especímenes adultos de *Dinilysia* el proótico cierra completamente el foramen trigémino anteriormente (Caldwell y Calvo, 2008; Zaher y Scanferla, 2012), aunque el parietal participa en el margen anterior en especímenes juveniles asignados al mismo taxón (Scanferla y Bhullar, 2014). Este cambio ontogenético observado en *Dinilysia* también ocurre en serpientes actuales (Palci et al., 2016). Igualmente, en algunas serpientes actuales (Cundall y Irish, 2008), el parietal también participa en el margen anterior del foramen trigémino en individuos adultos, como ocurre en *Najash*. El foramen para la salida del nervio facial (VII) se encuentra localizado postero-ventralmente al borde posterior del foramen trigémino, ligeramente posterior al nivel de la abertura posterior del canal vidiano (Figura 4.28), por sobre una depresión que se extiende sobre la superficie de la porción ventral del proótico. El borde posterior del proótico es cóncavo y delimita el margen anterior de la fenestra ovalis. La crista prootica, una estructura común en serpientes derivadas donde el margen posterior del proótico recubre al pie columelar, no se encuentra desarrollada en MPCA 500, así como en ningún otro espécimen referido a *Najash* (contra Apesteguía y Zaher, 2006; Zaher et al., 2009a). Lo que Zaher et al. (2009a) interpretan como "crista prootica" en *Najash* (basado en MPCA 385), se interpreta como nada más que el margen posterior del proótico (Caldwell y Calvo, 2008). A simple vista, un flanco posterior del proótico parece recubrir parcialmente el pie columelar en el lado izquierdo del cráneo de MPCA 500, creando la apariencia de una "crista prootica" (Figura 4.30). Sin embargo esto se interpreta como un efecto tafonómico, creado por un

desplazamiento interno del pie columelar con respecto de su posición natural. Se puede observar un vacío importante entre el pie columelar y la pared medial del proótico en el lado izquierdo de MPCA 500 (Figura 4.28 A), evidenciando dicho desplazamiento, ya que el pie columelar normalmente se encuentra en contacto con la pared medial del proótico, independientemente de la presencia o ausencia de una crista prootica desarrollada (Figura 4.31). Además, este flanco aparente no se observa en el lado derecho de MPCA 500, donde no se aprecia ninguna crista prootica y el pie columelar se encuentra en su posición natural, aunque resulta difícil de observar en vista directa debido a la presencia del cuadrado articulado, se puede corroborar en las reconstrucciones basadas en tomografías computadas (Figuras 4.28, 4.30). Por lo tanto, MPCA 500 evidencia que el pie de la columela no se encontraba recubierto por el proótico en *Najash rionegrina*, lo cual implica la ausencia de la crista circumfenestralis en este taxon. El proceso posterodorsal del proótico se extiende sobre el pie columelar y contacta al otoccipital posteriormente. En vista dorsal (Figura 4.20), corre paralelo al parietal y presenta un receso somero donde articula el supratemporal. Posterodorsalmente, el proótico se expande medialmente y contacta al supraoccipital. El contacto proótico-supraoccipital sólo es visible en el lado izquierdo de MPCA 500, medialmente a la faceta del supratemporal, donde parte del parietal se ha roto y perdido (Figura 4.20). Pero el límite posterior del parietal preservado en el lado derecho de MPCA 500 evidencia que el contacto-supraoccipital se encontraba expuesto en el techo craneano de *Najash rionegrina*, aunque la porción del proótico no esté preservada, se puede observar que el parietal no recubre la zona de contacto, quedando expuesto en vista dorsal el límite lateral del supraoccipital en MPCA 500, medialmente al supratemporal, en dicha zona se observa la faceta donde articulaba el proótico (Figura 4.20). El contacto entre supraoccipital y proótico también está expuesto dorsalmente en *Dinilysia*, *Anilius* y *Cylindrophis* (Estes et al., 1970; Zaher et al., 2009a), a diferencia de lo que se observa en los cráneos de mayor tamaño provenientes del Área Paleontológica de La Buitrera, los cuales son asignados a la nueva especie de *Najash*. Ventralmente, el proótico contacta el borde postero-lateral del parabasiesfenoides y el borde antero-lateral

del basioccipital. El proceso posteroventral del proótico es de menor extensión que el proceso posterodorsal, extendiéndose posteriormente hasta contactar la crista interfenestralis del otoccipital.

Otoccipital. Los otoccipitales, conformados por la fusión del exoccipital y el opistótico (*sensu* Maisano, 2001) forman la región occipital y la región ótica posterior del cráneo (Figuras 4.20, 4.28, 4.30). Contactan anteriormente al supraoccipital y al proótico, lateralmente al proótico y ventralmente al proótico y al basioccipital. La articulación con el supraoccipital es amplia, conformando dos líneas de sutura convexas anteriormente entre el supraoccipital y cada uno de los otoccipitales, que no convergen entre sí posteriormente debido a que el límite posterior del supraoccipital separa dorsomedialmente a ambos otoccipitales en *Najash* (Figuras 4.20, 4.30), como en *Haasiophis* y escamados no ofidios (Zaher et al., 2009a). Se puede corroborar en las reconstrucciones basadas en tomografías computadas que ambos otoccipitales permanecen también separados ventralmente al supraoccipital, el cual forma parte del margen dorsal del foramen magnum en *Najash rionegrina* (Figura 4.30). Esto contrasta con lo que ocurre generalmente en boidos actuales, donde si bien existe variación (Zaher y Rieppel, 2002), generalmente cuando los otoccipitales se encuentran dorsalmente separados por el supraoccipital, si se contactan ventralmente, excluyendo de esta manera al supraoccipital del margen dorsal del foramen magnum. Al estar comprimido, no se puede corroborar la condición precisa en *Haasiophis* (Rieppel et al., 2003). Posteriormente, el otoccipital presenta una cresta atlantal conectada al proceso paroccipital por medio de un margen transversalmente cóncavo, el cuál define una leve muesca en vista dorsal, una condición intermedia entre lo que se observa en algunos escamados no ofidios como *Lanthanotus* y la muesca conspicua que se observa en "anilioideos", como *Cylindrophis* o *Anilius* (Estes et al., 1970). En contraste, en *Dinilysia* la cresta atlantal y el proceso paroccipital se conectan por medio de un margen continuo (Estes et al., 1970). En *Najash*, el proceso paroccipital es largo y bien desarrollado posteriormente, más que en cualquier serpiente conocida exceptuando a *Dinilysia*, en la cual se extiende posteriormente más allá del nivel del cóndilo occipital. En MPCA 500 se puede

observar que el proceso paroccipital se extiende posteriormente hasta el mismo nivel que el cóndilo occipital, sin sobrepasarlo (Figura 4.28). La abertura del foramen yugular se ubica postero-lateralmente dentro de un área deprimida, la cual está definida lateralmente por el margen posterior de la crista interfenestralis y ventralmente por el margen dorsal de la crista tuberalis (Figura 4.30). En vista lateral el foramen yugular es visible, ya que no se encuentra oculto por el otoccipital. La crista interfenestralis separa el pie columelar y a la fenestra ovalis de la apertura lateral del recessus scalae tympani (homólogo a la fenestra rotunda en escamados no ofidios), mediante una estructura grácil que se ensancha ventralmente al pie columelar, alcanzando anteriormente el borde posterior del proceso posteroventral del proótico por medio de un proceso robusto. En MPCA 500 el proceso accesorio de la crista interfenestralis permanece separado posteriormente de la crista tuberalis (Figura 4.30). La falta de contacto entre ambas crestas del otoccipital se puede observar claramente en las reconstrucciones basadas en tomografías computadas, donde se evidencia la participación del basioccipital en la conformación del margen ventral de la apertura lateral del recessus scalae tympani. Esta condición también se observa en *Dinilysia* (Zaher y Scanferla, 2012; Palci y Caldwell, 2014) y el cráneo fragmentario de *Menarana* (LaDuke et al., 2010). Esta condición en MPCA 500 evidencia aún más la ausencia de una crista circumfenestralis en *Najash rionegrina* (en conjunto con la ausencia de una crista proótica) y muestra una clara diferencia con la condición observada en otros especímenes de ofidios del Área Paleontológica de La Buitrera, como MPCA 418.

Supratemporal. En MPCA 500 la porción posterior del supratemporal derecho está bien preservada y articulada (Figura 4.20). A su vez, en ambos lados se puede apreciar la faceta articular donde se alojaba el supratemporal (el cuál no se ha preservado en el lado izquierdo). El borde posterior del supratemporal derecho de MPCA 500 permite confirmar que el mismo se encuentra totalmente incorporado al techo craneano en *Najash rionegrina*, sin un proceso libre posterior (Figura 4.30), como en aletínofidios basales (e.g., *Anilius*, *Cylindrophis*). Articula sobre una faceta larga que se angosta anteriormente, extendida desde la región

posterodorsal del proótico y el parietal, proximalmente, hasta el límite posterior del proceso paroccipital del otoccipital, distalmente. De acuerdo al surco sobre la superficie del parietal dejado por la faceta articular, el límite anterior del supratemporal está localizado por detrás del borde posterior del foramen trigémino (Figuras 4.20, 4.30). El supratemporal de MPCA 500 muestra que en *Najash rionegrina* éste es muy similar al de *Dinilysia* y el de aletínofidios basales como *Anilius* y *Cylindrophis*. El margen posterior del supratemporal posee una expansión ventral corta que abraza medialmente al proceso paroccipital y forma lateralmente un amplio contacto con el proceso supraestapedial del cuadrado (Figura 4.30). Donde el supratemporal se ha perdido, quedando expuesta la faceta articular sobre el otoccipital, se puede observar que la superficie del mismo presenta crestas irregulares al igual que en otros especímenes de *Najash* y como se ha descrito también en *Wonambi* (Scanlon, 2005b).

Supraoccipital. El supraoccipital es impar y su superficie expuesta ocupa en MPCA 500 una porción relativamente grande del techo craneano (Figura 4.20), característica presente en todos los especímenes asignados a *Najash*, comparable en forma y proporción a lo observado en juveniles de especies actuales (Zaher et al., 2009a; Palci et al., 2016). Presenta una característica forma de diamante y contacta al parietal anteriormente por medio de una sutura amplia y en forma de "V". Contacta a los otoccipitales lateralmente a través de una sutura cóncava a cada lado que converge posteriormente sin conectarse, ya que separa dorsalmente a ambos elementos. En MPCA 500, ambos ápices del supraoccipital, anterior y posterior, terminan en una punta levemente bifurcada (Figura 4.20), como en MPCA 385. La cresta sagital media del parietal se continúa posteriormente sobre la superficie del supraoccipital, extendiéndose hasta la línea media del mismo, levemente desarrollada y terminando en un ensanchamiento posterior. Lateralmente a la cresta media, a cada uno de los lados se encuentra un área deprimida donde se aloja un pequeño foramen sobre la superficie del supraoccipital en MPCA 500 (Figura 4.20). En vista posterior, se observa que el supraoccipital contribuye a la formación del borde superior del foramen magnum

(Figura 4.30). El supraoccipital de *Najash* difiere del de *Dinilysia* en la ausencia de crestas transversas (Zaher y Scanferla, 2012)

Basioccipital. El basioccipital es totalmente visible en las reconstrucciones basadas en tomografías computadas de MPCA 500 (Figuras 4.20, 4.28, 4.30), mientras que se encuentra mayormente oculto por otros elementos o por sedimento para su observación directa en el espécimen. El basioccipital forma la mitad posterior del piso de la caja craneana y contribuye junto al otoccipital a conformar el margen ventral del foramen magnum y la mayor parte del cóndilo occipital. Es amplio y ancho, con proporciones similares al de el basioccipital de *Menarana* y *Dinilysia* (Laduke et al., 2010; Zaher y Scanferla, 2012). Los procesos posterolaterales del basioccipital se encuentran bien desarrollados y orientados posteriormente. Se combinan distalmente con la cresta tuberalis, conformando una cresta elongada que conecta la tuberosidad basal del basioccipital anteriormente con el margen dorsal del cóndilo occipital posteriormente, una condición observada también en *Dinilysia* y madtsóidos (Garberoglio et al., 2019b). En MPCA 500 el basioccipital se expande lateralmente, formando el margen ventral de la apertura lateral del recessus scalae tympani, como en *Dinilysia*. La superficie ventral del basioccipital en MPCA 500 es suavemente cóncava a lo largo de sus márgenes laterales y mayormente lisa medialmente, sin una cresta o quilla sagital marcada.

Cuadrado. El cuadrado derecho se encuentra articulado en MPCA 500 (Figuras 4.20, 4.30). Al igual que en *Dinilysia* y aletínofidios basales como *Anilius*, MPCA 500 muestra que el cuadrado está orientado verticalmente en *Najash rionegrina*, no anteriormente inclinado como ocurre en escolecofidios. La morfología general del cuadrado de *Najash rionegrina* es similar a la del cuadrado de *Dinilysia*, *Yurlunggur*, *Cylindrophis*, *Anilius* y *Xenopeltis*. El cóndilo cefálico es grande y antero-posteriormente elongado (Figuras 4.30, 4.32), si bien el extremo anterior se encuentra dañado en MPCA 500. El proceso supraestapedia, en forma de martillo, es prominente, bien definido y proyectado posteriormente en un grado similar a lo observado en *Dinilysia*, proveyendo una superficie amplia de

articulación con el supratemporal (Figuras 4.30, 4.32). La superficie media del margen ventral del proceso supraestapedial es ligeramente cóncava, mientras que la superficie del margen dorsal, ventralmente dirigido, es suavemente convexa. El eje vertical del cuadrado es corto y robusto, lateralmente expandido. En su superficie media, el eje vertical carece de un proceso articulario, ya que no se encuentra evidencia de un punto de contacto para la columela, la cual seguramente contactara con el margen posterior del proceso supraestapedial. El borde dorsal del cóndilo cefálico se encuentra excavado posteriormente por un surco somero (Figura 4.32), al igual que en *Cylindrophis*, *Anilius*, *Dinilysia* y *Yurlunggur* (Zaher et al., 2009a), observado también en el cuadrado previamente conocido de la misma localidad, MPCA 387 (Zaher et al., 2009a). Una fina cresta media corre verticalmente a través de la superficie medial del eje vertical del cuadrado, limitando medialmente la expansión mediolateral del mismo (Figura 4.32). Anteriormente, el cuadrado es marcadamente cóncavo, con el margen lateral del cóndilo cefálico posicionado más anteriormente que el margen medial. La superficie articular con el hueso compuesto del cóndilo mandibular es marcadamente cóncava (Figura 4,32), con el margen medial del cóndilo mandibular posicionado mas anteriormente que el margen lateral.

Columela. La columela en MPCA 500 posee un pie grande y masivo, de forma aproximadamente elipsoidal que cubre casi completamente la cápsula ótica (Figuras 4.20, 4.28, 4.30). El pie columelar permanece expuesto casi completamente en vista lateral en el cráneo de *Najash rionegrina* (Figura 4.30), en ausencia de una crista circumfenestralis. La vara de la columela es gruesa, robusta y orientada posterodorsalmente (Figura 4.30). La orientación dorsal de vara de la columela y la ausencia de un punto de contacto sobre el eje del cuadrado, el cual carece de un proceso articular (Figura 4.32), indican que posiblemente la vara de la columela contactaría al proceso suprestapedial del cuadrado, como ocurre en *Dinilysia* y aletinofidios basales como *Anilius*, *Cylindrophis* y *Xenopeltis*. Gran parte de la vara de la columela derecha de MPCA 500 es visible en las reconstrucciones basadas en tomografía computadas, donde se puede observar que la misma se orienta postedorsalmente y se dirige hacia el

proceso supraestapedia. La falta de contacto entre la punta distal de la vara de la columela y el proceso supraestapedia del cuadrado posiblemente indique la presencia de un elemento extracolumelar cartilaginoso entre ambos, no preservado, como se puede observar en *Anilius* (ver Figura 2.26) o en la serie completa de estos elementos preservada en *Dinilysia patagonica* (Caldwell y Albino, 2002).

## Mandíbulas

Todos los elementos que componen a la mandíbula están preservados en MPCA 500, estando la misma formada por dentario, coronoides, esplenial, angular y al igual que en todas las serpientes conocidas, por un hueso compuesto, formado por la fusión del resto de los elementos post-dentarios (Figuras 4.20, 4.33, 4.34, 4.35).

Dentario. Ambos dentarios se encuentran preservados completos y articulados en MPCA 500. El cartílago de Meckel se encuentra abierto hasta la punta del dentario (Figura 4.35). La placa subdental del dentario ("subdental shelf") se encuentra presente sólo en la porción posterior del dentario en MPCA 500 (Figura 4.35), al igual que en otras formas fósiles como *Dinilysia*, el dentario asignado a *Coniophis* por Longrich et al. (2012) y *Yurlunggur* (Caldwell et al., 2015). Esta estructura originalmente fue considerada ausente en *Najash rionegrina* por Apesteguía y Zaher (2006), en base a lo observado en el dentario del holotipo (MPCA 390). Subsecuentes autores siguieron este criterio (e.g., Longrich et al., 2012; Caldwell et al., 2015; Garberoglio et al., 2019a), mientras que otros autores lo consideraron presente en alguna forma (Zaher et al., 2009a; Gómez, 2011). Pese a que en el holotipo se verifica la ausencia de la placa subdental en la porción preservada (Figura 4.2), el mismo se encuentra incompleto y sin la porción posterior por lo que no se puede corroborar la ausencia total, como fuera previamente propuesto. Las reconstrucciones basadas en tomografías computadas de MPCA 500 sí permiten corroborar la presencia de la placa subdental ("subdental shelf") en la zona posterior en este espécimen y corroborar esta estructura como presente en el dentario de *Najash rionegrina*. En contraste con la condición de *N. rionegrina*, la

placa subdental se encuentra desarrollada a lo largo de toda la longitud del dentario en *Diablophis*, *Portugalophis* y *Eophis*, la condición considerada como plesiomórfica para escamados (Estes et al., 1988), mientras que se encuentra totalmente ausente en las serpientes actuales (Caldwell et al., 2015), así como en otros grupos de lagartos como los varanoideos, anfisbenas y algunos iguánidos (Estes et al., 1988; Rieppel y Zaher, 2000). Esto indica que la condición en *N. rionegrina* y otras formas basales resulta intermedia entre la condición plesiomórfica (placa subdental desarrollada) presente en los ofidios geológicamente más antiguos conocidos y la condición derivada (placa subdental ausente) de las serpientes actuales. La sínfisis mandibular se encuentra fuertemente proyectada medialmente en MPCA 500 (Figuras 4.33, 4.34), mostrando el margen anteromedial del dentario un proceso sinfisial corto y redondeado, similar en su proyección medial al descrito para MPCA 380 (Zaher et al., 2009a) aunque sin el margen recto, indicando probablemente una sutura ligamentaria y móvil entre ambos dentarios para *Najash rionegrina*, un rasgo que no se encuentra preservado en el holotipo ya que la porción anterior está rota (Figura 4.2). El proceso sinfisial es continuo posteriormente con el margen dentario en MPCA 500. El dentario posee dos forámenes mentonianos relativamente grandes, claramente visibles en el lado expuesto a simple vista (Figura 4.1). En MPCA 500, el primer foramen se aloja a la altura del cuarto alvéolo y el segundo a la altura del sexto alvéolo (Figura 4.35), al igual que en MPCA 380. Esto no se puede evaluar correctamente en otros especímenes que no conservan el ápice del mismo (e.g., MPCA 390, MPCA 419, MPCA 591). No se ha preservado ningún diente en su lugar en el cráneo de MPCA 500, pero el margen dentario completo muestra 13 posiciones dentarias, en comparación, el margen dentario incompleto del holotipo (MPCA 390) muestra 11 posiciones dentarias. Los emplazamientos dentarios se encuentran formados por alvéolos bien diferenciados, separados por crestas interdentes a lo largo de tres caras del alvéolo (anterior, posterior y labial). Estos alvéolos son subcirculares, al igual que los alvéolos presentes en el dentario del holotipo, MPCA 390, contrastando con los alvéolos medialmente expandidos que se observan en MPCA 380, MPCA 419 y

591 (especímenes de mayor tamaño asignados a una nueva especie de *Najash*). La comparación con el dentario del holotipo de *Najash rionegrina* (MPCA 390) y otros materiales permite asignar a MPCA 500 a la especie tipo, pese a que previamente MPCA 500 fue considerado como *Najash* sp., en base a la presencia de numerosos caracteres propios del género (Garberoglio et al., 2019a). Se pueden observar forámenes nutricios ventralmente a algunos alvéolos en MPCA 500 (Figura 4.35). Posteriormente, el dentario posee dos procesos posteriores bien diferenciados, dorsal (proceso coronoideo) y ventral (proceso angular), como en la mayoría de los aletínofidios. El proceso dorsal posterior es portador de dientes, inferido por la presencia de alvéolos y se extiende posteriormente hasta el margen distal de la órbita (Figura 4.20). El proceso ventral posterior es aproximadamente del mismo largo que el proceso dorsal. En vista lateral, el margen ventral del dentario es mayormente recto, no expandido. El dentario de MPCA 500 posee un margen mayormente recto, aunque se encuentra recurvado medialmente en su porción anterior, al igual que se observa en MPCA 380. La diferencia observada entre la curvatura medial de MPCA 380 y el margen recto en MPCA 390 por Palci et al. (2013a) se debe principalmente a la falta de preservación de la región anterior en el dentario del holotipo.

Coronoides. El coronoides se encuentra preservado sólo sobre la mandíbula derecha en MPCA 500 (Figuras 4.20, 4.33, 4.34, 4.35). En vista lateral, es alto y se afina dorsalmente, describiendo una forma subtriangular. Aunque la porción terminal dorsal del coronoides se encuentra rota en MPCA 500, el mismo claramente se encuentra bien desarrollado, con una extensión dorsal notable. Se apoya mayormente sobre el margen dorsal y dorso-medial del hueso compuesto, quedando el coronoides expuesto tanto en vista medial como lateral de la mandíbula. El proceso posteroventral del coronoides se encuentra presente en *Najash rionegrina* (Figura 4.33), recurvado medialmente, a su vez que el coronoides participa en el margen anterior de la fosa aductora en MPCA 500. El coronoides articula medialmente con el dentario, mediante un largo proceso anteroventral del coronoides que solapa ligeramente con el margen posteromedial del proceso coronoideo (proceso posterior dorsal) del dentario (Figura 4.33).

Esplenial. El esplenial se encuentra preservado a ambos lados de la mandíbula en MPCA 500. Es grueso y elongado, extendiéndose anteriormente mediante un rostro anterior fino por una longitud mayor al punto medio entre el angular y el margen terminal anterior del dentario (Figura 4.35). La sutura entre el esplenial y el dentario está confinada mayormente a la región posterodorsal del esplenial, el cual se ancla al dentario sobre el margen ventral del surco del canal de Meckel. Como en todas las serpientes conocidas, el esplenial se apoya sobre el angular formando una articulación intramandibular en forma de bisagra, cóncavo-convexa ("ball-and-socket"), con la superficie cóncava de la articulación provista por el esplenial, que recibe a la superficie convexa posteriormente del angular (Figuras 4.34, 4.35). Esta morfología de la articulación intramandibular es similar a la observada en otras serpientes fósiles como *Dinilysia* y *Haasiophis*, así como en dolicosaurios (Caldwell, 2019). Sobre la superficie posteroventral del esplenial se puede observar la presencia del foramen milohioideo anterior, de gran tamaño. MPCA 500 muestra que el esplenial de *Najah rionegrina* posee una emarginación anterior, que resulta en un proceso antero-ventral fino del esplenial (rostro), que solamente recubre parcialmente en su base al surco del canal de Meckel. De esta manera, el foramen alveolar anterior inferior se encuentra presente en *N. rionegrina* y bordeado tanto por el esplenial como por el dentario (Figura 4.35). La superficie posterodorsal del esplenial es cóncava y recibe al proceso anteroventral del coronoides.

Angular. Este elemento se encuentra preservado a ambos lados de la mandíbula en MPCA 500, aunque el angular derecho se encuentra desplazado de su posición natural (Figuras 4.33, 4.34, 4.35). El angular se extiende posteriormente hasta aproximadamente el punto medio del hueso compuesto (Figura 4.35) y se encuentra sólo levemente expuesto a lo largo del margen ventral de la mandíbula en vista lateral. No se observa ningún foramen milohioideo en el angular de MPCA 500.

Hueso compuesto. El hueso compuesto se encuentra preservado en articulación en ambas mandíbulas en MPCA 500 (Figuras 4.20, 4.33, 4.34, 4.35). Se proyecta

anteriormente entre los dos procesos posteriores del dentario, con el proceso coronoideo (proceso dorsal posterior) del dentario apoyado sobre el hueso compuesto. El hueso compuesto de *Najash rionegrina* carece de una eminencia coronoidea, siendo su superficie dorsal prácticamente uniforme. El foramen surangular anterior, de gran tamaño, se encuentra presente en MPCA 500, lateralmente al contacto entre el proceso posterior dorsal del dentario y el coronoideo, similar al de *Dinilysia*. Se puede observar también la presencia de un foramen surangular superior, sobre la cara dorsomedial del compuesto, cercano a la fosa glenoidea (Figura 4.33). La fosa aductora está débilmente desarrollada en MPCA 500, pero presente como un surco somero sobre la superficie dorsomedial del compuesto. Posteriormente, el compuesto retiene un proceso retroarticular corto, similar al de *Dinilysia*, y la fosa glenoidea posee una faceta articular compleja en forma de montura ("saddle-shaped" *sensu* Longrich et al., 2012). La superficie ventrolateral del compuesto es uniforme, evidentemente sin la presencia de una cresta distintiva para el anclaje de musculatura aductora.

#### Postcráneo

Atlas-Axis. El atlas y parte del axis se encuentran articulados al cráneo en MPCA 500 (Figura 4.20). Los arcos neurales del atlas se encuentran articulados, sin haber fusión entre los mismos (Figura 4.36). Una pequeña pleurapófisis se encuentra presente en el atlas de MPCA 500. El intercentro del atlas no se encuentra preservado, pero se puede apreciar que el mismo debía ser amplio en base al espacio entre los arcos neurales. El axis sólo se encuentra mínimamente preservado en MPCA 500, por medio de la porción anterior, donde se ve parte del proceso odontoideo (cuerpo del atlas fusionado al axis) y una porción delgada del arco neural derecho.

Vértebras precloacales. Adicionalmente, en la misma concreción de roca que preservaba al cráneo con sus cervicales articuladas, se encontraban cuatro vértebras precloacales posteriores articuladas junto con restos de costillas (Figura 4.19), las cuales fueron preparadas por separado (Figura 4.36), pero claramente se encontraban asociadas con el resto del espécimen. El lugar y

orientación de estas vértebras en la concreción indican que esta serpiente probablemente se haya fosilizado en una concreción de mayor tamaño, enrollada y de manera más completa al momento de su depositación, pero por el deterioro posterior fruto de la erosión al quedar expuesto, gran parte del postrocráneo se haya perdido. Estas cuatro vértebras se encuentran pobremente preservadas, son de carácter angosto y elongado, evidenciando su posición posterior en la columna. En vista dorsal se encuentran altamente erodadas, sin la espina dorsal o el arco neural preservados. En vista ventral, claramente son vértebras procélicas y en la superficie ventral del centro se encuentra una carena hemal baja y ancha, con forámenes subcentrales grandes y presencia de una fosa paralinfática subcentral, lateral a la carena hemal. Las sinápofisis se encuentran deficientemente preservadas para su correcta identificación. La morfología de la carena hemal (baja y ancha), sumado a la presencia de depresiones subcentrales marcadas y la ausencia de hemapófisis (proyecciones ventroposteriores del centro), indica que estas vértebras son precloacales posteriores. Si bien no están articuladas, la asociación cercana con costillas es otro indicio que favorece su identificación como precloacales posteriores en lugar de vértebras caudales. Lamentablemente, estas vértebras no presentan rasgos diagnósticos, por lo que no resultan informativas taxonómicamente.

### MPCA 385

MPCA 385 corresponde a un cráneo parcial aislado que fue previamente descrito y referido a *Najash rionegrina* por Apesteguía y Zaher (2006) y subsecuentemente por Zaher et al. (2009a). El mismo fue usado como parte de la diagnosis original del cráneo de este taxón. Palci et al. (2013a) excluyeron a este material del taxón ya que no existían, al momento de su revisión de *Najash rionegrina*, elementos contrastables entre este cráneo parcial con el holotipo de *N. rionegrina* ni con ningún otro de los especímenes que podían ser referidos confiablemente de entre los reportados por Apesteguía y Zaher (2006) y Zaher et al. (2009a). Como se menciona en el capítulo anterior (ver Capítulo 3), el análisis

de un nuevo espécimen con vértebras y cráneo que fuera referido al género *Najash* (MPCA 418) y tentativamente a *Najash rionegrina* (Garberoglio et al., 2019b) en base a la comparación del postcráneo de este nuevo material con el postcráneo del holotipo, permitió contar con materiales craneanos de este taxón. Estos se pueden contrastar con MPCA 385, indicando que todos pueden ser asignados al mismo género. Sin embargo, las diferencias observadas entre ambos cráneos no pueden ser explicadas por ontogenia (ver discusión), como consideraron originalmente Garberoglio et al. (2019b). Con la evaluación de mayor cantidad de materiales, se han podido determinar dos morfologías craneanas entre los materiales de *Najash*. MPCA 385 corresponde a la morfología que se asigna a *Najash rionegrina*, mientras que el cráneo MPCA 418, si bien pertenece al género *Najash* tal como indica su morfología vertebral (Garberoglio et al., 2019b, ver Capítulo 3), se asigna a una nueva especie. Este cráneo parcial comprende el parietal, parabasiesfenoides, ambos proóticos, columela derecha, supraoccipital, otoccipital derecho y parte del pterigoides izquierdo (Figuras 4.1, 4.37). Parte de la anatomía de MPCA 385 ya ha sido tratada en la comparación con MPCA 418 (Capítulo 3), por lo que a continuación solamente se expandirá sobre algunos aspectos de este cráneo.

Parietal. Algunos aspectos del parietal en MPCA 385 se encuentran mejor preservados que en MPCA 500, especialmente la superficie dorsal de la porción anterior. El parietal es más largo que ancho, aunque de forma globosa en MPCA 385 como se atribuye a *Najash rionegrina*, en contraste con cráneos de mayor tamaño atribuidos a la nueva especie, que poseen un parietal mucho más elongado. En su superficie anterodorsal, el parietal forma una tabla parietal de forma triangular, delimitada por las crestas aductoras, las cuales se extienden posteriormente desde la faceta articular con el postfrontal del parietal (no bien preservada en MPCA 385), convergiendo sobre la cresta sagital media, baja y ancha, bien desarrollada en MPCA 385 a lo largo de la superficie del parietal. La cresta sagital termina distalmente en un abultamiento posterior en el contacto con el supraoccipital, aunque la superficie distal de la cresta sagital se encuentra erodada. Los flancos laterales descendientes del parietal no presentan en su zona

anterior una expansión cóncava lateral ("parietal wing") como en cráneos de mayor tamaño de *Dinilysia* y de algunos madtsóidos. Sólo se observa una leve expansión lateral en forma de una suave cresta curva que corre posteroventralmente desde el contacto con los huesos postorbitales hacia el parabasiesfenoides (Figura 4.37), similar a lo que se observa en MPCA 500. A su vez, el parietal se encuentra levemente deformado en MPCA 385, pero los flancos descendientes del parietal muestran un facetamiento como en MPCA 500. Posteriormente, el flanco descendiente lateral del parietal participa en la formación del margen anterior del foramen trigémino, como en todos los cráneos disponibles de *Najash*. La faceta donde se aloja el borde anterior del supratemporal está bien marcada sobre el parietal, formando un surco en la esquina posterolateral, como en MPCA 500.

Supraoccipital. Al igual que en MPCA 500, el supraoccipital en MPCA 385 es de forma romboidal y presenta una cresta sagital media, baja y que delimita dos áreas deprimidas lateralmente, sobre cada una de las cuales se aloja un foramen. Ambos ápices del supraoccipital, anterior y posterior, son levemente bifurcados en MPCA 385. Al igual que en MPCA 385 la exposición dorsal del supraoccipital, en forma de diamante, es extensa lateralmente, con el margen lateral contactando al proótico visible en vista dorsal (Figura 4.37).

Proótico. El proótico derecho se encuentra bien preservado en MPCA 385. Es corto y robusto, en forma de I, como en MPCA 500. El proceso alar contacta al flanco descendiente del parietal por medio de una sutura suave y redondeada en forma de L, como en MPCA 500. La cresta proótica no se encuentra presente (Cadwell y Calvo, 2008; Garberoglio et al., 2019a *contra* Apesteguía y Zaher, 2006; Zaher et al., 2009a), ya que el pie de la columela no es recubierto lateralmente por una expansión del margen posterior del proótico, indicando la ausencia de una cresta circumfenestralis completa en MPCA 385. Dorsalmente, el proótico se encuentra expuesto en el techo craneano, medialmente al supratemporal, como en MPCA 500. La superficie posterodorsal del proótico posee un surco el cual conforma junto con el parietal la faceta donde se alojaba el

borde anterior del supratemporal, no preservado en MPCA 385, pero presenta la misma morfología que MPCA 500 en este aspecto.

Parabasiésfenoides. Los procesos basipterigoideos se encuentran bien desarrollados en MPCA 385. Sólo se encuentra bien preservado y completo el proceso basipterigoideo del lado izquierdo en MPCA 385. Este proceso es prominente y bien dirigido anterolateralmente, similar al proceso basipterigoideo de *Dinilysia* y escamados no ofidios, formando una articulación bien definida con el pterigoides. El proceso basipterigoideo del lado izquierdo se encuentra roto en MPCA 385, preservado sólo por su base, mostrando una morfología similar a la de MPCA 500, donde posiblemente los procesos basipterigoideos se encuentren rotos de manera similar. Por otra parte, cráneos de mayor tamaño también muestran procesos basipterigoideos bien prominentes en el parabasiésfenoides, pero alargados antero-posteriormente en lugar de proyectados antero-lateralmente como se observa en MPCA 385 y como la base de los procesos indica en MPCA 500. La abertura de la salida posterior del canal vidiano es visible a ambos lados en el parabasiésfenoides de MPCA 385, como fuera descrito por Zaher et al. (2009a) y permite reconstruir esta morfología para *N. rionegrina*, infiriendo una condición similar en MPCA 500, donde no se puede precisar su posición exacta en las reconstrucciones basadas en tomografías computadas. El borde posterior del parabasiésfenoides en MPCA 385 es netamente uniforme, lo que indica una sutura transversalmente recta entre este elemento y el basioccipital, no preservado. Esta condición también se observa en MPCA 500 y difiere de la sutura transversalmente sigmoidea entre el basioccipital y el parabasiésfenoides de los especímenes asignados a la nueva especie. La superficie ventral del cuerpo del parabasiésfenoides no posee una quilla media como en los especímenes de mayor tamaño asignados a la nueva especie, sino una leve concavidad central (Figura 4.37). Esta zona deprimida se encuentra delimitada por dos crestas curvas muy suaves, cóncavas lateralmente y dirigidas desde los procesos basipterigoideos posteriormente hacia el margen distal. En MPCA 500 se puede observar una configuración similar, aunque la superficie ventral del cuerpo del parabasiésfenoides no está muy bien preservada (Figuras 4.28, 4.19). *Dinilysia*

también posee dos crestas curvas extendidas distalmente desde la base de los procesos basipteroideos, pero estas son gruesas y fuertemente proyectadas posteroventralmente, delimitando una concavidad central posterior más profunda y a su vez separando las caras laterales del paranasiesfenoides de su superficie ventral. En cambio, la superficie ventral del cuerpo del parabasiesfenoides en MPCA 385 es continua lateralmente, al igual que en MPCA 500 (Figuras 4.28, 4.37), sin una faceta clara delimitando las caras laterales del parabasiesfenoides de la superficie ventral.

Otoccipital. El otoccipital derecho está preservado en MPCA 385, aunque sólo parcialmente. Ambos otoccipitales no se contactaban en el techo craneano, estando separados dorsalmente por el supraoccipital. La crista interfenestralis corre ventralmente al pie de la columela, separado a la misma de la apertura lateral del recessus scalae tympani, posteroventral a esta última. Aparentemente contacta anteriormente al borde posteroventral del proótico, aunque la misma se encuentra mal preservada y no se puede precisar de manera confiable en este espécimen. La crista tuberalis separa posteriormente al margen distal del espacio yuxtaestapedial del foramen yugular y parece poco desarrollada, aunque no se puede determinar confiablemente si se extiende a lo largo del margen ventral del recessus scalae tympani contactando a la crista interfenestralis o no.

Columela. El pie de la columela, de forma elipsoidal, es grande y masivo en MPCA 385, una característica presente en todos los especímenes referidos a *Najash*. La superficie del pie de la columela permanece mayormente expuesta en vista lateral. La vara de la columela no está preservada en MPCA 385.

Pterigoides. Sólo un fragmento del pterigoides izquierdo se encuentra preservado en MPCA 385, está roto justo a la altura donde el margen lateral comienza a expandirse formando el proceso lateral (proceso ectopterigoideo). Medialmente, el pterigoides posee sobre su superficie interna un surco profundo oval que recibe al proceso basipterigoideo del parabasiesfenoides (Figura 4.37). Este surco también se encuentra presente en MPCA 500 y *Dinilysia*, considerado una característica plesiomórfica en serpientes sólo presente en estos dos taxones fósiles (Zaher y

Scanferla, 2012). Dorsalmente, la superficie del pterigoides en MPCA 385 es cóncava, con esta concavidad enfrentando la pared lateral del parietal y el proótico. Sobre su extensión preservada, el pterigoides de MPCA 385 carece de un surco longitudinal. Al igual que en MPCA 500, la rama cuadrada, robusta y en forma de hoja, se expande mediolateralmente.

### MPCA 480

MPCA 480 consta de un cráneo parcial articulado a las vértebras más anteriores (cervicales) y asociado a tres segmentos de vértebras articuladas en mal estado de preservación, junto con algunos fragmentos de costillas. Este cráneo tiene una morfología en común con los demás especímenes de menor tamaño, asignados a *Najash rionegrina*, como MPCA 500, 385 y 581, pero presenta un tamaño mayor (ver Tabla 2.1), equivalente o incluso mayor al de otros especímenes de morfología contrastante, asignados a la nueva especie (e.g., MPCA 536).

#### Cráneo

Está preservada principalmente la porción posterior de la caja craneana, por medio de los parietales, el supraoccipital, proóticos, otoccipitales, parabasiesfenoides y basioccipital. A su vez, también se encuentran articulados el supratemporal derecho, el cuadrado izquierdo, parte de ambos pterigoides y una porción del hueso compuesto izquierdo (Figuras 4.1, 4.38).

Parietal. Una parte importante de la superficie del techo craneano se ha erodado, especialmente la parte dorsal del parietal, dejando expuesto un molde interno del neurocráneo (Figuras 4.1, 4.38). En este molde interno natural se puede observar mayormente el telencéfalo, por medio de los hemisferios cerebrales, que muestran una morfología elongada antero-posteriormente (Figura 4.39), siendo poco globosos, una morfología similar a la de formas actuales semi-fosoriales como *Anilius* y *Cylindrophis* (Allemand et al., 2017). Los mismos están separados por una fisura interhemisférica bien marcada, visible como un surco entre ambos hemisferios (Figura 4.39). Los lóbulos hemisféricos están delimitados

anteriormente por la marca de la sutura fronto-parietal. Los lóbulos olfatorios no están preservados en MPCA 480. Posteriormente se observa el límite que separa al telencéfalo del mesencéfalo. Del tectum óptico, ubicado en la porción posterior del parietal, se pueden observar dos lóbulos de forma subrectangular delimitados posteriormente por la marca de la sutura parietal-supraoccipital. Los flancos laterales descendentes del parietal se encuentran preservados en MPCA 480 y anteriormente el parietal presenta la misma estructura en forma de cresta lateral extendiéndose desde la región postorbital ventralmente hacia el parabasiesfenoides (Figura 4.39), como se observa en MPCA 500. Pese a la falta de preservación, la configuración general del parietal en este espécimen es la misma descrita para MPCA 500 y MPCA 385.

Supraoccipital. El supraoccipital se encuentra parcialmente preservado en MPCA 480. La porción central y posterior del supraoccipital está claramente presente en el techo craneano de MPCA 480, pero su superficie está pobremente preservada, lo cual no permite establecer claramente los límites del mismo ni de su exposición dorsal sobre el techo craneano. Sin embargo, la característica forma de diamante de la superficie expuesta del supraoccipital es evidente (Figura 4.38), con los bordes laterales alcanzando al proótico. La sutura en forma de V con el ápice anterior con el parietal también es identificable al igual que una cresta sagital sobre la porción anteromedial del supraoccipital. La sutura transversal con ambos otoccipitales también es idéntica a la observada en MPCA 500 y se puede observar la porción distal del supraoccipital separando a ambos otoccipitales dorsalmente. El ápice posterior no está bien preservado. Lateralmente, el supraoccipital contacta al proótico, la exposición dorsal en el techo craneano de este contacto, en relación con el supratemporal y el parietal, no es clara en MPCA 480, pero se infiere que probablemente estuviera expuesta ya que la porción del proótico que contacta al supraoccipital se encuentra más elevada con respecto a la zona que muestra la impronta de estar recubierta por el parietal (Figuras 4.39, 4.40).

Parabasiésfenoides. El cuerpo del parabasiésfenoides está preservado en MPCA 480, el rostro no es visible. El mismo se encuentra dañado y desplazado de su posición natural, evidente por la falta de contacto con el basioccipital. Sólo la base de los procesos basipterigoideos, mal preservados, están presentes, anterolateralmente dirigidos. La superficie ventral del cuerpo del parabasiésfenoides es aparentemente mayormente lisa y uniforme como en MPCA 500 y MPCA 385. El borde distal del parabasiésfenoides conforma una sutura transversalmente recta con el basioccipital en MPCA 480.

Basioccipital. El basioccipital se encuentra prácticamente completo en MPCA 480, aunque su superficie no está muy bien preservada y el borde lateral derecho se encuentra roto. Es amplio y ancho, de proporciones similares a las de MPCA 500, con un margen anterior recto. Los procesos posterolaterales, orientados posteriormente se encuentran bien desarrollados en MPCA 480. Al igual que en *Dinilysia* y madtsóidos, la tuberosidad basal del basioccipital se combina con la crista tuberalis conformando una cresta elongada dirigida distalmente hacia al cóndilo occipital. Medialmente a los procesos posterolaterales, la superficie del basioccipital es suavemente cóncava. En su porción central la superficie del basioccipital es mayormente lisa. Al igual que en MPCA 500, ventralmente el cóndilo occipital es relativamente ancho. Las porciones preservadas de la crista interfenestralis y la crista tuberalis del otoccipital indican que probablemente no se contactaran entre sí, por lo que el margen lateral del basioccipital, expandido en forma de una tuberosidad basal, conformaría el borde ventral de la apertura lateral del recessus scalae tympani en MPCA 480.

Proótico. Ambos proóticos se encuentran preservados en MPCA 480 y articulados en su posición natural. Como la superficie dorsal del parietal se ha erodado, una porción de ambos proóticos naturalmente recubierta por el parietal (y el supratemporal) se encuentra expuesta en vista dorsal en MPCA 480 (Figuras 4.1, 4.38, 4.39). Esto se evidencia por el cambio de relieve en la superficie dorsal del proótico (Figuras 4.39, 4.40), con una zona medial más baja, originalmente por debajo del parietal. Ambos proóticos se extienden medialmente, aproximándose a

la línea media pero sin contacto entre ambos en MPCA 480, lo mismo se puede ver en MPCA 500 según las reconstrucciones basadas en tomografías computadas (Figura 4.40). Lateralmente, el proótico es corto y ancho en MPCA 480. El proceso dorsal anterior del proótico, el proceso alar, es corto y redondeado formando una sutura suave en forma de L con el parietal como en MPCA 500 y MPCA 385. El proceso dorsal anterior no contacta al proceso ventral anterior, resulta evidente que el parietal conforma el margen anterior del foramen trigémino (Figuras 4.38, 4.39). Posteriormente, el proótico posee un margen distal cóncavo que contacta al pie de la columela sin recubrirlo, careciendo el proótico de una "crista prootica". El proceso dorsal posterior del proótico se extiende distalmente sobre la columela y posee en su cara dorsal un marcado receso donde se inserta el supratemporal (sólo parcialmente preservado en el lado derecho). Basado en las improntas dejadas sobre el proótico, el receso donde articula para la porción anterior del supratemporal en el techo craneano está conformado por el proótico y el parietal (Figuras 4.38, 4.39), como en MPCA 500 y MPCA 385. Probablemente una porción del proótico estuviera expuesta sobre el techo craneano medialmente al supratemporal, pero debido a la falta de preservación superficial del supraoccipital y el parietal no se puede establecer correctamente. No obstante, la zona del proótico que contacta al borde lateral del supraoccipital se encuentra más elevada que el resto de la porción dorsal del proótico, la cual muestra una clara impronta del parietal y el supratemporal (Figura 4.40). Ventralmente, el proótico enmarca lateralmente al contacto entre el parabasiesfenoides y el basicoccipital, por medio de un proceso posterior ventral robusto (Figuras 4.38, 4.39) que contacta a la crista interfentestralis del otoccipital.

Otoccipital. Ambos otoccipitales están preservados en MPCA 480, aunque se puede visibilizar principalmente la porción dorsal, mientras que el resto del otoccipital se encuentra mayormente cubierto por sedimento. Las esquinas posterolaterales de ambos otoccipitales se encuentran bien desarrolladas posteriormente, medialmente recurvadas en su porción distal, formando procesos paroccipitales bien pronunciados (Figuras 4.38, 4.39), alcanzando en extensión posterior al límite marcado por el cóndilo occipital. Dorsalmente, ambos

otoccipitales no se contactan entre sí, estando separados por el supraoccipital. El margen posterolateral del otoccipital aloja la porción media y posterior del supratemporal, continuando el surco formado junto al proótico donde articula el supratemporal distalmente sobre el proceso paroccipital del otoccipital. El margen del hueso del proceso paroccipital que entra en contacto con el supratemporal presenta crestas irregulares sobre su superficie. En vista ventral, la crista tuberalis, en forma de placa, se encuentra bien desarrollada y, combinándose posteriormente con la tuberosidad basal del basioccipital formando una expansión en forma de ala dirigida posteriormente hacia el cóndilo occipital (Figuras 4.38, 4.39). Los otoccipitales contribuyen a formar los márgenes laterales del cóndilo occipital. Ventralmente, se puede reconocer al proceso accesorio de la crista interfenestralis del otoccipital, contactando al borde distal del proceso posterior ventral del proótico, al igual que en MPCA 500 (Figura 4.28). La crista tuberalis y la crista interfenestralis se encuentran separadas entre sí, no excluyendo al basioccipital del margen ventral del espacio yuxtaestapedial. Pese a que ambas no están muy bien preservadas y que la crista interfenestralis es poco visible, la crista tuberalis muestra en MPCA 480 la misma expansión a ambos lados y similar a la mejor preservada crista tuberalis de MPCA 500 (Figuras 4.28, 4.30), lo que indica que la crista tuberalis en MPCA 480 carecería de una expansión anterior que alcance a la crista interfenestralis y que esta falta de contacto no es tafonómica.

Supratemporal. Sólo el supratemporal derecho está preservado en su lugar en MPCA 480 (Figura 4.38). El mismo carece de la porción anterior, evidenciado esto por el surco anterior sobre la superficie dorsal del proótico (Figura 4.39). Como en MPCA 500, el supratemporal en MPCA 480 es elongado y de morfología similar al de *Dinilysia* y aletinofidios basales (a.g., *Anilius*). El margen posterior del supratemporal en MPCA 480 articulado sobre el proceso paroccipital del otoccipital indica que se encontraba totalmente incorporado al cráneo, sin un extremo libre.

Cuadrado. Sólo el cuadrado izquierdo está preservado en MPCA 480, aunque el eje del mismo se ha perdido, quedando separado en dos partes: el cóndilo mandibular, articulado a una porción del hueso compuesto, y el cóndilo cefálico, desarticulado del supratemporal y desplazado lateralmente (Figura 4.38). El cóndilo cefálico es amplio y elongado antero-posteriormente. El proceso supraestapelial se encuentra bien desarrollado y extendido posteriormente (Figuras 4.38, 4.39). Sobre su superficie dorsal el cuadrado se encuentra excavado por surcos longitudinales poco profundos, como en el cuadrado de otros especímenes examinados de la misma localidad (MPCA 500, MPCA 387), *Dinilysia*, y *Cylindrophis*.

Columela. Ambas columelas se encuentran parcialmente preservadas en MPCA 480. El pie de la columela es de margen elipsoidal, presenta un gran tamaño relativo y se encuentra mayormente expuesto lateralmente. Parte de la vara de la columela se ha preservado sobre el pie en el lado derecho, la misma es fina y dirigida posterodorsalmente (Figura 4.39).

Pterigoides. Parte de ambos pterigoides se ha preservado en MPCA 480. El pterigoides de MPCA 480 presenta la misma morfología en todos los aspectos ya descrita para el pterigoides parcial en MPCA 385 y el pterigoides mejor preservado y más completo en MPCA 500, incluyendo la presencia de un surco oval marcado sobre la superficie dorso-medial del pterigoides (Figura 4.40). La presencia o ausencia de dientes en el pterigoides de MPCA 480 no se puede determinar, ya que falta la porción más anterior del mismo a la vez que su aspecto ventral se encuentra pobremente preservado y poco visible.

#### Postcráneo

Vértebras cervicales. Las primeras cervicales se encuentran en articulación con el cráneo en MPCA 480, aunque muy fragmentariamente preservadas. Los arcos neurales del atlas no están fusionados (Figuras 4.38, 4.39).

Vértebras post-cervicales. El postcráneo de este espécimen está representado además por unas pocas vértebras articuladas y fragmentos de costillas (Figura

4.41). Las mejores preservadas corresponden a un segmento de tres vértebras precloacales medias articuladas y asociadas a restos de costillas. Estas vértebras poseen una carena hemal bien definida, fina y delgada, una característica presente en las vértebras de *Najash*, compartida con madtsóidos de pequeño tamaño y que contrasta con la carena hemal ancha de *Dinilysia* (Rage y Albino, 1989). La diapófisis se encuentra lateralmente expandida alcanzando el límite lateral de la prezigapófisis. El arco neural, pobremente preservado, indica la presencia de crestas parasagitales marcadas y una constricción interzigapofisiaria bien definida, la espina neural no está preservada. Lamentablemente, en su conjunto, el postrcráneo de MPCA 480 se encuentra pobremente preservado por lo que, aunque su morfología es consistente con su asignación a *Najash rionegrina*, no resulta muy informativa.

#### MPCA 581

MPCA 581 es un espécimen de tamaño relativamente pequeño (Figura 4.1), el cráneo más pequeño que se ha encontrado hasta el momento en El Área Paleontológica de La Buitrera (ver Tabla 2.1), proveniente del sitio denominado como Loma del Cronopio en la Localidad de Cerro Policía (ver Figura 2.6), colectado a pocos metros de donde fuera hallado MPCA 500. Este espécimen comprende un cráneo parcial articulado con las vértebras cervicales más anteriores (atlas y parte del axis). Los elementos del cráneo preservados en este espécimen son parietal, supraoccipital, ambos proóticos, ambos otoccipitales, basioccipital, parte de la columela derecha y sólo del lado izquierdo pterigoides, supratemporal, cuadrado y parte del hueso compuesto.

#### Cráneo

Parietal. El parietal de MPCA 581 muestra una morfología extremadamente similar al de MPCA 385, MCPA 500 y MPCA 480, más largo que ancho, aunque globoso en la zona anterior al contacto con el proótico (Figuras 4.42, 4.43). La porción postorbital y la sutura con el frontal no están bien preservadas, aunque se puede identificar la estructura en forma de cresta lateral en la porción anterior (Figuras 4.43, 4.44). La superficie dorsal del parietal se encuentra erodada. Anteriormente,

como en MPCA 385, la superficie dorsal del parietal en MPCA 581 presenta una tabla parietal de forma triangular, formada por dos crestas transversales que se extienden desde la zona postorbital y convergen posteriormente en la cresta sagital. La cresta sagital es baja y suave, aunque bien desarrollada y claramente presente a lo largo de toda la superficie del parietal. La misma termina en un abultamiento y una leve bifurcación posterior al llegar al contacto con el ápice del supraoccipital (Figuras 4.42, 4.43). La superficie dorsal del parietal se encuentra altamente erodada en MPCA 581, por lo que la apariencia extremadamente baja y suave de la cresta sagital es en parte preservacional. Esto queda evidenciado por la cresta sagital más alta del supraoccipital, con su superficie dorsal mejor preservada (Figura 4.42). Los flancos laterales descendentes del parietal se encuentran levemente facetados como en MPCA 500, con esta faceta marcada por una curva desde la zona postorbital hacia el borde anteroventral del proótico. El contacto lateral entre el parietal y el proótico es amplio y en forma de L, con el parietal participando en el margen anterior del foramen trigémino. Las esquinas posterolaterales del parietal forman un surco angosto donde se articula el borde anterior del supratemporal, el mismo es claramente visible en el lado derecho donde este hueso se ha desarticulado. Este surco se encuentra ubicado posteriormente al nivel del margen posterior del foramen trigémino (Figura 4.43). En MPCA 581 la esquina posteroalteral del parietal y los demás huesos circundantes a esa área del techo craneano se encuentra en mejor estado de preservación que en otros especímenes asignados a *Najash rionegrina* y se puede observar claramente que el parietal no cubre posteriormente al contacto entre el proótico y el supraoccipital en el techo craneano (Figuras 4.42, 4.43). Ventralmente, el flanco descendente del parietal presenta una amplia faceta de contacto con el parabasiesfenoides (no preservado), que evidencia un contacto sutural firme y probablemente la participación del parietal en el aspecto anterior de la zona del parabasiesfenoides donde se encuentra la base de los procesos basipterigoideos. Anteriormente a esta faceta de contacto, el margen medial del parietal es levemente cóncavo, debido a que conforma parte del margen del foramen oftálmico, como se observa en MPCA 500 (Figura 4.28).

Supraoccipital. El supraoccipital está bien preservado en MPCA 581. Muestra gran exposición dorsal en el techo craneano y la distintiva forma de diamante presente en *Najash*. A su vez, los márgenes laterales se encuentran expandidos marginalmente, mostrando la exposición dorsal del supraoccipital una expansión medio-lateral proporcionalmente similar a la extensión antero-posterior, carácter compartido por todos los especímenes asignados a *Najash rionegrina*. Anteriormente, el supraoccipital contacta el parietal por medio de una amplia sutura en forma de V, con el ápice apuntando anteriormente. La cresta sagital del parietal se continúa en el supraoccipital, estando bien desarrollada en la mitad anterior del supraoccipital en MPCA 581 (Figuras 4.42, 4.43), terminando en un abultamiento posterior. Lateralmente a la cresta sagital, la superficie del supraoccipital es levemente deprimida y presenta un foramen ubicado en esa concavidad (sólo visible en un lado), como ocurre en MPCA 500 y MPCA 385. Posteriormente, el supraoccipital contacta a ambos otoccipitales por medio de dos suturas anteriormente convexas que convergen en el ápice distal bifurcado del supraoccipital, el cual separa dorsalmente a ambos otoccipitales en MPCA 581.

Proótico. Ambos proóticos se encuentran preservados y articulados en MPCA 581, aunque sólo el derecho es visible de manera completa (Figuras 4.42, 4.43). El proótico es robusto y globoso en MPCA 581, relativamente corto antero-posteriormente. El proceso alar (el proceso anterior dorsal del proótico) es de forma sub-rectangular y conforma una sutura amplia y suave en forma de L con el flanco lateral del parietal. El proceso anterior dorsal y el proceso anterior ventral no se contactan entre sí, aunque se ubican proximalmente uno a otro en este espécimen, con el parietal completando el margen anterior del foramen trigémino. El foramen trigémino (V) es subcircular. El foramen para la salida del nervio facial (VII) se ubica posteroventralmente al margen posterior del foramen trigémino, por sobre un área deprimida sobre la superficie ventral del proótico. La superficie dorsal del proótico recibe al supratemporal, en una sutura longitudinal en forma de un surco somero, angosto y elongado. Medialmente al supratemporal, el proótico queda expuesto en el techo craneano, por medio de una pequeña porción en contacto con el borde lateral del proótico. El contacto entre el borde posterodorsal

del proótico y el margen anterodorsal del otoccipital es interdigitado, formando una sutura fuerte y rígida entre ambos (Figura 4.43), la cuál es visible en el lado derecho donde el supratemporal se ha perdido, ya que naturalmente queda cubierta por el supratemporal como se observa en el lado izquierdo. El margen ventral del proótico muestra una amplia zona de contacto con el parabasiesfenoides. El borde posterior del proótico es marcadamente cóncavo formando el margen anterior de una fenestra ovalis grande. El proótico en MPCA 581 carece de una "crista prootica", al igual que todos los especímenes asignados a *Najash*.

Otoccipital. Ambos otoccipitales se encuentran articulados en MPCA 581. Articulan anteriomedialmente con el supraoccipital, por medio de una sutura amplia y levemente cóncava, quedando ambos otoccipitales separados sobre el techo craneano (Figuras 4.42, 4.43). Anterolateralmente el otoccipital contacta con el proótico por medio de una sutura rígida e interdigitada (Figura 4.43). El otoccipital posee dorsalmente una cresta atlantal marcada y ancha, que se conecta con el proceso paroccipital por medio de un margen dorsal cóncavo, formando una muesca sobre el margen posterior del otoccipital en vista dorsal (Figura 4.43). El proceso paroccipital se encuentra bien desarrollado en MPCA 581, en forma de una extensión posterior triangular en vista dorsal, recurvada medialmente. El proceso paroccipital se extiende distalmente aproximándose al límite del cóndilo occipital, pero sin sobrepasarlo. El margen lateral del proceso paroccipital aloja a la porción distal del supratemporal y posee una faceta en forma de surco somero con bordes y crestas irregulares (Figura 4.44). En vista lateral, por medio de la porción superior de la cresta tuberalis, el otoccipital se extiende a lo largo del margen posterior de la fenestra ovalis, separando a ésta del espacio donde se ubica el foramen para la salida del nervio yugular (X). La cresta interfenestralis del otoccipital se extiende a lo largo del margen ventral de la fenestra ovalis, separando al pie de la columela de la apertura lateral del recessus scalae tympani (Figura 4.44), homólogo a la fenestra rotunda en otros lagartos (Palci y Caldwell, 2014). La cresta interfenestralis alcanza anteriormente el borde distal del proceso posterior ventral del proótico, por medio de un proceso accesorio robusto, como en

MPCA 500 y también en *Dinilysia* y *Wonambi* (Scanlon, 2005b). La crista tuberalis en MPCA 581 se proyecta lateralmente y forma el margen posterior de la apertura lateral del recessus scalae tympani, pero al igual que en MPCA 500 (Figura 4.30) no contacta a la crista interfenestralis (Figura 4.44). Como ambas crestas carecen de contacto, el margen ventral de la apertura lateral del recessus scalae tympani (fenestra rotunda) queda conformado por el basioccipital. Esto claramente indica (junto con la ausencia de una crista proótica) que la crista circumfenestralis no está presente en *Najash rionegrina*, ya que el espacio yuxtaestapedial (espacio que ocupan la fenestra ovalis y fenestra rotunda) no queda rodeado por una cresta de hueso continua formada por el otoccipital y el proótico, por lo que no se forma un receso yuxtaestapedial (*sensu* Palci y Caldwell, 2014) propiamente dicho. La crista tuberalis deja expuesto en vista lateral del cráneo al foramen yugular (Figura 4.43). En vista ventral, la crista tuberalis forma una placa horizontal posterior al basioccipital y se combina con la tuberosidad basal extendiéndose posteromedialmente en dirección al cóndilo occipital (Figura 4.43). El otoccipital forma parte del cóndilo occipital junto con el basioccipital.

Basioccipital. El basioccipital en MPCA 581 es recto anteriormente, formando una sutura uniforme con el parabasiesfenoides (no preservado). La tuberosidad basal del basioccipital conforma el margen ventral de la apertura lateral del recessus scalae tympani (Figura 4.44). Los procesos posterolaterales del basioccipital están bien desarrollados y orientados posteromedialmente, aproximándose al cóndilo occipital junto con la crista tuberalis (Figura 4.43). La superficie ventral del basioccipital es prácticamente lisa en MPCA 581, con dos suaves concavidades lateralmente a la zona central y el mismo carece de una quilla media, al igual que en MPCA 500. En vista ventral el cóndilo occipital es elongado posteriormente y relativamente ancho (aproximadamente un tercio del ancho total del mismo).

Supratemporal. El supratemporal izquierdo se encuentra completo y articulado al cráneo en MPCA 581 (Figuras 4.42, 4.43). El mismo es angosto y elongado. El borde anterior del supratemporal se ubica posteriormente al margen posterior del foramen trigémino, extendiéndose distalmente hasta el margen posterior del

proceso paroccipital y quedando totalmente incorporado en el techo craneano (Figuras 4.42, 4.43). El margen posterior ventral posee una expansión ventral corta que abraza medialmente al proceso paroccipital y forma un amplio contacto con el cuadrado lateralmente. Sobre el lado derecho, el supratemporal se ha perdido (no preservado), exponiendo el surco fino y somero sobre el parietal, proótico y otoccipital donde se alojaba el supratemporal (Figuras 4.43, 4.44).

Cuadrado. Sólo el cuadrado izquierdo está preservado en MPCA 581; se encuentra completo y articulado prácticamente en su posición original (Figuras 4.1, 4.42, 4.43). Esto confirma que el cuadrado en *Najash rionegrina* estaba orientado verticalmente, como en otros escamados no ofidios y en aletínofidios basales (e.g., *Anilius*). El cóndilo cefálico se encuentra completo, es prominente y anteriormente dirigido. El proceso suprestapediale está bien desarrollado y proyectado posteriormente, firmemente articulado a la proyección posterior ventral del supratemporal (Figuras 4.43, 4.44). El margen posterior del cuadrado es marcadamente cóncavo ventralmente al proceso supraestapediale. En su superficie dorsal el cuadrado se encuentra excavado por un surco dorsal angosto y somero, como en MPCA 500, MPCA 480 y MPCA 387 (Zaher et al., 2009a). En vista lateral, el margen dorsal del cuadrado es convexo. El eje del cuadrado es corto dorso-ventralmente y ancho medio-lateralmente. El mismo posee una cresta medial que corre ventralmente desde el cóndilo cefálico hacia el cóndilo mandibular, limitando su expansión medio-lateral. Adicionalmente, el eje del cuadrado carece de procesos sobre su superficie como punto de contacto para el eje de la columela. El cóndilo mandibular posee dos procesos ventrales conectados por un margen ventral fuertemente cóncavo, como en MPCA 500. El proceso ventral medial se encuentra proyectado más anteriormente que el proceso ventral lateral (Figura 4.44).

Columela. La columela derecha se encuentra preservada en MPCA 581, aunque de manera muy fragmentaria y sólo por una pequeña parte del pie de la columela, aparentemente desplazada de su posición dentro de la cavidad ótica.

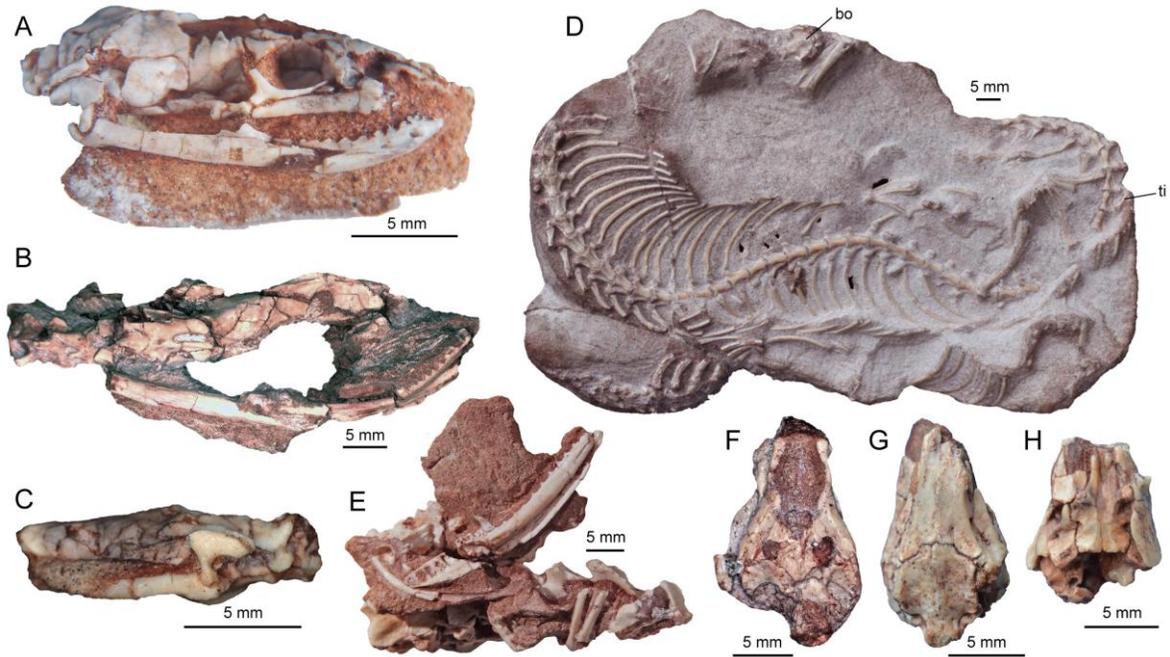
Pterigoides. El pterigoides izquierdo se encuentra bastante bien preservado en MPCA 581, prácticamente completo (Figuras 4.42, 4.43). Proximalmente, la porción anterior al proceso ectopterigoideo (proceso lateral) del pterigoides carece de dentición (Figura 4.43), al igual que en MPCA 500, pero en contraste con la condición de la nueva especie de *Najash* y *Dinilysia*, en donde la dentición palatal se encuentra presente. Aunque el palatino no está presente en MPCA 581, es esperable que carezca de dentición como en MPCA 500, ya que generalmente la dentición en el palatino sólo ocurre cuando la dentición en el pterigoides está presente (Estes et al., 1988). El margen anterior del pterigoides aparentemente posee dos procesos anteriores articulares con el palatino (Figuras 4.42, 4.43) como en MPCA 500 y *Dinilysia* (Zaher y Scanferla, 2012), aunque no se observa claramente. El proceso ectopterigoideo se encuentra bien definido, es amplio y proyectado lateralmente. Posteriormente al proceso lateral, la rama cuadrada no está bien preservado, aunque se puede observar que es robusta y en forma de hoja como en MPCA 500 y MPCA 485 y que se extiende posteriormente hasta sobrepasar el borde posteromedial del cuadrado, como en MPCA 500.

Hueso compuesto. Parte del hueso compuesto se encuentra articulado al cuadrado en el lado izquierdo en MPCA 581. El hueso compuesto posee una fosa glenoidea profunda donde se aloja el cuadrado y un proceso retroarticular corto, mal preservado. La superficie dorsal preservada es uniforme, sin una eminencia coronoidea. La superficie ventro-medial muestra una faceta somera donde se alojaba el angular, quedando de esta manera el angular levemente expuesto en vista ventral y extendiéndose hasta probablemente el punto medio del hueso compuesto (Figuras 4.42, 4.43).

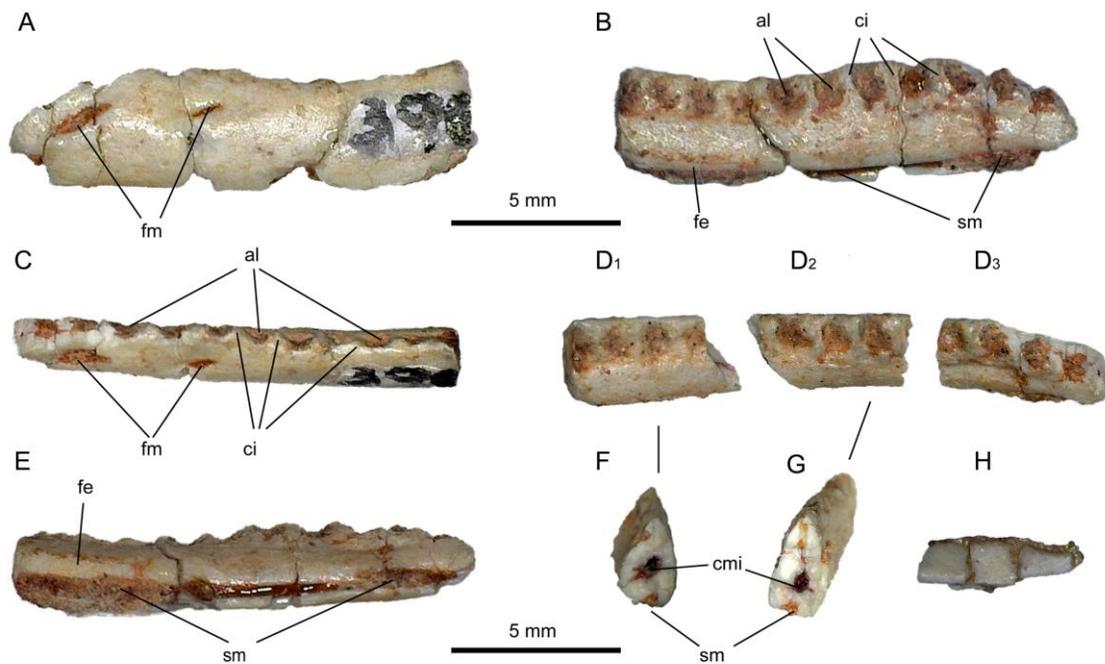
#### Postcráneo

Sólo se han preservado parcialmente las vértebras más anteriores articuladas con el cráneo, estando presentes los arcos neurales del atlas y parte del axis (Figura 4.42). Los arcos neurales del atlas, anchos como la cresta atlantal, no se encuentran fusionados. El intercentro del atlas no está preservado y el axis es muy fragmentario en este espécimen.

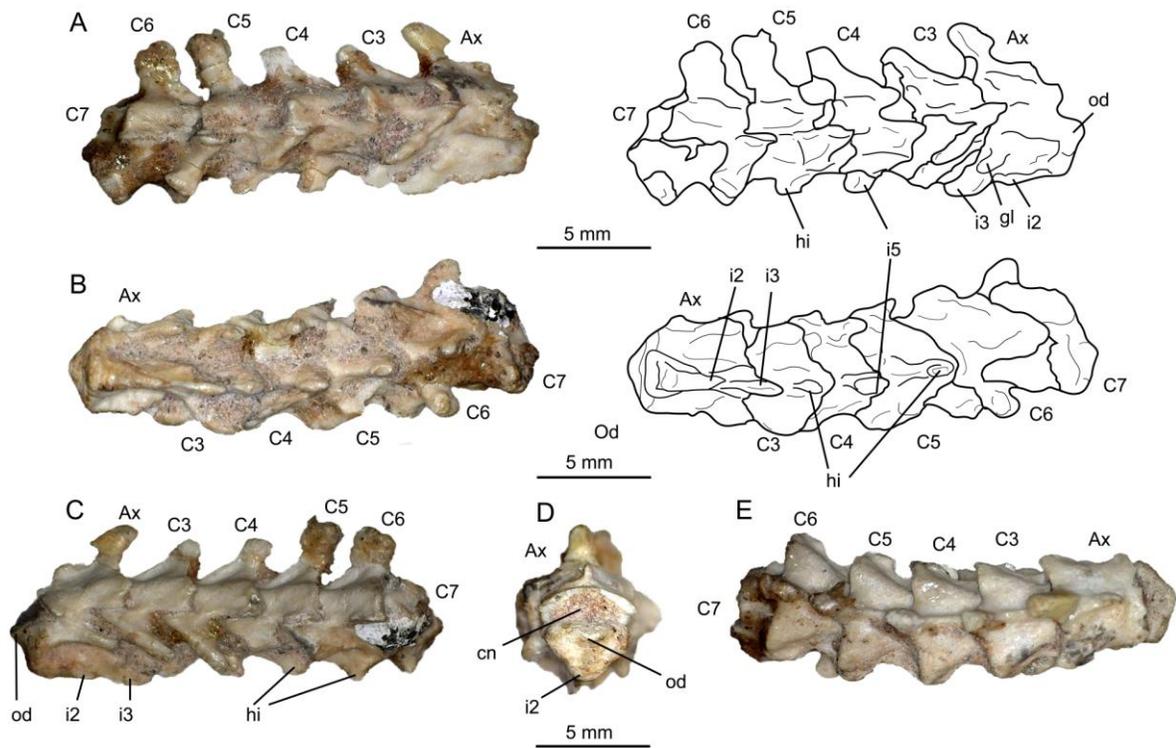
### 4.3. Figuras



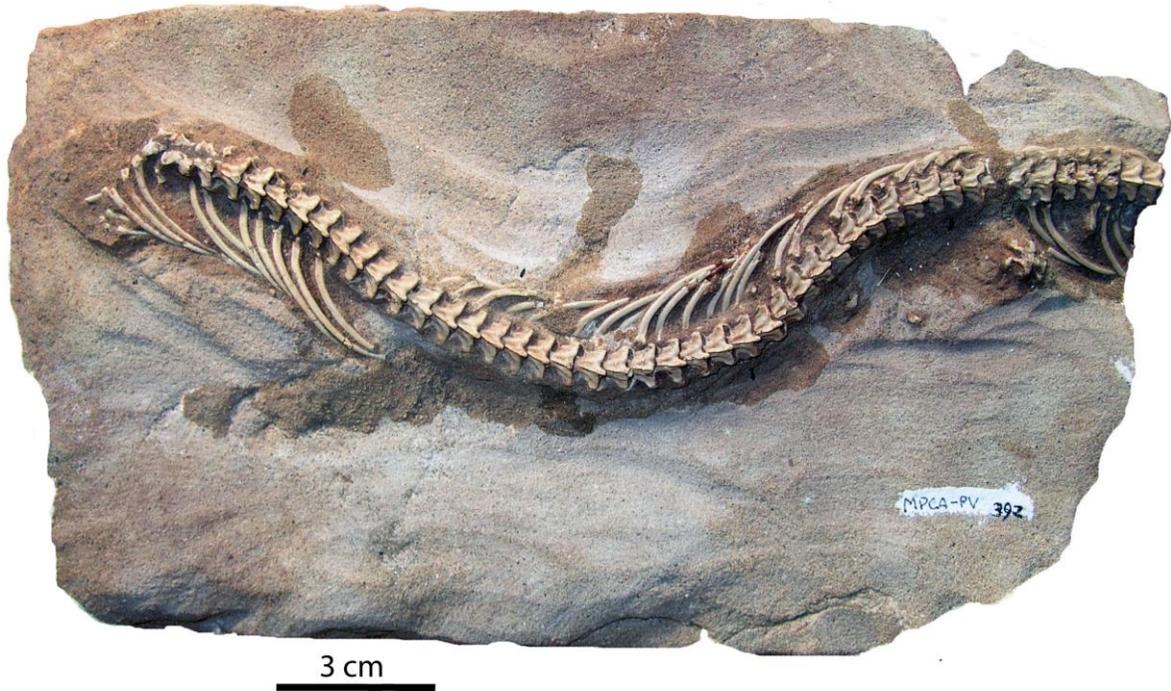
**Figura 4.1.** Muestra de algunos de los fósiles de serpientes provenientes del Área Paleontológica de La Buitrera. **A**, MPCA 500. **B**, MPCA 419. **C**, MPCA 581. **D**, MPCA 564. **E**, MPCA 419. **F**, MPCA 480. **G**, MPCA 536. **H**, MPCA 385. Abreviaturas: bo, basioccipital; ti, tibia.



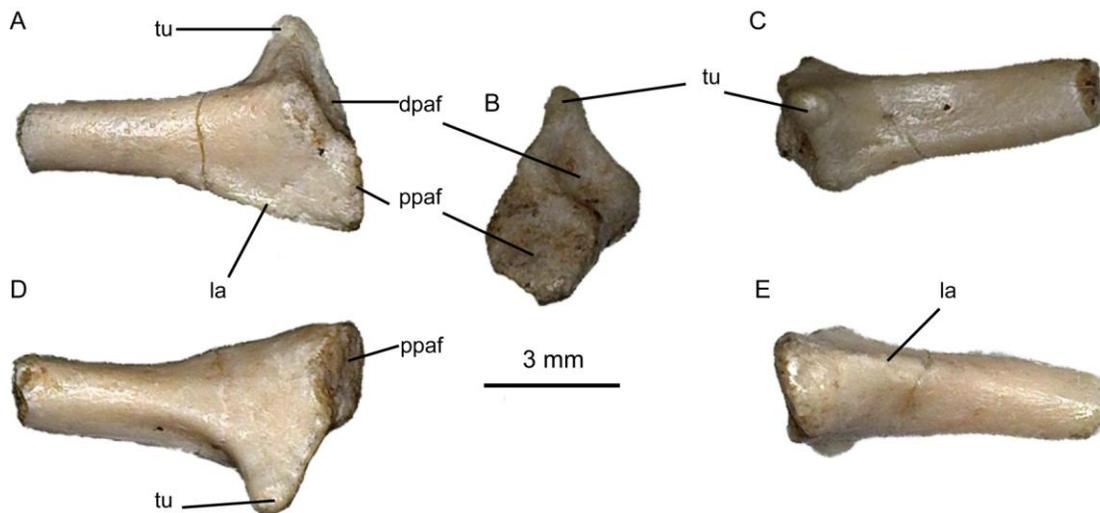
**Figura 4.2.** MPCA 390, dentario (A-G) y esplenial (H) del holotipo de *Najash rioenegrina*. **A**, dentario en vista lateral (labial). **B**, dentario en vista medial (lingual). **C**, dentario en vista dorsolateral. **D**, fragmentos del dentario en vista dorsal. **E**, dentario en vista ventromedial. **F**, fragmento posterior del dentario (D<sub>1</sub>) en vista posterior. **G**, fragmento medio del dentario (D<sub>2</sub>) en vista anterior. **H**, esplenial en vista medial. Anterior a la izquierda en A y C, anterior a la derecha en B, D, E y H. Abreviaturas: al, alvéolos; ci, crestas interdetales ("interdental ridges"); cmi, canal mentoniano interno; fe, faceta de articulación del esplenial; fm, foramen mentoniano; sm, surco meckeliano.



**Figura 4.3.** MPCA 391, vértebras cervicales del holotipo de *Najash rionegrina*. **A**, vista lateral derecha y dibujo interpretativo. **B**, vista ventral y dibujo interpretativo. **C**, vista lateral izquierda. **D**, vista anterior. **E**, vista dorsal. Anterior a la derecha en A, B y G, anterior a la izquierda en C, D y E. Abreviaturas: Ax, axis; C, cervical; cn, canal neural; gl, proyección lateral en forma de gancho; hi, hipapófisis; i, intercentro; od, proceso odontoide.



**Figura 4.4.** MPCA 392. Sección articulada de vértebras prelocales y costillas del holotipo de *Najash rionegrina*. Vista dorsal, anterior a la izquierda



**Figura 4.5.** MPCA 389, costilla del holotipo de *Najash rionegrina* (preparado por separado de MPCA 392). **A**, vista dorsal. **B**, vista proximal (lateral). **C**, vista posterior. **D**, vista anterior. Abreviaturas: dpaf, faceta articular con la diapófisis; la, lámina; ppaf, faceta articular con la parapófisis; tu, proceso tuberculiforme.

A



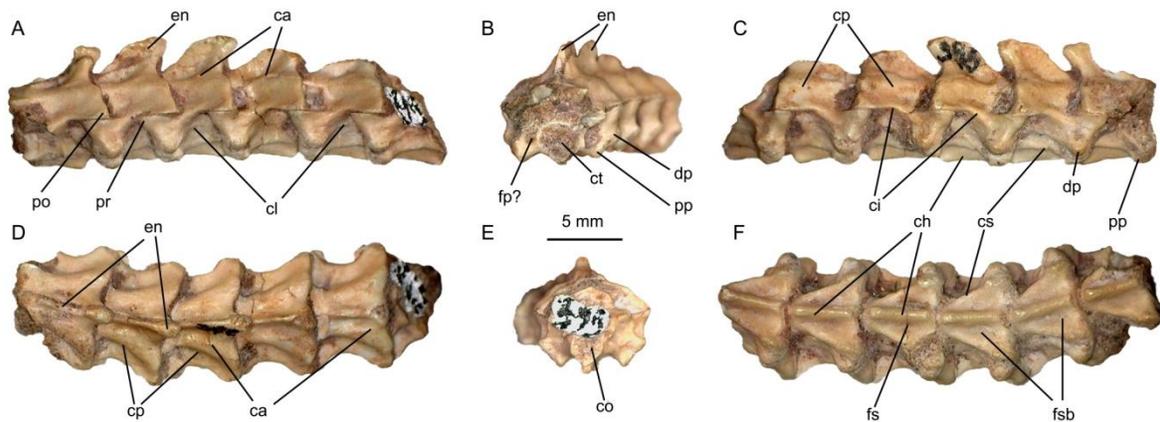
B



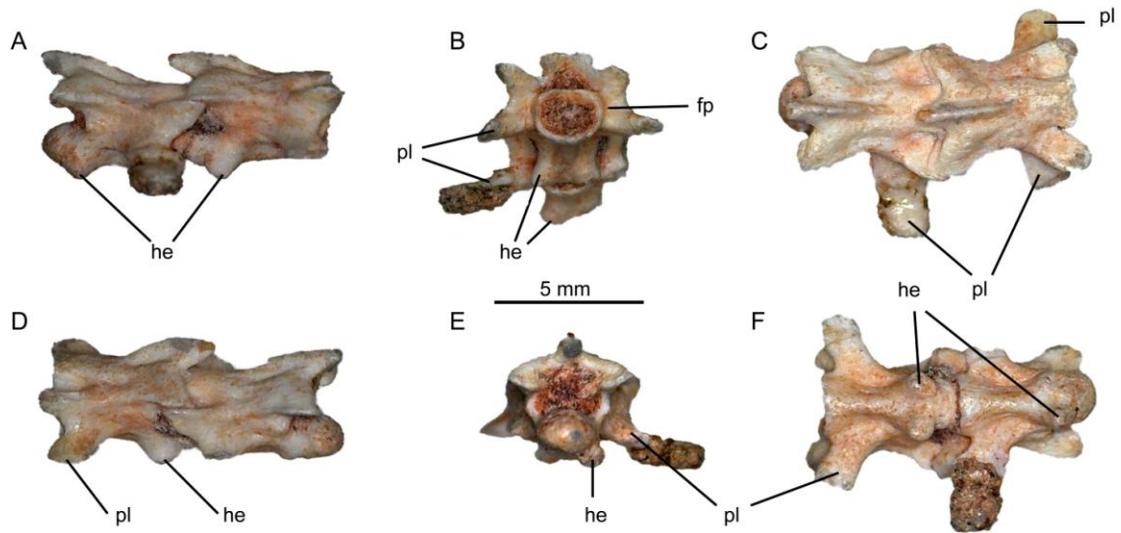
**Figura 4.6.** MPCA 393 (en parte), bloque de vértebras articuladas y costillas del holotipo de *Najash rionegrina*. **A**, vista dorsal. **B**, vista lateral izquierda. Anterior a la izquierda.



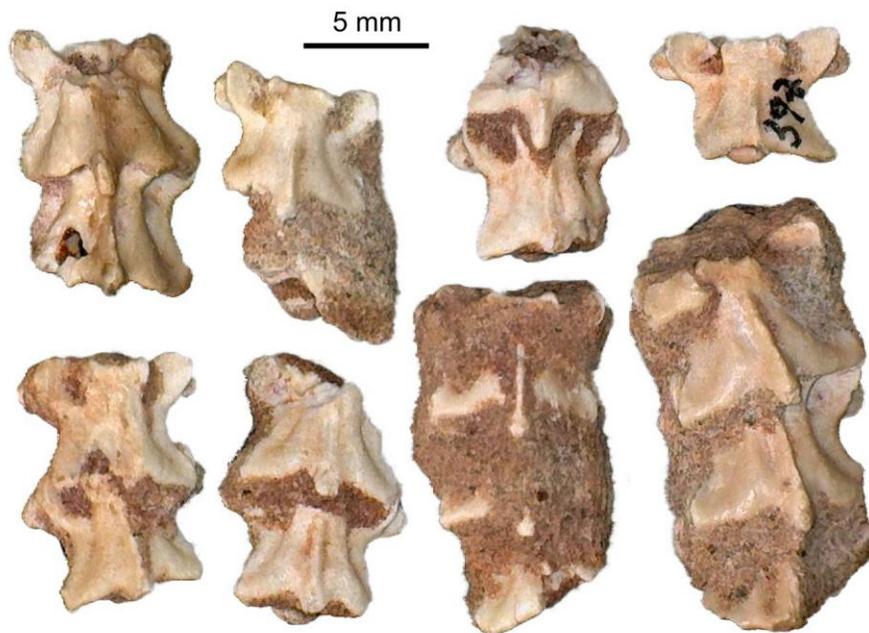
**Figura 4.7.** MPCA 394, parte del bloque con costillas asociadas del holotipo de *Najash rionegrina*.



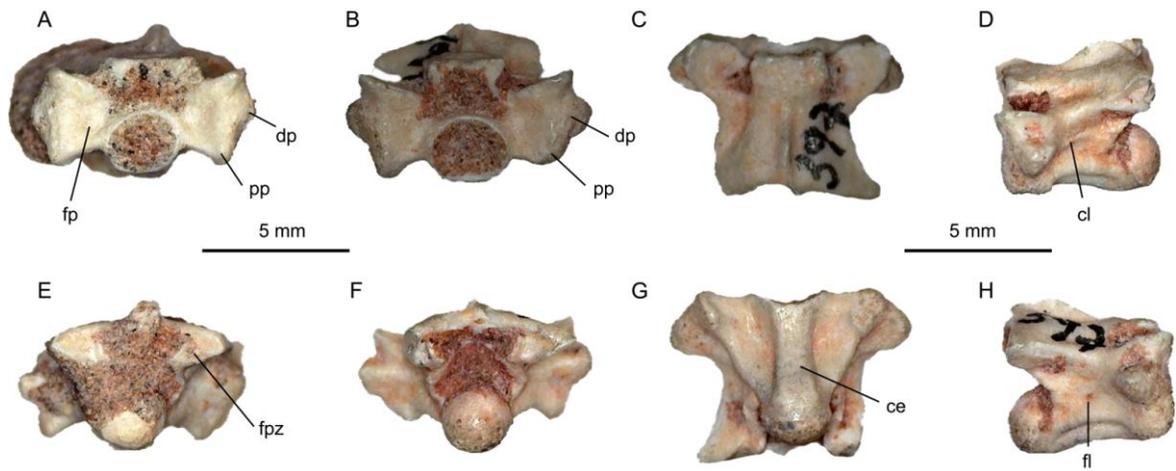
**Figura 4.8.** MPCA 395, sección de precloacales medias articuladas del holotipo de *Najash rionegrina*. **A**, vista lateral izquierda. **B**, vista anterior. **C**, vista lateral derecha. **D**, vista dorsal. **E**, vista posterior. **F**, vista ventral. Anterior a la izquierda en A y D, anterior a la derecha en C y F. Abreviaturas: ca, cresta arcual; ch, carena hemal; ci, cresta interzigapofisiaria; cl, cresta lateral; co, cóndilo; cp, cresta parasagital; cs, cresta subcentral; ct, cótilo; dp, diapófisis; en, espina neural; fp?, foramen paracotilar?; fs, foramen subcentral; fsb, fosa paralinfática subcentral; po, postzigapófisis; pr, prezigapófisis.



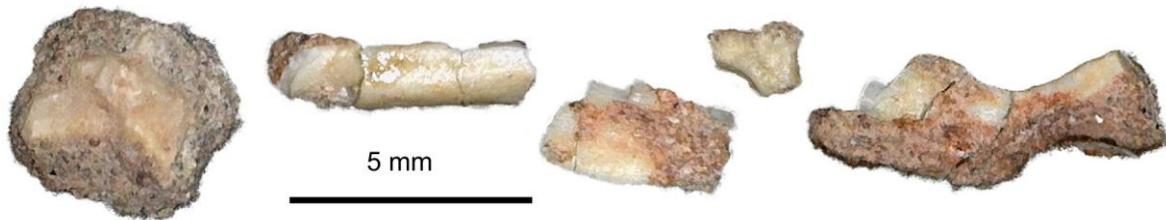
**Figura 4.9.** MPCA 396, dos vértebras caudales articuladas del holotipo de *Najash rionegrina*. **A**, vista lateral derecha. **B**, vista anteroventral. **C**, vista dorsal. **D**, vista lateral izquierda. **E**, vista posterior. **F**, vista ventral. Anterior a la derecha en A y C, anterior a la izquierda en D y F. Abreviaturas: fp, foramen paracotilar; he, hemapófisis; pl, pleurapófisis.



**Figura 4.10.** MPCA 397, secciones de vértebras prelocales medias y posteriores del holotipo de *Najash rionegrina*.



**Figura 4.11.** MPCA 397, vértebras prelocales posteriores aisladas del holotipo de *Najash rionegrina*. **A** y **B**, vista anterior. **C**, vista dorsal. **D**, vista lateral izquierda. **E** y **F**, vista posterior. **G**, vista ventral. **H**, vista lateral derecha. Abreviaturas: ce, carena hemal; cl, cresta lateral; dp, diapófisis; fl, foramen lateral; fp, foramen paracotilar; fpz, foramen parazigantal; pp, parapófisis.



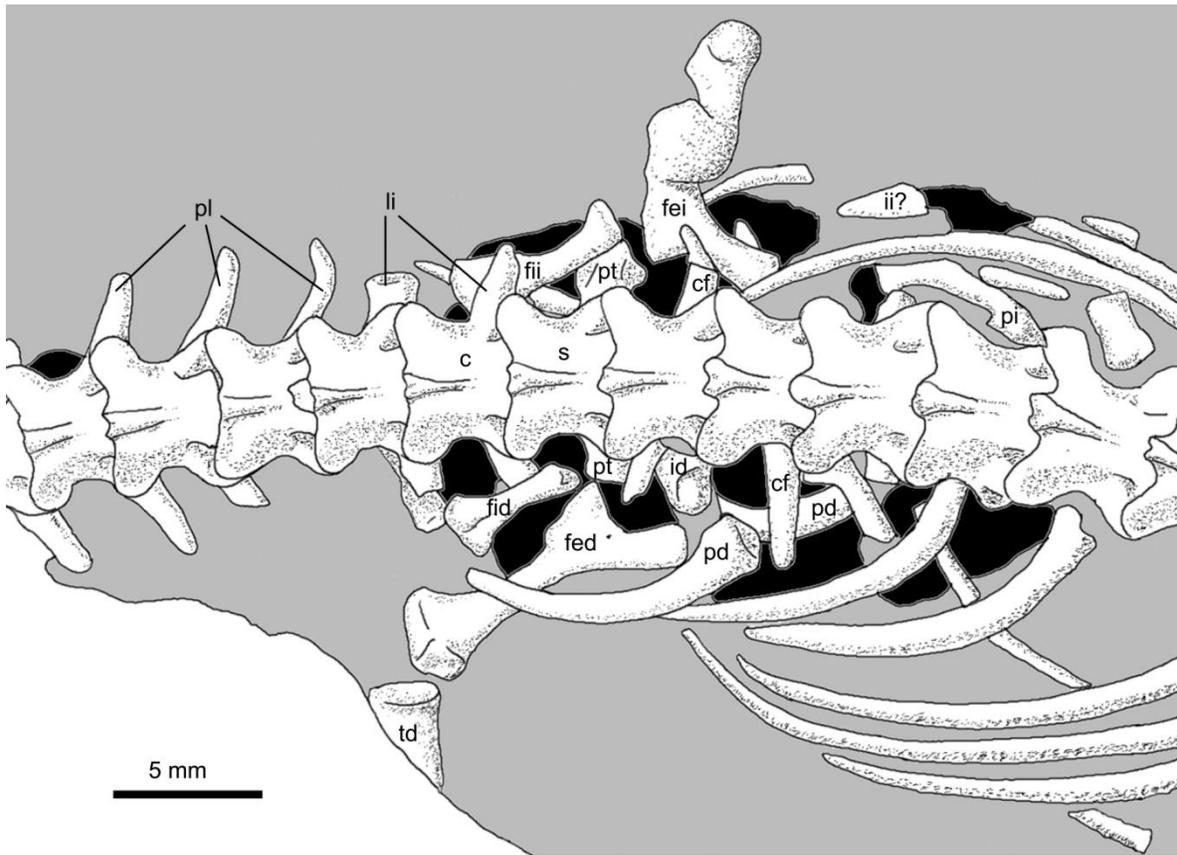
**Figura 4.12.** MPCA 398, fragmentos indeterminados del holotipo de *Najash rionegrina*.



**Figura 4.13.** MPCA 400, región cloacal del holotipo de *Najash rionegrina* en vista dorsal, sección completa. Anterior a la izquierda.



**Figura 4.14.** MPCA 400, región cloacal del holotipo de *Najash rionegrina* en vista dorsal, detalle de la cintura y los miembros posteriores. Anterior a la derecha.



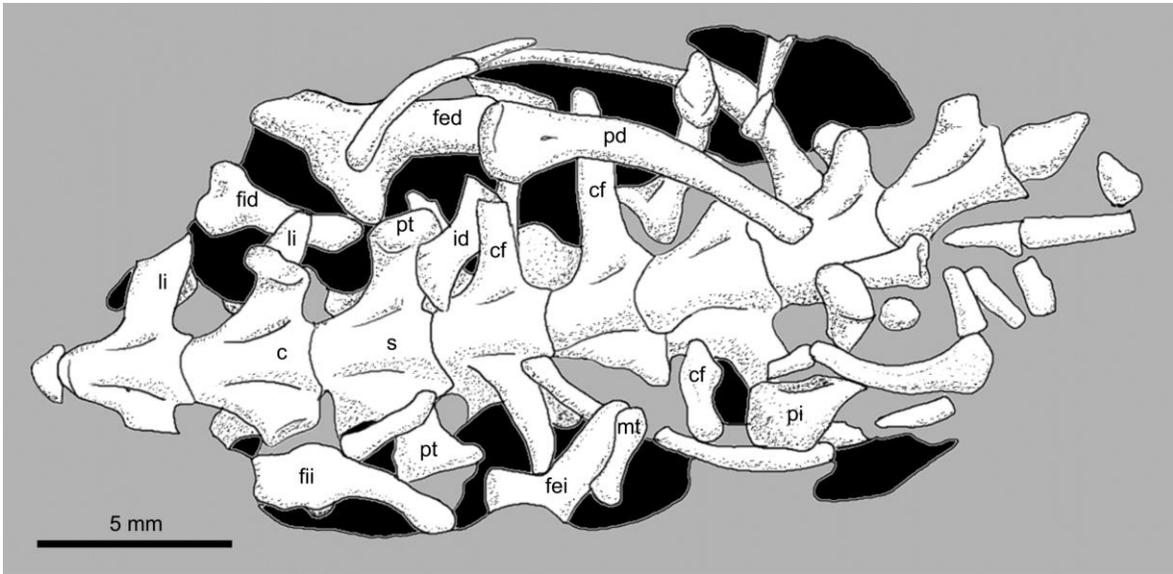
**Figura 4.15.** Dibujo interpretativo de MPCA 400 en vista dorsal, modificado de Palci et al. (2013a). Anterior a la derecha. Abreviaturas: c, primer vértebra caudal; cf, costilla fusionada; fed, fémur derecho; fei, fémur izquierdo; fid, fíbula derecha; fii, fíbula izquierda; id, isquion derecho; ii?, isquion izquierdo?; li, linfapófisis; pd, pubis derecho; pi, pubis izquierdo; pl, pleurapófisis; pt, proceso transverso; s, vértebra sacra; td, tibia derecha.



**Figura 4.16.** MPCA 400, región cloacal del holotipo de *Najash rionegrina* en vista ventral, sección completa.



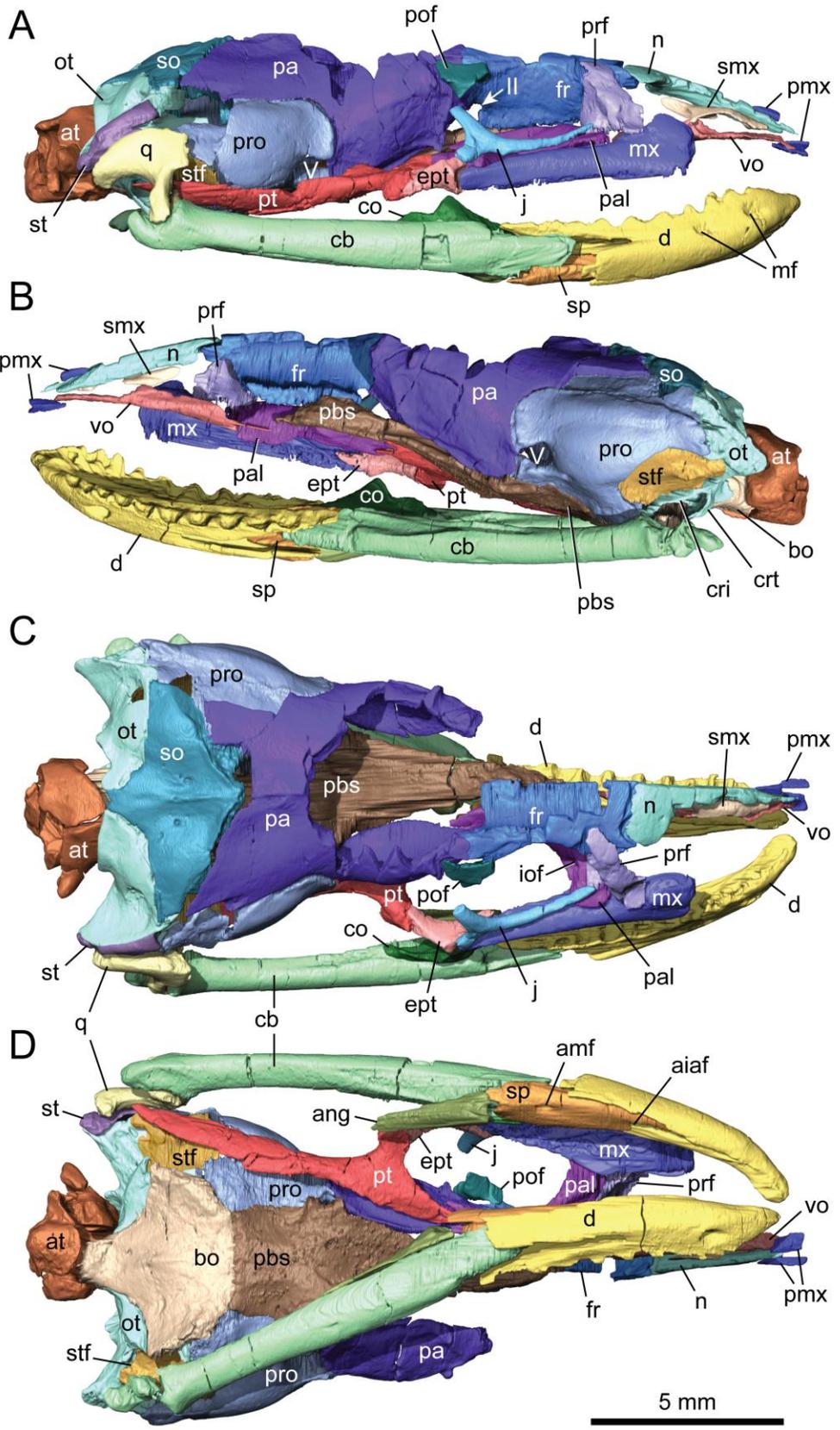
**Figura 4.17.** MPCA 400, región cloacal del holotipo de *Najash rionegrina* en vista ventral, detalle de la cintura y los miembros posteriores.



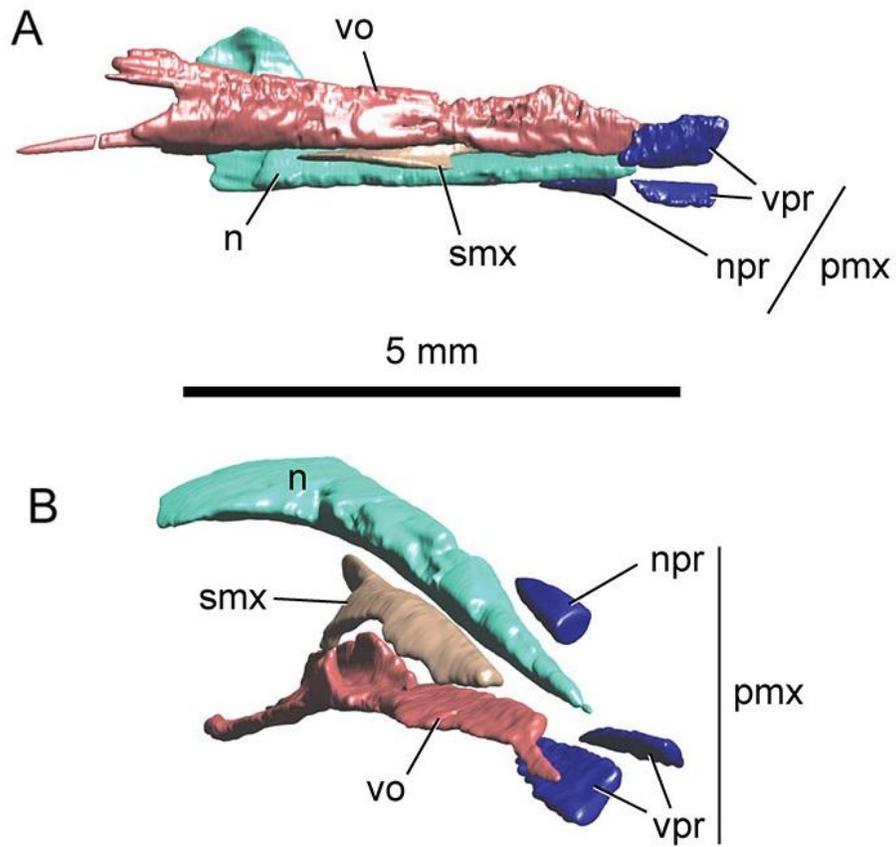
**Figura 4.18.** Dibujo interpretativo de MPCA 400 en vista ventral, modificado de Palci et al. (2013a). Anterior a la derecha. Abreviaturas: c, primer vértebra caudal; cf, costilla fusionada; fed, fémur derecho; fei, fémur izquierdo; fid, fíbula derecha; fii, fíbula izquierda; id, isquion derecho; mt; metatarsal; li, linfapósis; pd, pubis derecho; pi, pubis izquierdo; pt, proceso transverso; s, vértebra sacra.



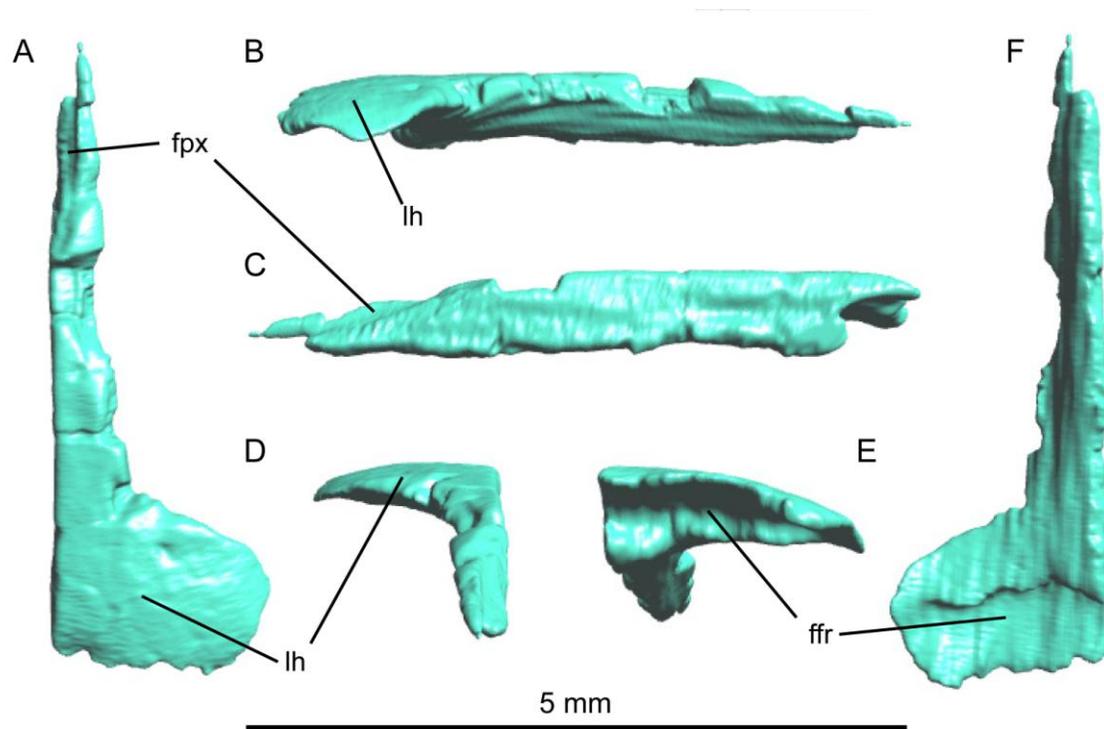
**Figura 4.19.** MPCA 500, bloque original conteniendo el cráneo articulado y vértebras asociadas.



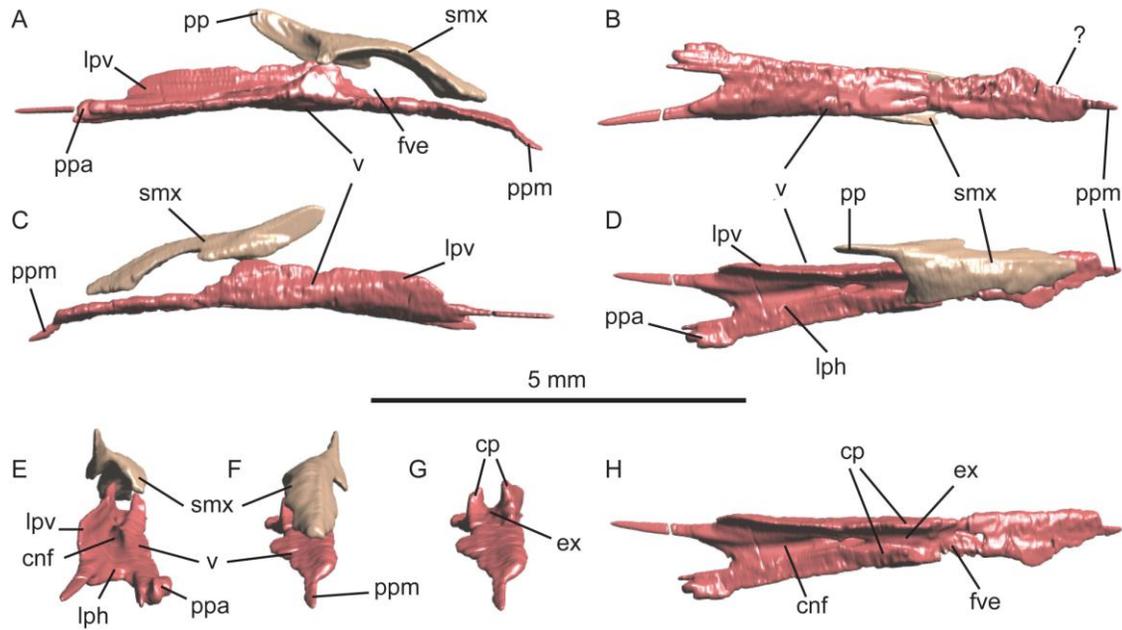
**Figura 4.20.** MPCA 500, reconstrucción tridimensional del cráneo basada en microtomografías computadas. **A**, vista lateral derecha. **B**, vista lateral izquierda. **C**, vista dorsal. **D**, vista ventral. Abreviaturas: II, foramen óptico; V, foramen trigémino; aiaf, foramen alveolar anterior inferior; amf, foramen milohioideo anterior; at, atlas-axis; bo, basioccipital; cb, hueso compuesto; co, coronoides; cri, crista interfenestralis; crt, crista tuberalis; d, dentario; ept, ectopterigoides; fr, frontal; iof, foramen infraorbital; j, yugal; mf, foramen mentoniano; mx, maxilar; n, nasal; ot, otoccipital; pa, parietal; pbs, parabasiéfenoides; pal, palatino; pmx, premaxilar; pof, postfrontal; prefrontal; pro, proótico; pt, pterigoides; q, cuadrado; smx, septomaxilar; so, supraoccipital; sp, esplenial; st, supratemporal; stf, pie de la columela; vo, vómer.



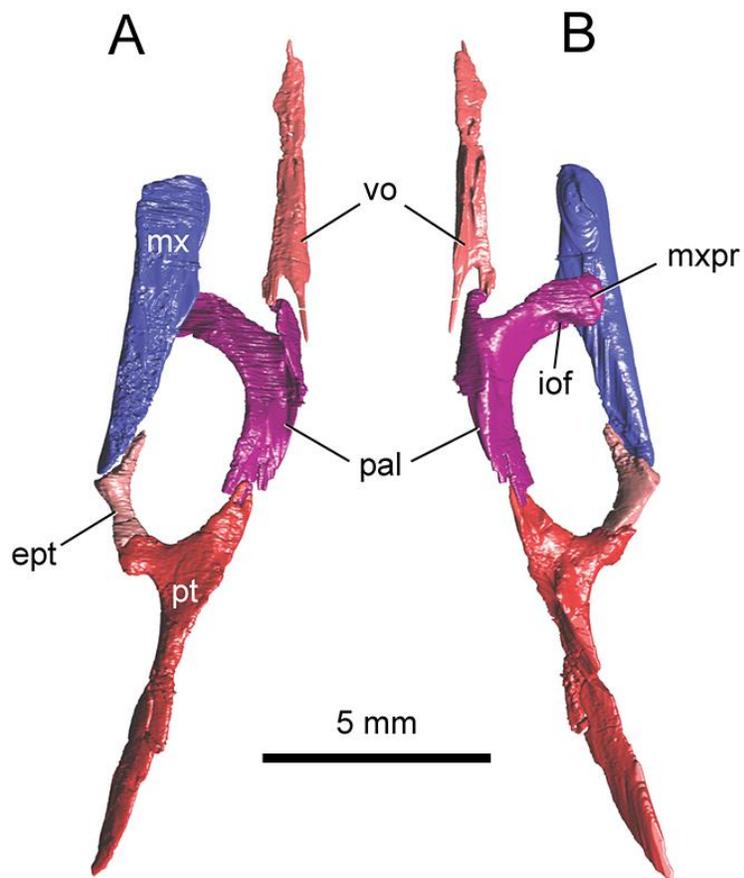
**Figura 4.21.** Hocico de MPCA 500, reconstrucción basada en tomografías computadas. **A**, vista ventral. **B**, vista antero-lateral derecha. Abreviaturas: n, nasal; npr, proceso nasal; pmx, premaxilar; smx, septomaxilar; vo, vómer; vpr, proceso vomerino.



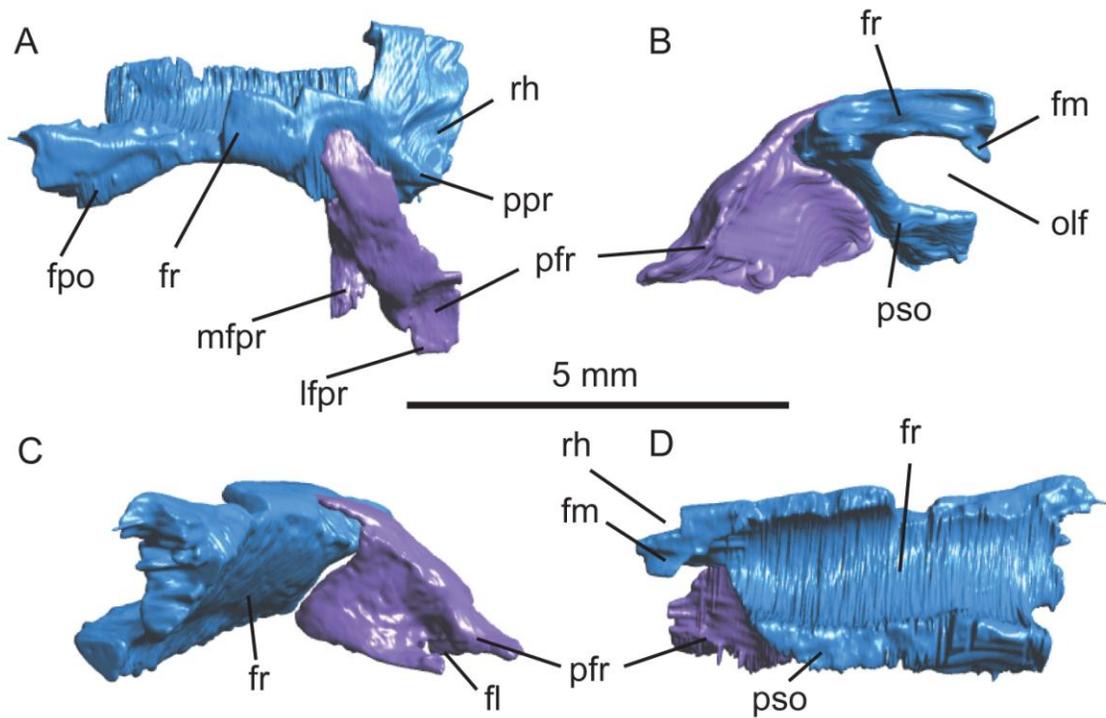
**Figura 4.22.** Nasal derecho de MPCA 500, reconstrucción basada en tomografías computadas. **A**, vista dorsal. **B**, vista lateral derecha. **C**, vista medial. **D**, vista anterior. **E**, vista posterior. **F**, vista ventral. Abreviaturas: ffr, faceta articular con el frontal; fpx, faceta articular con el premaxilar; lh, lamina horizontal.



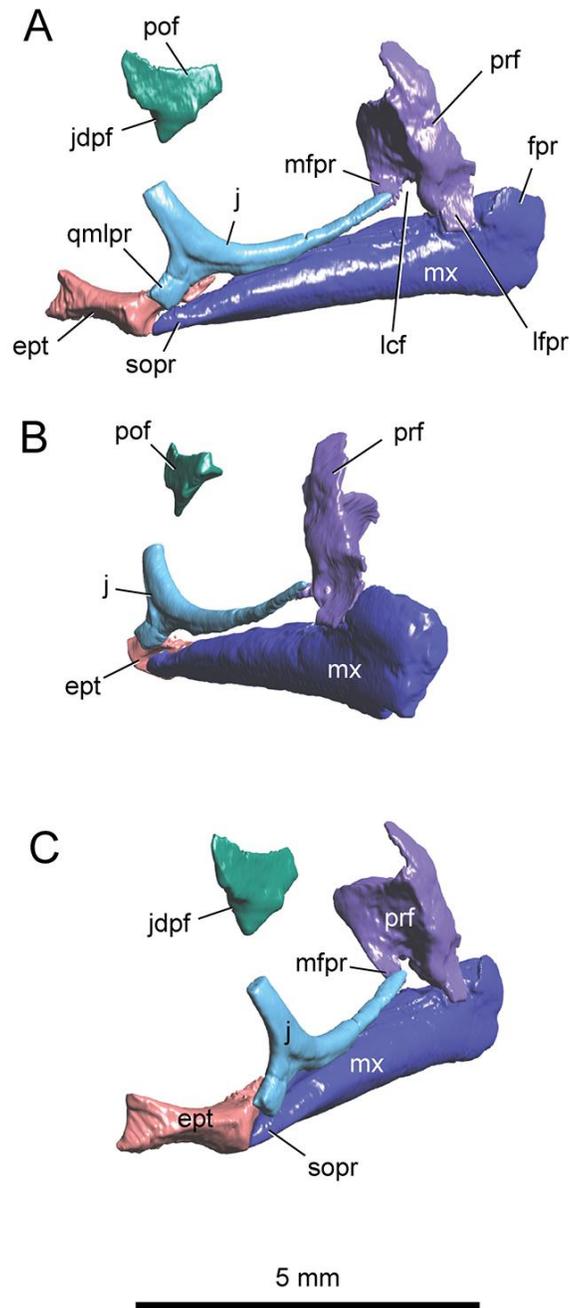
**Figura 4.23.** Vómer y septomaxilar derechos de MPCA 500, reconstrucción basada en tomografías computadas. **A**, vista lateral. **B**, vista ventral. **C**, vista medial. **D**, vista dorsal. **E**, vista posterior. **F**, vista anterior. **G**, vista anterior del vómer, sin el septomaxilar. **H**, vista dorsal del vómer, sin el septomaxilar. Abreviaturas: cnf, canal de la rama palatina del nervio facial; cp, cúpula parcial; ex, excavación donde se aloja el órgano de Jacobson; fve, fenestra vomeronasal externa; lph, lamina posterior horizontal; lpv, lamina posterior vertical; pp, proceso posterior; ppa, proceso palatino; ppm, proceso premaxilar; smx, septomaxilar; v, vómer.



**Figura 4.24.** Paladar articulado de MPCA 500, reconstrucción basada en tomografías computadas. **A**, vista ventral. **B**, vista dorsal. Abreviaturas: ept, ectopterigoides; iof, fenestra infraorbital; mx, maxilar; mxpr, proceso maxilar; pal, palatino; pt, pterigoides; vo, vómer.

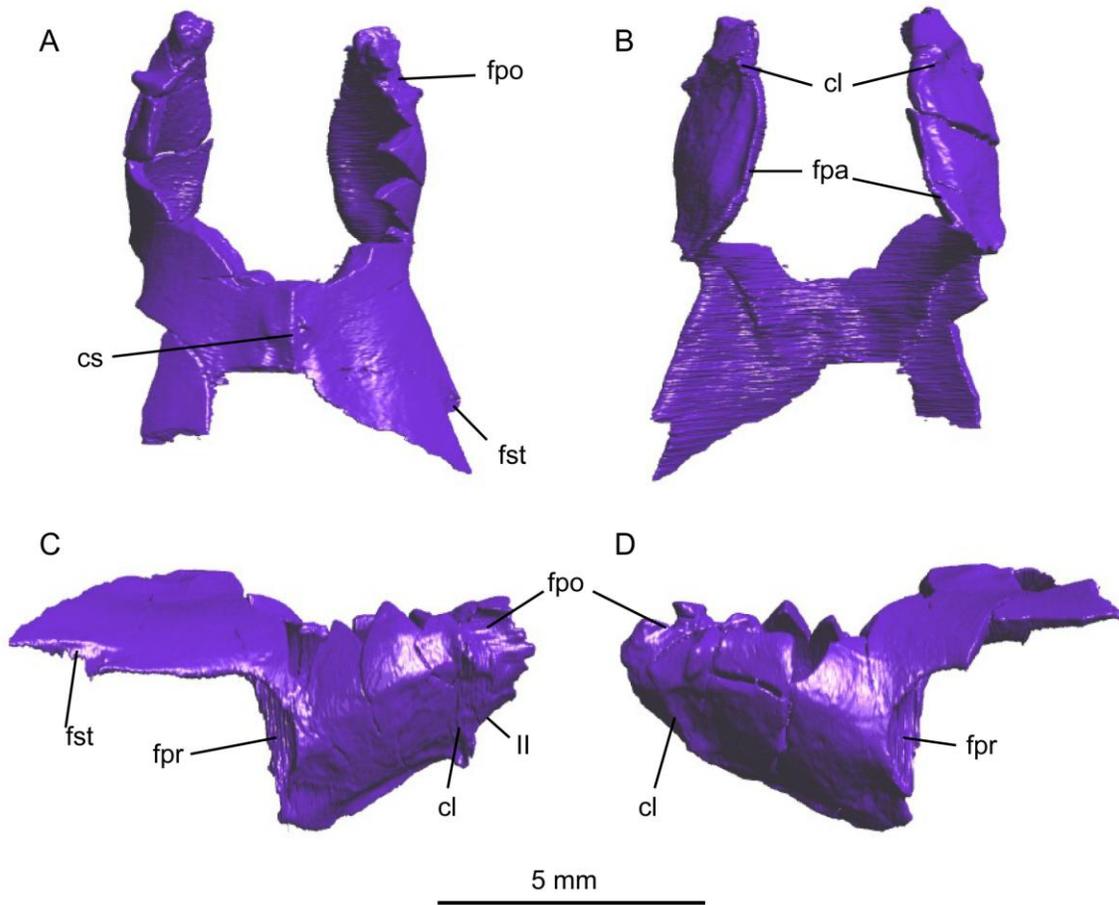


**Figura 4.25.** Prefrontal y frontal de MPCA 500, reconstrucción basada en tomografías computadas. **A**, vista dorsal. **B**, vista anterior. **C**, vista posterolateral. **D**, vista medial. Abreviaturas: fl, foramen lacrimonal; fm, flanco mesial; fpo, faceta de articulación del postfrontal; fr, frontal; lfpr, proceso en forma de pie lateral; mfpr, proceso en forma de pie medial; olf, pasaje del tracto olfatorio; pfr, prefrontal; ppr, puente preorbital; pso, proceso subolfatorio; rh, repisa horizontal ("horizontal shelf").

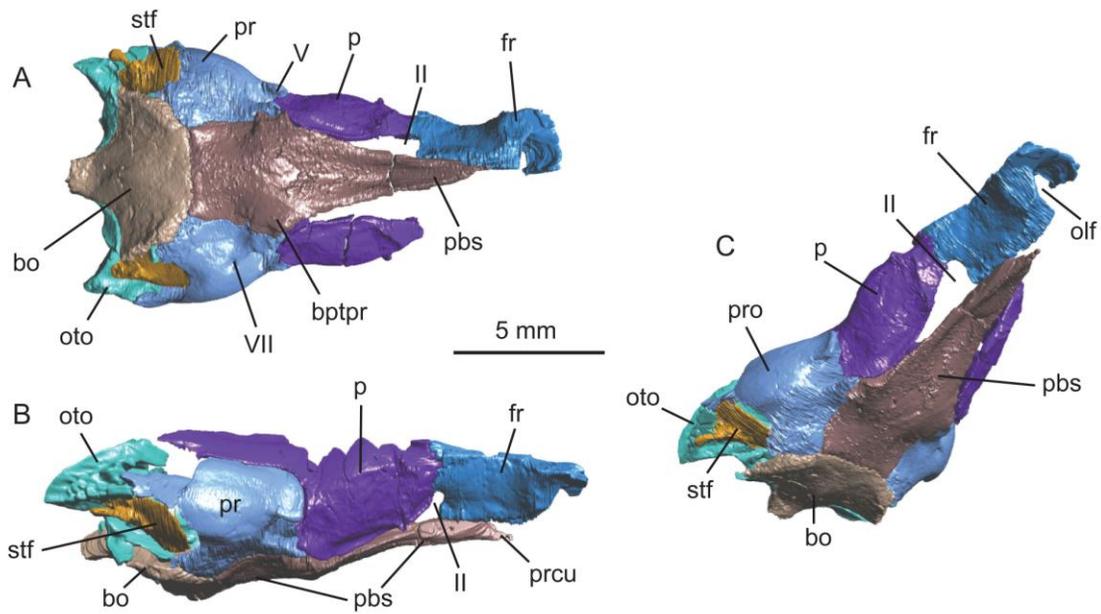


**Figura 4.26.** Elementos circumorbitales de MPCA 500 (sin frontal, parietal y palatino), reconstrucción basada en tomografías computadas. **A**, vista lateral. **B**, vista anterolateral. **C**, vista posterolateral. Abreviaturas: ept, ectopterigoides; j, jugal; fpr, proceso facail (ascendente); jdpf, faceta articular del proceso dorsal del yugal; lcf, foramen lacrimal; lfpr, proceso en forma de pie lateral; mfpr, proceso

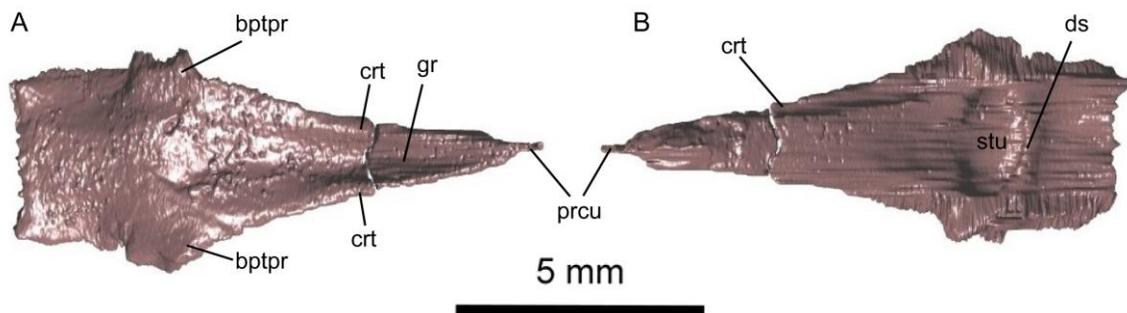
forma de pie medial; mx, maxilar; pof, postfrontal; prf, prefrontal; qmlpr, proceso articular con el ligamento quadratomaxilar; sopr, proceso suborbital.



**Figura 4.27.** Parietal de MPCA 500, reconstrucción basada en tomografías computadas. **A**, vista dorsal. **B**, vista ventral. **C**, vista lateral derecha. **D**, vista lateral izquierda. Abreviaturas: II, margen del foramen óptico; cl, cresta lateral; cs, cresta sagital; fpr, faceta articular con el proótico; fpa, faceta articular con el parabasiesfenoides; fst, faceta articular con el supratemporal.

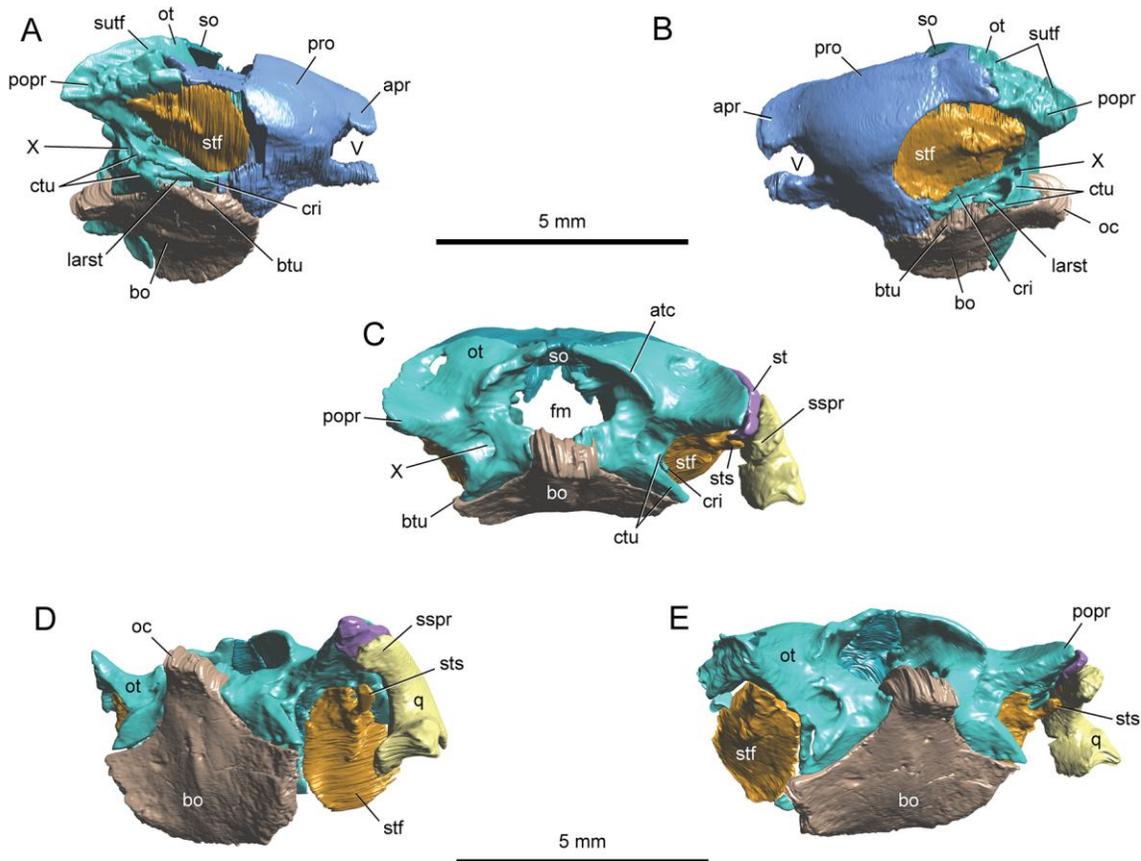


**Figura 4.28.** Basicráneo y caja craneana de MPC 500, con los restantes elementos removidos. **A**, vista ventral. **B**, vista lateral derecha. **C**, vista ventro-lateral. Abreviaturas: II, foramen oftálmico; V, foramen trigémino; VII, foramen del nervio facial; bo, basioccipital; bptpr, base del proceso basipterigoideo; olf, pasaje del tracto olfatorio; oto, otoccipital; p, parietal; pbs, parabasiesfenoides; pr, proótico; prcu, proceso cultriforme; stf, columela.

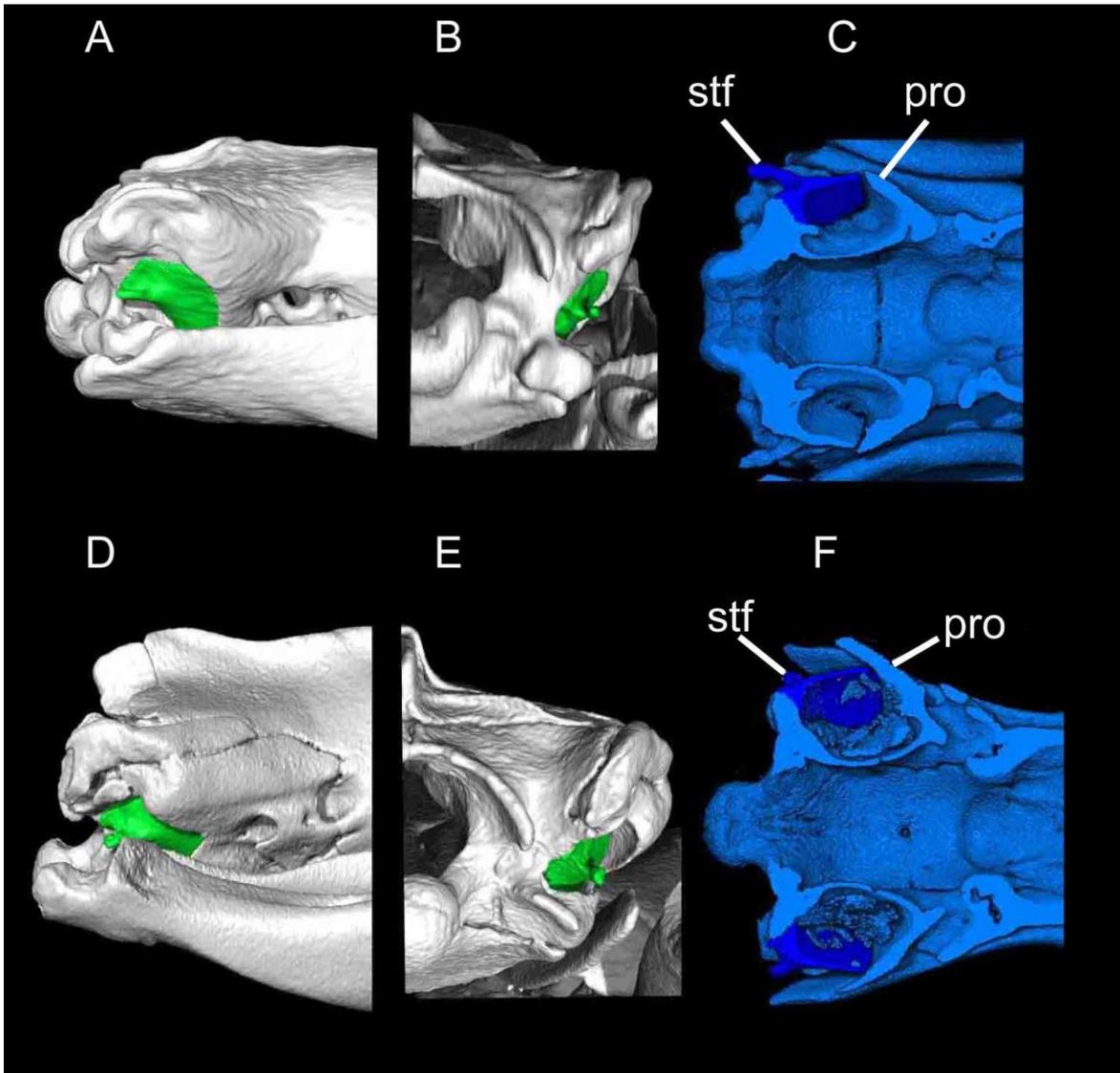


**Figura 4.29.** Parabasiesfenoides de MPC 500. **A**, vista ventral. **B**, vista dorsal. Abreviaturas: crt, crista trabecularis; bptpr, bases de los procesos basipterigoideos; ds, dorsum sellae; gr, superficie cóncava del rostro del

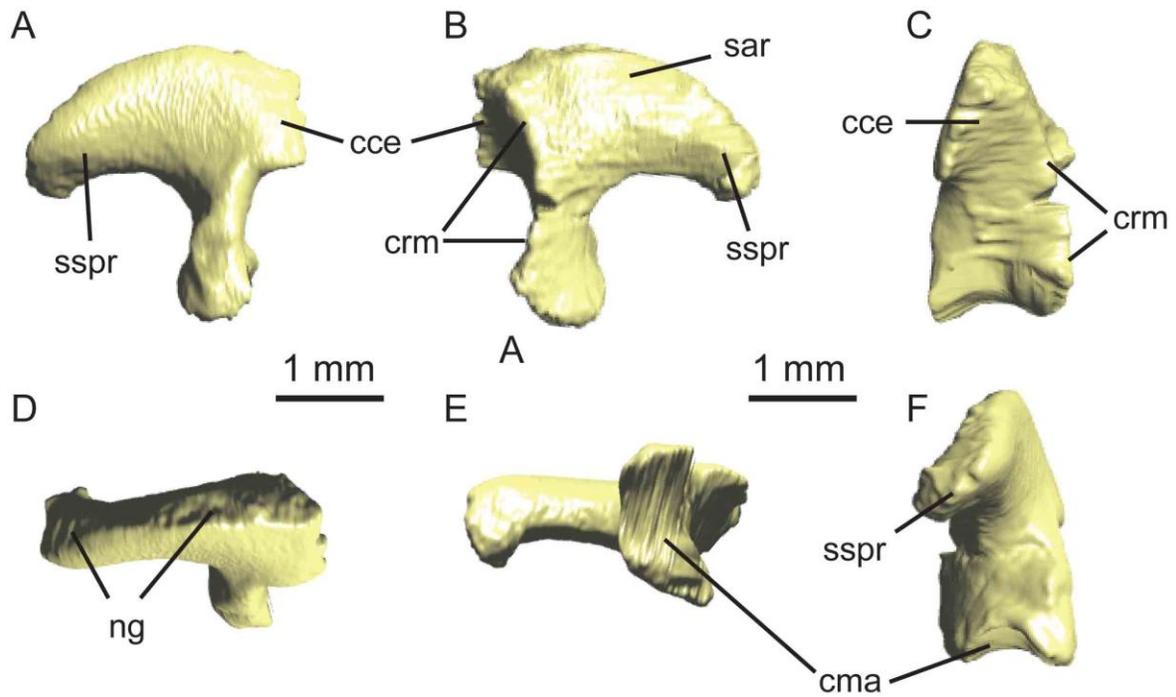
parabasiesfenoides; prcu, proceso cultriforme; stu, lugar de emplazamiento de silla turca.



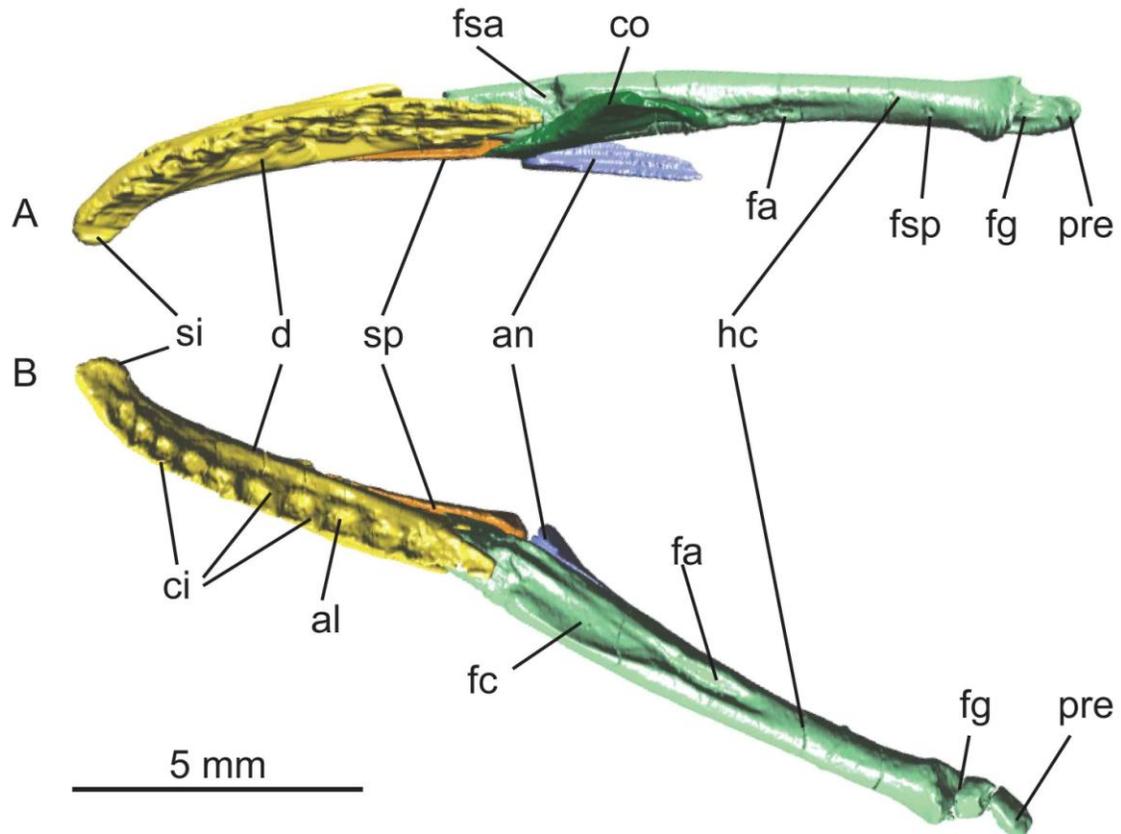
**Figura 4.30.** Región ótica de MPCA 500 (A, B) y región ótica y suspensoria de MPCA 500 (C-E). **A**, vista lateral derecha. **B**, vista lateral izquierda. **C**, vista posterior. **D**, vista ventrolateral derecha. **E**, vista ventrolateral izquierda. Abreviaturas: V, foramen trigémino; X, foramen yugular; apr, proceso alar; atc, cresta atlantal; bo, basioccipital; btu, tuberosidad basal; cri, cresta interfenestralis; ctu, cresta tuberalis; fm, foramen magnum; larts, apertura lateral del recessus scalae tympani; oc, cóndilo occipital; ot, otoccipital; popr, proceso paroccipital; pro, proótico; q, cuadrado; so, supraoccipital; sspr, proceso supraestapedial; st, supratemporal; stf, pie de la columela; sts, vara de la columela; sutf, faceta articular del supratemporal.



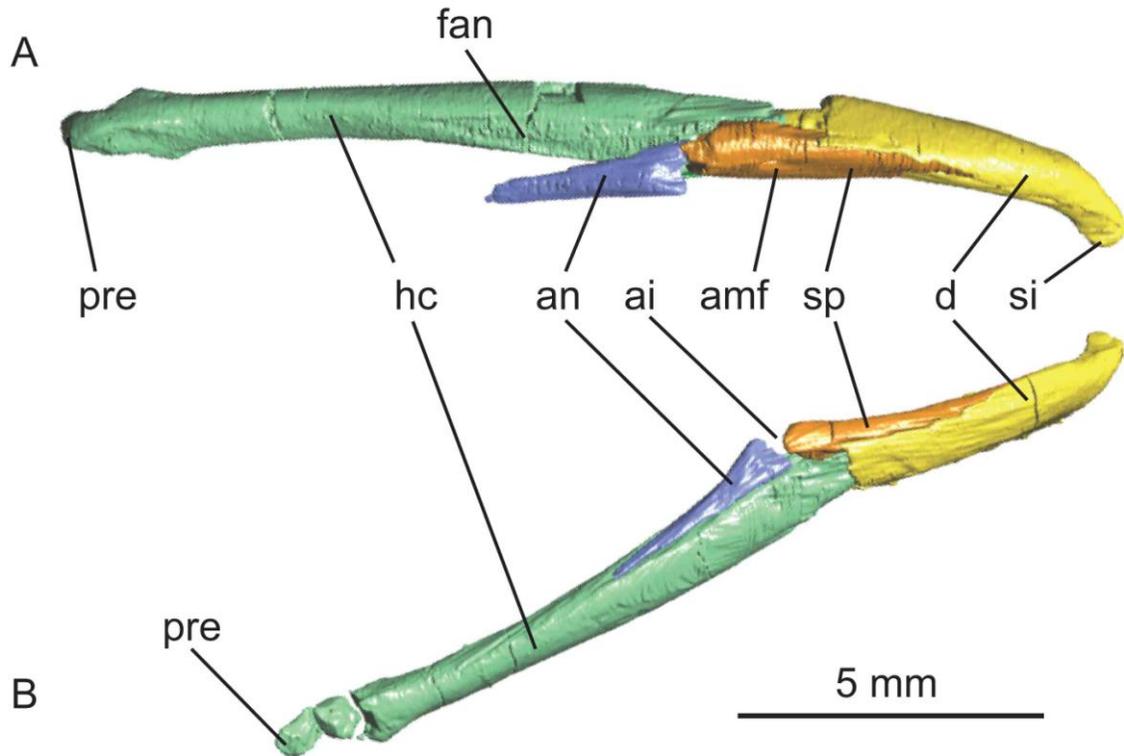
**Figura 4.31.** Región óptica de *Anilius scytale* (A-C) y de *Cylindrophis ruffus* (D-E). En vista lateral (A y D) y vista posterior (B y E), con la columela indicada en verde en ambas y vista dorsal en corte coronal (C y F). Abreviaturas: stf, columela, pro, proótico. Imagen original cedida por Alessandro Palci.



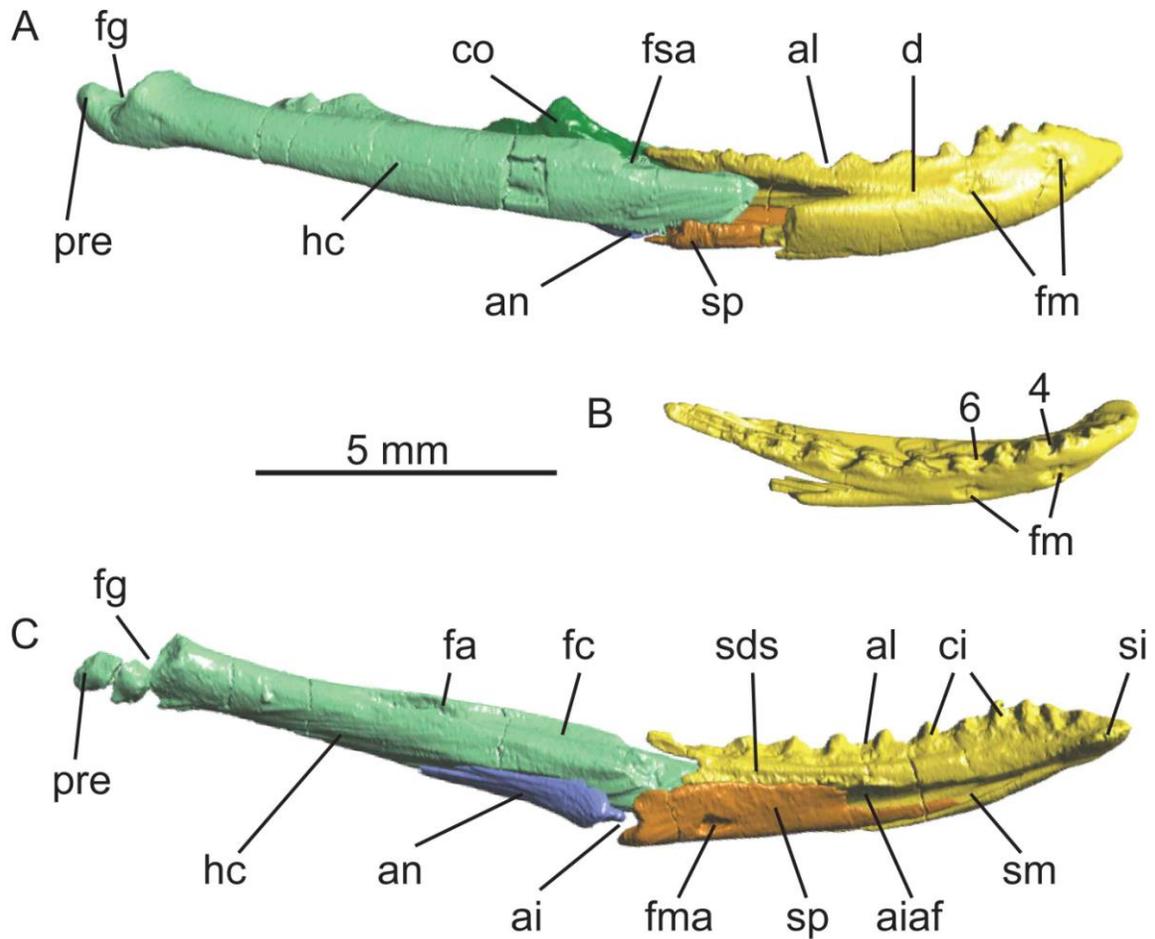
**Figura 4.32.** Cuadrado de MPCA 500. **A**, vista lateral derecha. **B**, vista lateral izquierda (medial). **C**, vista anterior. **D**, vista dorsal. **E**, vista ventral. **F**, vista posterior. Abreviaturas: cce, cóndilo cefálico; cma, cóndilo mandibular; crm, cresta medial; ng, surco; sar, superficie articular; sspr, proceso supraestapedia.



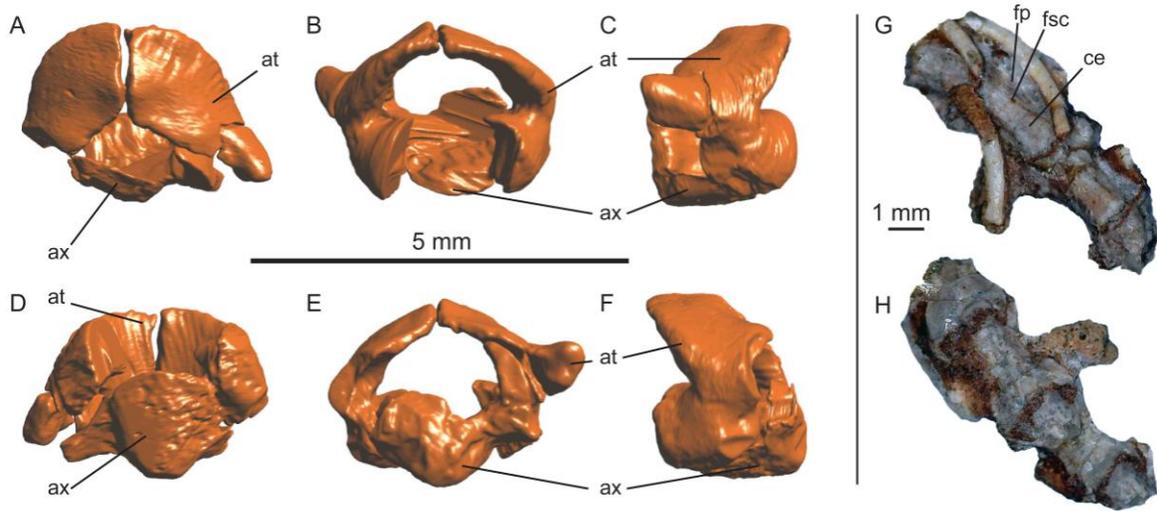
**Figura 4.33.** Mandíbula de MPCA 500. **A**, mandíbula derecha en vista dorsal. **B**, mandíbula izquierda en vista dorsal. Abreviaturas: al, alvéolo; an, angular; ci, crestas interdentes; co, coronoides; d, dentario; fa, fosa aductora; fc, facera articular con el coronoides; fg, fosa glenoidea; fsa, foramen surangular anterior; fsp, foramen surangular posterior; hc, hueso compuesto; pre, proceso retroarticular; si, facetas sinfisiales; sp, esplenial.



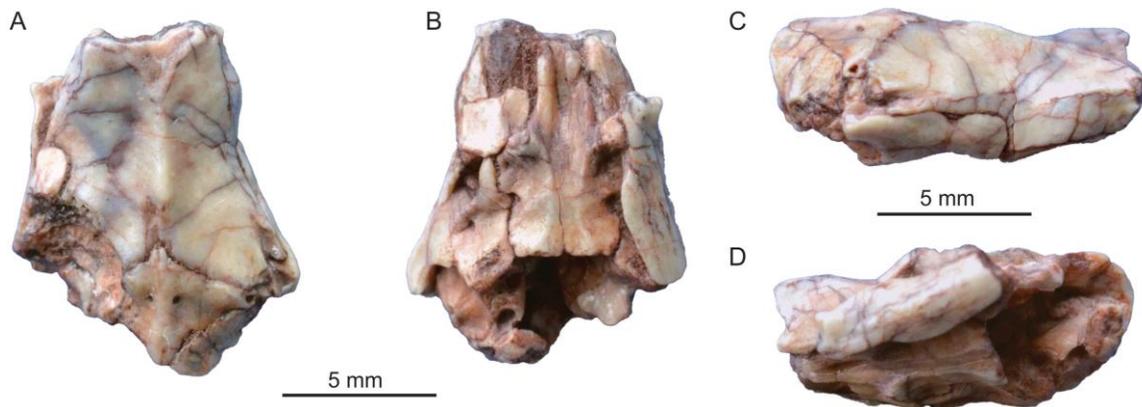
**Figura 4.34.** Mandíbula de MPCVA 500. **A**, mandíbula derecha en vista ventral. **B**, mandíbula izquierda en vista ventral. Abreviaturas: ai, articulación intramandibular; amf, foramen milohioideo anterior; an, angular; d, dentario; fan, faceta articular con el angular; hc, hueso compuesto; pre, proceso retroarticular; si, faceta sínfisisal.



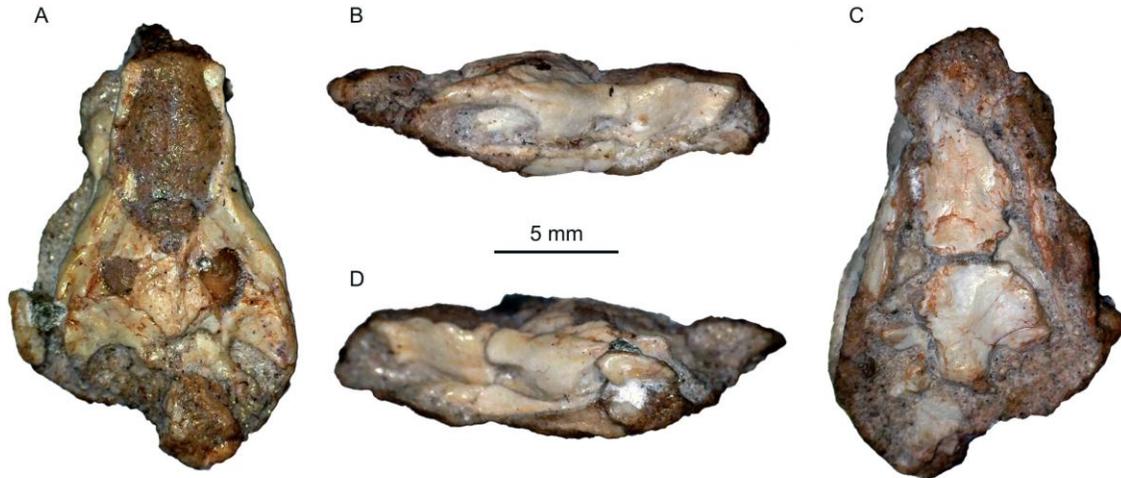
**Figura 4.35.** Mandíbula de MPCA 500. **A**, mandíbula derecha en vista lateral (labial). **B**, dentario derecho separado en vista dorsolateral. **C**, mandíbula izquierda en vista medial (lingual). Abreviaturas: 4, cuarto alvéolo; 6, sexto alvéolo; ai, articulación intramandibular; aiaf, foramen alveolar anterior inferior; al, alvéolo; an, angular; ci, crestas interdentes; co, coronoides; d, dentario; fa, fosa aductora; fc, faceta articular con el coronoides; fg, fosa glenoidea; fm, forámenes mentonianos; fma, foramen milohioideo anterior; fsa, foramen surangular anterior; hc, hueso compuesto; pre, proceso retroarticular; sds, placa subdental ("subdental shelf"); sm, faceta sinfisial; sp, esplenial.



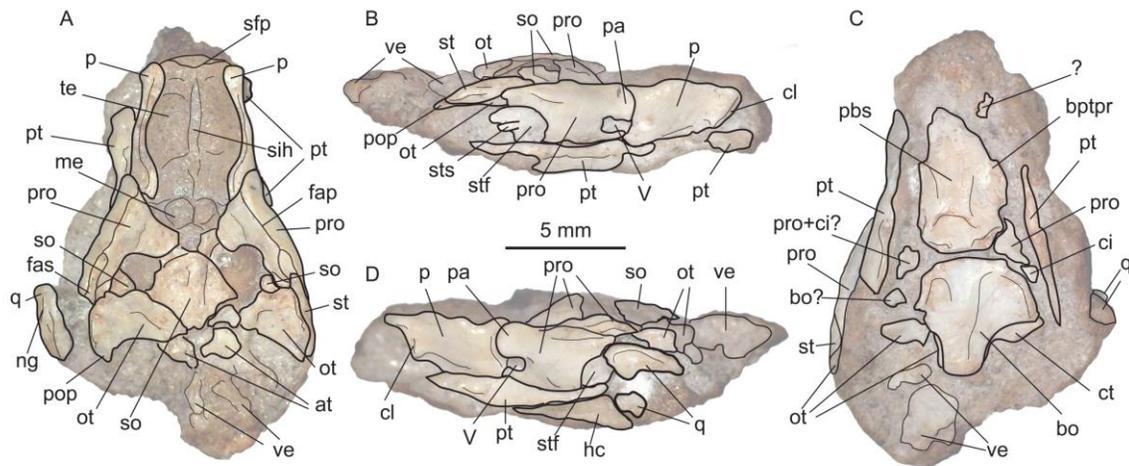
**Figura 4.36.** Vértebras cervicales (A-F) y vértebras precloacales posteriores (G y H) de MPCA 500. **A**, vista dorsal. **B**, vista anterior. **C**, vista lateral izquierda. **D**, vista ventral. **E**, vista posterior. **F**, vista lateral derecha. **G**, vista ventral. **H**, vista dorsal. Abreviaturas: at, atlas; ax, axis; ce, carena hemal; fp, fosa paralinfática; fsc, foramen subcentral.



**Figura 4.37.** MPCA 385. **A**, vista dorsal. **B**, vista ventral. **C**, vista lateral derecha. **D**, vista lateroventral izquierda.

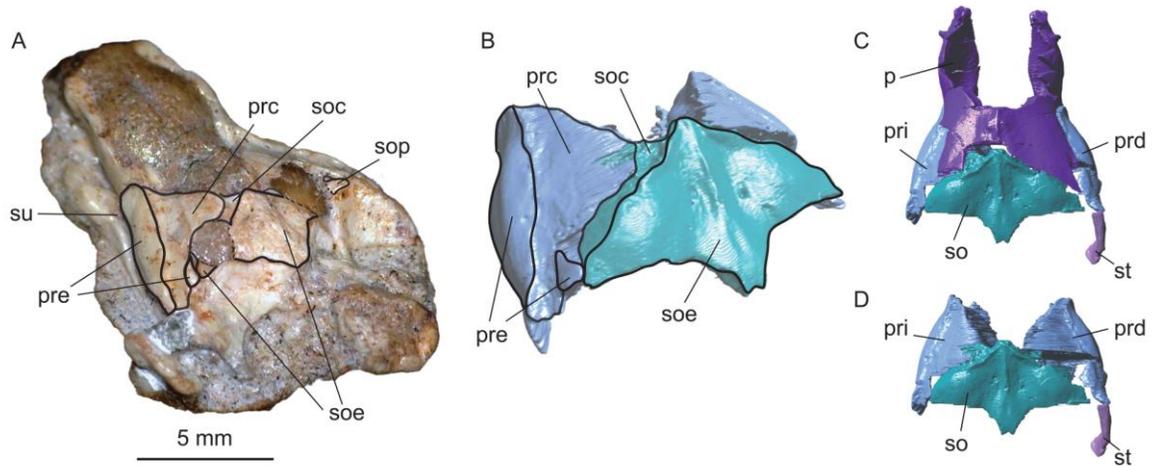


**Figura 4.38.** MPC 480, cráneo y vértebras cervicales articuladas. **A**, vista dorsal. **B**, vista lateral derecha. **C**, vista ventral. **D**, vista lateral izquierda.

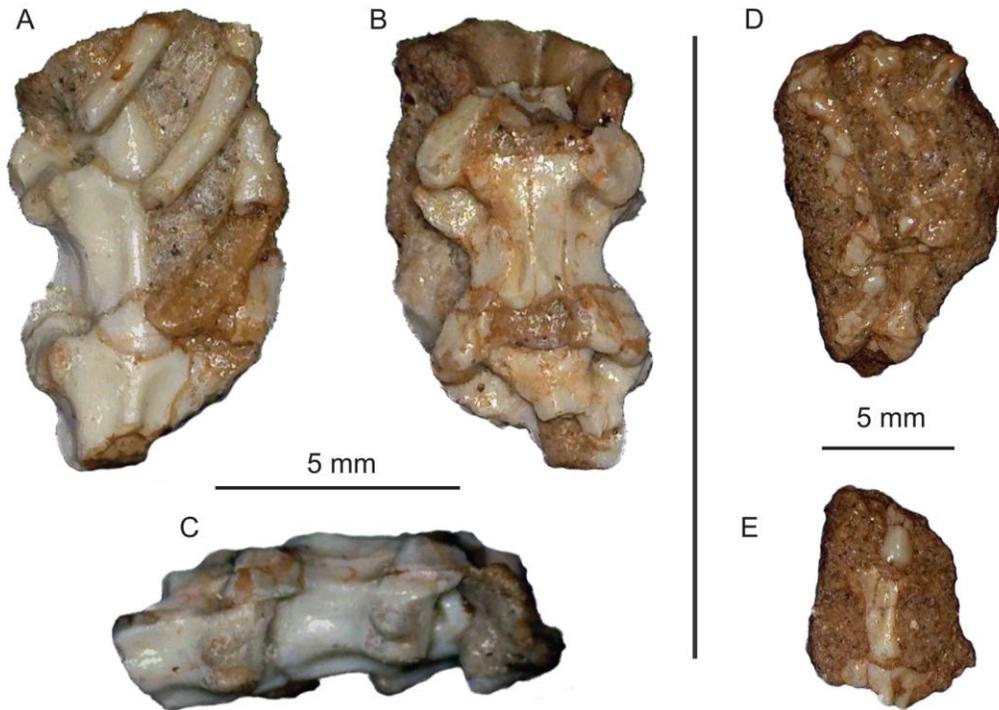


**Figura 4.39.** MPC 480, dibujo interpretativo del cráneo. **A**, vista dorsal. **B**, vista lateral derecha. **C**, vista ventral. **D**, vista lateral izquierda. Abreviaturas: V, foramen trigémino; at, atlas; bo, basioccipital; bptpr, base del proceso basipterigoideo; ci, crista interfenestralis; cl, crista lateral; ct, crista tuberalis; fap, faceta articular del parietal; fas, faceta articular del supratemporal; hc, hueso compuesto; me, molde del mesencéfalo; ng, surco; ot, otoccipital; p, parietal; pa, proceso alar; pbs, parabasiésfenoides; pop, proceso paroccipital; pro, proótico; pt, pterigoides; q, cuadrado; sfp, marca de la sutura fronto-parietal; sih, marca de la sutura

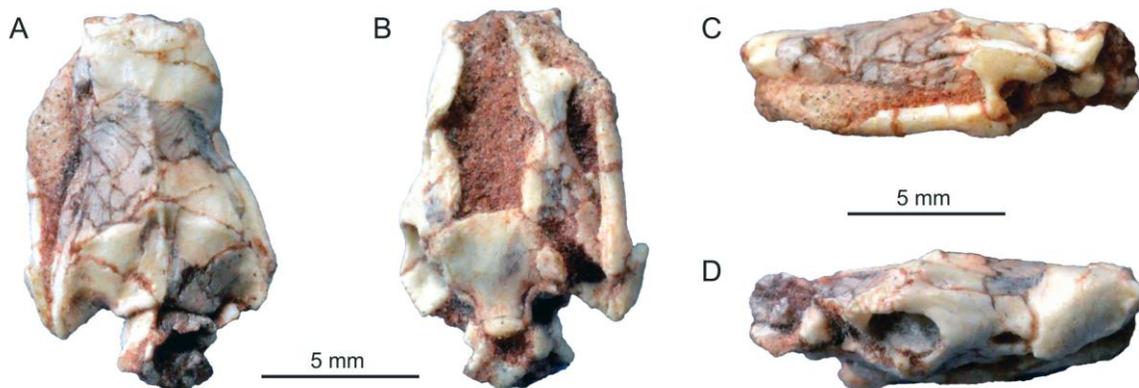
interhemisférica; so, supraoccipital; st, supratemporal; stf, pie de la columela; sts, vara de la columela; te, molde del telencéfalo; ve, vértebras.



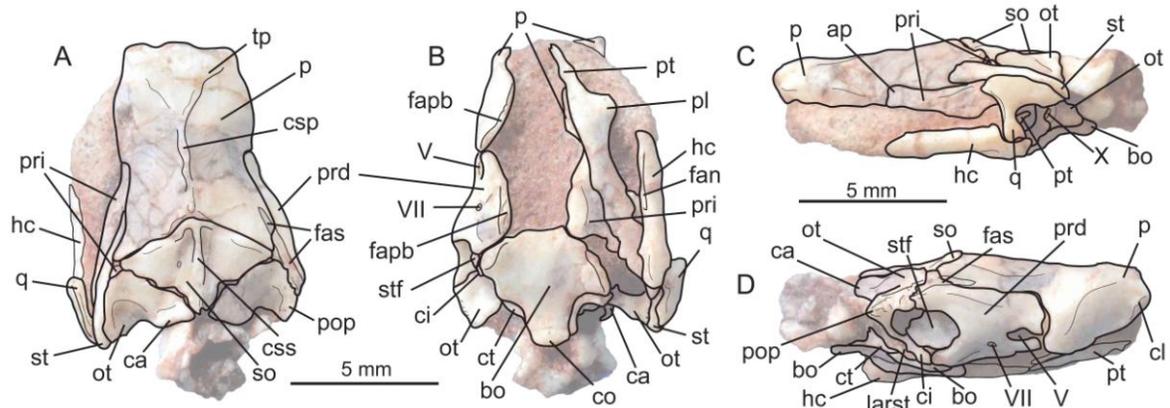
**Figura 4.40.** Cráneo de MPC 480 (A), proóticos y supraoccipital de MPC 500 (B y D) y proóticos, supraoccipital y parietal de MPC 500 (C). **A**, vista dorsolateral posterior. **B**, vista dorsolateral posterior (no a escala). **C**, vista dorsal (no a escala). **D**, vista dorsal (no a escala). Abreviaturas: p, parietal; prc, superficie del proótico cubierta por el parietal y el supratemporal; pre, superficie expuesta del proótico; prd, proótico derecho; pri, proótico izquierdo; so, supraoccipital; soc, superficie cubierta del supraoccipital; soe, superficie expuesta del supraoccipital; st, supratemporal; su, surco oval sobre la superficie dorsomedial del pterigoides.



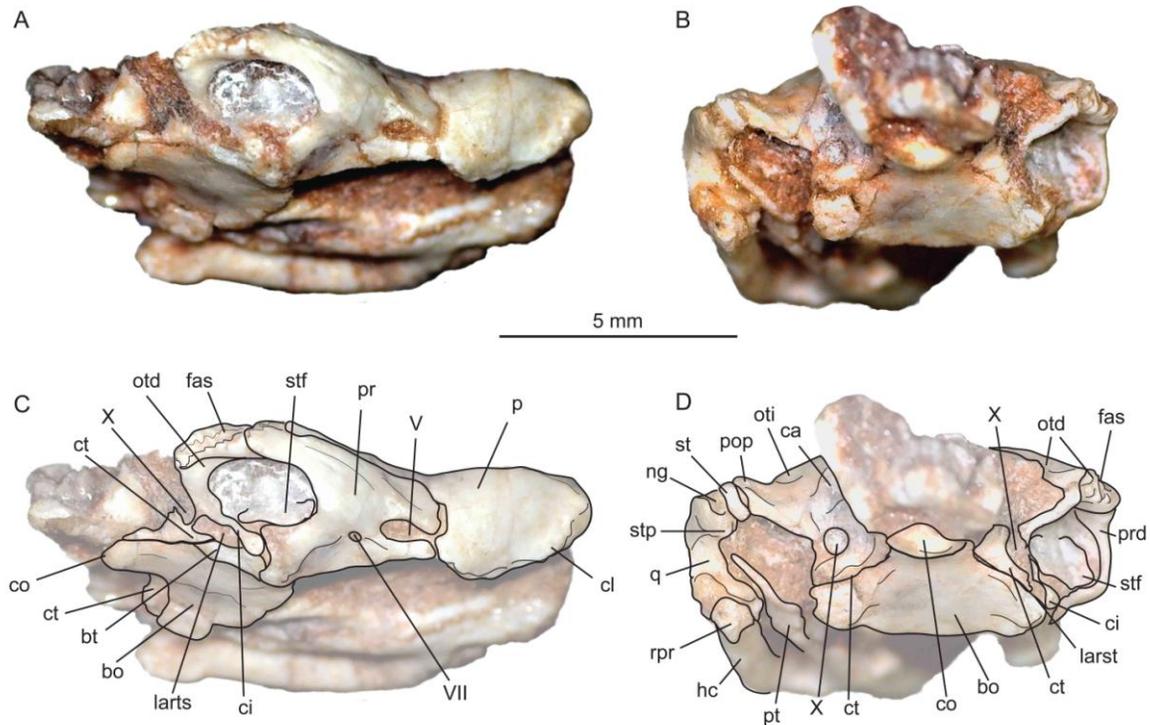
**Figura 4.41.** Postcráneo de MPCA 480, segmento de 3 vértebras prelocales articuladas y costillas (A - C) y dos bloques con secuencias articuladas de vértebras (D, E). **A**, vista ventral. **B**, vista dorsal. **C**, vista lateral. **D**, vista dorsal. **E**, vista ventral.



**Figura 4.42.** MPCA 581, cráneo y vértebras cervicales. **A**, vista dorsal. **B**, vista ventral. **C**, vista lateral izquierda. **D**, vista lateral derecha.

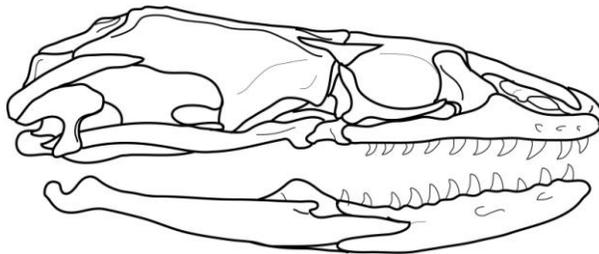


**Figura 4.43.** Dibujo interpretativo del cráneo de MPCA 581. **A**, vista dorsal. **B**, vista ventral. **C**, vista lateral izquierda. **D**, vista lateral derecha. Abreviaturas: V, foramen trigémino; VII, X; foramen yugular; foramen del nervio facial; ap, proceso alar; bo, basioccipital; ca, cresta atlantal; cl, cresta lateral; ci, crista interfenestral; co, cóndilo occipital; csp, cresta sagital del prietal; css, cresta sagital del supraoccipital; ct, crista tuberalis; fan, faceta articular con el angular; fapb, faceta articular con el parabasiesfenoides; fas, facera articular con el supratemporal; hc, hueso compuesto; larts, apertura lateral del recessus scalae tympani; ot, otoccipital; p, parietal; pl, proceso lateral; pop, proceso paroccipital; prd, proótico derecho; pri, proótico izquierdo; pt, pterigoides; q, cuadrado; so, supraoccipital; st, supratemporal; stf, pie de la columela; tp, tabla parietal.



**Figura 4.44.** MPCA 581 y dibujo interpretativo. **A** y **C**, detalle de la región ótica en vista lateroventral derecha. **B** y **D**, vista posterior. Abreviaturas: V, foramen trigémino; VII, foramen del nervio facial; X, foramen yugular; bo, basioccipital; bt, tuberosidad basal; ca, cresta atlantal; ci, crista interfenestralis; cl, cresta lateral; co, cóndilo occipital; ct, crista tuberalis; fas, faceta articular con el supratemporal; hc, hueso compuestp; larts, apertura lateral del recessus scalae timpany; ng, surco; otd, otoccipital derecho; oti, otoccipital izquierdo; p, parietal; pop, proceso paroccipital; pr, proótico; prd, proótico derecho; pt, pterigoides; q cuadrado; rpr, proceso retroarticular; st, supratemporal; stf, pie de la columela; stp, proceso supraestapedial.

**5. Anatomía y taxonomía de las serpientes del Área Paleontológica de la Buitrera - Parte II - *Najash* sp. nov.**



<b>5.1.Introducción</b>	<b>197</b>
<b>5.2. <i>Najash</i> sp. nov.</b>	
MPCA 380-384	<b>200</b>
MPCA 417	<b>203</b>
MPCA 418	<b>205</b>
MPCA 419	<b>206</b>
MPCA 536	<b>214</b>
MPCA 564	<b>218</b>
MPCA 590	<b>222</b>
MPCA 591	<b>226</b>
<b>5.3. Figuras</b>	<b>233</b>

## 5.1. Introducción

Originalmente, Apesteguía y Zaher (2006) y Zaher et al. (2009a) consideraron que entre los materiales de ofidios recuperados de la Localidad de La Buitrera había un único taxón de serpiente, *Najash rionegrina*, atribuyendo ciertas diferencias entre algunos especímenes a variación ontogenética (Zaher et al., 2009a). Posteriormente, Palci et al. (2013a) rechazaron la hipótesis de la "oligotipicidad" de la fauna de La Buitrera propuesta por dichos autores e identificaron sutiles diferencias entre algunos de los especímenes referidos previamente a *Najash rionegrina* que escapaban a la producida durante el desarrollo ontogenético, lo cual indicaba presencia de más de un taxón, e incluso más de un género (Palci et al., 2013a). Sin embargo, esta discusión estaba en este punto limitada a unos pocos materiales craneanos (MPCA 380, MPCA 387, MPCA 385 y MPCA 390), gran parte de ellos aislados y sin elementos contrastables con los escasos restos craneales del holotipo (excepto MPCA 380). En este contexto, un nuevo espécimen con cráneo y postcráneo (MPCA 418) permitió contrastar algunas de estas cuestiones, determinando que tanto el holotipo como los dos cráneos mejor preservados hasta el momento (MPCA 385 y MPCA 418) podían asignarse a un mismo taxón, por lo que fueron todos referidos a *Najash rionegrina* (Garberoglio et al., 2019b), con una caracterización más exhaustiva de los caracteres y autapomorfias del postcráneo de *Najash*. Sin embargo, el análisis de un número mayor de materiales con cráneos bien preservados, que si bien comparten gran cantidad de similitudes tanto en el cráneo como en el postcráneo que permiten corroborar que pueden asignarse al género *Najash*, indica la presencia de dos morfotipos craneanos cuya variación escapa a la variación ontogenética e intraespecífica, por lo que representan a dos especies distintas dentro del género *Najash*. En el capítulo 4 ya se describió a los especímenes referidos a la especie tipo, *Najash rionegrina* Apesteguía y Zaher, 2006, por lo que en este capítulo se describirá la anatomía de los especímenes asignados a la nueva especie de *Najash*.

## 5.2. *Najash* sp. nov.

### Sistemática Paleontológica

Lepidosauria Dumeril & Bibron 1839 (*sensu* Evans 1984)

Squamata Oppel 1811

Ophidia Brongniart 1800 (*sensu* Lee 1998)

*Najash* Apesteguía & Zaher 2006

Diagnosis enmendada: las autapomorfias están indicadas por un asterisco (\*). Dentario sin placa subdental anteriormente ("subdental shelf"); \*esplénial grueso; ausencia de lateroesfenoides; foramen trigémino bordeado anteriormente por el parietal; \*superficie ventral del rostro del parabasiesfenoides fuertemente cóncava, formando un surco recto y profundo; ausencia de crista circumfenestralis; pie columelar grande y robusto; \*parietal con cresta sagital fuertemente desarrollada, terminando en un abultamiento y bifurcada en el contacto con el supraoccipital; supraoccipital grande y en forma de diamante; \*ausencia de contacto dorsal entre otoccipitales; superficie ventral del basioccipital lisa; \*segundo intercentro del axis no fusionado y con proyecciones laterales en forma de gancho a cada lado; hipapófisis presentes sólo en precloacales anteriores; presencia de intercentros articulados en precloacales anteriores; vértebras precloacales con forámenes paracotilares y un solo foramen parazigantrol a cada lado del zigantrol; crestas arcuales (*sensu* Scanferla y Canale, 2007) en precloacales medias y posteriores; \*arco neural de vértebras precloacales fuertemente facetado, con crestas parasagitales (=crestas dorsolaterales) conspicuas uniendo el borde lateral del zigósfero y el margen posterior de la postzigapófisis; vértebras precloacales con espinas neurales expandidas mediolateralmente posterodorsalmente, en forma de gota o "Y" en vista dorsal; \*precloacales medias con espinas hemales altas y

angostas; \*cóndilos y cótilos de precloacales medias de ancho menor a un tercio del ancho total de la vértebra; \*vértebras precloacales con una leve cresta lateral extendida desde la parapófisis, por debajo del foramen lateral; \*pubis largo y en forma de vara, ligeramente curvado mediolateralmente, con presencia de un foramen obturador distintivo cerca de la cabeza proximal; vértebras caudales con hemápofisis pares cortas y redondeadas.

Localidad tipo, horizonte y edad: Localidad La Buitrera, Sección superior de la Formación Candeleros. Cretácico Superior temprano (Cenomaniano).

Rango geográfico y estratigráfico: Área Paleontológica de La Buitrera.

Especie tipo: *Najash rionegrina* Apesteguía y Zaher, 2006

*Najash* sp. nov.

Diagnosis. Las autapomorfias están indicadas con un asterisco (\*). Serpiente de tamaño mediano a grande, sobrepasando los 2 metros. Dentario con alvéolos medio-lateralmente expandidos; dientes robustos y ligeramente recurvados; presencia de dientes palatales cortos y robustos (al menos en el pterigoides); procesos basipterigoideos desarrollados y elongados antero-posteriormente; \*basioccipital excluido del borde del espacio yuxtaestapedial por el otoccipital; foramen trigémino elipsoidal; proótico elongado, con proceso alar largo y angosto; \*contacto proótico-supraoccipital cubierto por el parietal en el techo craneano; supraoccipital sin forámenes y ápices de punta única; parietal con cresta lateral desarrollada anteriormente expandida formando ala parietal; sutura sigmoidea entre el parabasiesfenoides y el basioccipital.

Material referido. MPCA 380-384, MPCA 417, MPCA 418, MPCA 419, MPCA 536, MPCA 564, MPCA 590, MPCA 591.

Localidad de proveniencia, horizonte y edad. Área Paleontológica de La Buitrera, Sección superior de la Formación Candeleros. Cretácico Superior temprano (Cenomaniano).

Rango geográfico y estratigráfico. Área Paleontológica de La Buitrera, localidades La Buitrera, Cerro Policía y El Pueblito.

#### MPCA 380-384

Este espécimen comprende un dentario parcial (MPCA 380), dos fragmentos indeterminados probablemente de la mandíbula (MPCA 381 y MPCA 382), junto al axis (MPCA 383), y varias vértebras postcervicales (MPCA 384). Los mismos fueron encontrados asociados y referidos a *Najash rionegrina* por Zaher et al. (2009a) quienes consideraron que las diferencias entre el dentario del holotipo (MPCA 390) con este espécimen, de mayor tamaño, eran debidas a variación ontogenética (Zaher et al., 2009a). Esto fue cuestionado por Palci et al. (2013a), quienes propusieron que dichos dentarios en realidad representan diferentes taxones. Aquí se reconoce que este espécimen puede ser asignado al género *Najash* como fuera propuesto originalmente, pero de acuerdo con algunos de los criterios de Palci et al. (2013a) se considera que representa a un taxón diferente al de la especie tipo, por lo que es asignado a la nueva especie.

#### Cráneo

El único material craneano identificable de MPCA 380 es la porción anterior bien preservada del dentario izquierdo (Figura 5.1).

Dentario. MPCA 380 comprende la porción anterior del dentario izquierdo, preservando siete alvéolos, roto posteriormente a la altura del inicio del octavo. Los alvéolos son relativamente grandes y mediolateralmente expandidos (Figura 4.1), como en otros especímenes de tamaño equivalente y similares en morfología a los alvéolos en el dentario de *Dinilysia* (Palci et al., 2013a), contrastando con los

alvéolos subcirculares presentes en *Najash rionegrina* (según lo observado en el holotipo y en MPCA 500). El surco del cartílago de Meckel se encuentra expuesto a lo largo de toda la superficie preservada del dentario y abierto hasta el ápice anterior. La placa subdental está ausente en la porción preservada en MPCA 380. La faceta sinfisial está fuertemente proyectada medialmente (Figura 5.1), similar a lo observado en MPCA 500, aunque en MPCA 380 la faceta articular es masiva y menos redondeada, de borde recto, aunque la faceta convoluta y de borde irregular sugiere una articulación móvil y ligamentaria entre ambos dentarios, más que una sutura rígida. Al igual que en MPCA 500, *Anilius* y *Cylindrophis*, la sínfisis de MPCA 380 presenta un proceso grande y medialmente recurvado dorsalmente al canal meckeliano, mientras que el proceso ventral al canal meckeliano es menor y no recurvado medialmente. Posteriormente, la faceta sinfisial es continua con el margen dentario. MPCA 384 posee dos forámenes mentonianos grandes, alojados a la altura del cuarto y el sexto alvéolo, respectivamente. La superficie labial del dentario es mayormente lisa, a excepción de los forámenes mentonianos y de una superficie levemente elevada sobre el margen ventral de los forámenes mentonianos (Figura 5.1), a modo de una cresta sutil. Los emplazamientos dentarios se encuentran formados por alvéolos bien diferenciados a lo largo de tres caras del diente (lingual, mesial y distal) y separados por crestas interdentes prominentes. El dentario MPCA 380 se encuentra recurvado medialmente en su porción anterior, diferenciándose en este carácter de MPCA 390 según Palci et al. (2013a). Sin embargo, la porción anterior en MPCA 390 se encuentra rota y el dentario de MPCA 500 muestra una curvatura medial de grado similar a la observada en MPCA 380, lo que demuestra que ambas especies exhiben una curvatura medial del dentario similar.

#### Postcráneo

Vertebras cervicales. Asociado con el dentario en la Hoyada de Muñoz, hallado por Sebastián Apesteguía, se encontraron varias vértebras, entre ellas un axis parcial desarticulado, MPCA 383 (Zaher et al., 2009a). Éste comprende parte del

centro y ambos intercentros (Figura 5.2). El centro es angosto y elongado, anteriormente el proceso odontoideo se encuentra presente, como en todas las serpientes conocidas a excepción de los uropéltidos (Hoffstetter y Gasc, 1969), y anteriormente proyectado. MPCA 383 presenta dos proyecciones ventrales, una anterior y otra posterior. La anterior representa el segundo intercentro, se encuentra articulada (no fusionada) directamente al centro vertebral y está ubicada debajo del proceso odontoideo y la parte anterior del centro del axis. La proyección ventral posterior, que representa al tercer intercentro, también se encuentra articulada o sólo levemente suturada al centro del axis, por medio de una leve proyección ventral posterior del centro, i.e., la primer hipapófisis (pleurocentro). Esta condición difiere de la descrita por Zaher et al. (2009a) para este material, quienes la interpretaron como la condición habitual en serpientes modernas donde el tercer intercentro se encuentra articulado y el segundo fusionado (Zaher et al., 2009a). De esta manera, MPCA 383 muestra la misma condición interpretada para el axis del holotipo de *Najash rionegrina* (MPCA 391) y de la serie cervical de *Dinilysia patagonica* MPCA-PV N-116 (Garberoglio et al., 2019c). Adicionalmente, el tercer intercentro en MPCA 383 posee una proyección lateral en forma de gancho (Figura 5.2), característica posiblemente autapomórfica que permite diferenciar a *Najash* de otras serpientes examinadas, presente tanto en el holotipo de *Najash rionegrina* como en especímenes asignados a la nueva especie. Las pleurapófisis en MPCA 383 no se encuentran bien preservadas y el cóndilo es relativamente pequeño y se encuentra separado del centro por una constricción condilar marcada.

Vértebras precloacales y caudales. El resto del material asociado con este espécimen (MPCA 384) consiste de un gran número de vértebras precloacales, varios fragmentos de vértebras precloacales y una vértebra caudal, todos desarticulados (Figura 5.3). Estas vértebras se encuentran mayormente incompletas, aunque presentan la configuración típica de *Najash* y permiten reconocer en MPCA 384 los caracteres diagnósticos del género: la cresta lateral; el cótilo y el cóndilo proporcionalmente pequeños; crestas parasagittales fuertemente marcadas y carenas hemales altas y angostas (de acuerdo a lo

expuesto en el Capítulo 3). Difieren de las vértebras de *Najash rionegrina* únicamente en el mayor tamaño y en que los forámenes paracotilares son más profundos y conspicuos. La única vértebra caudal presente muestra dos proyecciones ventrales posteriores (Figura 5.3), al igual que las vértebras caudales del holotipo de *N. rionegrina*. Las mismas se interpretan como hemapófisis (formadas por el pleurocentro) que seguramente articulaban en vida con intercentros caudales (chevrone), no preservados. Esto se evidencia por la superficie plana y porosa de estos procesos, formando una superficie articular; la misma morfología que muestran las hemapófisis articuladas con chevrones de las vértebras caudales de *Dinilysia* y *Wonambi* (Scanlon y Lee, 2000; Garberoglio et al., 2019c), así como las hemapófisis en otros taxones fósiles donde también se infiere la presencia de intercentros caudales articulados en base a la superficie articular (LaDuke et al., 2010; Palci et al., 2013b; Vasile et al., 2013). En contraste, las hemapófisis presentes en vértebras caudales de serpientes actuales carecen de intercentros (Gauthier et al., 2012; Garberoglio et al., 2019c). Esta vértebra caudal posee pleurapófisis, mal preservadas, lateralmente, el aparente aspecto bifurcado de la base de estos procesos se debe a que están rotos (como se observa en MPCA 396, ver Figura 4.9), más que indicar que se trate de las dos ramas de una linfapófisis. A modo de comparación, las vértebras con linfapófisis del holotipo de *N. rionegrina* (así como las primeras caudales con pleurapófisis) carecen de hemapófisis.

### MPCA 417

MPCA 417 comprende un cráneo parcial aislado de tamaño relativamente grande (ver Tabla 2.1) que sólo preserva una parte sustancial del parietal y una porción menor del proótico izquierdo (Figuras 5.4, 5.5).

Parietal. La parte anterior del parietal y gran parte de los flancos laterales descendientes están preservados en MPCA 417 (Figuras 5.4, 5.5), mientras que la porción posterior se encuentra explotada, con varios fragmentos asociados en el sedimento circundante de dudosa interpretación, ya que podrían ser fragmentos

del parietal como también de otro/s elemento/s. El margen anterior del parietal es aparentemente uniforme, aunque no está bien preservado. Dorsalmente, los bordes anterolaterales del parietal se encuentran fuertemente indentados por un surco profundo, donde se alojaba el proceso posterior del postfrontal, no preservado, pero de una extensión medial considerable sobre el parietal en base a esta faceta (Figuras 5.4, 5.5). El parietal posee una tabla parietal triangular (Figura 5.5), bien demarcada por dos crestas aductoras transversas desarrolladas desde la zona postorbital y que convergen en la cresta sagital media del parietal, la cual es alta y se encuentra bien desarrollada a lo largo de la superficie dorsal del parietal. Desde la región postorbital corre en dirección ventral hacia el parabasiesfenoides una cresta lateral similar a la de MPCA 500 y otros cráneos asignados a *Najash rionegrina*. No obstante, en contraste con lo observado en *N. rionegrina*, en MPCA 417 la cresta lateral se expande lateralmente formando un ala lateral expandida ("lateral crest" *sensu* Barrie 1990). La misma lo hace en forma de una repisa cóncava, similar a lo que se observa en *Dinilysia*, en madtsóidos y en algunos boidos actuales (Scanlon, 2005b). Aunque incompleto, el parietal en MPCA 417 es elongado antero-posteriormente, claramente más largo que ancho. No presenta la morfología globosa observada en *N. rionegrina*. El margen anterior medial del parietal es levemente cóncavo lateralmente, delimitando el margen posterior del foramen oftálmico. El borde ventral de los flancos descendientes preserva una faceta ancha, evidenciando un contacto sutural firme y extenso con el parabasiesfenoides. Posteriormente, el margen distal del flanco descendente del parietal conforma el margen anterior del foramen trigémino, aspecto visible en el lado izquierdo de MPCA 417 (Figura 5.5).

Proótico. Sólo la parte anterior de los procesos anteriores dorsal y ventral del proótico izquierdo se encuentra preservada en MPCA 417 (Figuras 5.4, 5.5). Ambos procesos se encuentran firmemente articulados con el flanco lateral del parietal. El proceso alar (dorsal) es angosto y subrectangular, conformando anteriormente una sutura en forma de L con el parietal. El proceso ventral no contacta al proceso alar, quedando el margen anterior del foramen trigémino formado por el parietal. El foramen trigémino en MPCA 417 es grande y de forma

elipsoidal, anteroposteriormente elongada, como en otros especímenes de gran tamaño, pero en contraste con la forma subcircular que presenta en los especímenes asignados a *Najash rionegrina*.

### MPCA 418

Este espécimen comprende un cráneo parcial cercanamente asociado a vértebras precloacales y fragmentos de costillas (Figuras 5.6, 5.7, ver Figuras 3.1-3.5). Este espécimen, cuyo cráneo se encuentra preservado en forma similar al cráneo parcial originalmente referido a *Najash rionegrina*, MPCA 385 (Apesteguía y Zaher, 2006; Zaher et al., 2009a), ya ha sido detalladamente descrito en el Capítulo 3.

#### Cráneo

Originalmente, se reconocieron ciertas diferencias entre MPCA 418 y MPCA 385 que fueron atribuidas a variación ontogenética (Garberoglio et al., 2019b) considerando que podían ser ambos asignados a un mismo taxón (*N. rionegrina*, en base al postcráneo de MPCA 418). Sin embargo, la comparación entre más materiales demuestra que las diferencias entre estos cráneos exceden la variación ontogenética por lo que se asigna a MPCA 418 a la nueva especie de *Najash*. Entre las diferencias a destacar de este cráneo con la morfología de *N. rionegrina* se encuentran: la configuración del espacio yuxtaestapedial, ya que en MPCA 418 el basioccipital se encuentra excluido del margen ventral del recessus scalae tympani por medio del contacto entre la crista interfenestralis y la crista tuberalis del otoccipital; la morfología del proótico, elongado y con un proceso alar subrectangular, formando un foramen trigémino elipsoidal; la ausencia de exposición dorsal del contacto proótico-supraoccipital en el techo craneano; supraoccipital antero-posteriormente elongado; cresta sagital del parietal alta y robusta; superficie ventral del parabasiesfenoides con una leve quilla media posterior; sutura sigmoidea entre el basioccipital y el parabasiesfenoides; silla turca de posición central en el parabasiesfenoides (ver Figuras 3.3, 3.5, 5.6).

## Postcráneo

El postcráneo de MPCA 418 ha sido detalladamente descrito en el Capítulo 3. Las vértebras precloacales de MPCA 418 (Figura 5.7) poseen suficientes caracteres diagnósticos que soportan la asignación de este espécimen al género *Najash*, además que las mismas resultan indistinguibles a las vértebras del holotipo y otros materiales asignados a *Najash rionegrina*.

## MPCA 419

Este espécimen comprende un gran número de elementos articulados y/o cercanamente asociados de un ejemplar de gran tamaño (Figuras 4.1, 5.8), equivalente en tamaño a MPCA 380-384. Se han preservado tanto restos del cráneo (principalmente fragmentos de la mandíbula derecha) como del postcráneo (principalmente vértebras y costillas, además de un fragmento de la cintura pélvica), así como varios fragmentos indeterminados. Sólo algunas secciones de vértebras se encuentran articuladas entre sí, pero claramente los restantes elementos se encontraban estrechamente relacionados, además de que su tamaño es consistente, por lo que sin dudas representan todos al mismo individuo.

## Cráneo

Los elementos craneanos preservados en MPCA 419 se encuentran desarticulados e incluyen el frontal derecho, un fragmento del pterigoides izquierdo, un fragmento del maxilar derecho, el dentario izquierdo, el esplenial izquierdo y el hueso compuesto izquierdo.

Frontal. El frontal derecho de MPCA 419 se halla desarticulado (Figura 5.9). Resulta evidente que el frontal era par en *Najash* sp. nov al igual que en *N. rionegrina*, ya que en este material se preserva la faceta de contacto entre ambos, indicando que no estaban fusionados. El flanco mesial del frontal en MPCA 419 carece de pilares frontales mediales, como *N. rionegrina*, *Dinilysia* y escolecofidios (Zaher y Scanferla, 2012). Al igual que en MPCA 500, en vista anterior se observa que el flanco mesial y el proceso subolfatorio son gruesos y robustos en relación al

tamaño del frontal (Figura 5.9). Ventralmente, el proceso subolfatorio posee una faceta articular amplia, debiendo haber formado una articulación extensa y firme con el rostro del parabasiesfenoides. El borde posteroventral del frontal en MPCA 419 es cóncavo en vista lateral, conformando el margen anterior del foramen óptico. El margen anterior se encuentra mal preservado en MPCA 419, roto a la altura del aspecto anterior de la faceta con el prefrontal, ubicada anteriormente y en forma de una proyección lateral que recibe dorsalmente y ventralmente al prefrontal, como en MPCA 500. Sobre la esquina posterodorsal del frontal se observa una indentación sobre el frontal que corresponde a la faceta articular con el postfrontal (Figura 5.9). Posteriormente, la superficie de contacto con el parietal no está bien preservada. Sobre su superficie lateral, el frontal posee una marcada cresta cóncava dorsalmente, delimitando el margen orbital superior y conectando la zona articular del prefrontal con la zona articular del posfrontal, confiriéndole un aspecto marcadamente facetado al frontal en *Najash* sp. nov. Esto no se observa en el frontal de *N. rionegrina*, aunque la superficie dorso-medial del mismo no se encuentra bien preservada en el único frontal disponible de este taxón (MPCA 500). A su vez, en vista dorsal, la constricción media del frontal de MPCA 419 es aparentemente menor que en MPCA 500.

Maxilar. Un fragmento portador de dientes aislado de MPCA 419 es identificado como parte del maxilar derecho (Figuras 5.8, 5.10, 5.11). Este segmento muestra en su porción central un alvéolo preservado completo y anteriormente y posteriormente, parcialmente preservados, a los alvéolos sucesivos (Figura 5.10). En contraste con el dentario, este elemento es corto dorso-ventralmente y extenso antero-lateralmente (Figura 5.11). Además de las diferentes proporciones, la ausencia de un surco para el canal de meckel en el margen opuesto al margen dentario permite descartar claramente a este elemento como un fragmento del dentario. Los alvéolos son de forma similar a los alvéolos presentes en el dentario, mediolateralmente expandidos y separados por crestas interdentes gruesas, como en MPCA 380, *Dinilysia* y anilioideos (Zaher y Scanferla, 2012; Palci et al., 2013a). Los alvéolos muestran en su interior la presencia de un tejido esponjoso, tradicionalmente denominado como el "hueso de fijación" ("bone of attachment")

según Zaher & Rieppel, 1999), el cual se identifica como el hueso alveolar ("Alveolar bone" *sensu* LeBlanc et al., 2017), formando justamente la base del alvéolo alrededor de la raíz del diente, como se identificó en cortes histológicos de *Dinilysia* (Budney et al., 2006). En su margen lateral (labial), se observa la presencia de al menos un foramen labial (Figura 5.11). A la altura de este foramen, en vista lateral el margen dorsal del maxilar presenta una suave concavidad delimitada posteriormente por el inicio del proceso facial (ascendente) del maxilar, lo cual indica que este fragmento corresponde a una porción media del maxilar. El margen lingual del maxilar en MPCA 419, como en *Dinilysia* (Zaher y Scanferla, 2012), carece de una placa basal (Zaher y Rieppel, 1999), aunque sí posee una placa supradentaria desarrollada ("supradental shelf"), al menos a la altura media (Figuras 5.10, 5.11). Esta condición es como en las serpientes del Jurásico (Caldwell et al., 2015) y está en concordancia con la presencia de una placa subdental desarrollada posteriormente tanto en el dentario de *N. rionegrina* como en el de la nueva especie. En vista ventral (Figura 5.10), el margen lingual del maxilar es recurvado medialmente en dirección anterior.

Pterigoides. Un fragmento del pterigoides izquierdo se encuentra asociado al hueso compuesto izquierdo y a otro fragmento tentativamente identificado como el coronoides (Figuras 5.8, 5.12), en base a su similitud con este elemento en MPCA 591. El pterigoides de MPCA 419 es dentado (Figura 5.12), en contraste con *Najash rionegrina* donde carece de dentición, en base a lo visible en MPCA 581 y en las reconstrucciones basadas en tomografías computadas de MPCA 500, una diferencia que excede a lo esperable por ontogenia o variación intraespecífica. Los dientes del pterigoides son morfológicamente similares a los dientes marginales, aunque marcadamente de menor tamaño. Esta condición es similar a la observada en *Anilius*, en cambio en la mayoría de las serpientes actuales los dientes palatales son ligeramente menores que los dientes marginales, con la excepción de *Xenopeltis*, único caso en donde los dientes palatales son marcadamente mayores que los dientes marginales (Mahler & Kierney, 2006). En MPCA 419, los dientes se disponen a lo largo de una hilera dentaria algo recurvada que sobrepasa posteriormente el límite distal del proceso lateral (proceso

ectopterigoideo). Anteriormente el pterigoides de MPCA 419 se encuentra roto, por lo que la hilera dentaria no está completa y tampoco se preserva la zona articular con el palatino. Aunque el palatino no está preservado en MPCA 419, es esperable que el mismo también sea dentado al igual que el pterigoides en esta nueva especie de *Najash*, ya que generalmente en todas las serpientes conocidas cuando la dentición palatal está presente la misma se dispone sobre ambos elementos (Mahler y Kearney, 2006). El margen medial del pterigoides es ligeramente cóncavo en vista ventral. La superficie dorsomedial del pterigoides posee un surco profundo de forma oval, como en el pterigoides de *N. rionegrina* y *Dinilysia*, evidenciando que el mismo contactaba mediante una sutura firme con el proceso basipterigoideo del parabasiesfenoides (elemento no preservado en MPCA 419). Sobre el margen lateral, el proceso lateral (proceso ectopterigoideo) se encuentra bien desarrollado. Aunque el mismo está incompleto, en su cara dorsal muestra un área deprimida donde se alojaba la rama posterodorsal del ectopterigoideo (Figura 5.12), de manera similar al contacto que se observa en MPCA 500. La rama posterior (rama cuadrada) del pterigoides se halla rota en MPCA 419, en la parte preservada de la misma se observa que se expande dorsalmente, formando una pared medial elevada y ligeramente cóncava en su cara enfrentando al parietal.

#### Mandíbula

Dentario. El dentario izquierdo de MPCA 419 se encuentra asociado a dos segmentos de vértebras precloacales articuladas y está preservado prácticamente en toda su longitud, excepto por el borde anterior, por lo que la sínfisis no está presente en este material (Figuras 4.1, 5.8, 5.13). El margen dentario presenta al menos 19 posiciones dentarias, faltando las más anteriores. Este número es marcadamente mayor a los presentes en los materiales disponibles de *N. rionegrina*, 13 presentes en el dentario completo de MPCA 500 y 11 presentes en el dentario incompleto del holotipo (MPCA 390). En MPCA 419, Sólo un diente se encuentra preservado en su posición, en el doceavo alvéolo (Figura 5.13). El diente preservado no posee carinas y es de base ancha, robusto y sólo ligeramente recurvado posteriormente, similar a los dientes en *Anilius*,

*Cylindrophis* y *Sanajeh* (Wilson et al., 2010), en contraste con los dientes fuertemente recurvados en forma de aguja presentes en serpientes macrostomadas actuales, así como también en otras formas fósiles (e.g., *Wonambi*, *Yurlunggur*). Los alvéolos en MPCA 419 presentan la misma morfología que en MPCA 380, son grandes y mediolateralmente expandidos. La porción anterior del dentario en MPCA 419 carece de placa subdental, como el margen lingual de la porción posterior del dentario se encuentra roto y oscurecido por sedimento, es difícil determinar claramente la presencia del mismo posteriormente, aunque parece estar desallorrido dorsalmente a la faceta articular con el esplenial (Figura 5.14). El surco meckeliano se encuentra abierto a lo largo de toda la longitud del dentario en MPCA 419. Sólo se encuentra expuesto el margen labial de la porción más anterior del dentario en MPCA 419. Dos forámenes mentonianos se encuentran presentes, a la altura del segundo y el cuarto alvéolo preservados, respectivamente. El margen ventral de los forámenes mentonianos se encuentra bordeado por un margen expandido lateralmente con respecto al margen dorsal, formando una leve cresta ventral al foramen mentoniano (Figura 5.14). Esta morfología es similar a la observada en MPCA 380 y contrasta con el margen labial liso en el dentario del holotipo de *Najash rionegrina* (MPCA 390).

Esplenial. El esplenial izquierdo se encuentra cercanamente asociado al dentario izquierdo pero desarticulado del resto de la mandíbula en MPCA 419 (Figura 5.13). El mismo es de forma subtriangular (Figura 5.14), es grueso como en *N. rionegrina* (Zaher et al., 2009a), pero de forma marcadamente diferente ya que no posee una emarginación anterior como en MPCA 500, siendo el margen dorsal del esplenial recto dorsalmente y continuado en forma uniforme con el rostro anterior en MPCA 419. Sobre su superficie posteroventral, el esplenial de MPCA 419 posee el foramen milohioideo anterior, de gran tamaño. El margen posterior del esplenial es cóncavo, conformando de esta manera con el angular el tipo de articulación intramandibular móvil típicamente presente en serpientes (Rieppel y Zaher, 2000; Caldwell, 2019), mientras que el borde posterodorsal presenta una faceta cóncava para el proceso anteroventral del coronoides (Figura 5.15).

Hueso compuesto. El hueso compuesto izquierdo de MPCA 419 se encuentra aislado y asociado con el pterigoides izquierdo (Figura 5.12). El mismo posee una proyección anterior que articulaba con ambos procesos posteriores del dentario y con el esplenial, observándose la faceta de contacto del proceso coronoideo (proceso dorsal posterior) del dentario dorsalmente y la faceta de articulación con el esplenial en su margen medioventral (Figura 5.12). La superficie dorsal del hueso compuesto de MPCA 419 es prácticamente uniforme y carece de eminencia coronoidea. Sobre su superficie dorsal presenta una faceta articular triangular donde se apoyaba el coronoides seguido de una fosa aductora somera, débilmente desarrollada al igual que en *Najash rionegrina*. En vista lateral, se observa el margen anterior dorsal cóncavo del foramen surangular anterior, posteriormente a la zona donde contactaba el proceso posterior dorsal del dentario. Distalmente, el hueso compuesto se recurva ligeramente en dirección medial, el borde posterior está roto, aproximadamente a la altura donde comienza la fosa glenoidea. En vista medial, se observa una zona de contacto amplia para el angular, en forma de un surco triangular dirigido posteriormente sobre la superficie medial del hueso compuesto, evidenciando una exposición menor del angular en vista lateral de la mandíbula. Posteriormente, sobre la superficie medioventral del hueso compuesto (Figura 5.12) se ve el foramen surangular posterior. La superficie ventral del hueso compuesto es lisa, sin eminencia o cresta desarrollada para el anclaje de musculatura aductora.

Coronoides. El fragmento asociado al pterigoides y al hueso compuesto es considerado tentativamente como parte del coronoides izquierdo (Figura 5.12). Esto sería consistente con la ubicación en donde se encuentra este hueso, asociado junto a otros elementos de la mandíbula izquierda y el paladar preservados en MPCA 419 (compuesto, dentario, pterigoides).

Dientes. Adicionalmente a los dientes preservados en su lugar sobre el dentario y el pterigoides, se cuenta con algunos dientes aislados, hallados en el sedimento asociados al resto del espécimen por Leonardo J. Pazo durante la preparación del

material (Figura 5.16). Estos dientes son robustos y poco recurvados, con una base ancha. Carecen de carina y su superficie es lisa.

#### Postcráneo

El postcráneo de MPCA 419 está compuesto por varios segmentos de vértebras articuladas y numerosos restos asociados los cuales incluyen una vértebra cervical, al menos 37 vértebras precloacales, varias costillas y un fragmento del pubis derecho (Figuras 4.1, 5.8, 5.13, 5.17-5.19).

Vértebras cervicales. Una vértebra cervical de MPCA 419 se encuentra entre los elementos asociados en el segmento que comprende al dentario y esplenial (Figura 5.13, Figura 5.17). Esta vértebra cervical es relativamente corta en comparación con las precloacales medias y posee una hipapófisis elongada y dirigida ventralmente que la identifica como una vértebra anterior (Figura 5.17). La espina neural es alta y angosta. La superficie ventral de la hipapófisis es ligeramente cóncava, sugiriendo la presencia de un elemento intercentral articulado distalmente, aunque la superficie ventral no se puede observar correctamente debido a la presencia de sedimento. Las sinapófisis de esta vértebra se encuentran bien proyectadas ventralmente, sobrepasando el límite ventral de la hipapófisis y formando un amplio arco cóncavo alrededor del margen ventral del centro. El margen lateral de la sinapófisis se encuentra bien diferenciado entre diapófisis y parapófisis y es de superficie distal rugosa (Figura 5.17), sugiriendo fuertemente la presencia de costillas articuladas en las vértebras cervicales anteriores. La presencia o ausencia de costillas es un aspecto no preservado en las cervicales anteriores del holotipo de *Najash rionegrina*, ni en ningún otro espécimen disponible, aunque la sinapófisis observada en la cervical de MPCA 419 resulta similar a aquellas de las vértebras cervicales del holotipo (especialmente la que se puede observar en la sexta vértebra cervical de MPCA 391, ver Figura 4.3). Aunque no es posible determinar la posición exacta de la vértebra cervical en MPCA 419, posiblemente corresponda a una de las cervicales post-axis más anteriores, ya que las hipapófisis se encuentran restringidas a la región precloacal anterior (cervical) pero se desconoce la extensión exacta,

habiendo al menos 6 vértebras con hipapófisis en *Najash rionegrina* y al menos 5 vértebras con hipapófisis en *Dinilysia patagonica* (Garberoglio et al., 2019b).

Vértebras precloacales. Numerosas vértebras precloacales se encuentran preservadas en el espécimen MPCA 419 (Figuras 4.8, 5.11, 5.13, 5.18). Las precloacales medias presentan la misma morfología general que las precloacales medias presentes en el holotipo de *Najash rionegrina*. Al igual que en *Najash rionegrina*, las vertebras de MPCA 419 presentan caracteres presentes en otras formas fósiles (e.g., madtsóidas) como forámenes parazigantrales y paracotilares (Garberoglio et al., 2019b), crestas arcuales en el arco neural, laterales a la espina neural (*sensu* Scanferla y Canale, 2007), diapófisis que se extienden lateralmente sobrepasando el límite lateral de la prezigapófisis y a su vez carecen de procesos prezigapofisiarios. También se observan los caracteres diagnósticos de *Najash* que permiten asignar a MPCA 419 al género (Zaher et al., 2009; Palci et al., 2013a; Garberoglio et al., 2019b), como la cresta parasagital conspicua y el marcado aspecto facetado del arco neural, el cótilo y cóndilo de pequeño tamaño en relación al ancho total de la vértebra, la cresta sagital mediolateralmente expandida posteriormente, en forma de Y o gota en vista dorsal, la presencia de una cresta lateral y la presencia de una carena hemal alta y angosta en las precloacales medias. Contrastan con las vértebras de *Najash rionegrina* únicamente en el tamaño significativamente mayor y en que algunos forámenes resultan más conspicuos en MPCA 419, tanto los forámenes paracotilares como los forámenes ubicados sobre el arco neural, laterales a la espina neural.

Costillas. Numerosas costillas variablemente preservadas se encuentran en MPCA 419, algunas articuladas aunque la mayoría desarticuladas pero cercanamente asociadas (e.g., Figura 5.18). Las costillas de MPCA 419 son robustas y poseen un proceso tuberculiforme, aunque poco desarrollado, como en *Najash rionegrina* (Zaher et al., 2009a; Garberoglio et al., 2019a).

Pubis. Entre los elementos del postcráneo presentes en MPCA 419 se identifica la presencia de un fragmento del pubis derecho (Figura 5.19). Se encuentra preservada la porción proximal de este elemento de la cintura pélvica, mostrando

una cabeza proximal redondeada y expandida, con una concavidad central en el margen anterior, indicando la presencia de un acetábulo. Se observa una curvatura medial del pubis anteriormente. Cercano a la cabeza proximal, se encuentra un foramen obturador distintivo sobre la superficie ventromedial del pubis, cercano a la cabeza proximal como se observa en *Najash rionegrina* (Zaher et al., 2009a; Palci et al., 2013a). La presencia de un foramen obturador en el pubis sólo está documentada en *Najash* entre las serpientes conocidas (Palci et al., 2019), incluyendo las cinturas pélvicas en simoliófidios y *Wonambi* (Palci et al., 2013b, 2014). Si bien no se han preservado restos de los miembros posteriores en MPCA 419, la presencia de un foramen obturador distintivo junto a la presencia de un acetábulo evidencian la presencia de miembros posteriores en la nueva especie de *Najash*, sumado a la presencia de un elemento del miembro posterior preservado en MPCA 564 (ver más adelante). El foramen obturador se encuentra por debajo de una leve cresta que marca una faceta sobre la superficie ventromedial del pubis, una cresta o faceta similar también se encuentra en el pubis de *Wonambi* (Palci et al., 2014), en contraste con el pubis liso y de superficie suave que posee *Najash rionegrina*.

### MPCA 536

MPCA 536 comprende un cráneo parcial aislado de pequeño tamaño, preservado por su porción posterior, con parte del parietal, el supraoccipital, los otoccipitales, proóticos, el pie de ambas columelas, el parabasiesfenoides y el basioccipital (Figuras 4.1, 5.20, 5.21).

Parietal. El parietal se encuentra pobremente preservado, estando sólo presente una porción posterior sobre la región dorsolateral derecha (Figura 5.20). Se puede observar la elevada cresta sagital, corriendo a lo largo del margen anterolateral del supraoccipital. El flanco lateral del parietal conforma el margen anterior del foramen trigémino en MPCA 536, contactando al proótico de manera similar a lo que se observa en MPCA 418. La superficie posterior del parietal se encuentra dañada,

faltando la región que conforma el surco del supratemporal (no preservado) y que se apoyaba sobre el supraoccipital, las marcas sobre el mismo evidencian que el parietal cubría la región del supraoccipital que contacta con el proótico (Figuras 5.20, 5.21).

Supraoccipital. El supraoccipital se encuentra fragmentado y mal preservado, con la superficie en mal estado. Se puede reconocer la configuración general en forma de rombo común a todos los especímenes de *Najash*. A su vez, la marca dejada por el parietal sobre la región lateral derecha indica que el contacto con el proótico no se encontraba expuesto sobre el techo craneano en vista dorsal (Figura 5.21), en contraste con *Najash rionegrina*. La extensión posterior del supraoccipital separa dorsalmente a ambos otoccipitales.

Proótico. Ambos proóticos están preservados, aunque sólo el derecho se encuentra completo (Figuras 5.20, 5.21). El proótico tiene forma de I, robusto y elongado, en contraste con el proótico globoso de *Najash rionegrina*. El proceso alar está bien desarrollado y contacta al flanco descendente del parietal por medio de una sutura en forma de L. El proceso alar (proceso anterior dorsal) no contacta al proceso anterior ventral, quedando el foramen trigémino bordeado anteriormente por el parietal (Figuras 5.20, 5.21). Ambos procesos anteriores del proótico son de extensión similar y el foramen trigémino es elongado, de forma ovalada. Posteriormente, el borde del proótico es cóncavo y delimita la fenestra oval, careciendo de una "crista prootica" desarrollada recubriendo al pie de la columela. El proceso posterior dorsal se extiende por sobre el margen dorsal del pie de la columela y contacta al otoccipital, sobre su superficie dorsal, el mismo posee una concavidad donde recibe al supratemporal (Figura 5.20). Ventralmente, el proótico contacta al parabasiesfenoides, con un proceso posterior ventral robusto y subcuadrado que se extiende hasta el contacto parabasiesfenoides-basioccipital. Ventralmente, a la altura de la apertura posterior del canal vidiano, la superficie del proótico posee un marcado receso (Figuras 5.20, 5.21). El foramen para la salida del nervio facial (VII) se ubica posteroventralmente al margen

posterior del foramen trigémino. El borde distal del proceso posterior ventral del proótico contacta al proceso accesorio de la cresta interfenestralis del otoccipital.

Otoccipital. Ambos otoccipitales se encuentran preservados. El derecho se encuentra mayormente completo (Figuras 5.20, 5.21), faltando el proceso paroccipital. En vista dorsal, los otoccipitales permanecen separados por el supraoccipital sobre el techo craneano (Figura 5.20). La cresta atlantal es gruesa y está bien desarrollada. La cresta interfenestralis del otoccipital separa a la fenestra oval de la apertura lateral del recessus scalae tympani y se extiende a lo largo del margen posteroventral del pie de la columela. La misma alcanza el margen distal del proceso posterior ventral del proótico y la tuberosidad basal del basioccipital por medio de un proceso accesorio robusto y bien desarrollado (Figuras 5.20, 5.21), como en *Dinilysia* y *Wonambi* (Scanlon, 2005b; Palci y Caldwell, 2014). La cresta tuberalis del otoccipital, mal preservada a ambos lados, se extiende separando el área donde se ubica la salida del foramen yugular del espacio yuxtaestapedial hasta alcanzar al basioccipital sin ocultar a dicho foramen en vista lateral, como se evidencia sobre el lado izquierdo (Figuras 5.20, 5.21). La cresta tuberalis contactaba al proceso accesorio de la cresta interfenestralis, excluyendo al basioccipital del margen ventral de la apertura lateral del recessus scalae tympani (Figuras 5.20, 5.21). Este contacto no es evidente ya que la cresta tuberalis está incompleta, pero la marca de la porción anterior de la misma sobre la tuberosidad basal del basioccipital se ve en el lado izquierdo. Del mismo lado, aunque incompleta, se encuentra preservada una porción mayor de la extensión anterior de la cresta tuberalis, evidenciando que la falta de contacto entre ambas crestas en MPCA 536 es preservacional. Así, la configuración es la misma que en MPCA 418 y distingue a estos especímenes de *Najash rionegrina* (e.g., en MPCA 500). En vista ventral, la cresta tuberalis en MPCA 536 se encuentra bien desarrollada posteriormente, en forma de placa (Figuras 5.20, 5.21).

Columela. Ambas columelas se encuentran preservadas. El pie columelar es de forma subcircular y masiva, de grandes dimensiones relativo al tamaño del cráneo, ocupando una gran proporción de la cápsula ótica (Figuras 5.20, 5.21). La vara

columelar no está preservada, sólo se observa la base de la misma en el lado izquierdo, orientada posterodorsalmente. En ausencia de un receso yuxtaestapedial formado por la crista circumfenestralis (ya que carece de crista prootica), la columela permanece mayormente expuesta lateralmente.

Parabasiesfenoides. El parabasiesfenoides se encuentra bien preservado, faltando solamente la porción anterior del rostro (Figuras 5.20, 5.21). El aspecto más anterior preservado muestra la presencia de un surco profundo en la superficie ventral del rostro del parabasiesfenoides, caracter autapomórfico de *Najash* (Zaher et al., 2009a; Garberoglio et al., 2019a; 2019b), presente en ambas especies. Los procesos basipterigoides son robustos y se encuentran bien proyectados lateralmente. Las bases de los procesos basipterigoideos de MPCA 536 sugieren que los mismos estarían más anteroposteriormente elongados y menos proyectados anterolateralmente con respecto a la condición de *Najash rionegrina* (e.g., MPCA 385), aunque su proyección lateral exacta no puede precisarse debido a la pobre preservación de sus extremos (Figuras 5.20, 5.21). La superficie del cuerpo central del parabasiesfenoides no es lisa como en *Najash rionegrina*, sino que posee una leve quilla media que se extiende desde el límite posterior de la base de los procesos basipterigoideos hasta el contacto con el basioccipital. Esta quilla, incompletamente preservada, está en otros especímenes de mayor tamaño también referidos a la nueva especie (MPCA 418, MPCA 591), pero ausente en MPCA 385, 480 y MPCA 500. Sin embargo, esta quilla no es tan prominente como la que se encuentra presente en el parabasiesfenoides de los madtsóidos *Wonambi* y *Sanajeh* (Scanlon, 2005b; Wilson et al., 2010). En MPCA 536, desde los bordes posteriores de la base de los procesos basipterigoideos se extienden dos crestas transversales hacia las esquinas posterolaterales del parabasiesfenoides, delimitando la superficie ventral del parabasiesfenoides de sus caras laterales, dándole de esta manera un aspecto facetado (Figuras 5.20, 5.21). MPCA 418 presentaría la misma condición, aunque la superficie de este hueso se encuentra pobremente preservada (Figura 5.6). En *Dinilysia* el parabasiesfenoides también tiene crestas similares separando la superficie ventral de las caras laterales, aunque estas crestas son marcadamente cóncavas

lateralmente y proyectadas posteroventralmente. A su vez, delimitan una zona central deprimida sobre la superficie ventral posterior del parabasiesfenoides, ausente en MPCA 536 (y otros especímenes referidos a la nueva especie que poseen una quilla media). En contraste, en el parabasiesfenoides de *Najash rionegrina* se observan dos crestas cóncavas lateralmente, posteriormente extendidas desde el borde distal de la base de los procesos basipterigoideos hasta las esquinas posterolaterales, que delimitan una concavidad central suave, similar a la condición de *Dinilysia* aunque sin la proyección ventral ni tampoco separando al parabasiesfenoides en caras ventrales y laterales distintivas. La sutura entre el parabasiesfenoides y el basioccipital es amplia y sigmoidea, no recta como en *Najash rionegrina*. La apertura posterior del canal vidiano se ubica a la altura del margen distal del foramen trigémino, bordeada ventralmente por el parabasiesfenoides. La apertura anterior accesoria del canal vidiano se ubica anteriormente a la base de los procesos basipterigoideos, como en MPCA 418.

Basioccipital. El basioccipital se encuentra bien preservado, es ancho y amplio, de proporciones similares al basioccipital de *Menarana* y *Dinilysia* (LaDuke et al., 2010; Zaher y Scanferla, 2012). La sutura con el parabasiesfenoides es sigmoidea, de esta manera, una extensión anterior rectangular del basioccipital queda enmarcada entre los procesos posterolaterales del parabasiesfenoides (Figuras 5.20, 5.21). Los procesos posterolaterales están bien desarrollados y extendidos, combinándose con la crista tuberalis y aproximándose al cóndilo occipital. La superficie ventral del basioccipital es suavemente cóncava a lo largo de los márgenes laterales y lisa en su parte central, sin quilla media desarrollada. El basioccipital forma la mayor parte del cóndilo occipital y conforma parte del margen ventral del foramen magnum.

#### MPCA 564

MPCA 564 comprende un espécimen de pequeño tamaño en comparación a otros especímenes de la nueva especie de *Najash*, preservado articulado, que

cuenta con un cráneo parcial junto a secciones articuladas de vértebras y costillas (Figuras 4.1, 5.22, 5.23).

### Cráneo

El cráneo de este espécimen está articulado pero pobremente preservado, comprendiendo el basioccipital completo, una porción posterior del parabasiesfenoides, parte del parietal, parte de ambos proóticos y ambos otoccipitales, además de la porción posterior del pterigoides y el hueso compuesto del lado izquierdo (Figuras 5.23, 5.24).

Pterigoides. Sólo se encuentra preservada la rama cuadrada del pterigoides (Figura 5.24) con la zona anterior expandida en forma de hoja. La sección del pterigoides se afina posteriormente, mientras que la porción distal se encuentra levemente recurvada en dirección a la zona de contacto con el cuadrado (no preservado). La sección preservada carece de dentición.

Parietal. Pese a que una porción importante del parietal de MPCA 564 parece estar preservado, se encuentra mayormente oscurecido por sedimento por lo que no resulta informativo.

Parabasiesfenoides. El parabasiesfenoides está prácticamente ausente en MPCA 564, sólo preservado por medio de las esquinas posterolaterales y parte del margen posterior en contacto con el basioccipital. Eso muestra claramente que el contacto entre ambos elementos no es netamente recto (Figura 5.24).

Proótico. Parte del proótico derecho es visible en vista lateral. Un proceso posteroventral robusto contacta ventralmente al parabasiesfenoides y al basioccipital y posteriormente al proceso accesorio de la crista interfenestralis del otoccipital. La columela no está preservada y se ve parte del margen cóncavo de la fenestra ovalis formado por el proótico. Posterodorsalmente, se observa la porción posterior del proceso dorsal del proótico, contactando con el otoccipital. El proótico izquierdo solo es visible en vista ventral, enmarcando lateralmente la sutura parabasiesfenoides-basioccipital.

Otoccipital. Ambos otoccipitales están presentes, pero mal preservados y en forma fragmentaria. En vista lateral, se puede observar el robusto proceso accesorio de la crista interfenestralis, apoyado sobre la tuberosidad basal del basioccipital y en contacto con el proótico anteriormente y con la proyección anterior de la crista tuberalis posteriormente (Figura 5.24). De esta manera, el otoccipital excluye al basioccipital del espacio yuxtaestapedia, en contraste con *Dinilysia* (Palci y Caldwell, 2014) y *Najash rionegrina*. En vista ventral, la crista tuberalis está bien desarrollada, en forma de placa y expandida posteromedialmente, aproximándose junto a la tuberosidad basal del basioccipital en dirección hacia el cóndilo occipital. El proceso paroccipital está bien desarrollado posteriormente, alcanzando aproximadamente el mismo nivel que el cóndilo occipital.

Basioccipital. El basioccipital se encuentra completo. El contacto con el parabasiesfenoides es sigmoideo, con un margen anterior del basioccipital de forma rectangular proyectado anteriormente entre las esquinas posterolaterales del parabasiesfenoides (Figura 5.24), al igual que en otros especímenes asignados a la nueva especie (MPCA 418, MPCA 536, MPCA 591) y en contraste con el contacto netamente recto en *Najash rionegrina*. Los procesos posterolaterales del basioccipital están bien desarrollados en MPCA 564. Los mismos se combinan con la crista tuberalis formando un arco dirigido posteriormente que se aproxima al cóndilo occipital. Medialmente a los procesos posterolaterales, la superficie ventral es ligeramente cóncava a ambos lados. Estas concavidades están separadas por una zona central no deprimida y lisa, sin quilla media. El basioccipital forma la mayor parte del cóndilo occipital, de un ancho aproximadamente a un tercio del ancho total del basioccipital. El basioccipital se encuentra excluido del margen ventral del espacio yuxtaestapedia (Figura 5.24), por medio del contacto entre las crestas del otoccipital (la crista tuberalis y la crista interfenestralis).

Hueso compuesto. Un fragmento medio del hueso compuesto se encuentra preservado y asociado al resto del cráneo. Posteriormente, está roto a la altura de la fosa glenoidea, faltando parte de ésta y del proceso retroarticular. Anteriormente

está roto por lo que no se observa la zona de contacto con el dentario. Al parecer se encuentra visible la sutura entre el surangular y el prearticular, algo no observado en otros especímenes de *Najash* y contrario a lo que ocurre normalmente en las serpientes (Lee y Scanlon, 2002), aunque registrado en madtsóidos (Scanlon, 1997; Scanlon, 2005b). Ésto, sumado a el tamaño relativamente menor de este espécimen, podría indicar que se trata de un individuo juvenil.

#### Postcráneo

Vértebras precloacales. El bloque que contiene a MPCA 564 consta de al menos 80 vértebras, mayormente articuladas. Las mismas pertenecen todas a la sección precloacal media y posterior, evidenciado por los centros con carenas hemales bajas y anchas, fosas paralinfáticas subcentrales bien desarrolladas y espinas neurales relativamente bajas. La configuración general de estas vértebras es la típica del género *Najash* (Garberoglio et al., 2019a, 2019b), con crestas parasagitales conspicuas, presencia de crestas arcuales y espinas neurales en forma de gota en vista dorsal (Figuras 5.22, 5.23, 5.25).

Costillas. Este espécimen muestra un gran número de costillas completas y articuladas (Figuras 5.22, 5.23, 5.25). Las costillas son grandes y robustas en relación a las vértebras y poseen un proceso tuberculiforme poco desarrollado, al igual que las vértebras presentes en el holotipo de *Najash rionegrina*, en MPCA 418 (Zaher et al., 2009a; Garberoglio et al., 2019b), *Dinilysia* (Rage y Albino, 1989) y en madtsóidos en general (Scanlon, 2005a; Rage, 1998).

Tibia. MPCA 564 posee un hueso largo desarticulado, identificado como un elemento del miembro posterior (Figuras 4.1, 5.23, 5.25). El mismo carece del trocánter conspicuo presente en el fémur de *Najash rionegrina* (Zaher et al., 2009a) y a su vez, contrasta con ambos elementos identificados como la fíbula del holotipo de *Najash rionegrina* por Zaher et al. (2009a) y Palci et al. (2013a), lo cual permite descartar al fémur y la fíbula. La morfología de este hueso concuerda con la de una tibia, dado que presenta extremos articulares proximal y distal expandidos y una diáfisis netamente recta; en contraste, la fíbula es típicamente

recurvada en la mayoría de los escamados (Romer, 1956). La epífisis proximal tiene una cara anterior expandida y levemente cóncava, sin evidencia de cresta cnemial al igual que la epífisis proximal de la tibia del holotipo de *Najash rionegrina*, preservada junto al fémur (Zaher et al., 2009a). La epífisis distal de la tibia de MPCA 564 es bifacetada. Las presencias de tibia en MPCA 564 y de pubis con foramen obturador conspicuo en MPCA 419 son consistentes con la presencia de miembros posteriores en la nueva especie de *Najash*, desarrollados en un grado similar a los de *Najash rionegrina*.

### MPCA 590

Este espécimen comprende un individuo de gran tamaño (Figura 5.26), comparable a MPCA 380 y MPCA 419. El mismo preserva gran cantidad de elementos del postcráneo articulados y asociados (vértebras y costillas), con varios segmentos de vértebras articuladas dispuestos en diversas orientaciones y direcciones (Figura 5.27), junto a algunos restos del cráneo (parietal y proótico) y la mandíbula (hueso compuesto).

#### Cráneo

Los únicos elementos del cráneo preservados en MPCA 590 son gran parte del parietal, una porción menor del proótico izquierdo y un fragmento posterior al parietal que probablemente corresponda a parte del supraoccipital.

Parietal. El parietal está en buen estado y preservado en gran medida (Figuras 5.28, 5.29), aunque los flancos descendentes se encuentran cubiertos parcialmente por sedimento y las esquinas posteriores se encuentran rotas. El parietal es mucho más largo que ancho y sin la morfología globosa presente en MPCA 500. El borde anterior muestra una sutura articular con el frontal interdigitada en forma de W, similar a la sutura fronto-parietal en *Dinilysia* (Zaher y Scanferla, 2012), aunque de bordes más suaves y redondeados. Los bordes anterolaterales del parietal se encuentran fuertemente indentados, con dos surcos profundos donde se alojaba el proceso dorsal posterior del postfrontal, no

preservado. Desde el borde posterior del surco postfrontal nacen las crestas aductoras, las cuales convergen posteriormente con la cresta sagital formando una tabla parietal amplia y de forma triangular. La cresta sagital, alta y ancha, está bien desarrollada a lo largo del parietal. La misma termina en un abultamiento posterior al llegar al extremo distal, frente el ápice anterior del supraoccipital, bifurcándose en dos ramas gruesas y cortas a lo largo de los márgenes posteriores del parietal en contacto con los márgenes anteriores del supraoccipital. El margen posterior del parietal muestra la sutura con el supraoccipital, no preservado, en forma de V, con el vértice apuntando anteriormente. Esta morfología es idéntica a la observada en MPCA 418 (ver Capítulo 3). El margen lateral anterior del parietal posee una cresta marcada que corre desde la zona postorbitaria hacia el parabasiesfenoides, formando un ala parietal anterior expandida, de forma convexa en vista dorsal. Esta ala parietal también está presente en otros especímenes asignados a la nueva especie (e.g., MPCA 417), así como en *Dinilysia*, pero ausente en *Najash rionegrina* que posee una cresta lateral levemente desarrollada, sin expansión lateral. Los flancos laterales muestran una sutura en forma de L con el proceso alar del proótico. Sobre la esquina posterolateral izquierda se puede observar la faceta articular que recibe el borde anterior del supratemporal, en forma de un surco somero que corre junto al proceso posterodorsal del proótico, con su límite anterior por detrás de borde anterior del proótico.

Proótico. Sólo el proótico izquierdo está preservado, aunque se puede observar la zona de contacto del proótico derecho con el parietal. Ambos lados del cráneo muestran la presencia de un proceso alar del proótico largo y angosto, conformando una sutura en forma de L suave con el margen lateral posterior del flanco descendente del parietal (Figuras 5.28, 5.29).

#### Mandíbula

Hueso compuesto. El hueso compuesto izquierdo es el único elemento preservado de la mandíbula (Figuras 5.27, 5.30). En la región anterior visible se evidencia la presencia de la zona posterior de la fosa aductora, levemente desarrollada en

forma de un surco somero sobre la superficie dorsal del hueso. El foramen surangular posterior está presente, cercano a la fosa glenoidea, sobre la superficie dorsomedial del hueso. La fosa glenoidea es similar a la de *Najash rionegrina*, compleja y en forma de montura ("saddle-shaped" *sensu* Longrich et al., 2012). El proceso retroarticular es corto.

#### Postcráneo

El postcráneo de MPCA 590 está compuesto por una gran cantidad de elementos articulados y asociados, con un total de 124 vértebras contenidas dentro del bloque de sedimento más varios elementos aislados asociados, incluyendo más vertebras y fragmentos de vértebras, así como fragmentos de costillas.

Vértebras cervicales. Preservadas cerca del cráneo se encuentran dos vértebras cervicales articuladas (Figura 5.30). La primera y de mayor largo es identificada como la segunda vértebra, el axis, ya que presenta un margen anterior expandido correspondiente al proceso odontoideo y dos proyecciones posteriores sobre el margen ventral, ambas mal preservadas pero aparentemente articuladas con el centro, o sólo parcialmente suturadas. La morfología del axis es similar a la de MPCA 383, previamente referido a *Najash rionegrina* (Zaher et al., 2009a). Ambos especímenes son asignados aquí a la nueva especie aunque no sobre la base de este elemento, el cual no es diagnóstico a nivel específico pero sí genérico. El segundo intercentro del axis presenta una proyección lateral a cada lado en forma de gancho, un carácter apomórfico de *Najash* presente tanto en MPCA 383, MPCA 590 y en el holotipo de *Najash rionegrina* (MPCA 391). La vértebra siguiente al axis en MPCA 590 posee una hipapófisis amplia y de borde distal cóncavo, evidenciando la presencia de una faceta articular donde se emplazaba un intercentro, no preservado, como en otras serpientes basales (Garberoglio et al., 2019b). Las sinapófisis de la tercera vértebra están rotas; las bases de las mismas indican que estaban orientadas ventralmente.

Vértebras precloacales. Las vértebras precloacales de MPCA 590 permiten asignarlo al género *Najash* por la presencia de los caracteres diagnósticos

mencionados en el Capítulo 3, compartidos con el holotipo de *Najash rionegrina* y MPCA 418 (Garberoglio et al., 2019a). La mayoría de los segmentos vértebrales preservados articulados en el bloque tienen espinas neurales altas y carenas hemales bien desarrolladas, indicando que pertenecen a la región precloacal media. Estas vértebras resultan casi indistinguibles morfológicamente de las de *Najash rionegrina*, a excepción de la escala, ya que son de un tamaño mucho mayor (Figuras 5.26, 5.31).

Vértebras caudales. Una vértebra caudal aislada incompleta (sin el arco neural) se encuentra asociada (Figura 5.31). Esta vértebra de pequeño tamaño, en comparación con las precloacales medias, posee una carena hemal baja y ancha. Los procesos se identifican como pleurapófisis, ya que se encuentran proyectados anterolateralmente y la base de los mismos es única, no bifurcada como en el caso de las linfapófisis. La región posteroventral del centro, separada del cóndilo por una constricción, posee dos hemapófisis en forma de pedicelos redondeados, con caras articulares cóncavas en su superficie distal. Estas hemapófisis son iguales a las presentes en MPCA 380, el holotipo de *Najash rionegrina*, *Dinilyisia* y madtsóidos (Garberoglio et al., 2019c), indicando probablemente la presencia de intercentros caudales (chevrões) articulados en ambas especies de *Najash*.

Costillas. Las costillas son grandes y robustas (Figuras 5.26, 5.31). Varias cabezas articulares aisladas (Figura 5.31) asociadas con el bloque principal muestran que la cara proximal presenta dos superficies articulares diferenciadas, articulando con la diapófisis y la parapófisis de las vértebras respectivamente. Ambas facetas articulares poseen una expansión medial similar, en contraste con las costillas de *Dinilyisia patagonica* y *Madtsoia camposi*, en donde la faceta articular de la parapófisis tiene una expansión medial mayor que la faceta articular de la diapófisis (Rage, 1998). El proceso tuberculiforme está presente y la lámina anterior está bien desarrollada en las costillas de MPCA 590, al igual que en MPCA 418 y también en el holotipo de *Najash rionegrina* (Garberoglio et al., 2019b); más desarrollada de lo que ocurre en madtsóidos en general (e.g., Scanlon, 2005a).

## MPCA 591

MPCA 591 comprende un espécimen de gran tamaño, con cráneo articulado y relativamente completo, aunque con numerosas roturas y pobremente preservado, articulado con las vértebras cervicales anteriores (Figura 4.1). Este cráneo se encontraba originalmente junto a gran parte de la mandíbula en un mismo bloque (Figura 5.32), que también incluye numerosos segmentos de vértebras articuladas y fragmentos de costillas. Posteriormente fue extraído del bloque durante su preparación (Figuras 5.33, 5.34).

### Cráneo

Palatino. Ambos palatinos se encuentran preservados, aunque sólo parcialmente y ligeramente desplazados (Figuras 5.34, 5.35). La parte visible, la sección media, es similar en morfología al palatino de MPCA 500, de forma ancha y elevada medialmente, aproximándose al frontal. El proceso maxilar no está preservado y la superficie ventral no es visible, por lo que no se puede evaluar la presencia o ausencia de dentición en el palatino de MPCA 591.

Prefrontal. Sólo el prefrontal izquierdo está preservado en forma fragmentaria, desplazado del contacto con el frontal y el maxilar (Figuras 5.34, 5.36). Presenta una cara posterior amplia, bien proyectada lateralmente como en MPCA 500. El proceso posteromedial en forma de lengua está presente, como se evidencia por la faceta en el frontal derecho (Figura 5.36), aunque el límite y extensión del mismo es incierto en el frontal izquierdo, ya que la zona está mal preservada y cubierta por sedimento. Ambos procesos laterales en forma de pie y el tipo de contacto con el maxilar no son distinguibles en MPCA 591.

Maxilar. Un fragmento del maxilar izquierdo está presente en MPCA 591 (Figuras 5.34, 5.36). El margen dorsal de la sección preservada es recto, en el margen ventral se pueden observar alvéolos parcialmente preservados. Esta sección es comprimida, en comparación más baja que la sección del dentario. Dos forámenes

mentonianos se distinguen levemente en la porción anterior, mientras que posteriormente la superficie lateral es lisa.

Frontal. Ambos frontales están preservados y articulados entre sí (no fusionados) por medio de una sutura medial recta (Figura 5.34). Los frontales son más largos que anchos y su margen posterior es prácticamente uniforme, conformando una sutura dorsal mayormente recta con el parietal. El margen anterior está roto por lo que no se puede establecer correctamente la relación con los nasales, no preservados. El margen lateral de los frontales es levemente cóncavo dorsalmente a la órbita y posteriormente se encuentra indentado por un surco somero donde se articulaba el proceso anterior del postfrontal (Figura 5.35), no preservado, que se extendía hasta el punto medio de la órbita en base a la extensión de esta sutura, como se observa también en *Najash rionegrina*. Los flancos descendentes de los frontales se extienden ventralmente hasta contactar el rostro del parabasiesfenoides, basado en la superficie articular recta que forma el margen ventral de los mismos. El flanco descendente del frontal, marcadamente emarginado en su borde distal, forma el margen cóncavo anterior del foramen óptico; carece de contacto ventral con el parietal, por lo que el margen ventral del foramen óptico se encuentra conformado por el parabasiesfenoides, al igual de lo observado claramente en las reconstrucciones basadas en tomografías computadas de MPCA 500 (asignado a *Najash rionegrina*) y como ha sido descrito para *Dinilysia*, *Wonambi* y *Yurlunggur* (Estes et al., 1970; Scanlon, 2005b, 2006).

Parietal. El parietal está preservado a lo largo de toda su extensión, aunque con varias zonas rotas (Figuras 5.33, 5.34). El mismo es más largo que ancho, siendo mucho más elongado en comparación con el parietal de *Najash rionegrina* y carece de la morfología levemente globosa observada en MPCA 500. El margen anterior es recto en vista dorsal, con ambos flancos laterales fuertemente indentados, formando las facetas articulares donde se articulaba el proceso posterodorsal del postfrontal (Figuras 5.35, 5.36), desde la zona postorbital parte una cresta lateral que termina en una expansión lateral, conformando un ala lateral

del parietal bien desarrollada (Figura 5.36). Desde el borde distal de la faceta del postfrontal parten las crestas aductoras, que delimitan la tabla parietal anterior de forma triangular, que convergen medialmente en la cresta sagital. Al igual que en otros especímenes asignados a la nueva especie de *Najash*, la cresta sagital en MPCA 590 es alta y bien desarrollada, aunque se encuentra mal preservada y el contacto entre parietal y supraoccipital no es claramente distinguible. Se puede apreciar que los procesos supratemporales están bien desarrollados, y aunque se encuentran rotos distalmente, naturalmente habrían cubierto dorsalmente al contacto lateral entre el supraoccipital y el proótico. La superficie dorsal del parietal posee un surco somero conformando junto al proótico la sutura del supratemporal, ubicada posteriormente al margen posterior del foramen trigémino.

Parabasiesfenoides. El parabasiesfenoides se encuentra parcialmente preservado, fracturado en dos porciones. El rostro anterior, aunque incompleto, muestra el surco profundo característico del género *Najash* (Figuras 5.34, 5.37). Los procesos basipterigoides no están bien preservados, pero la morfología general concuerda con la del parabasiesfenoides de MPCA 536 y MPCA 418, con una leve quilla media sobre la superficie ventral posterior, caras laterales y ventrales diferenciadas y esquinas posterolaterales formando una sutura transversalmente sigmoidea con el basioccipital (Figura 5.37).

Proótico. Ambos proóticos se encuentran preservados. La conformación general del proótico es robusta y elongada. El proceso alar es largo y fino, de borde anterior redondeado, conformando una sutura suave en forma de L con el parietal y un foramen trigémino (V) ovalado al igual que en otros especímenes asignados a la nueva especie de *Najash* (Figura 5.38). Posterior a éste, se ubica un foramen grande, correspondiente a la salida del nervio facial (VII). Ventral a éste último, la superficie del proótico es marcadamente deprimida, conformando un surco posteriormente dirigido desde la abertura posterior del canal vidiano. El proceso posteroventral del proótico es robusto y de gran tamaño, contactando posteriormente a la crista interfenestralis del otoccipital y enmarcando ventrolateralmente al contacto entre el parabasiesfenoides y el basioccipital. El

margen posterior del proótico es marcadamente cóncavo, conformando el margen anterior de la fenestra ovalis. Este margen no se extiende sobre el pie de la columela recubriendo su superficie lateral, ya que carece de una "crista prootica" diferenciada. La superficie dorsal del proótico posee un surco que actúa como faceta articular de la porción anterior del supratemporal. El proceso dorsal del proótico se extiende sobre el margen dorsal de la columela y contacta medialmente al supraoccipital, aunque este contacto queda cubierto por la esquina posterior dorsal del parietal.

Otoccipital. Ambos otoccipitales se encuentran preservados, aunque incompletos. En vista lateral, en el lado derecho se observa que la crista interfenestralis posee un proceso accesorio bien desarrollado y que el basioccipital queda excluido del borde ventral del espacio yuxtaestapedial (Figura 5.38). Ventralmente, la crista tuberalis se dispone en forma de placa, extendiéndose posteriomedialmente, junto a la tuberosidad basal del basioccipital, en dirección al cóndilo occipital (Figura 5.37). El contacto dorsal entre ambos otoccipitales y el margen posterolateral del supraoccipital es difícil de discernir, aunque ambos otoccipitales se encuentran separados dorsalmente por el borde distal del supraoccipital.

Supraoccipital. El supraoccipital se encuentra preservado y presenta la característica sutura en forma de V invertida con el parietal (Figuras 5.33, 5.34). Sus límites con el parietal y ambos otoccipitales son poco distinguibles probablemente debido a la preservación, aunque no se descarta algún grado de fusión entre el supraoccipital y los otoccipitales. Estos últimos se encuentran separados dorsalmente por el supraoccipital y la superficie dorsal del supraoccipital muestra una leve ceca sagital. El contacto del margen lateral con el proótico se encuentra cubierto por la esquina posterolateral del parietal.

Basioccipital. El basioccipital se encuentra bien preservado. Es amplio y contacta al parabasiesfenoides anteriormente por medio de una sutura sigmoidea (Figura 5.37). La superficie central es mayormente lisa, sin quilla media marcada y se encuentra bordeada por dos concavidades profundas mediales a las tuberosidades basales, prominentes y orientadas posterolateralmente. La

tuberosidad basal del basioccipital se encuentra excluida por el otoccipital del margen ventral de la apertura lateral del recessus scalae tympani. El cóndilo occipital es de alrededor de un tercio del ancho total del basioccipital.

Columela. Sólo la columela derecha está preservada (Figura 5.38). Su pie es de gran tamaño, al igual que en otros especímenes de *Najash*. La superficie lateral del pie columelar se encuentra mayormente expuesta, ya que el proótico carece de una crista proótica que la recubra. La vara de la columela, aunque rota, muestra su base gruesa y robusta, posterodorsalmente orientada.

### Mandíbula

La mandíbula de MPCA 591 está preservada en varios segmentos articulados y asociados, entre los que se cuenta con fragmentos de ambos dentarios, el coronoides derecho y parte de ambos huesos compuestos.

Dentario. Ambos dentarios están preservados, el izquierdo por su porción anterior con la sínfisis rota asociada al cráneo más un fragmento del proceso posterior dorsal articulado al hueso compuesto izquierdo (Figuras 5.33, 5.34, 5.39). El dentario derecho se encuentra preservado por una porción mayor, aunque también sin la sínfisis. En ambos se observa la presencia de alvéolos medioalateralmente expandidos, en contraste con *Najash rionegrina* (Palci et al., 2013a) y separados por crestas interdentes. Sólo un diente roto se encuentra preservado en posición en el dentario izquierdo (Figura 5.39), el cual es robusto y sólo levemente recurvado, aparentemente sin carinas, al igual que los dientes en MPCA 419. El dentario derecho, incompleto, muestra 10 posiciones dentarias además de al menos cuatro más en el proceso coronoides preservado sobre el compuesto, mientras que en el dentario izquierdo, también incompleto, se pueden distinguir al menos 17 alvéolos. Esto evidencia una cantidad de dientes mucho mayor a la de *Najash rionegrina* (13 en MPCA 500), consistente con la cantidad en MPCA 419 (al menos 19). Un foramen mentoniano grande perfora la mayormente lisa superficie lateral (labial) de ambos dentarios; como la porción anterior no está preservada, no se puede precisar la ubicación precisa de este foramen (el más distal). El dentario es de margen mayormente recto, aunque la curvatura medial

observada en otros especímenes (e.g., MPCA 380, MPCA 500) se encuentra en la porción anterior, la cual no está preservada en MPCA 591.

Coronoides. Sólo el coronoides derecho se encuentra preservado, levemente desarticulado de su lugar natural junto al hueso compuesto y el proceso posterior dorsal del dentario (Figura 5.39). El coronoides es similar al de MPCA 500 (Figura 4.33), con una eminencia dorsal robusta de forma subtriangular y un proceso anterior ventralmente dirigido, probablemente en contacto con el dentario y con el margen posterior dorsal del esplenial; inferido en MPCA 419 en base a la faceta sobre el esplenial (Figura 5.15).

Hueso compuesto. Ambos huesos compuestos se encuentran preservados, aunque incompletos (Figura 5.39). El izquierdo, asociado al proceso posterior dorsal del dentario y el coronoides, muestra una fosa aductora angosta y poco desarrollada, extendida posteriormente a la zona de emplazamiento del coronoides y un foramen surangular posterior poco conspicuo.

#### Postcráneo

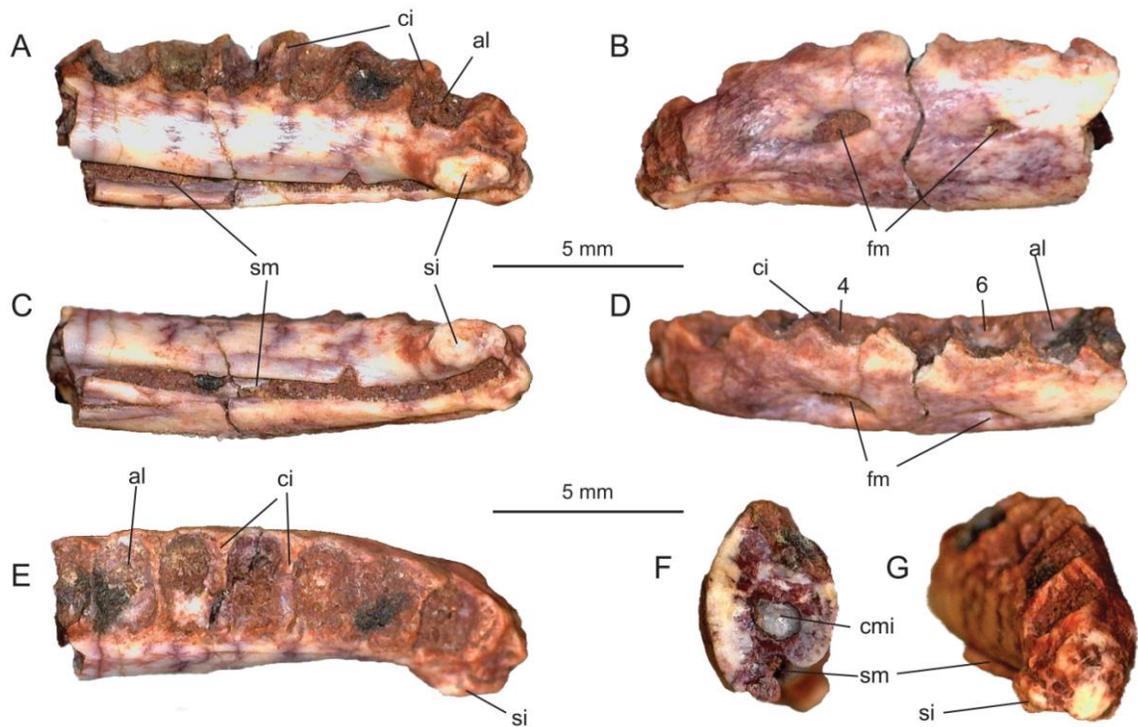
El postcráneo de MPCA 591 está compuesto por las vértebras cervicales anteriores articuladas al cráneo, además de varios segmentos asociados de vértebras articuladas, contenidas dentro del mismo bloque. Éstas, al momento de la realización de esta tesis, aún no han sido preparadas en su totalidad.

Vértebras cervicales. Las vértebras cervicales anteriores se encuentran articuladas al cráneo, aunque no se pueden observar completamente debido al sedimento que las rodea en algunas zonas (Figura 5.40). Los arcos neurales del atlas son de gran tamaño y los mismos están articulados entre sí, no fusionados. Poseen una pleurapófisis dorsal larga y posteriormente orientada. El intercentro del atlas no está preservado. El axis es largo, de un tamaño similar al de la vértebra siguiente y posee una espina neural angosta, la cual se encuentra rota dorsalmente. Los intercentros del axis no están preservados, lo cual sugiere que no estaban fusionados, sino que ambos se encontraban articulados, como en MPCA 383. Se puede observar una faceta cóncava en la región anterior del centro

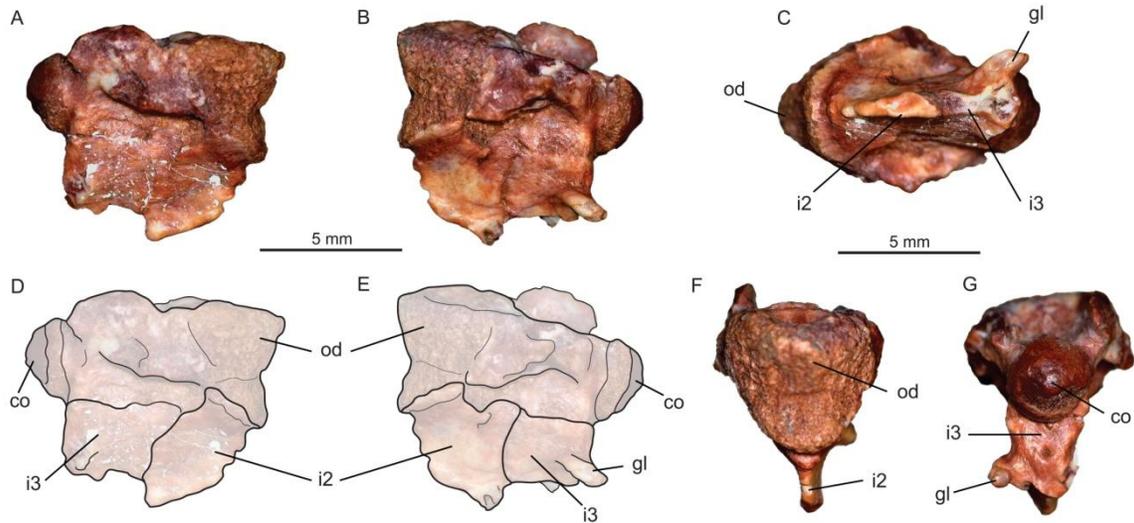
donde articulaba el primer intercentro del axis y en la región posterior del centro un pedicelo corto y posteroventralmente dirigido de superficie distal marcadamente cóncava, formando la hipapófisis donde articulaba el segundo intercentro del axis. La tercera vértebra cervical, mal preservada, posee una hipapófisis distalmente cóncava, sugiriendo la presencia de un intercentro distal articulado, y sinapófisis extendidas ventralmente formando un arco alrededor del centro y sobrepasando ventralmente el límite distal de la hipapófisis, de manera similar a la cervical observada en MPCA 419. Lamentablemente, la cara lateral de esta sinapófisis se encuentra rota, por lo que no se puede determinar si estaba diferenciada en parapófisis y diapófisis.

Vértebras precloacales. El bloque de MPCA 591 contiene varios segmentos de vértebras precloacales articuladas, de las cuales aún quedan varias por preparar. En las precloacales medias se reconocen los caracteres discutidos previamente que diagnostican a *Najash*, entre ellos las crestas parasagitales conspicuas, presencia de crestas arcuales, forámenes paracotilares, carenas hemales altas y angostas, espinas neurales altas y mediolateralmente expandidas posteriormente, en forma de gota en vista dorsal, sinapófisis lateralmente extendidas sobrepasando el límite lateral de la prezigapófisis y crestas laterales extendidas posteriormente desde la parapófisis, ventralmente al foramen lateral (e.g., Figura 5.41).

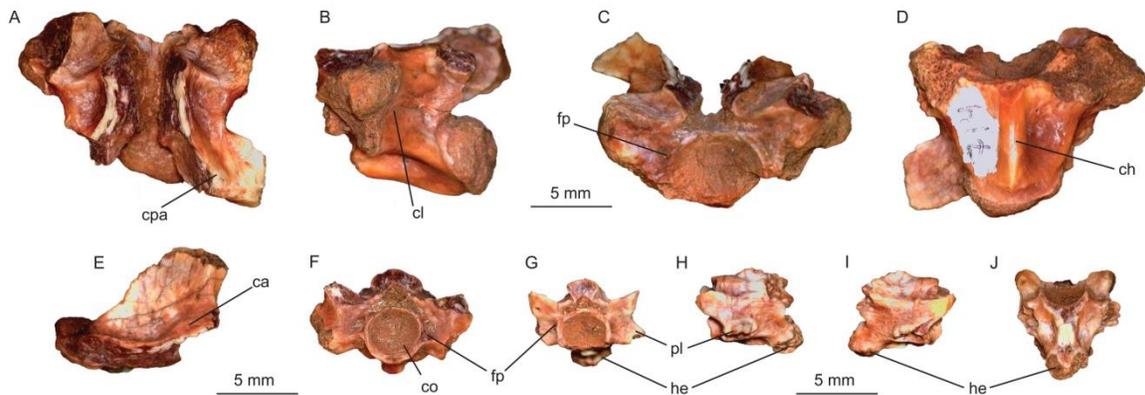
### 5.3 Figuras



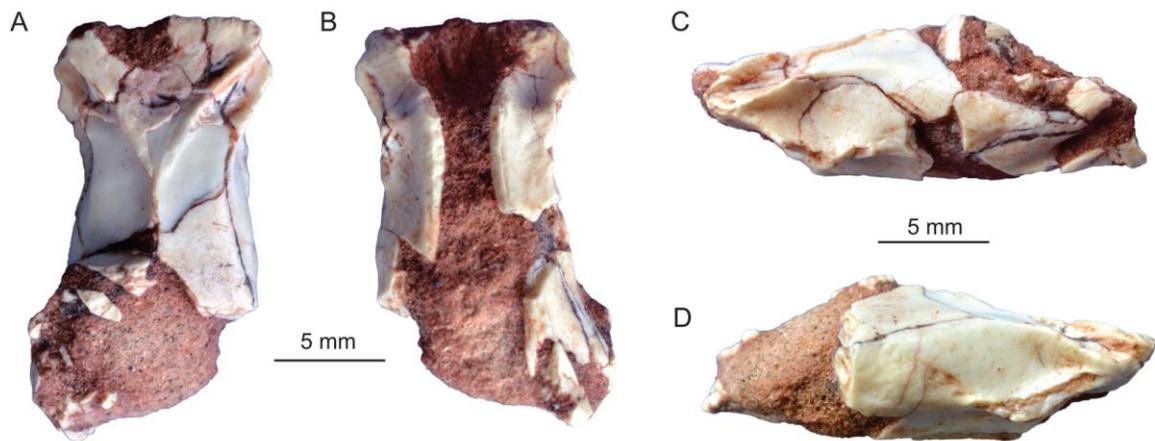
**Figura 5.1.** MPCA 380, porción anterior del dentario izquierdo. **A**, vista medial (lingual). **B**, vista lateral (labial). **C**, vista ventral. **D**, vista dorsolateral. **E**, vista dorsal. **F**, vista posterior. **G**, vista anterior. Abreviaturas: 4, cuarto alvéolo; 6, sexto alvéolo; al, alvéolo; ci, crestas interdentales; cmi; canal mentoniano interno; fm, forámenes mentonianos; si, faceta sinfisial; sm, surco meckeliano.



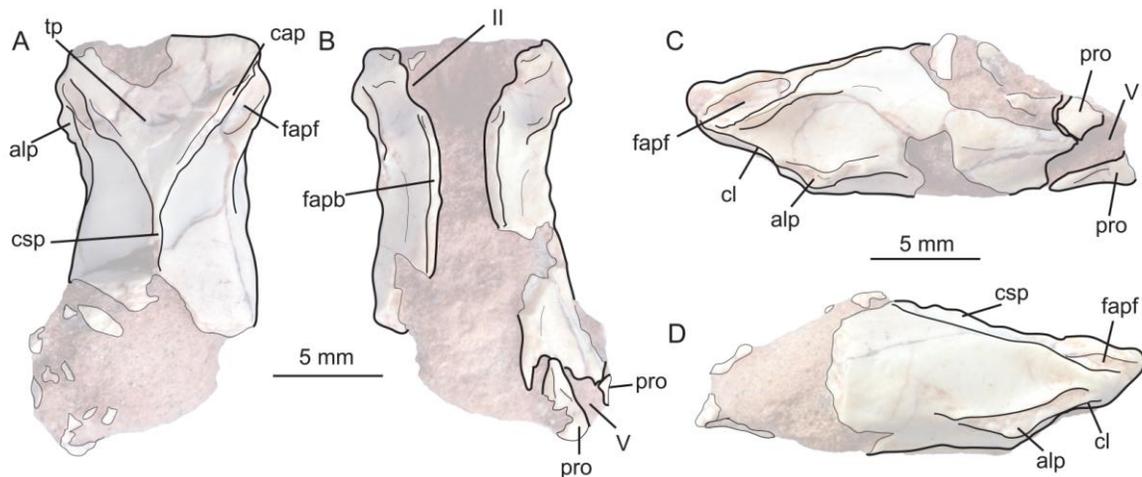
**Figura 5.2.** MPCA 383, axis parcial. **A**, vista lateral izquierda. **B**, vista lateral derecha. **C**, vista ventral. **D**, vista lateral izquierda, dibujo interpretativo. **E**, vista lateral derecha, dibujo interpretativo **F**, vista anterior. **G**, vista posterior. Abreviaturas: co, cóndilo; gl, proyección lateral en forma de gancho; i, intercentro; od, proceso odontoideo.



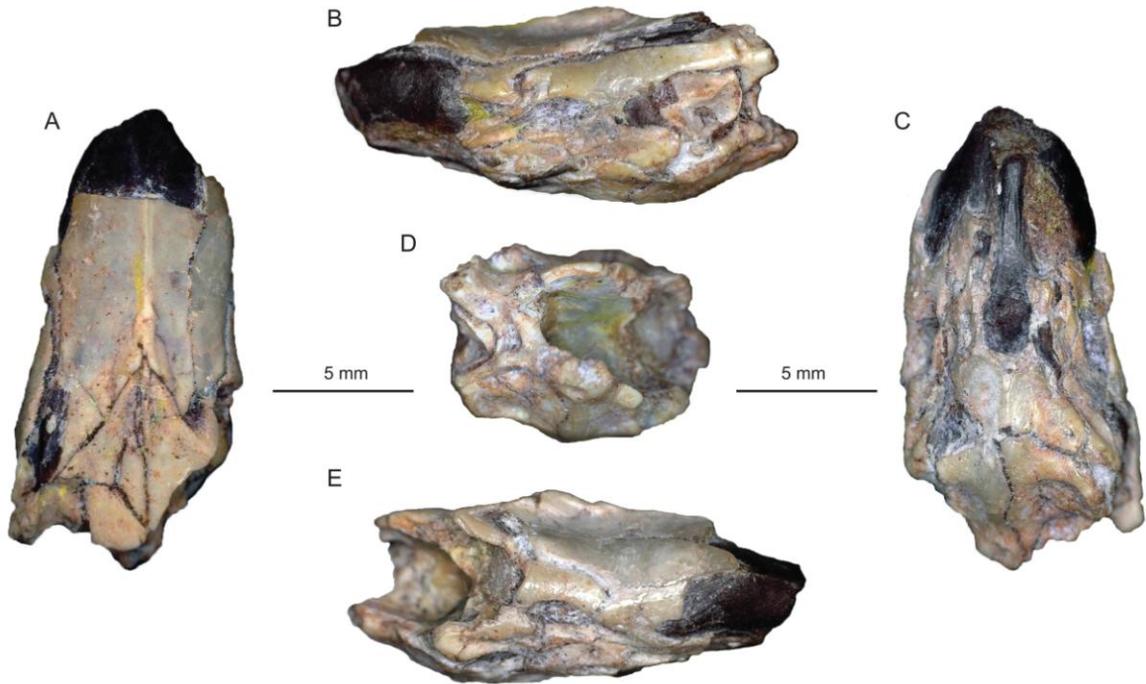
**Figura 5.3.** MPCA 384 (en parte), vértebra prelocaal media (A-D), espina neural aislada (E), vértebra prelocaal posterior (F), y vértebra caudal (G-J). **A**, vista dorsal. **B**, vista lateral. **C**, vista anterior. **D**, vista ventral. **E**, vista lateral. **F**, vista anterior. **G**, vista anterior. **H**, vista lateral izquierda. **I**, vista lateral derecha. **J**, vista ventral. Abreviaturas: ca, cresta arcual; ch, carena hemal; cl, cresta lateral; co, cótilo; cpa, cresta parasagital; fp, foramen paracotilar; he, hemapófisis; pl, pleurapófisis.



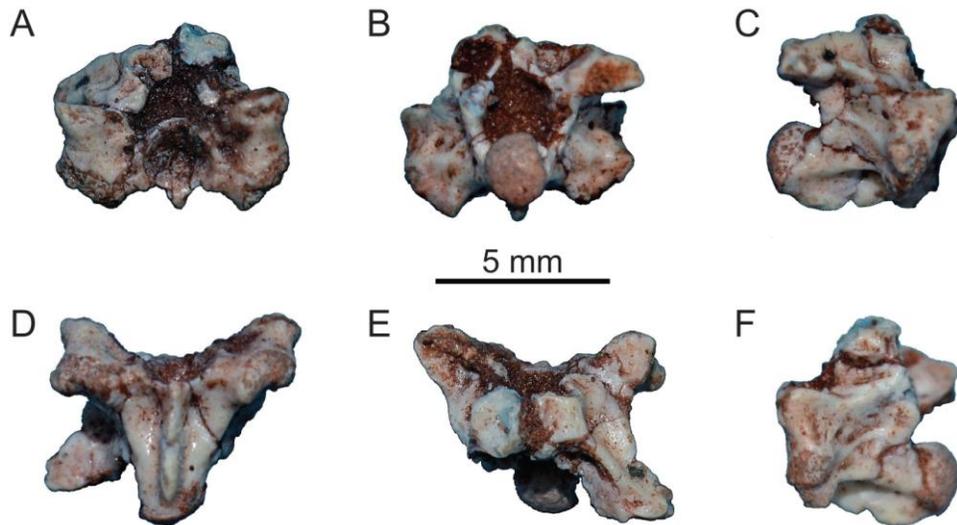
**Figura 5.4.** MPCA 417. **A**, vista dorsal. **B**, vista ventral. **C**, vista lateral izquierda. **D**, vista lateral derecha.



**Figura 5.5.** MPCA 417, dibujo interpretativo. **A**, vista dorsal. **B**, vista ventral. **C**, vista lateral izquierda. **D**, vista lateral derecha. Abreviaturas: II, margen del foramen oftálmico; V, foramen trigémino; alp, ala lateral del parietal; cap, cresta aductor; cl, cresta lateral; csp, cresta sagital del parietal; fapf, faceta articular del postfrontal; fapb, faceta articular del parabasiesfenoides; pro, proótico; tp, tabla parietal.



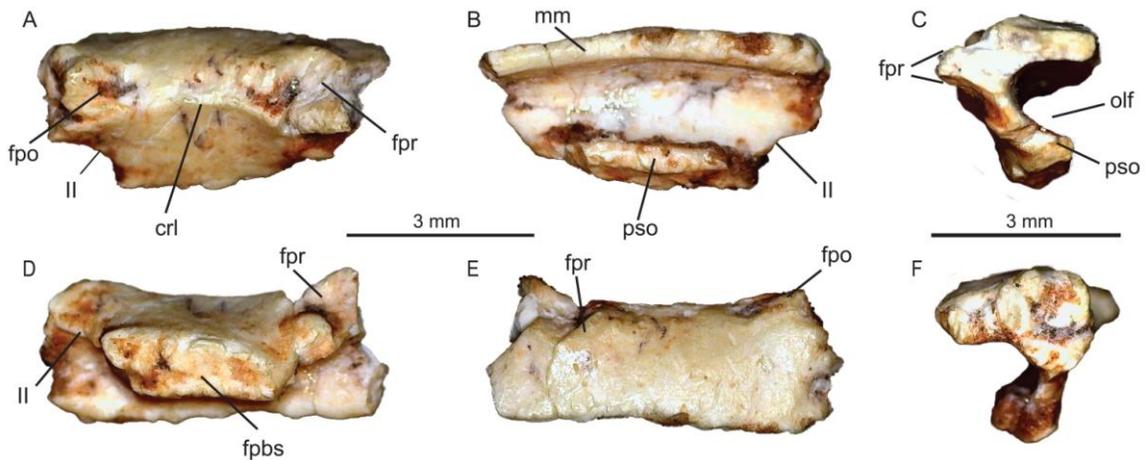
**Figura 5.6.** MPCA 418, cráneo parcial. **A**, vista dorsal. **B**, vista lateral izquierda. **C**, vista ventral. **D**, vista posterior. **E**, vista lateral derecha. (ver Figuras 3.3-3.5)



**Figura 5.7.** MPCA 481, vértebra preloacal. **A**, vista anterior. **B**, vista posterior. **C**, vista lateral derecha. **D**, vista ventral. **E**, vista dorsal. **F**, vista lateral izquierda. (ver Figura 3.1).

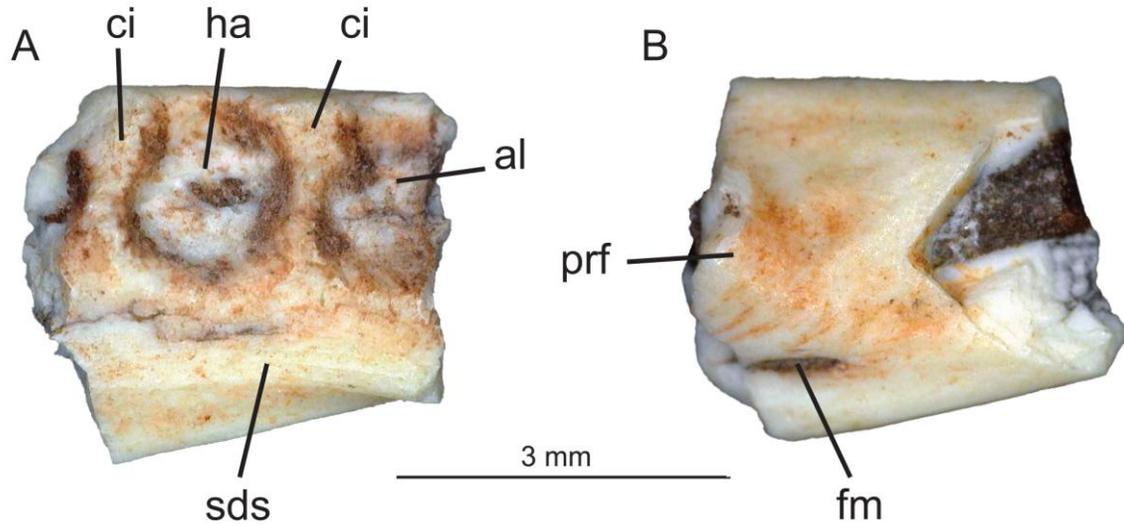


**Figura 5.8.** MPCA 419, principales elementos articulados y asociados.

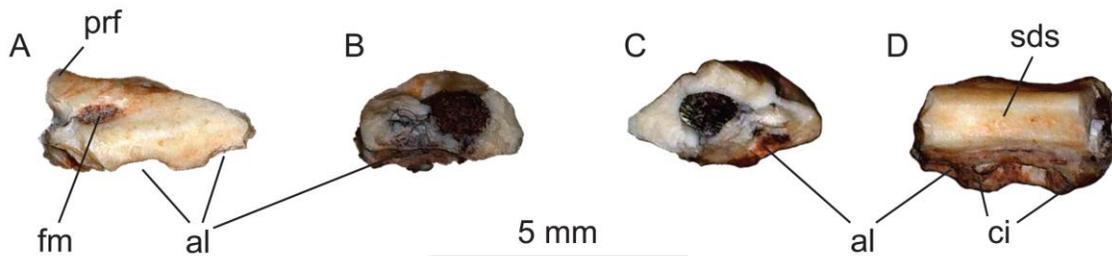


**Figura 5.9.** MPCA 419, frontal derecho. **A**, vista lateral **B**, vista medial. **C**, vista anterior. **D**, vista ventral. **E**, vista dorsal. **F**, vista posterior. Abreviaturas: II, margen anterior del foramen óptico; crl, cresta lateral; fpbs, faceta articular con el

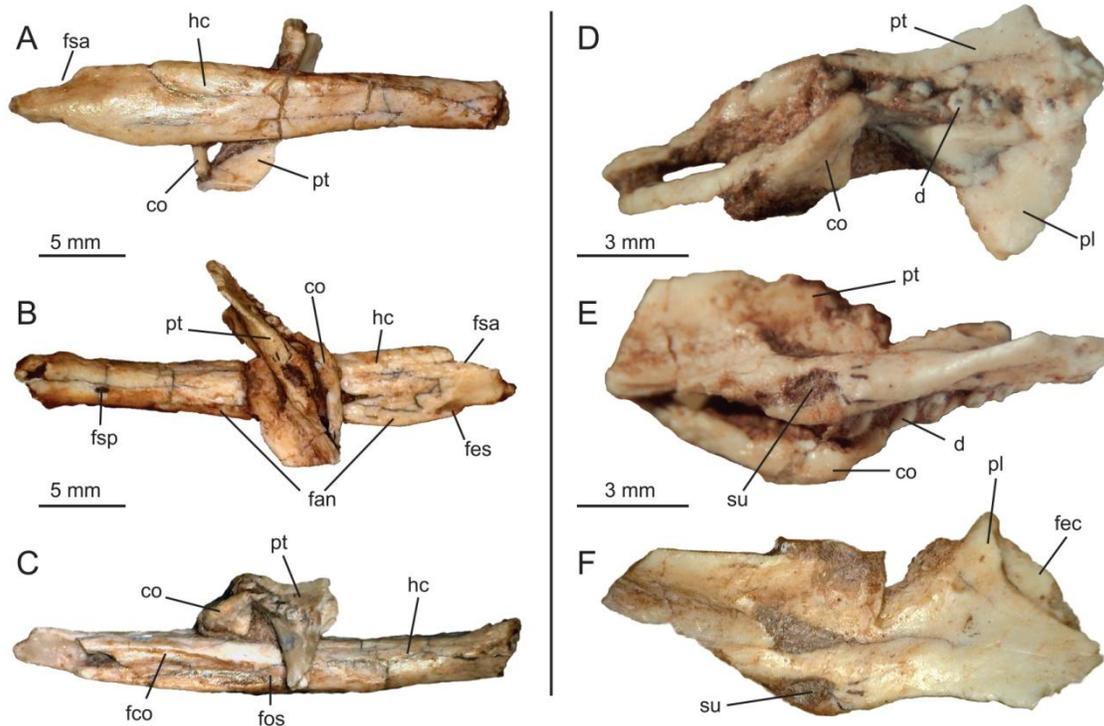
parabasiesfenoides; fpo, faceta articular con el postfrontal; fpr, faceta articular con el prefrontal; mm, margen mesial; pso, proceso subolfatorio; olf, pasaje del tracto olfatorio.



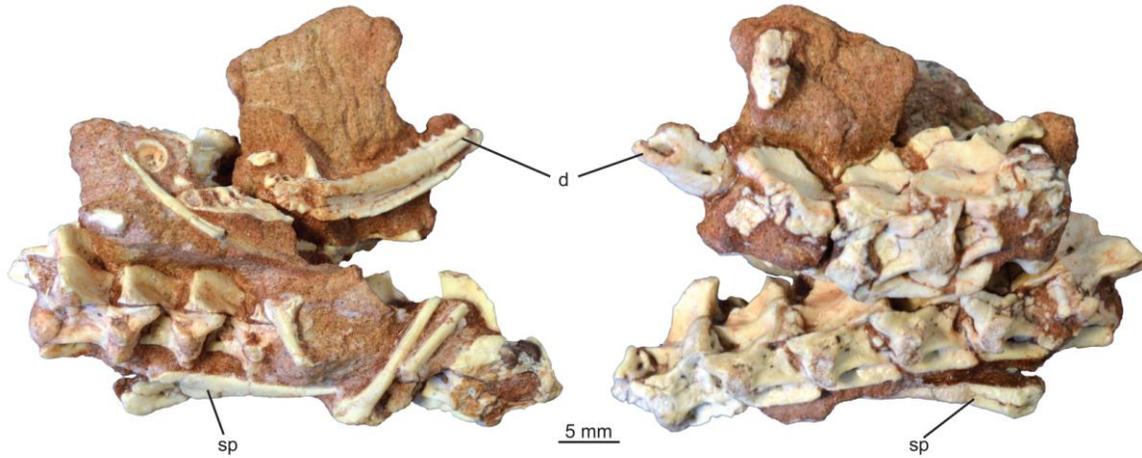
**Figura 5.10.** MPCA 419, fragmento del maxilar derecho. **A**, vista ventral. **B**, vista dorsal. Abreviaturas: al, alvéolo; ci, cresta interdental; fm, foramen labial; ha, hueso alveolar; prf, proceso facial; sds, placa supradental.



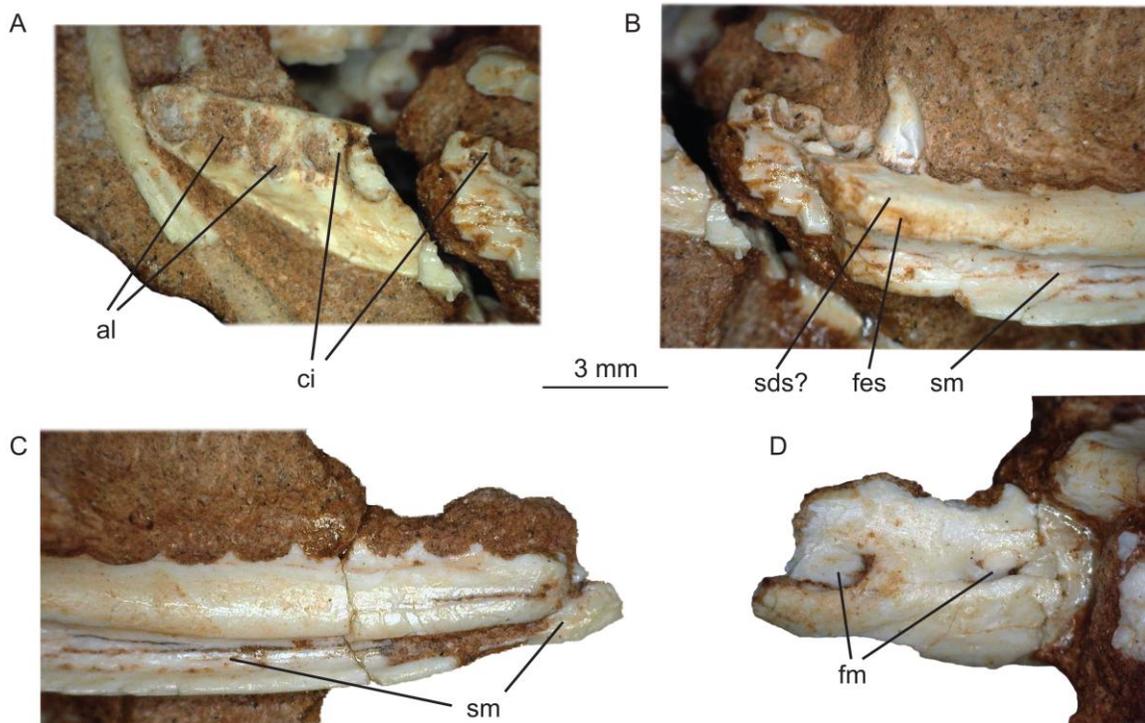
**Figura 5.11.** MPCA 419, fragmento del maxilar derecho. **A**, vista lateral (lingual). **B**, vista posterior. **C**, vista anterior. **D**, vista medial (labial). Abreviaturas: al, alvéolos; ci, crestas interdenciales; fm, foramen labial; prf, proceso facial; sds, placa supradental.



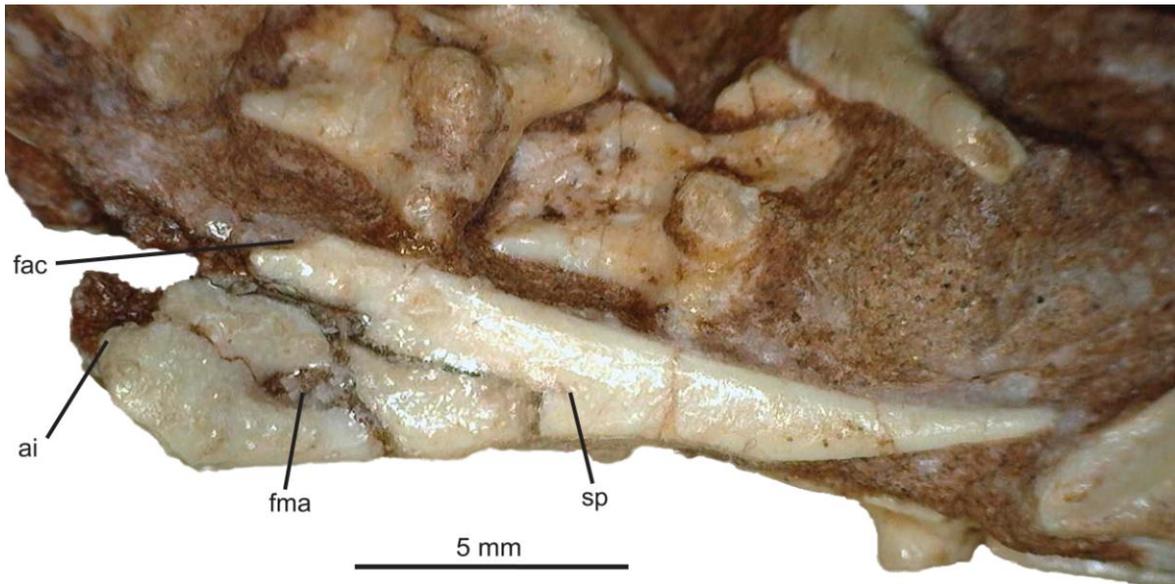
**Figura 5.12.** MPCA 419, fragmento del pterigoides izquierdo asociado al hueso compuesto y el coronoides?. **A**, vista lateral del hueso compuesto. **B**, vista medial del hueso compuesto. **C**, vista dorsal del hueso compuesto. **D**, detalle del pterigoides en vista ventral (palatal). **E**, detalle del pterigoides en vista lateral. **F**, detalle del pterigoides en vista dorsal. Abreviaturas: co, coronoides; d, dentición; fa, faceta articular del angular; fco, faceta articular del coronoides; fec, faceta articular del ectopterigoides; fes, faceta articular del esplenial; fos, fosa surangular; fsa, margen del foramen surangular anterior; fsp, foramen surangular posterior; hc, hueso compuesto; pl, proceso lateral (ectopterigoideo); pt, pterigoides; su, surco oval sobre la superficie dorsomedial del pterigoides



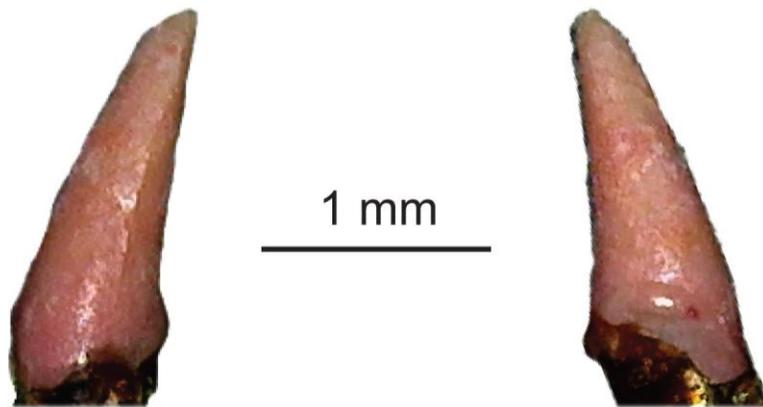
**Figura 5.13.** MPCA 419, segmento con dentario izquierdo, esplenial, vértebras y costillas asociadas. Abreviaturas: d, dentario; sp, esplenial.



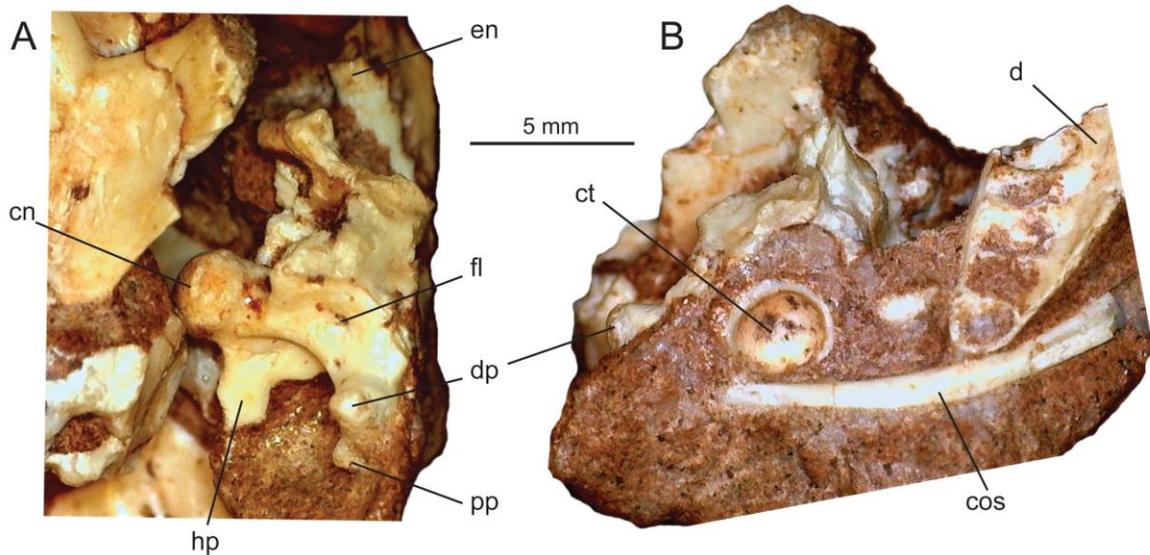
**Figura 5.14.** MPCA 419, detalle del dentario del segmento de la Figura 5.13. **A**, vista dorsomedial de la porción posterior. **B**, vista medial (lingual) de la porción media. **C**, vista medial de la porción anterior. **D**, vista lateral (labial) de la porción anterior. Abreviaturas: al, alvéolos; ci, crestas interdientales; fes, faceta articular con el esplenial; sds?, placa subdental; sm, surco meckeliano.



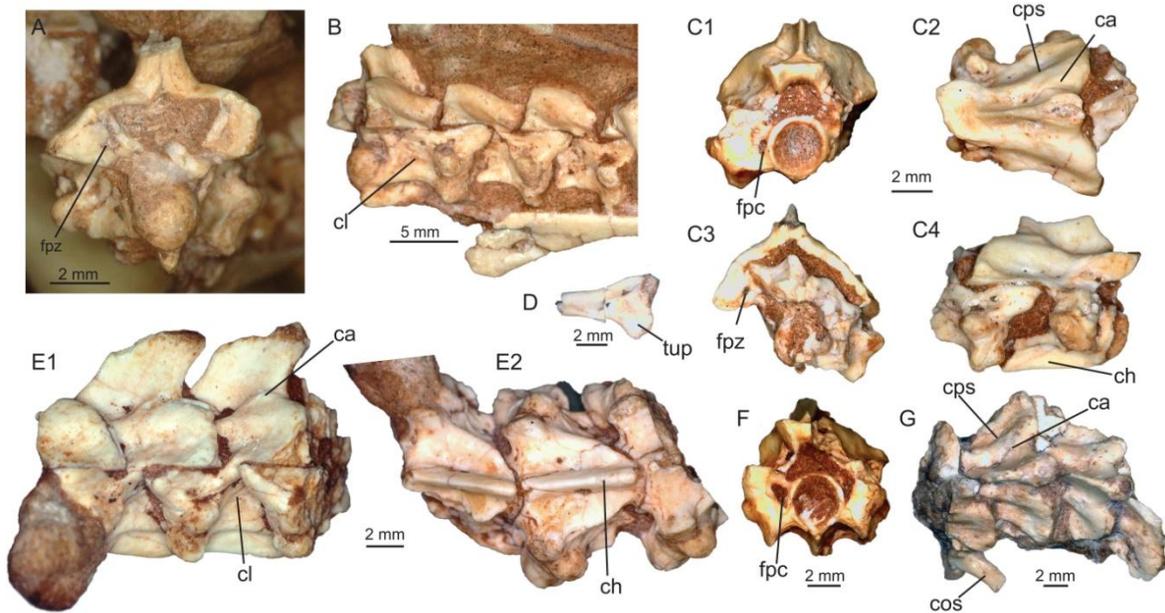
**Figura 5.15.** MPCA 419, detalle del esplenial izquierdo del segmento de la Figura 5.13, vista lateral. Abreviaturas: ai, articulación intramandibular; fac, faceta articular con el coronoides; fma, formaen milohioideo anterior; sp, esplenial.



**Figura 5.16.** MPCA 419, diente aislado en vista lateral (labial y lingual).

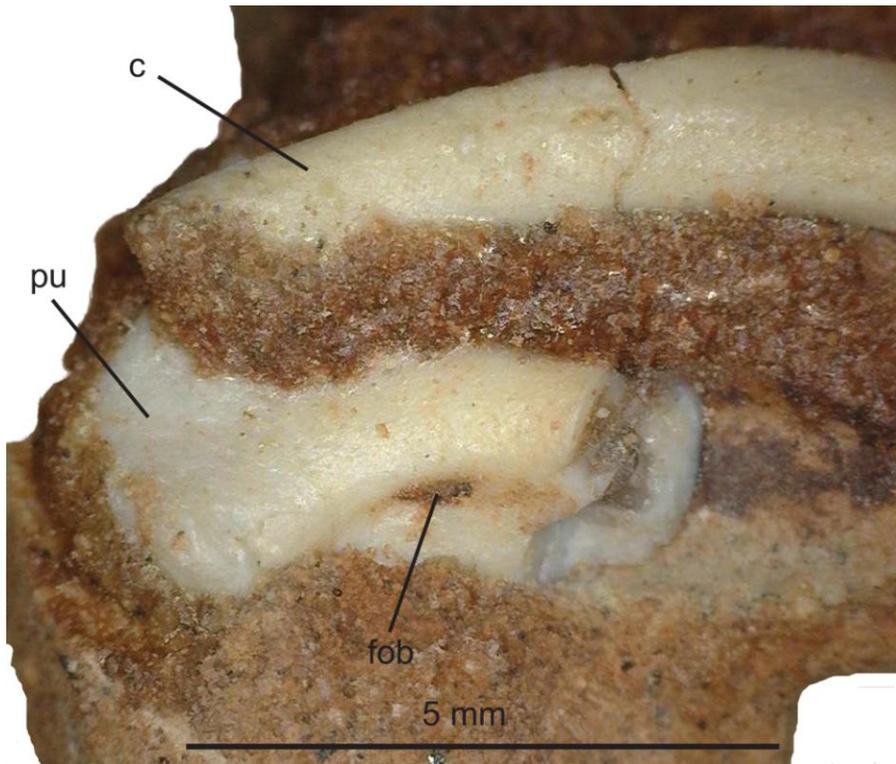


**Figura 5.17.** MPCA 419, detalle de la vértebra cervical presente en el segmento de la figura 5.13. **A**, vista lateral. **B**, vista anterior. Abreviaturas: cn, cóndilo; cos, costilla; ct, cótilo; d, dentario; dp, diapósis; en, espina neural; fl, foramen lateral; hp, hipapósis; pp, parapósis.

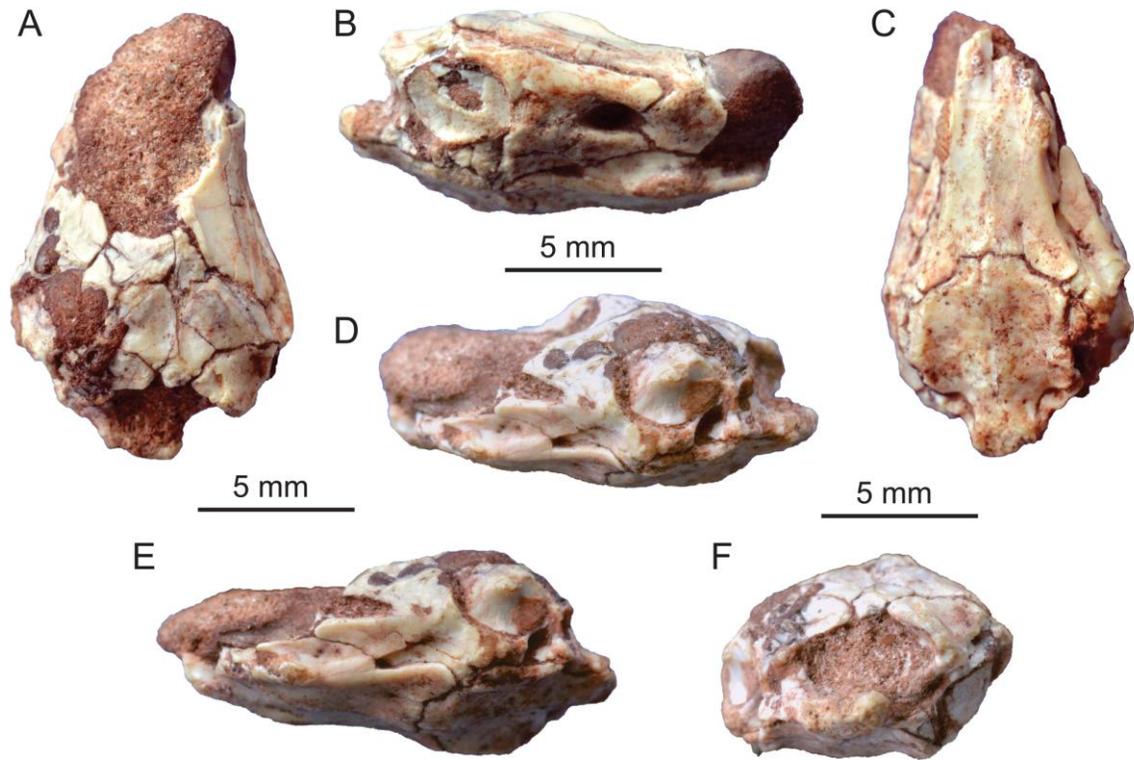


**Figura 5.18.** MPCA 419, vértebras prelocales y costillas. **A**, prelocaal media en vista posterior (parte del segmento de la Figura 5.13). **B**, prelocales medias en vista lateral (parte del segmento de la Figura 5.13). **C**, vértebras prelocales

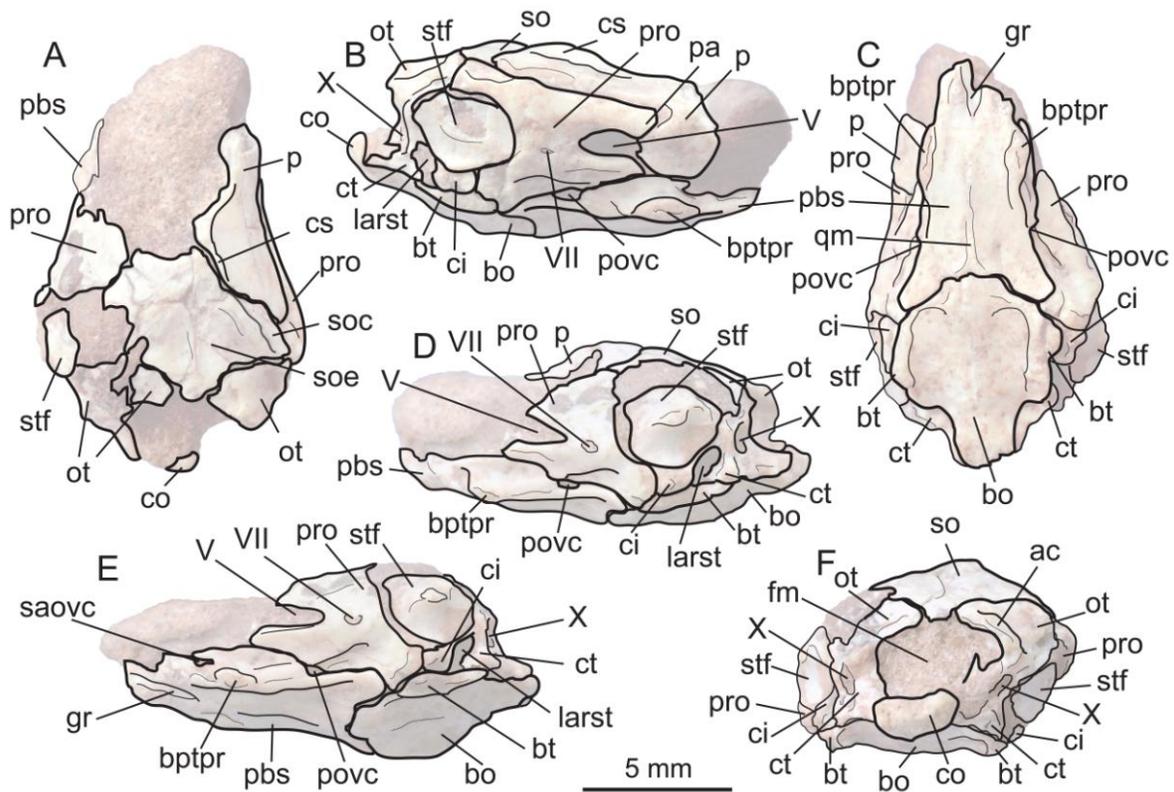
medias posteriores en vista anterior (C1), dorsal (C2), posterior (C3) y lateral (C4). **D**, fragmento de costilla. **E**, vértebras precloacales medias en vista lateral (E1) y ventral (E2). **F**, vértebras precloacal media en vista anterior. **G**, vértebras precloacales medias y costilla en vista dorsal. Abreviaturas: ca, cresta arcual; cl, cresta lateral; ch, carena hemal; cos, costilla; cps, cresta parasagital; fpc, foramen paracotilar; fpz, foramen parazigantal; tup, proceso tuberculiforme.



**Figura 5.19.** MPCA 419, pubis derecho y costilla asociada. Abreviaturas: c, costilla; fob, foramen obturador; pu, pubis.



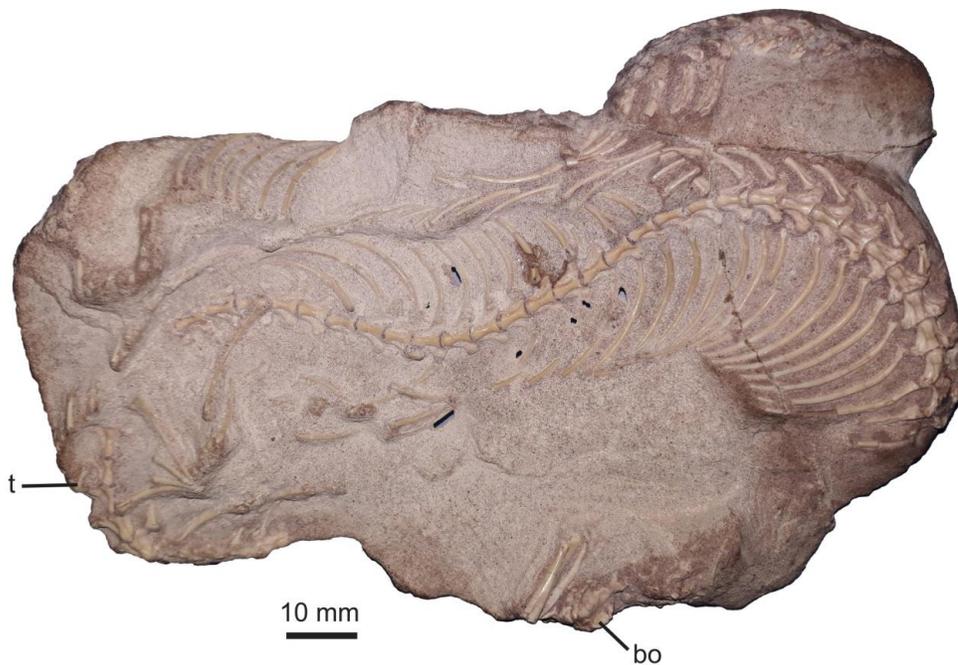
**Figura 5.20.** MPCA 536, cráneo parcial. **A**, vista dorsal. **B**, vista lateral derecha. **C**, vista ventral. **D**, vista lateral izquierda. **E**, vista lateroventral izquierda. **F**, vista posterior.



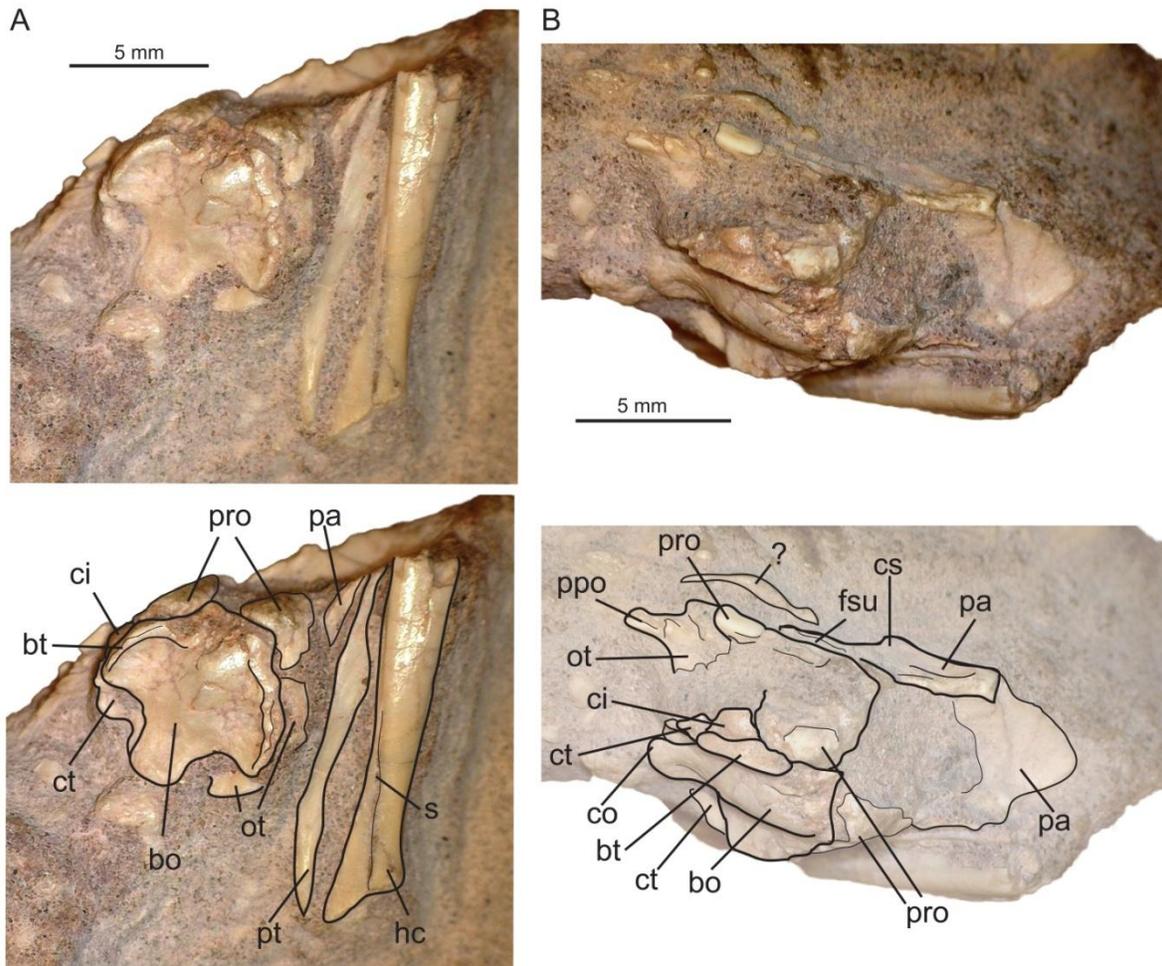
**Figura 5.21.** MPCA 536, dibujo interpretativo. **A**, vista dorsal. **B**, vista lateral derecha. **C**, vista ventral. **D**, vista lateral izquierda. **E**, vista lateroventral izquierda. **F**, vista posterior. Abreviaturas: V, foramen trigémino; VII, foramen facial; X, foramen yugular; ac, cresta atlantal; bo, basioccipital; bptpr, proceso basipterigoideo; bt, tuberosidad basal; ci, crista interfenestralis; co, cóndilo occipital; cs, cresta sagital; ct, crista tuberalis; fm, foramen magnum; gr, surco cóncavo; larst, apertura lateral del recessus scalae tympani; ot, otoccipital; p, parietal; pa, proceso alar; pbs, parabasiesfenoides; povc, apertura posterior del canal vidiano; pro, proótico; qm, quilla media; saovc, apertura anterior secundaria del canal vidiano; so, supraoccipital; soc, superficie cubierta del supraoccipital; soe, superficie expuesta del supraoccipital; stf, columela.



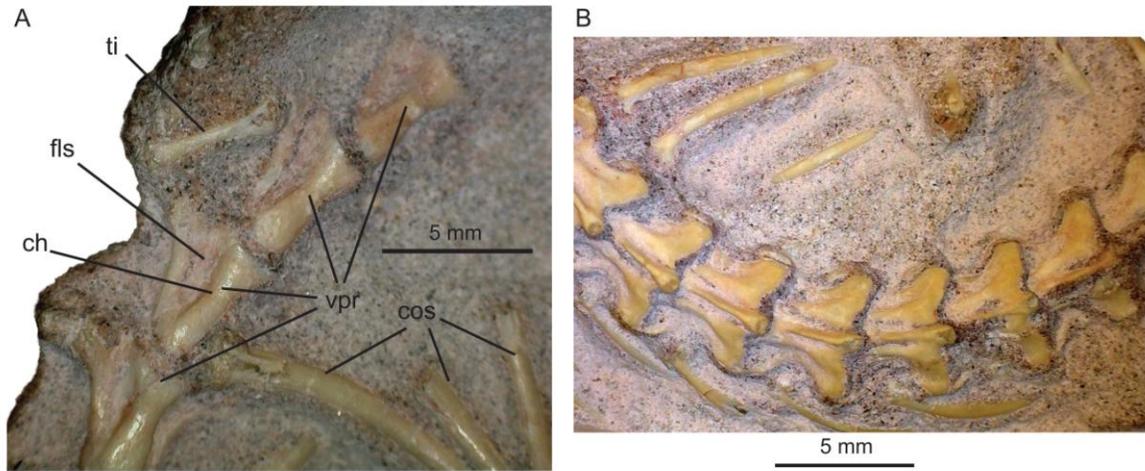
**Figura 5.22.** MPCA 564, espécimen articulado con cráneo y postcráneo en vista dorsal.



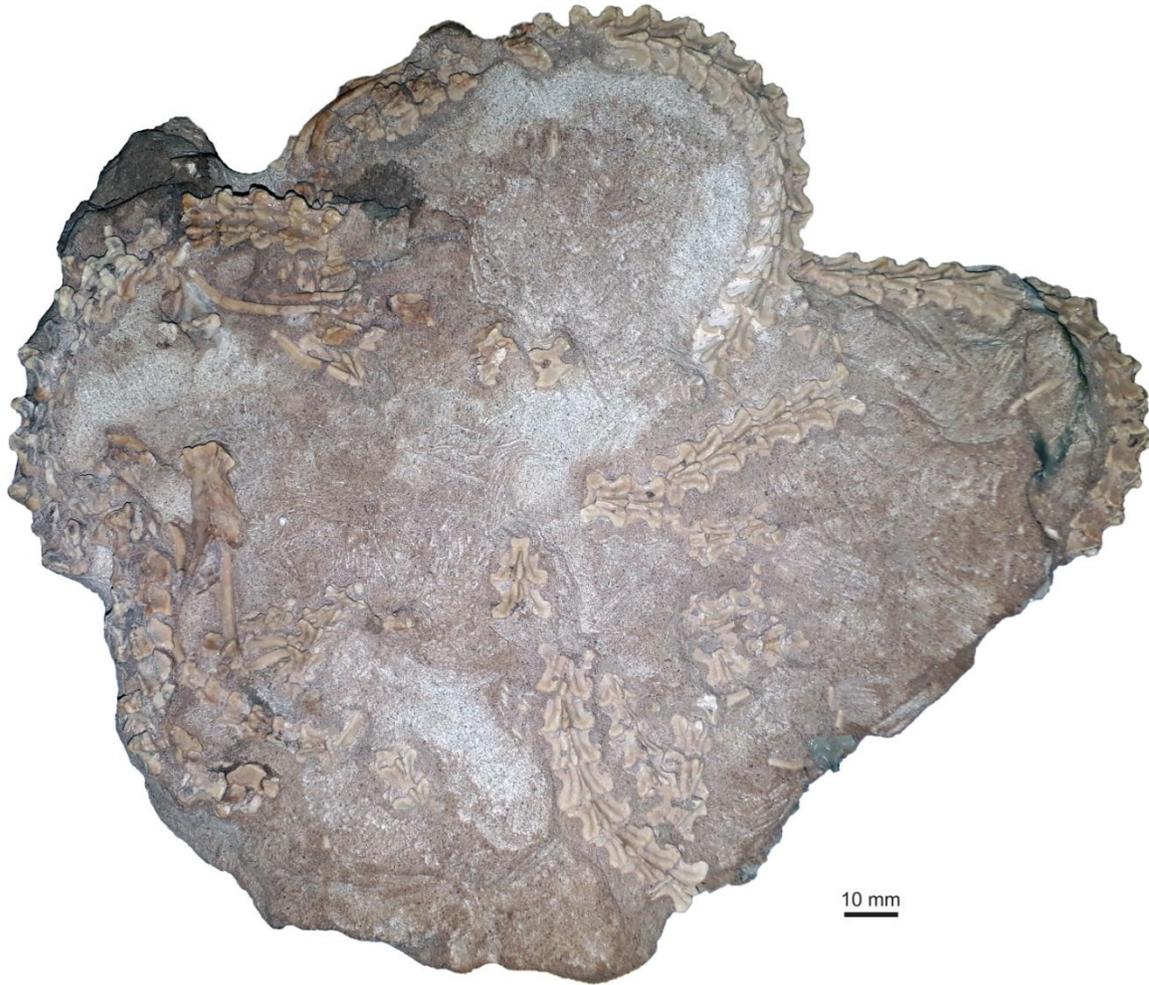
**Figura 5.23.** MPCA 564, espécimen articulado con cráneo y postcráneo en vista ventral. Abreviaturas: bo, basioccipital; t, tibia.



**Figura 5.24.** MPCA 564, detalle del cráneo y dibujo interpretativo. **A**, vista ventral. **B**, vista lateraloventral. Abreviaturas: bo, basioccipital; bt, tuberosidad basal; ci, crista interfenestralis; co, cóndilo occipital; cs, cresta sagital; ct, crista tuberalis; fsu, faceta articular del supratemporal; hc, hueso compuesto; ot, otoccipital; pa, parietal; ppo, proceso paroccipital; pro, proótico; pt, pterigoides; s, sutura entre el prearticular y el surangular; ?, elemento indeterminado.



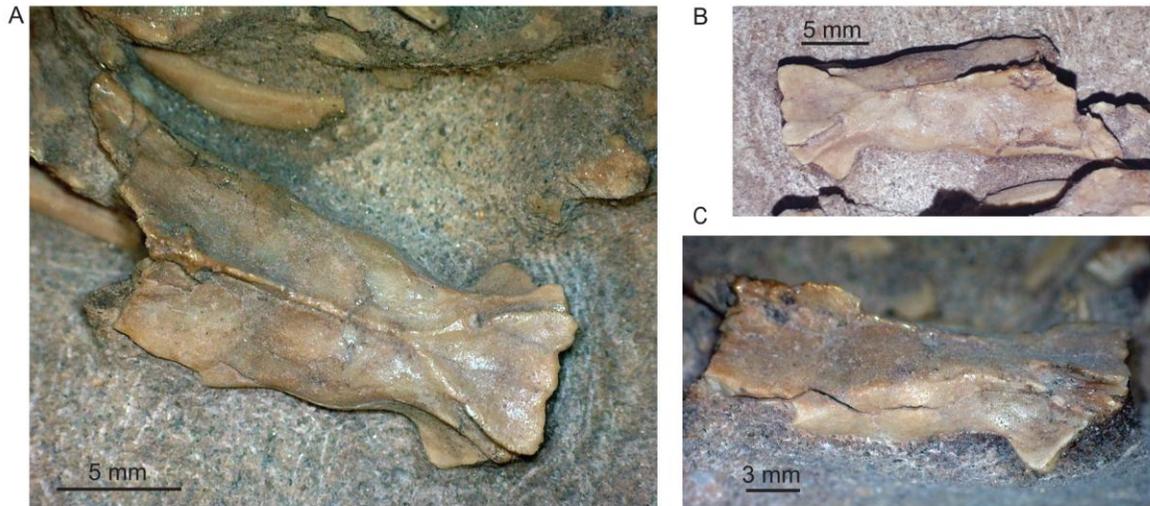
**Figura 5.25.** MPCA 564, detalles del postcráneo. **A**, vista ventral. **B**, vista dorsal. Abreviaturas: ch, carena hemal; cos, costilla; fls, fosa linfática subcentral; ti, tibia; vpr, vertebras preclocales posteriores.



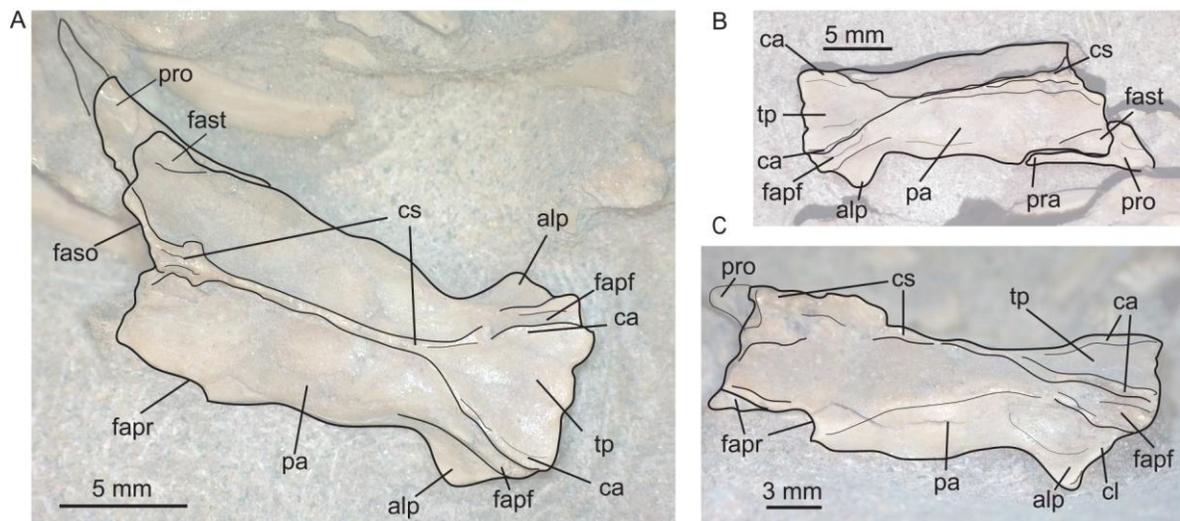
**Figura 5.26.** MCPA 590, bloque completo (cráneo en vista dorsal).



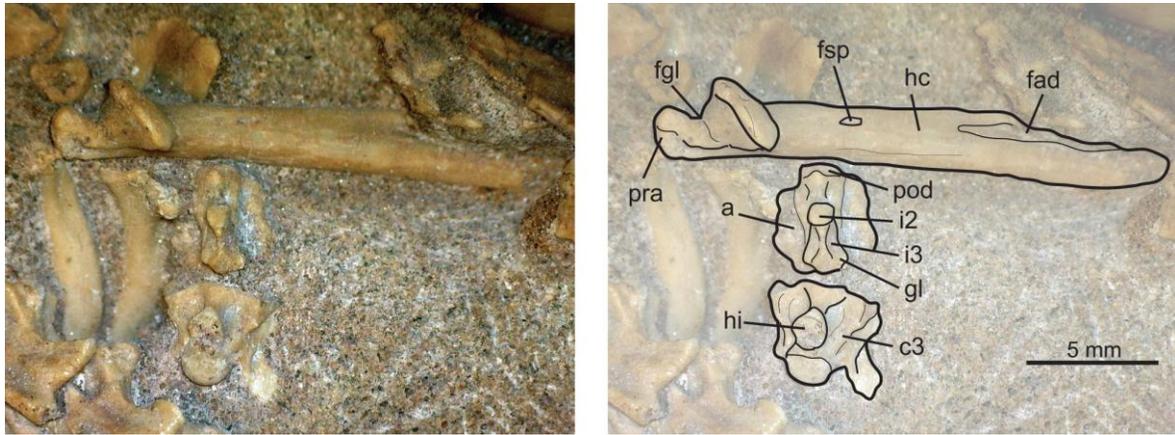
**Figura 5.27.** MPC 590, dibujo interpretativo del cráneo y las vértebras. Las flechas indican la dirección de los segmentos vertebrales (desde anterior hacia posterior y las letras como están dispuestas. Abreviaturas: D, vértebras en vista dorsal; ce, vértebras cervicales; DP, vértebras en vista dorsoposterior; hc, hueso compuesto; L, vértebras en vista lateral; pa, parietal; V, vértebras en vista ventral.



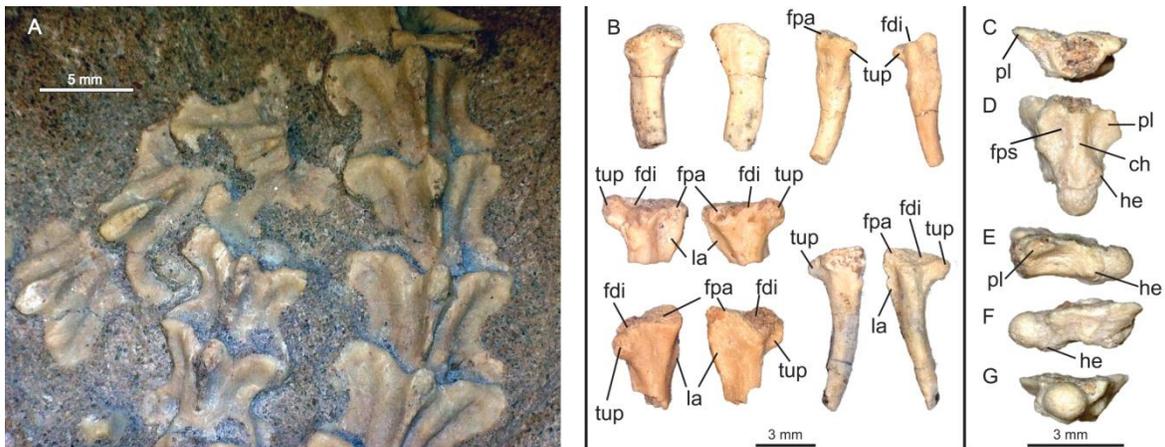
**Figura 5.28.** MPCA 590, detalle del cráneo. **A**, vista dorsal. **B**, vista dorsolateral izquierda. **C**, vista lateral derecha.



**Figura 5.29.** MPCA 590, dibujo interpretativo del cráneo. **A**, vista dorsal. **B**, vista dorsolateral izquierda. **C**, vista lateral derecha. Abreviaturas: alp, ala lateral del parietal; ca, cresta aductora; cl, cresta lateral; cs, cresta sagital; fapf, faceta articular del postfrontal; faso, faceta de contacto con el supraoccipital; fapr, faceta articular del proótico; fast, faceta articular del supratemporal; pa, parietal; pra, proceso alar; pro, proótico; tp, tabla parietal.



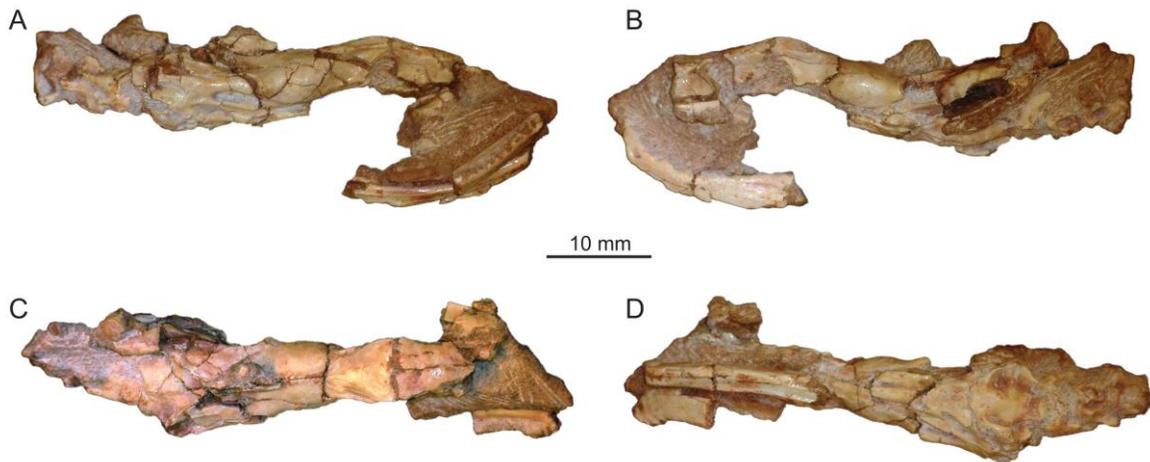
**Figura 5.30.** MPCA 590, detalle y dibujo interpretativo del hueso compuesto (en vista lateralodorsal medial) y las vértebras cervicales (en vista ventral). Abreviaturas: a, axis; c3, tercera vértebra cervical; fad, fosa aductora; fgl, fosa glenoidea; fsp, foramen surangular posterior; gl, proyección lateral; hc, hueso compuesto; hi, hipapófisis; i2, segundo intercentro; i3, tercer intercentro; pod, proceso odontoideo; pra, proceso retroarticular.



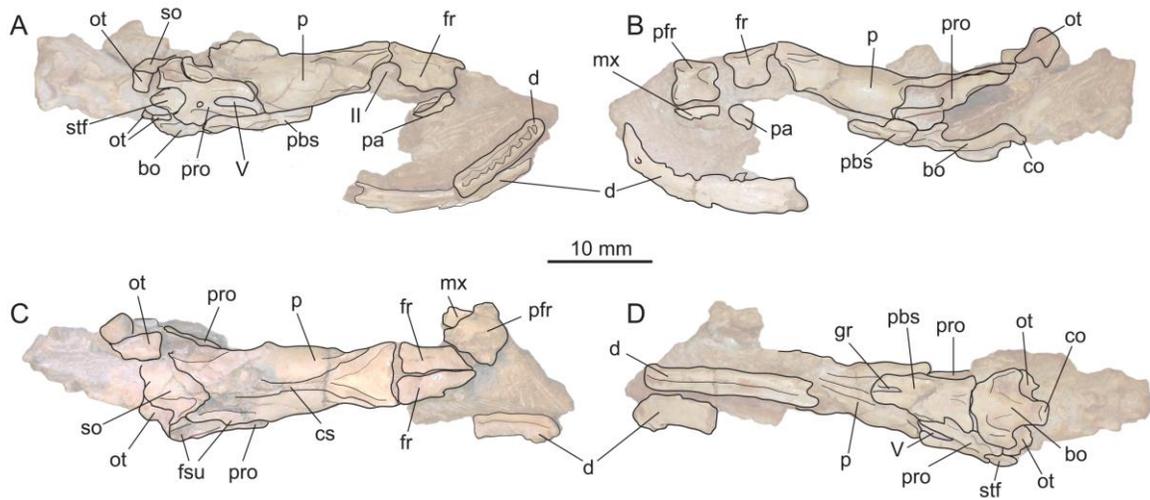
**Figura 5.31.** MPCA 590, detalles del postcráneo. **A**, secciones articuladas de vértebras precloacales medias en vista dorsal. **B**, fragmentos proximales de costillas en vista ventral y dorsal. **C-G**, vértebra caudal en vista anterior (C), ventral (D), lateral izquierda (E), lateral derecha (F) y posterior (G). Abreviaturas: ch, carena hemal; fdi, faceta articular con la diapófisis; fpa, faceta articular con la parapófisis; fps, fosa paralinfática subcentral; he, hemapófisis; la, lámina anterior; pl, pleurapófisis; tup, proceso tuberculiforme.



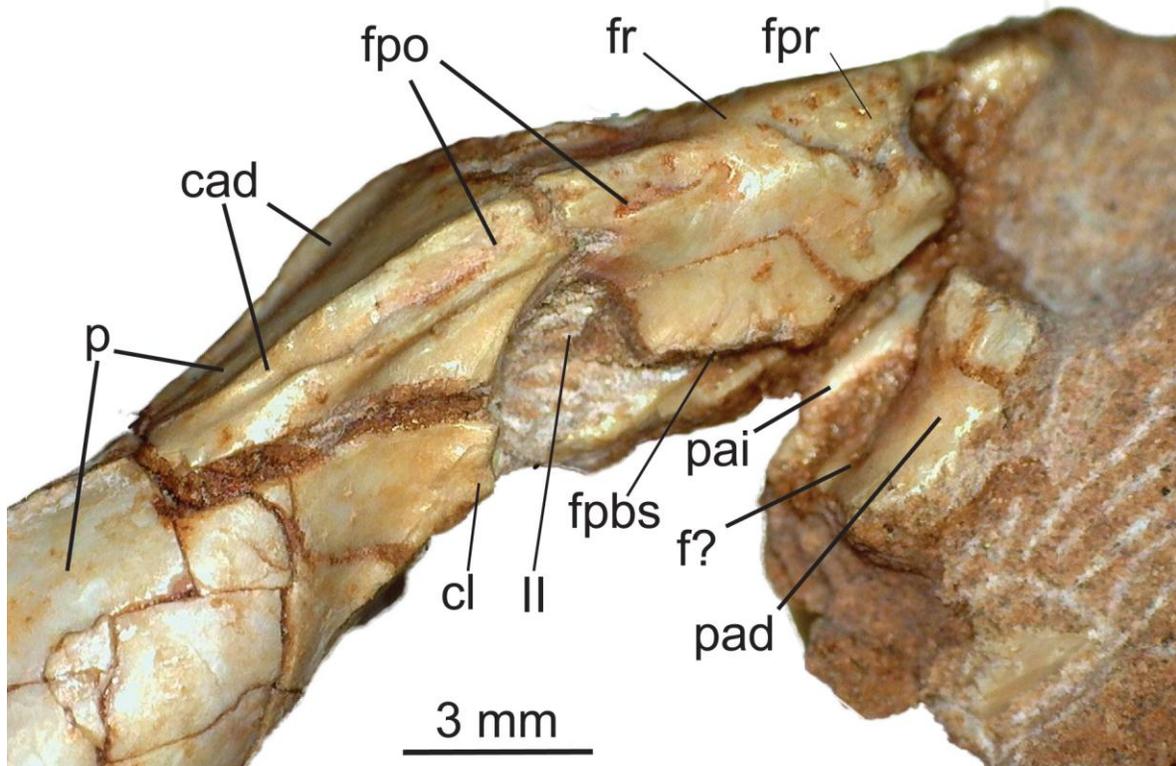
**Figura 5.32.** MPCCA 591, cráneo articulado con la mandíbula dentro del bloque previamente a su preparación.



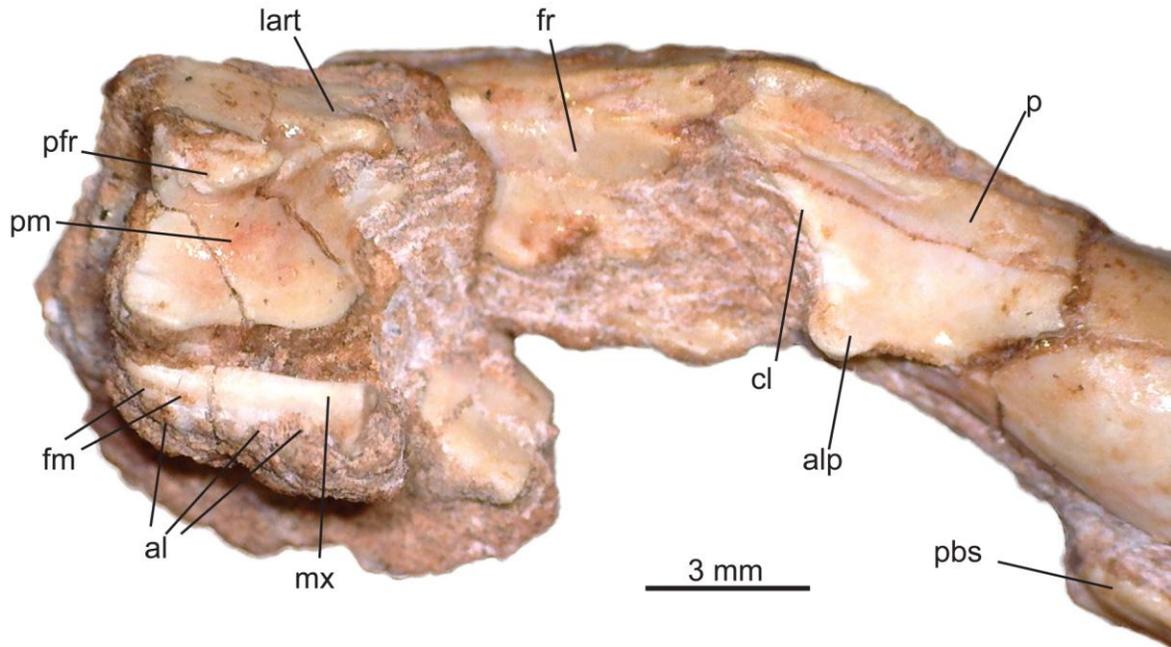
**Figura 5.33.** MPCCA 591, cráneo articulado. **A**, vista lateral derecha. **B**, vista lateral izquierda. **C**, vista dorsal. **D**, vista ventral.



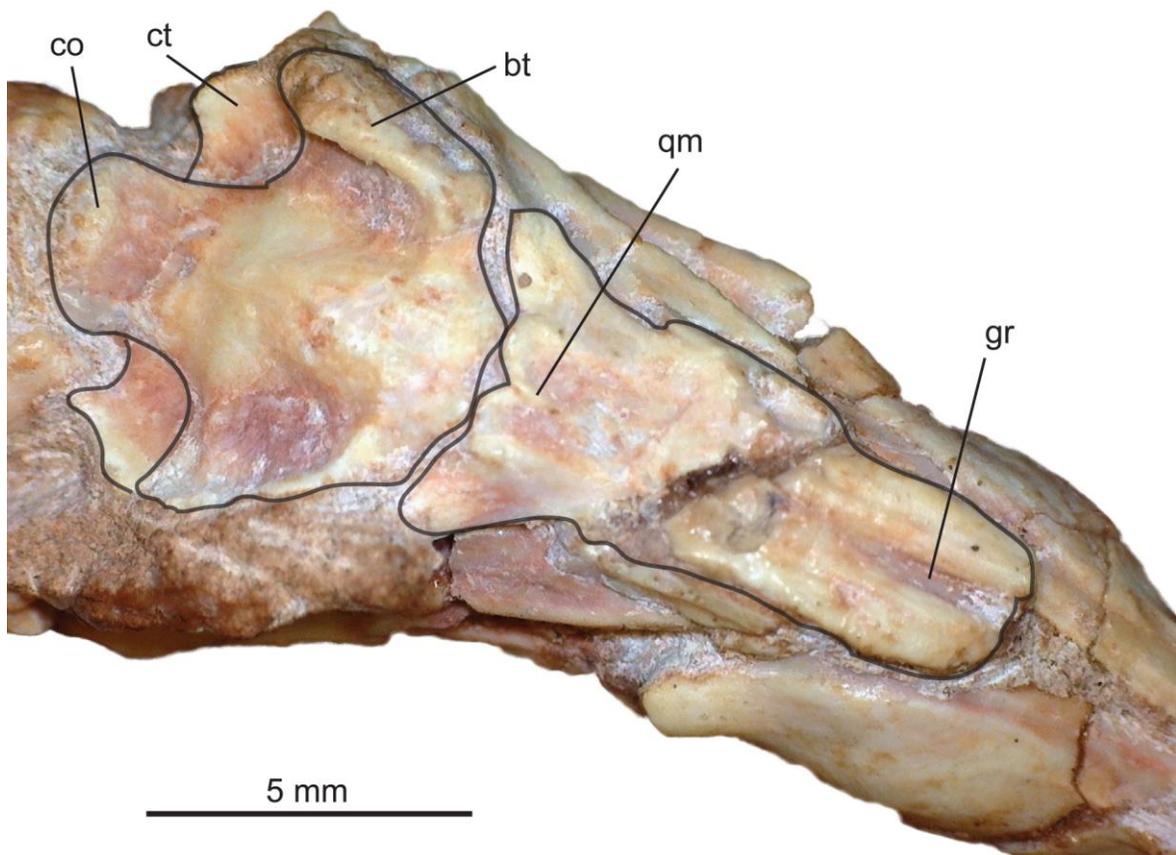
**Figura 5.34.** MPC 591, dibujo interpretativo del cráneo articulado. **A**, vista lateral derecha. **B**, vista lateral izquierda. **C**, vista dorsal. **D**, vista ventral. Abreviaturas: II, foramen óptico; V, foramen trigémino; bo, basioccipital; d, dentario; cs, cresta sagital; co, cóndilo occipital; fr, frontal; fsu, faceta articular del supratemporal; gr, surco del rostro del parabasiésfenoides; mx, maxilar; ot, otoccipital; p, parietal; pa, palatino; pbs, parabasiésfenoides; pfr, prefrontal; pro, proótico; so, supraoccipital.



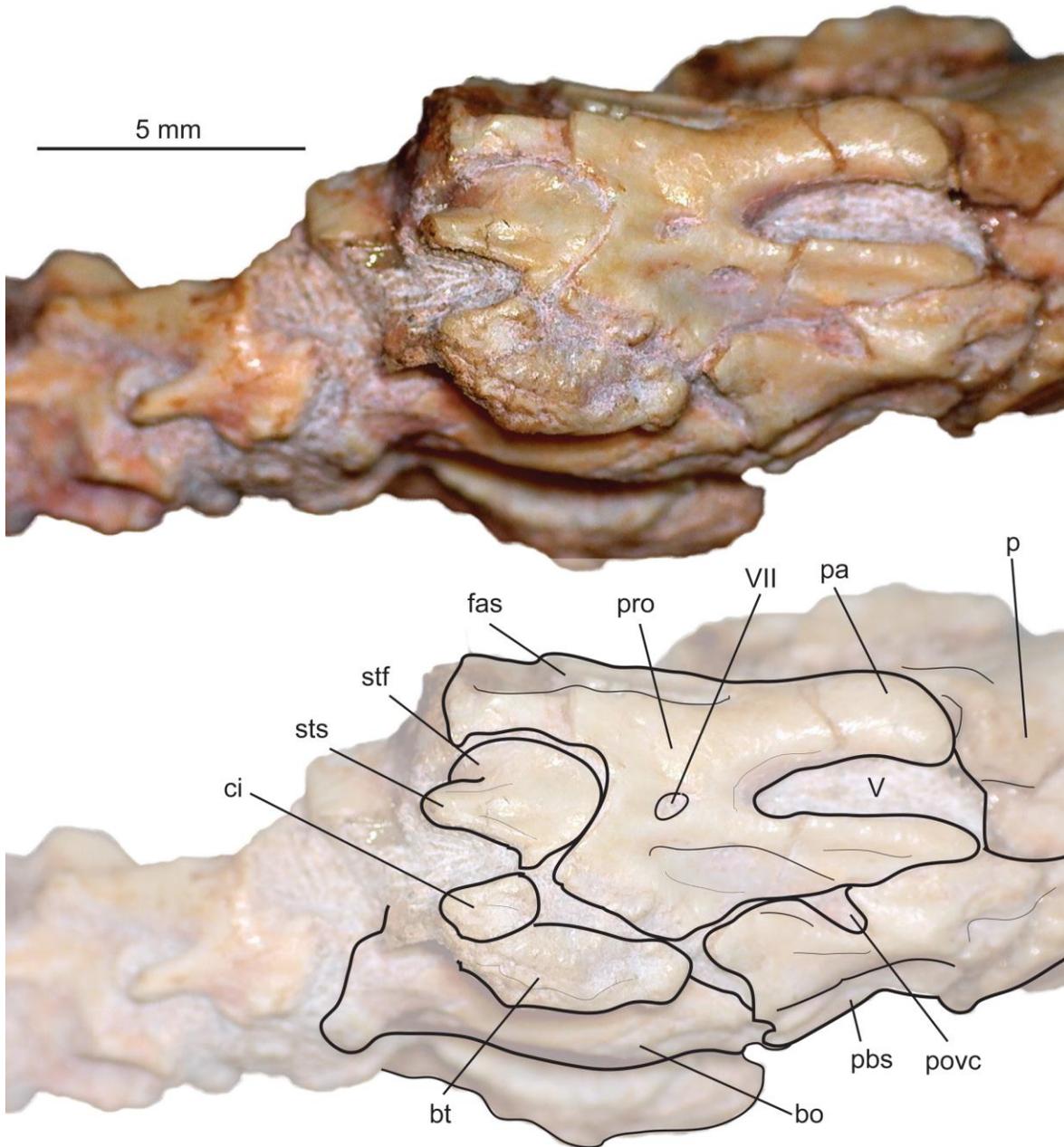
**Figura 5.35.** MPCA 591, detalle anterior en vista lateral derecha, Abreviaturas: II, foramen óptico; cad, crestas aductoras; cl, cresta lateral; f?, foramen; fr, frontal; fpbs, faceta articular con el parabasiesfenoides; fpo, faceta articular con el postfrontal; fpr, faceta articular con el prefrontal; p, parietal; pad, palatino derecho; pai, palatino izquierdo.



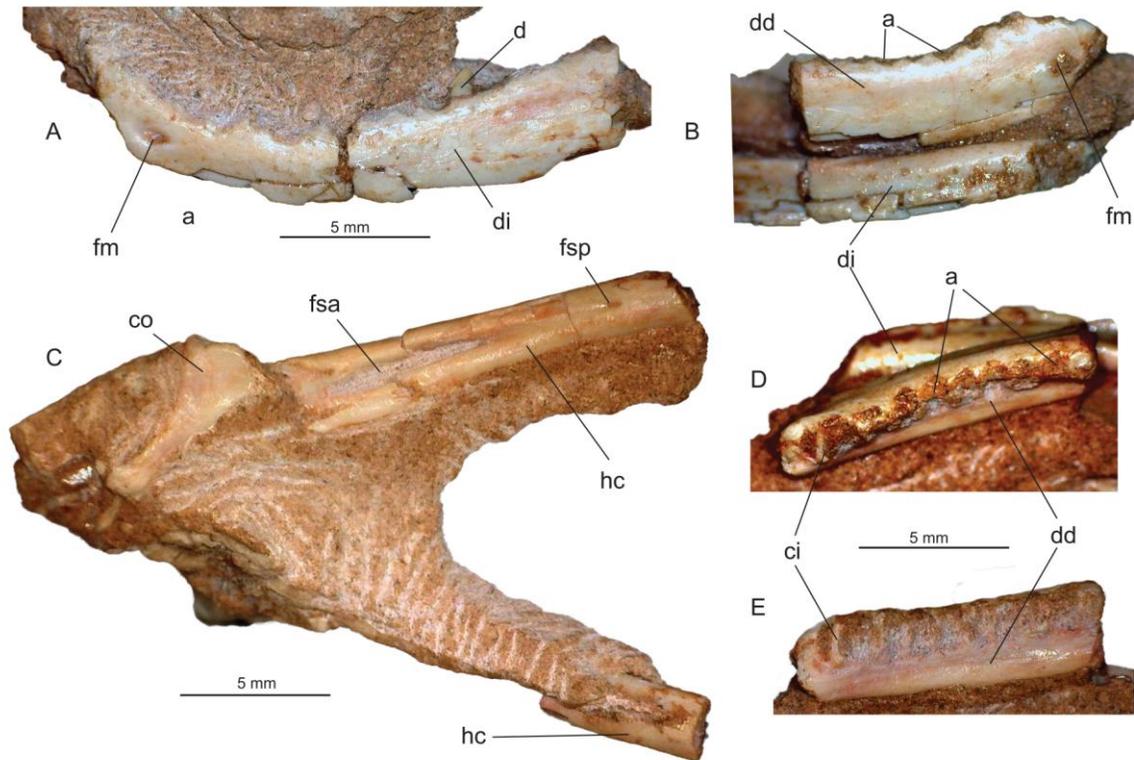
**Figura 5.36.** MPCA 591, detalle anterior en vista lateral izquierda. Abreviaturas: al, alvéolos; alp, ala lateral ("parietal wing"); cl, cresta lateral; fm, forámenes mentonianos; fr, frontal; lart, lengua articular del prefrontal; mx, maxilar; p, parietal; pbs, parabasiesfenoides; pfr, prefrontal; pm, pared medial.



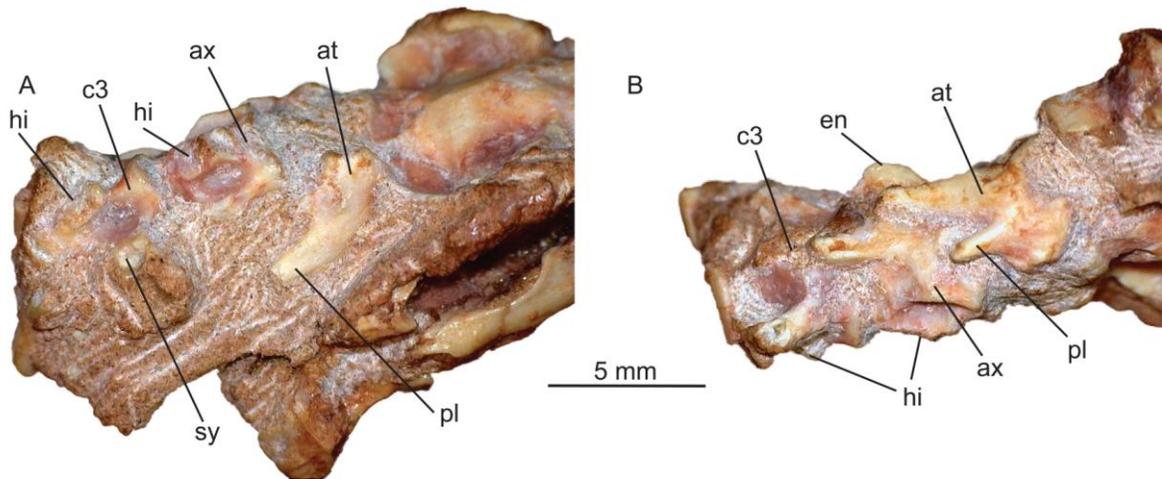
**Figura 5.37.** MPC 591, detalle del parasienesfenoides y el basioccipital en vista ventral. Abreviaturas: bt, tuberosidad basal del basioccipital; co, cóndilo occipital; ct, crista tuberalis del otoccipital; gr, surco profundo del rostro del parasienesfenoides; qm, leve quilla media del parasienesfenoides.



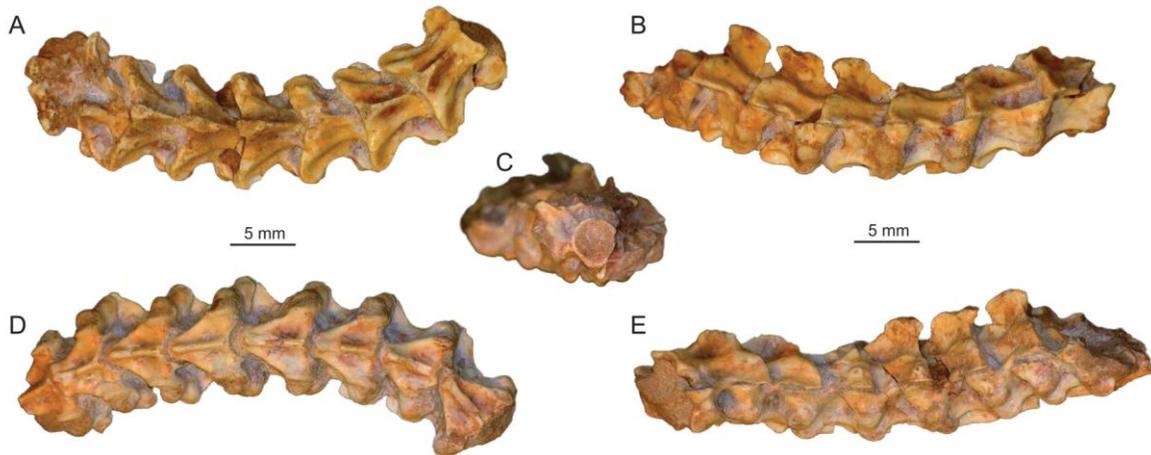
**Figura 5.38.** MPCA 591, detalle de la región ótica derecha en vista lateral y dibujo interpretativo. Abreviaturas: V, foramen trigémico; VII, foramen del nervio facial; bo, basioccipital; bt, tuberosidad basal; ci, crista interfenestralis; fas, faceta articular del supratemporal; p, parietal; pa, parietal; pbs, parabasiesfenoides; povc, abertura posterior del canal vidiano; pro, proótico; stf, pie de la columela; sts, vara de la columela.



**Figura 5.39.** MPCA 591, detalle de la mandíbula. **A**, dentario izquierdo en vista lateral (labial). **B**, dentario derecho en vista lateral. **C**, coronoides y huesos compuestos. **D**, dentario derecho en vista dorsal. **E**, dentario derecho en vista medial (lingual). Abreviaturas: a, alvéolos; d, diente; dd, dentario derecho; di, dentario izquierdo; ci, crestas interdientales; co, coronoides; fm, foramen mentoniano; fsa, fosa surangular, fso, foramen surangular posterior; hc, hueso compuesto.



**Figura 5.40.** MPCA 591, vértebras cervicales. **A**, vista ventrolateral. **B**, vista lateral derecha. Abreviaturas: at, atlas; ax, axis; c3, tercera vértebra cervical; en, espina neural; hi, hipapófisis; pl, pleurapófisis; sy, sinapófisis.



**Figura 5.41.** MPCA 591, segmento de vértebras precloacales articuladas. **A**, vista dorsal. **B**, vista lateral derecha. **C**, vista anterior. **D**, vista ventral. **E**, vista lateral izquierda.

**6. Anatomía y taxonomía de las serpientes del Área Paleontológica de la Buitrera - Parte III - Especímenes indeterminados, *Najash* sp.**



<b>6.1. Introducción</b>	<b>262</b>
<b>6.2. Especímenes indeterminados de <i>Najash</i></b>	
MPCA 386	263
MPCA 387	264
MPCA 388	265
MPCA 399	266
MPCA 414-b	266
MPCA 589	268
<b>6.3. Figuras</b>	<b>270</b>

## 6.1. Introducción

Además de los especímenes descritos en los capítulos 4 y 5, que pueden ser asignados a *Najash rionegrina* o a la nueva especie sobre la base de la morfología craneana, se cuenta con una gran cantidad de otros materiales colectados en el Área Paleontológica de La Buitrera, mayormente compuestos por vértebras. Los mismos presentan suficientes caracteres diagnósticos del género *Najash*, pero por su falta de caracteres informativos a nivel específico o su grado de preservación no se pueden asignar de manera confiable a ninguna de las dos especies consideradas, ya que sólo el tamaño permitiría referir tentativamente parte de estos materiales a alguna de las dos especies. De esta manera, estos especímenes son dejados con taxonomía abierta en esta tesis. A continuación, se mencionan los especímenes que actualmente no pueden ser referidos de manera inequívoca a nivel específico, pero que fueron mencionados en la literatura. Estos fueron previamente referidos a *Najash rionegrina*, aunque su asignación al género *Najash* fue discutida. Sin embargo, algunos de estos materiales no han sido previamente ilustrados en la literatura y además se menciona un material inédito, que conserva partes del sacro y la cintura pélvica, sólo preservadas en el holotipo.

## 6.2. Especímenes indeterminados de *Najash*

Sistemática Paleontológica

Lepidosauria Duméril y Bibron, 1839 (*sensu* Evans, 1984)

Squamata Opperl, 1811

Ophidia Brongniart, 1800 (*sensu* Lee, 1998)

*Najash* Apesteguía & Zaher, 2006

*Najash* sp.

### MPCA 386

MPCA 386 comprende una serie de al menos 16 vértebras articuladas y asociadas, preservadas en diferentes secciones (Figura 6.1). Las mismas están bien preservadas y fueron referidas a *Najash rionegrina* por Zaher et al. (2009a), aunque no ilustradas. Son perfectamente comparables e indistinguibles con el holotipo de *Najash rionegrina*, a excepción por el tamaño mayor, por lo que fueron referidas al mismo taxón e ilustradas por Palci et al. (2013a) y Caldwell et al. (2105). La asignación a *Najash rionegrina* de este material también se siguió en Garberoglio et al (2019b) en base a las nuevas observaciones sobre el postcráneo del holotipo, ya que presenta los caracteres diagnósticos del género observados en el holotipo y en MPCA 418. En MPCA 386 los forámenes laterales a la cresta sagital son bien conspicuos, como en las vértebras de los especímenes asignados a la nueva especie (e.g., MPCA 419), aunque también están presentes en *Najash rionegrina*, variando su presencia a lo largo de la columna como evidencia el holotipo. La misma situación se registra para la presencia o ausencia o el grado de desarrollo de otros forámenes, como los forámenes paracotilares (someros en la mayoría de las vértebras de *Najash rionegrina* y más profundos en las

especímenes asignados a *Najash* sp. nov.), laterales y subcentrales. Igualmente, esto no se considera diagnóstico taxonómicamente, ya que en muchos escamados actuales ocurren casos similares, incluso variando la presencia de ciertos forámenes a lo largo del postcraneo en un mismo individuo (Obs. pers.; T. Simões, com. pers.). Por lo tanto, los caracteres diagnósticos de estas vértebras solo permiten asignarlo al género *Najash* de manera confiable.

### MPCA 387

MPCA 387 cuenta con un cuadrado derecho aislado pequeño, asociado a 5 vértebras precloacales posteriores, también pequeñas (Zaher et al., 2009a).

Cuadrado. Este elemento fue asignado a *Najash rionegrina* por Zaher et al. (2009a) en base a su asociación con vértebras atribuibles a *Najash rionegrina*, lo cual fue cuestionado por Palci et al. (2013a) debido a la falta de elementos contrastables y por no considerar la asociación con vértebras como un criterio confiable. Con el estudio de nuevos materiales de *Najash rionegrina* los cuales preservan el cuadrado articulado (MPCA 480, MPCA 500 y MPCA 581), se puede contrastar la morfología del cuadrado en este taxón con el de MPCA 387. Este cuadrado aislado muestra la misma morfología descrita para el cuadrado de *Najash rionegrina* (Figura 6.2), con un proceso supraestapedia prominente y un surco sobre la superficie dorsal del cóndilo cefálico (Zaher et al., 2009a), resultando indistinguible. A su vez, el tamaño es consistente con el rango esperable para *Najash rionegrina*, ya que los individuos asignados a la nueva especie presentan un tamaño significativamente mayor. Sin embargo, se desconoce la morfología del cuadrado en la nueva especie y aunque tentativamente podría corresponder a *Najash rionegrina* en base al tamaño, este criterio resulta poco confiable. Si bien el cuadrado de *Najash rionegrina* resulta muy similar al de *Dinilysia patagonica* o incluso al de algunas serpientes actuales, como *Anilius*, *Cylindrophis* o *Xenopeltis* (Caldwell et al., 2017; Caldwell, 2019), la morfología es claramente la conocida para *Najash*, además de estar asociado a

vértebras referibles a este taxón. Sin embargo, a la espera de nuevos materiales que permitan corroborar su asignación taxonómica a nivel específico de manera confiable, se lo refiere sólo al género.

Vértebras precloacales. Las vértebras se encontraban asociadas al cuadrado (Zaher et al., 2009a) y el tamaño es consistente con su pertenencia a un mismo individuo. Estas 5 vértebras proceden de la región precloacal posterior, debido a la presencia de espinas neurales deprimidas y carenas hemales anchas y bajas (Figura 6.3). Los caracteres diagnósticos del género están presentes, lo que permite referir el espécimen MPCA 387 a *Najash* de manera confiable. Sin embargo, la morfología vertebral no permite diferenciar netamente entre ambas especies, más allá de que el tamaño del espécimen es consistente con los rangos esperables para la especie tipo, *Najash rionegrina*.

#### MPCA 388

Este material comprende una vértebra precloacal posterior completa, articulada con un fragmento proximal de la costilla izquierda, el cóndilo de la vértebra inmediatamente anterior y el zigósforo de la vértebra inmediatamente posterior (Figura 6.4). Este material fue ilustrado y referido a *Najash rionegrina* por Zaher et al. (2009a). Debido a que sólo está representado por una vértebra aislada, Palci et al. (2013a) rechazaron su asignación y sólo consideraron como referibles al mismo taxón las vértebras articuladas de MPCA 386, entre todos los materiales referidos previamente por Apesteguía y Zaher (2006) y Zaher et al. (2009a). Posteriormente, Garberoglio et al. (2019b) mediante la comparación de MPCA 418 y el holotipo de *Najash* lo asignan a *Najash rioenegrina*, proponiendo también nuevos caracteres diagnósticos observados en el holotipo que permiten referir esta y otras vértebras aisladas a *Najash* de manera confiable. Sin embargo, estos caracteres diagnósticos están presentes en el postcráneo de ambas especies, por lo que se lo refiere ahora sólo al género. Debido al gran tamaño de esta vértebra, podría pertenecer a la nueva especie.

### MPCA 399

Este material comprende una serie de elementos articulados y asociados conformados por numerosas vértebras, fragmentos de vértebras y costillas (Figura 6.5). El mismo no figura en la descripción original del taxón por Apesteguía y Zaher (2006), pero fue incluido como parte del holotipo en la descripción detallada por Zaher et al. (2009a). Debido a esto, Palci et al. (2013a) discute la composición del holotipo y la pertenencia de MPCA 399 al mismo. Finalmente, Garberoglio et al. (2019b) restringe el holotipo de *Najash rionegrina* a su composición original (MPCA 390-398 y MPCA 400). Por lo tanto MPCA 399 se considera como una serie de materiales que fueron hallados cercanamente asociados con el holotipo e identificados posteriormente (Apesteguía, pers. com.), pero no como parte del mismo. Finalmente, pese a lo fragmentario del espécimen, la morfología vertebral permite su asignación a *Najash* (Palci et al., 2013a; Garberoglio et al., 2019b), pero dado que no se cuenta con caracteres diagnósticos a nivel específico se lo refiere a *Najash* sp.

### MPCA 414-b

Este espécimen inédito cuenta con una serie de elementos articulados y asociados, con seis vértebras parciales que incluyen a la última vértebra precloacal articulada al sacro, dos vértebras cloacales y dos vértebras caudales articuladas, junto a restos de la cintura pélvica y probables restos de los miembros posteriores (Figura 6.6). Bajo el número 414 se encuentran depositados en las colecciones de MPCA dos bolsas separadas numeradas como MPCA 414-a y MPCA 414-b, ambas provenientes del sitio Lejor. MPCA 414-a está compuesto por varios fragmentos de vértebras y costillas. Debido a que se desconoce como fueron colectados estos paquetes, sólo se considera que los elementos vertebrales numerados como MPCA 414-b pertenecen inequívocamente a un

mismo individuo, debido a la presencia de vértebras articuladas y asociadas de la misma región (cloacal-caudal) y de tamaño consistente entre sí.

Sacro y vértebras cloacales. El sacro está articulado junto con la última vértebra presacra (Figura 6.6). Esta última presacra no posee sinapófisis diferenciadas sino que posee un proceso lateral, parcialmente preservado (sólo por la base). Este proceso es aparentemente único y dirigido lateralmente, el mismo podría corresponder a una costilla fusionada como la que se observa en el holotipo de *Najash rionegrina* (Palci et al., 2013a). La vértebra sacra es identificada como tal en base a la presencia de un proceso transversal, robusto y expandido distalmente, el cual se diferencia de las linfapófisis en no ser bifurcado y de las pleurapófisis en dirigirse lateralmente, en lugar de anteroventralmente. El proceso transversal posee una faceta articular para la hoja ilíaca en su superficie distal. Dos vértebras cloacales parcialmente preservadas se encuentran asociadas. En contraste con las vértebras anteriores, poseen procesos laterales bifurcados, indicando claramente la presencia de linfapófisis. Las vértebras cloacales carecen de hemapófisis sobre la superficie ventral del centro.

Vértebras caudales. Dos vértebras caudales anteriores se encuentran presentes en MPCA 414-b (Figura 6.6). Se identifica a estas dos vértebras como caudales debido a la presencia de hemapófisis sobre la superficie posteroventral del centro y la presencia de pleurapófisis, anteroventralmente dirigidas. Las hemapófisis muestran facetas articulares bien definidas, con el hueso de la superficie distal esponjoso.

Cintura pélvica y miembros posteriores. Entre los elementos asociados en MPCA 414-b se puede reconocer un isquión derecho (Figura 6.6). Éste posee una forma sub-rectangular y una cabeza acetabular robusta, como el isquión del holotipo de *Najash rionegrina* (Palci et al., 2013a). El margen posterior es cóncavo en su porción dorsal y escalonado en su porción más ventral, aparentemente sin un margen subvertical, aunque sí parece poseer un tubérculo poco desarrollado. El margen anterior es recto y el extremo ventral se encuentra reducido, ya que carece de un borde ventral horizontal. Lateralmente es convexo y la superficie

medial es ligeramente cóncava. Adicionalmente, se encuentran tres elementos más en MPCA 414-b que podrían corresponder a los miembros posteriores. Estos se pueden identificar como huesos largos incompletos, ya que difieren claramente de costillas (cuya ausencia asociada con las vértebras no portadoras de costillas presentes en MPCA 414-b es esperable), aunque su determinación resulta complicada y debido al gran tamaño y carácter robusto de estos elementos no se descarta totalmente que no pertenezcan al mismo espécimen (se desconoce el grado de asociación original de estos elementos).

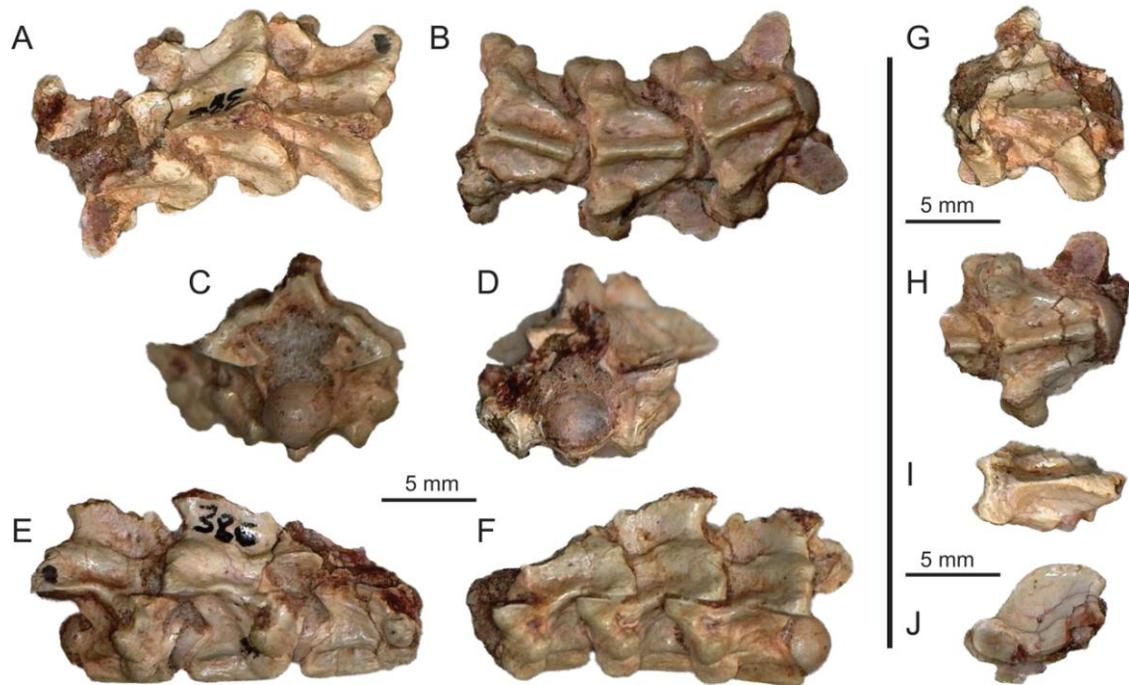
La morfología vertebral de MPCA 414-b permite que sea referido inequívocamente al género *Najash*. La asignación definitiva de este espécimen a alguna de las dos especies resulta dudosa. Si bien sólo se conoce el sacro y la cintura pélvica completa en el holotipo de *Najash rionegrina*, las similitudes en el postcráneo entre ambas especies y la presencia de un fragmento del pubis con un foramen obturador y elementos del miembro posterior en *Najash* sp. nov. sugieren que probablemente la región sacra-cloacal sea similar en ambos taxones. Basado en el tamaño de MPCA 414-b, que se asemeja al de los ejemplares asignados a la nueva especie, resulta probable que pertenezca al nuevo taxón.

### MPCA 589

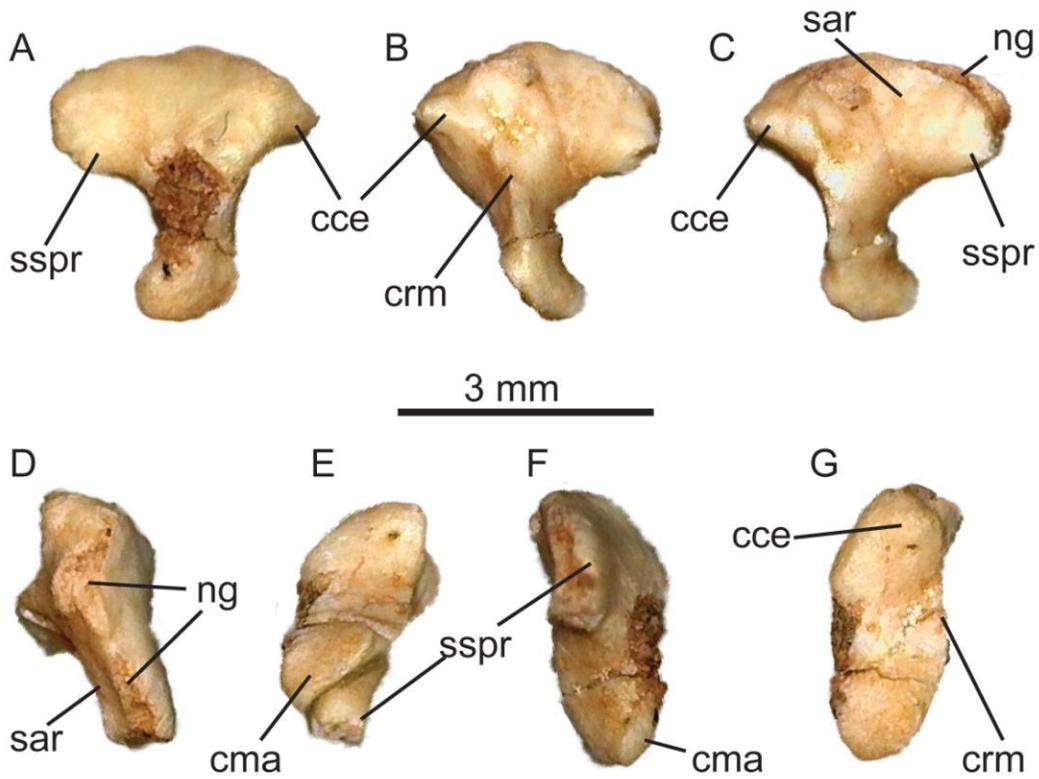
Este material, mencionado por Garberoglio et al. (2019a) como *Najash* sp. comprende una serie de vértebras precloacales y costillas articuladas (Figura 6.7). Las mismas se encuentran aún sin preparar. El tamaño de este espécimen es consistente con el rango de la especie tipo, además provienen de la Loma del Cronopio, sitio en Cerro Policía donde sólo se han encontrado materiales asignables a *Najash rionegrina* (2 cráneos de pequeño tamaño, MPCA 500 y MPCA 581), además de otras vértebras aisladas sin número de colección definitivo también de pequeño tamaño que han sido colectadas. Sin embargo, de otros sitios se han colectado especímenes asignados a ambas especies (e.g., MPCA 380 y MPCA 385 en Hoyadas de Muñoz), o se ha colectado en la misma área material vertebral de tamaños dispares (e.g., en Vifa). Por estos motivos no

hay una correlación clara entre la distribución o presencia de ambos taxones con los diferentes sitios dentro del Área Paleontológica de La Buitrera, sumado a un relevamiento no completamente sistemático y preciso de diversos especímenes a lo largo de años sucesivos de prospección en las localidades y una falta de control estratigráfico en algunas secciones, pese a que los afloramientos de todas las localidades son considerados equivalentes, como la parte alta de la Formación Candeleros (Candia Haluckzop et al., 2018). De esta manera, MPCA 589 sólo es referido al género *Najash*.

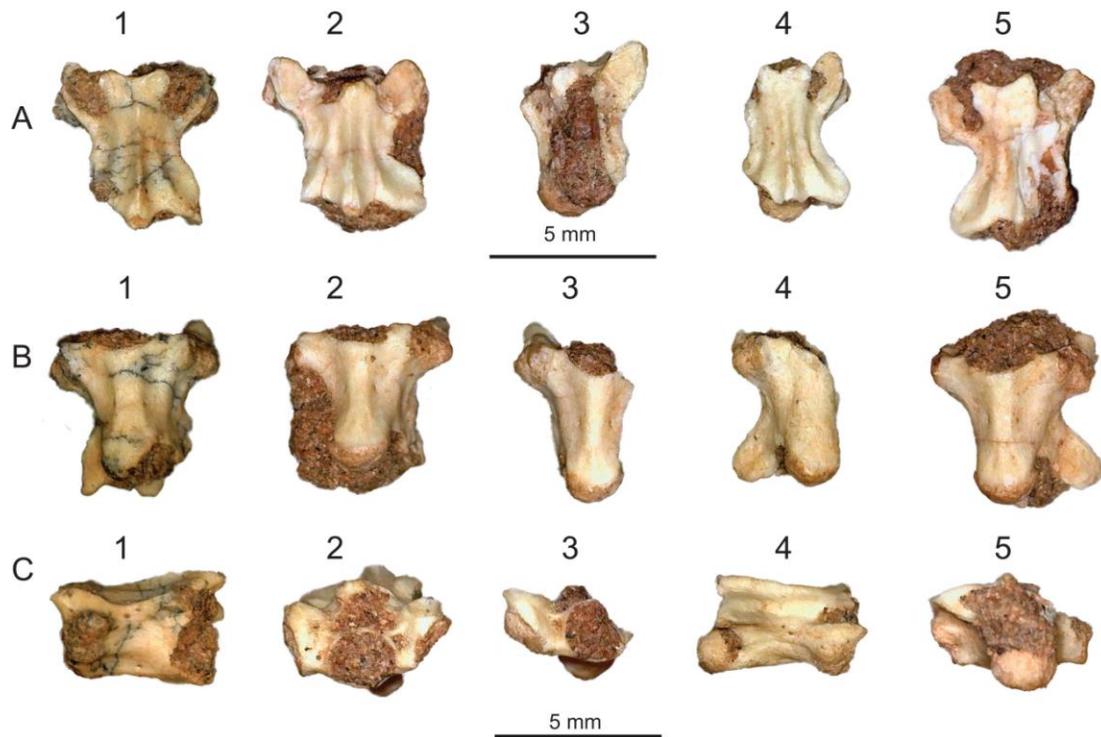
### 6.3. Figuras



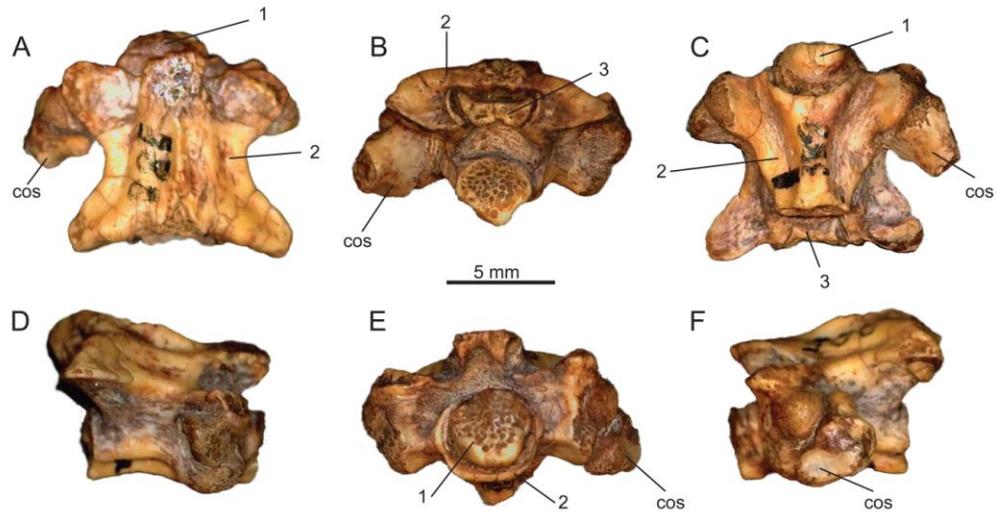
**Figura 6.1.** MPCA 386, vértebras prelocales medias articuladas (A - H) y fragmento de vértebra prelocaal (J, I). **A**, vista dorsal. **B**, vista ventral. **C**, vista posterior. **D**, vista anterior. **E**, vista lateral derecha. **F**, vista lateral izquierda. **G**, vista dorsal. **H**, vista ventral. **I**, vista dorsal. **J**, vista lateral.



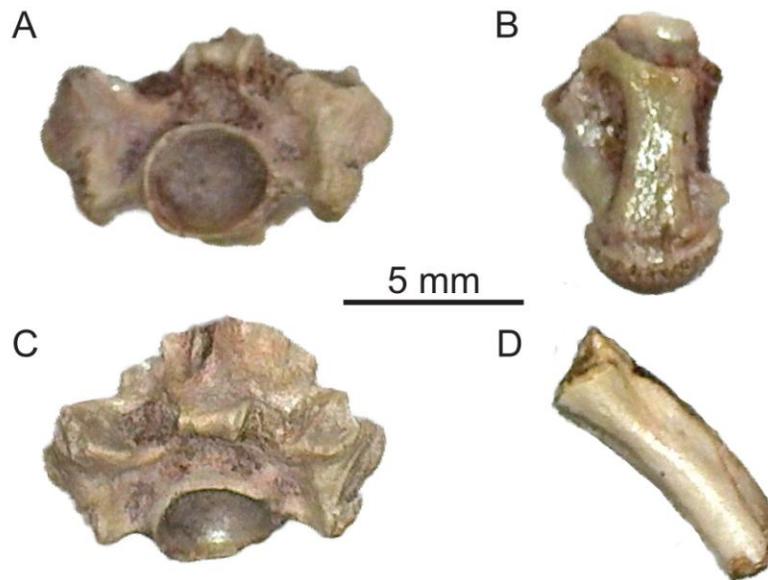
**Figura 6.2.** MPCA 387, cuadrado derecho desarticulado. **A**, vista lateral. **B**, vista anteromedial. **C**, vista posteromedial. **D**, vista dorsal. **E**, vista ventral. **F**, vista posterior. **G**, vista anterior. Abreviaturas: cce, cóndilo cefálico; cma, cóndilo mandibular; crm, cresta medial; ng, surco; sar, superficie articular; sspr, proceso supraestapedia.



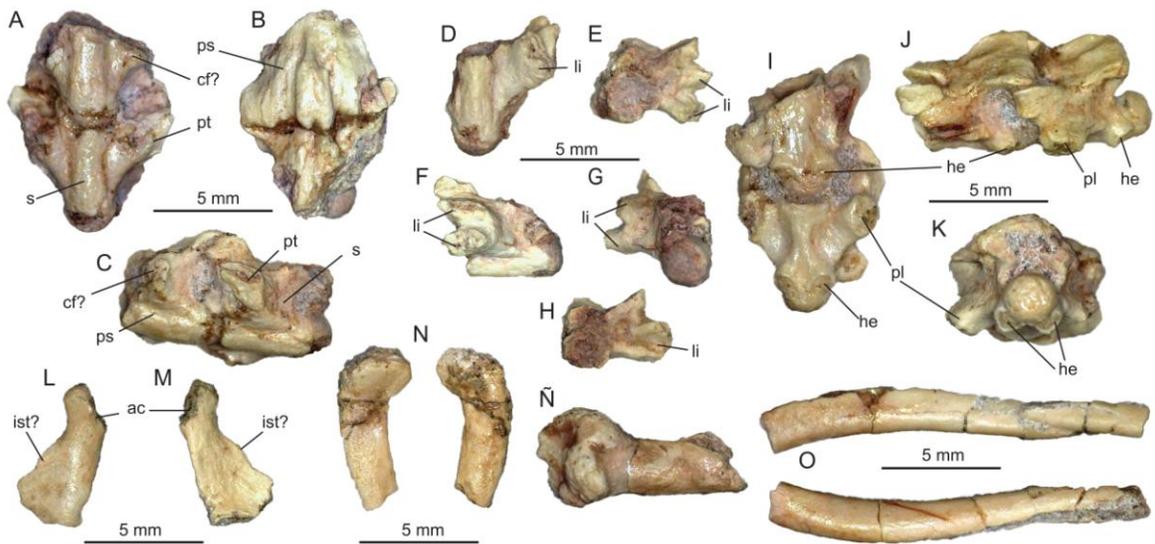
**Figura 6.3.** MPCA 387, 5 vértebras prelocales posteriores desarticuladas asociadas al cuadrado. **A**, vista dorsal. **B**, vista ventral. **C**, vista lateral (1, 4), vista anterior (2, 3) y vista posterior (5).



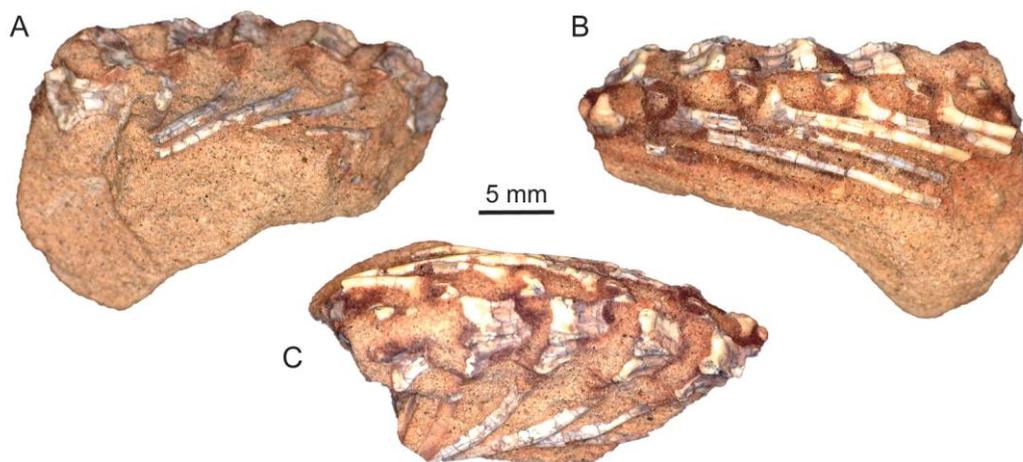
**Figura 6.4.** MPCA 388, vértebra prelocaal posterior. **A**, vista dorsal. **B**, vista posterior. **C**, vista ventral. **D**, vista lateral derecha. **E**, vista anterior. **F**, vista lateral izquierda. Abreviaturas: 1, fragmento de cóndilo de la vértebra anterior articulado; 2, vértebra completa; 3, fragmento de zigósfeno de la vértebra posterior articulado; cos, costilla.



**Figura 6.5.** MPCA 399, vértebras prelocaales (A-C) y fragmento de costilla (D). **A**, vista anterior. **B**, vista ventral. **C**, vista anterodorsal.

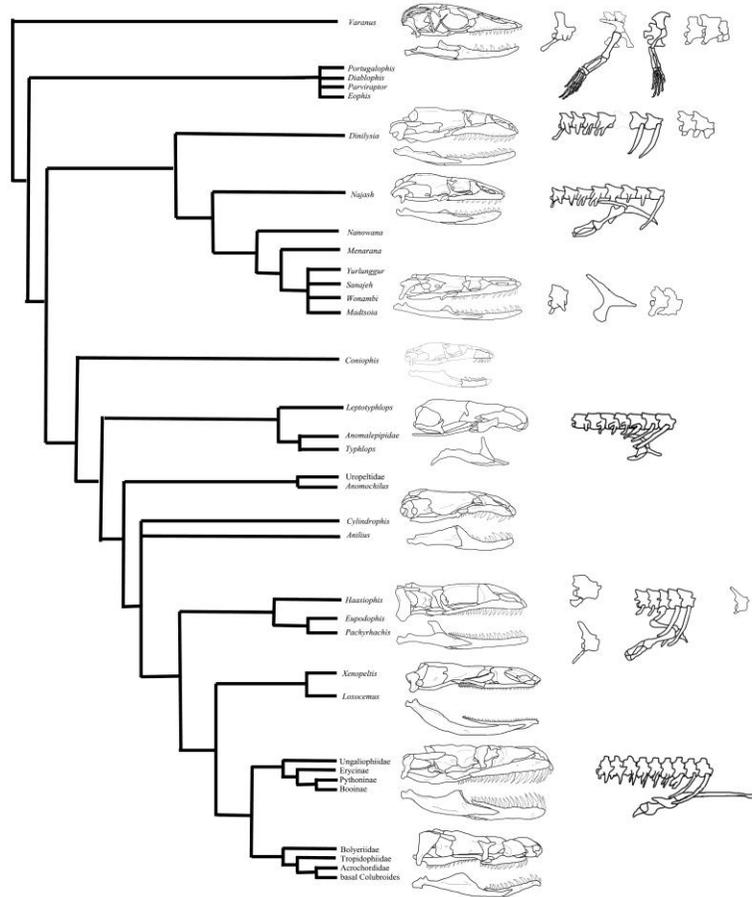


**Figura 6.6.** MPCA 414-b, vértebras sacra (A-C), clocales (D-H), caudales (I-K), isquión derecho (L-M) y restos asociados (N-O). **A**, vista ventral. **B**, vista dorsal. **C**, vista lateroventral. **D**, vista ventral. **E**, vista anterior. **F**, vista lateral. **G**, vista posterior. **H**, vista anterior. **I**, vista ventral. **J**, vista lateral. **K**, vista lateral. **M**, vista medial. Abreviaturas: ac, acetábulo; cf?, costilla fusionada; he, hemapófisis; ist?, tubérculo isquiádico; li, linfapófisis; pl, pleurapófisis; ps, vértebra presacra; pt, proceso transverso; s, vértebra sacra.



**Figura 6.7.** MPCA 389, bloque con vértebras preclocales y costillas articuladas. **A**, vista lateral derecha. **B**, vista lateral izquierda. **C**, vista dorsal.

## 7. Análisis filogenéticos



7.1. Introducción	276
7.2. Matriz de datos	277
7.3. Procedimiento analítico	311
7.4. Resultados	313
7.5. Figuras	316

## 7.1. Introducción

Evaluar la posición filogenética de *Najash* (o cualquier otro taxón de serpiente fósil Mesozoico) entre otras serpientes fósiles y vivientes ha sido problemático por diferentes motivos: 1) numerosos taxones terminales potenciales, con morfologías altamente variables; 2) fuertes desacuerdos previos en la identificación de importantes componentes anatómicos de serpientes fósiles (e.g., identificación del yugal vs postorbital en la órbita, la naturaleza de la crista circumfenestralis y su ocurrencia en formas fósiles; presencia o ausencia de chevrones) y el subsecuente impacto de esto en la conceptualización y codificación de caracteres morfológicos (ver Simões et al., 2017); 3) marcadas diferencias entre las señales morfológicas y moleculares para las relaciones de muchas formas actuales. Con los análisis realizados en esta tesis se intentó encarar muchas de estas problemáticas. En primer lugar, se analizaron numerosos especímenes nuevos de *Najash*, cuya morfología permitió confirmar o resolver algunas cuestiones anatómicas de larga data (e.g., presencia del yugal en serpientes). Se encaró la reevaluación e incorporación al análisis de las serpientes mesozoicas conocidas con material craneano, además de algunas serpientes cenozoicas consideradas como madtsóidas también con material craneano disponible. Por último, se volcaron las observaciones en una matriz morfológica tradicionalmente usada en estudios de serpientes fósiles, pero sobre la cual se realizaron sustanciales modificaciones durante el estudio de *Najash*, con el fin de evaluar la posición de ésta y otras serpientes fósiles y las relaciones internas entre las serpientes. Además, esta matriz fue analizada alternativamente mediante máxima parsimonia y por inferencia bayesiana, algo novedoso para estos datos morfológicos, que hasta el momento habían sido evaluados exclusivamente mediante máxima parsimonia.

## 7.2. Matriz de datos

La matriz osteológica utilizada para los análisis filogenéticos en esta tesis es una versión levemente actualizada de la matriz presentada por Garberoglio et al. (2019a), derivada a su vez de sucesivos trabajos previos (Garberoglio et al., 2019b, 2019c) basados en la matriz de Caldwell et al. (2015).

### Listado de caracteres

La lista de caracteres aquí presentada ha sido reordenada, como fuera realizado en la versión modificada de la misma matriz por Gómez et al. (2019), con respecto a la lista presentada en Garberoglio et al. (2019a) y otras versiones previas del mismo set de datos de Caldwell et al. (2015). De esta manera se encuentran agrupados en forma conjunta todos los caracteres de la misma región que han sido incorporados en sucesivos estudios basados en el mismo set de datos por diversos autores (e.g., Scanlon y Lee, 2000; Apesteguía y Zaher, 2006; Zaher et al., 2009a; Wilson et al., 2010; Zaher y Scanferla, 2012; Longrich et al., 2012; Garberoglio et al., 2019a, 2019b, 2019c). La numeración original de Caldwell et al. (2015) y Garberoglio et al. (2019a) está indicada entre paréntesis, como (C) y (G), respectivamente. Por razones de consistencia, la sintaxis de varios caracteres presentes tanto en la matriz original como agregados en sucesivas revisiones ha sido cambiada, siguiendo a Gómez et al. (2019), además aquí se encuentra traducida al castellano. Los cambios realizados a la lista de caracteres de Caldwell et al. (2015), como caracteres eliminados, adicionados, o modificados, son discutidos después de la lista. Del total de 247 caracteres osteológicos incluidos en esta versión, 13 corresponde a la dentición (1-13), 190 al cráneo (14-203), 35 a las vértebras (203-238), 1 a las costillas (239) y 8 al esqueleto apendicular (240-247). Caracteres no incluidos previamente en Caldwell et al. (2015) están marcados por un \*, caracteres modificados de Caldwell et al. (2015) están marcados con #.

Dentición

- 1** (C3, G1). Dientes maxilares y dentarios, forma: relativamente cortos y cónicos, derechos (0); robustos, recurvados (1); elongados en forma de aguja, distintivamente recurvados (2).
- 2** (C4, G2). Dentición premaxilar: presente (0); ausente (1)
- 3** (C5, G3). Forma de los alvéolos y base de los dientes: no expandidos transversalmente (0); más anchos transversalmente que anteroposteriormente (1).
- 4** (C6, G4). Dentición en el pterigoides: ausente (0); presente (1).
- 5** (C66, G64). Línea dentaria del pterigoides, posición: anterior a la articulación con el basipterigoides (0); línea dentaria alcanza o pasa el nivel de la articulación con el basipterigoides (1).
- 6** (C155, G153). Crestas interdentes: ausentes (0); presentes (1).
- 7** (C156, G154). Posición de los dientes de reemplazo: Dientes de reemplazo en posición vertical (0); en posición horizontal (1).
- 8** (C157, G155). Número de dientes de reemplazo: un único diente de reemplazo por posición dentaria (0); dos o más diente de reemplazo por posición dentaria (1).
- 9** (C158, G156). Tipo de emplazamiento dentario: dientes anquilosados a la mandíbula (0); dientes emplazados mediante tejido conectivo a la mandíbula (1).
- 10** (C159, G157). Dientes, tamaño: coronas isodontas o agrandadas a la mitad de la línea dentaria (0) coronas grandes anteriormente, decreciendo en tamaño posteriormente (1); dientes anteriores conspicuamente más grandes, alto de las coronas excede el alto del dentario en línea media (2).
- 11#** (C191, G185). Dentición maxilar: 15 o más dientes maxilares (0); menos de 15 dientes maxilares (1); ausentes (2).
- 12#** (C197, G191). Dentición palatina: dientes palatinos pequeños en relación a los dientes laterales (0); dientes palatinos grandes, al menos de la mitad del diámetro de los dientes maxilares posteriores (1); ausente (2).
- 13\*** (G243). Dentición en el dentario: presente (0); ausente (1).

Cráneo

- 14** (C7, G5). Premaxilar, contacto con el maxilar: contacto amplio (0); contacto limitado (1).
- 15** (C7, G6). Proceso transverso del premaxilar, orientación: curvado posteriormente (0); extendido recto lateralmente o anterolateralmente (1).
- 16** (C8, G7). Proceso nasal del premaxilar: elongado, aproximándose o contactando con los frontales (0); corto, separa a los nasales sólo en el margen anterior o sin separarlos (1).
- 17** (C161, G158). Proceso ascendente del premaxilar, forma: transversalmente expandido, parcialmente cubriendo las narinas externas (0); mediolateralmente comprimido, en forma de hoja o espina (1).
- 18** (C162, G159). Premaxilar, posición: medial al maxilar (0); localizado anteriormente al maxilar (1).
- 19** (C10, G8). Lámina dorsal (horizontal) de los nasales, ancho anterior: relativamente ancha anteriormente (0); distintivamente angosta anteriormente en relación con el margen posterior (1).
- 20** (C11, G9). Flancos mediales del nasal, articulación con pilares mediales del frontal: presente (0); ausente (1).
- 21** (C12, G10). Margen anterior de los nasales: restringidos al margen posteromedial de la narina (0); extendidos anteriormente hacia la punta del rostro (1).
- 22** (C13, G11). Flancos laterales de los nasales, articulación: contactan el margen anterior de los frontales (0); separados de los frontales (1).
- 23** (C14, G12). Margen posterolateral del nasal, contacto con el prefrontal: contacto con el margen anteromedial del prefrontal (0); contacto a lo largo de casi toda la longitud del prefrontal (1); contacto interdigitado entre los márgenes (2); ausencia de contacto (3).
- 24** (C144, G142). Flancos verticales mediales de los nasales: ausentes (0); presentes (1).
- 25** (C15, G13). Septomaxilar, proceso posterior dorsal del flanco lateral vertical: ausente (0); presente, corto (1); presente, largo (2).

- 26** (C16, G14). Septomaxilar, articulación con pilares mediales del frontal: ausentes (0); presentes (1).
- 27** (C17, G15). Porción ventral del borde posterior del flanco lateral del septomaxilar y apertura del órgano de Jacobson: localizada al nivel del borde posterior o por detrás (0); localizada en frente (1).
- 28** (C18, G16) Cúpula vomeronasal: fenestrada medialmente (0); cerrada medialmente (1).
- 29** (C19, G17). Septomaxilar, participación en el margen lateral de la abertura del órgano de Jacobson: forma mayormente el margen lateral de la abertura (0); forma solo el margen anterolateral de la abertura (1).
- 30** (C20, G18). Salida del nervio vomeronasal: no atraviesa al vómer (0); sale a través del vómer por un único foramen grande (1); sale a través del vómer por un cluster de forámenes pequeños (2).
- 31** (C21, G19). Lámina posterior ventral (horizontal) del vómer, forma: de bordes paralelos (0); angostado terminando en punta (1).
- 32** (C22, G20). Lámina posterior dorsal (vertical) del vómer: bien desarrollada (0); reducida o ausente (1).
- 33** (C145, G143). Puente preorbital: expuesto dorsalmente (0); cubierto por el prefrontal (1).
- 34** (C165, G162). Margen anterior del prefrontal, desarrollo de la narina: débilmente desarrollada, sin margen cóncavo anterior del prefrontal (0); bien desarrollada, margen anterior del prefrontal fuertemente cóncavo (1).
- 35** (C23, G21). Prefrontal, articulación con el frontal: articula con el frontal lateralmente (0); anterolateralmente (1).
- 36** (C24, G22). Margen lateral del prefrontal: inclinado anteroventralmente (0); posicionado verticalmente (1).
- 37#** (C25, G23). Foramen lacrimal, participación del prefrontal: foramen no cerrado completamente por el prefrontal (0); cerrado completamente por el prefrontal (1); prefrontal sin foramen lacrimal (2).

- 38** (C25, G24). Proceso lateral en forma de pie del prefrontal: ausente (0); presente, contacta únicamente al maxilar (1); presente, contacta al maxilar y el palatino (2); presente, contacta únicamente al palatino (3).
- 39** (C146, G144). Proceso lateral en forma de pie del prefrontal, articulación con el maxilar: articula con el borde lateral del maxilar por medio de una lamina fina dirigida anteroposteriormente (0); articula con el maxilar por medio de un contacto extenso que corre desde la superficie lateral a la superficie dorsal media del maxilar (1).
- 40** (C27, G25). Proceso medial en forma de pie del prefrontal: ausente (0); presente, bajo (1); presente, alto (2).
- 41** (C28, G26). Flanco anterior/lateral del prefrontal cubriendo la glándula nasal y techando el auditus conchae: ausente (0); presente (1).
- 42** (C29, G27). Margen ventral de la superficie lateral del prefrontal: articula con la superficie dorsal del maxilar (0); retiene únicamente un contacto posterior con el maxilar (1).
- 43** (C30, G28). Lámina dorsal del prefrontal: Dorsal lamina of prefrontal: contacta o recubre al nasal posteromedialmente (0); permanece separado del nasal (1).
- 44** (C163, G160). Prefrontal, muesca para la cuña dorsal del maxilar: ausente (0); presente (1).
- 45** (C164, G161). Prefrontal, extensión medial a lo largo del ancho de los frontales: menor al 75 % del ancho del frontal (0); 75 % o más del ancho del frontal (1).
- 46** (C31, G29). Pilares mediales del frontal: ausentes (0); presentes (1).
- 47** (C32, G30). Repisa horizontal transversal del frontal: desarrollada y ampliamente solapada por los nasales (0); pobremente desarrollada y sin amplio solapamiento por los nasales (1); ausente (2).
- 48** (C166, G163). Frontal, procesos nasales: procesos nasales proyectados entre los nasales (0); procesos nasales ausentes (1).
- 49** (C167, G164). Frontales, constricción interorbital: constricción interorbital distintiva (0); frontales amplios anteriormente, región interorbital ancha (1).
- 50** (C168, G165). Frontal, articulación entre el prefrontal y los procesos subolfatorios: procesos subolfatorios se apoyan sobre el prefrontal formando

una articulación inmóvil (0); los procesos subolfatorios forman una articulación móvil con el prefrontal (1); procesos subolfatorios con un proceso lateral distintivo, encerrado dorsalmente y ventralmente por el prefrontal (2).

- 51** (C169, G166). Frontales, contacto ventral con el parietal: ausente (0); flancos descendentes de los frontales se contactan ventralmente con el parietal, encerrando el foramen óptico (1).
- 52** (C150, G148). Procesos subolfatorios del frontal: ausentes o presentes como una lamina horizontal simple (0); presentes y cerrando el tracto olfatorio medialmente (1).
- 53** (C33, G31). Lacrimales: presentes (0); ausentes (1).
- 54** (C34, G32). Postfrontales: presentes (0); ausentes (1).
- 55** (C192, G186). Postfrontales, procesos: procesos anterior y posterior del postfrontal presente y abrochando al frontal y parietal (0); procesos anterior y posterior presentes, pero el postfrontal se apoya sobre el frontal y parietal (1); proceso anterior y posterior ausentes (2).
- 56#** (C35, G33). Yugal: presente (0); fusionado o ausente (1).
- 57#** (C36, G34). Yugal, borde anteroventral: contacta o se acerca anteriormente al prefrontal (o al lacrimal), formando el margen posterior y ventral de la órbita (i.e., excluyendo al maxilar) (0); contacta o se acerca al ectopterigoides/maxilar, formando casi por completo el margen posterior de la órbita (i.e., el maxilar forma el margen ventral de la órbita) (1); permanece separado ampliamente del ectopterigoides (2).
- 58#** (C37, G35). Yugal, articulación dorsal: contacta con el postorbital (0); contacta al parietal y el postfrontal (1); fusionado al postfrontal (2); sin contacto dorsal (3).
- 59\*** (G239). Yugal, proceso posterior conspicuo para el ligamento cuadratomaxilar: presente (0); ausente (1).
- 60** (C38, G36). Parietal, ala lateral: sin ala lateral que contacta los huesos postorbitales (0); con ala lateral que contacta los huesos postorbitales (1).

- 61** (C39, G37). Parietal, cresta lateral extendida posteriormente desde el ala lateral hacia el proótico: ausente (0); presente (1).
- 62** (C40, G38). Sutura frontoparietal, forma: relativamente recta (0); en forma de U (1).
- 63#** (C41, G39). Margen posterior del foramen óptico: localizado posteriormente, margen posterior bordeado por el margen recto del parietal (0); localizado posteriormente, margen posterior bordeado por el margen cóncavo del parietal (1); localizado anteriormente, margen posterior bordeado por el frontal (2).
- 64** (C42, G40). Márgenes laterales de la caja craneana: abiertos anteriormente al proótico (0); cerrados por proceso laterales descendentes del parietal (1).
- 65** (C43, G41). Parietal, procesos supratemporales: distintivamente desarrollados (0); no desarrollados (1).
- 66** (C44, G42). Parietal, participación en el aspecto anterior de la base de los procesos basipterigoideos: ausente (0); presente (1).
- 67** (C45, G43). Contacto dorsal entre el parietal y el supraoccipital: en forma de V con ápice apuntando anteriormente (0); línea recta transversalmente (1); en forma de V con ápice apuntando posteriormente (2).
- 68** (C170, G167). Parietal, cresta sagital: ausente (0); presente posteriormente pero no anteriormente, extendiéndose no más del % 50 de la longitud del parietal a lo largo de la línea media (1); presente anteriormente y posteriormente, extendiéndose más que el % 50 de la longitud del parietal a lo largo de su línea media (2).
- 69** (C171, G168). Parietal, forma general: angosto (0); ancho (1).
- 70** (C172, G169). Parietal, región posterior: posteriormente ensanchado (0); posteriormente angosto (1)
- 71\*** (G245). Parietales, fusión: parietales fusionados formando un único elemento (0); parietales permanecen separados en el cráneo adulto (1)
- 72** (C46, G44). Maxilar, proceso ascendente: alto, extendiéndose al margen dorsal del prefrontal (0); corto (1); ausente (2).

- 73** (C47, G45). Maxilar, pequeña repisa horizontal sobre la superficie medial del borde anterior: presente (0); ausente (1).
- 74** (C48, G46). Maxilar, borde posterior: no proyectado más allá del margen posterior de la órbita (0); proyectado moderadamente más allá del margen posterior de la órbita (1); proyectado conspicuamente más allá del margen posterior de la órbita (2).
- 75** (C49, G47). Proceso medial (palatino) del maxilar, localización: en frente de la órbita (0); debajo de la órbita (1).
- 76** (C50, G48). Proceso medial (palatino) del maxilar, invasión: perforado (0); no perforado (1).
- 77** (C176, G173). Proceso medial (palatino) del maxilar, largo: proceso palatino corto, débilmente desarrollado (0); proceso palatino largo, fuertemente proyectado medialmente (1).
- 78** (C178, G174). Proceso premaxilar del maxilar, articulación con el vómer: proyección medial articulando con el vómer presente (0); el proceso premaxilar no contacta al vómer (1).
- 79** (C179, G175). Maxilar, número de forámenes mentonianos: 5 o más (0); 4 o menos (1).
- 80** (C180, G176). Maxilar, desarrollo del "supradental shelf": extendido a largo de todo el largo del maxilar (0); reducido a la zona anterior al proceso palatino (1).
- 81** (C181, G177). Maxilar, superficie media del proceso facial (ascendente) con receso naso-lacrimal demarcado dorsalmente por una cresta anteroventral: presente (0); ausente (1).
- 82** (C182, G178). Maxilar, superficie medial del proceso facial (ascendente) con fosa bien definida para el receso lateral de la capsula nasal: presente (0); fosa reducida, presente sólo en la parte posterior (1); ausente, fosa para el receso lateral desarrollada enteramente en el prefrontal (2).
- 83** (C183, G179). Maxilar, contacto con el nasal: contacto extensivo entre el margen dorsal del maxilar y el nasal (0); contacto nasal-maxilar ausente (1).

- 84** (C184, G180). Maxilar, articulación con el prefrontal: maxilla superpuesta lateralmente al prefrontal, contacto sutural fijo (0); superposición reducida, articulación móvil (1).
- 85** (C186, G181). Proceso medial (palatino) del maxilar, proyección ventral: ausente (0); presente (1).
- 86** (C187, G182). Maxilar, foramen alveolar superior, posición: cercano al medio del proceso palatino, abriendo posterodorsalmente (0); cerca al margen del proceso palatino, abriendo medialmente (1).
- 87** (C188, G183). Maxilar, foramen accesorio posterior al proceso palatino: ausente (0); presente (1).
- 88** (C189, G184). Maxilar, proceso ectopterigoideo: ausente (0); presente (1).
- 89\*** (G243). Proceso ascendente (facial) del maxilar, superficie medial con muesca posterior donde articula el prefrontal: presente (0); ausente (1).
- 90** (C51, G49). Límite anterior del supratemporal, posición: por detrás o sobre el borde posterior del foramen trigémino (0); anterior al borde posterior del foramen trigémino (1).
- 91** (C52, G50). Faceta para el supratemporal sobre el otoccipital (opistótico-exoccipital): lisa (0); esculpida y delineada, con borde posterior sobresaliente proyectado (1).
- 92** (C53, G51). Supratemporal, proceso posterior libre: ausente (0); presente (1).
- 93** (C54, G52). Supratemporal: presente (0); ausente (1).
- 94** (C175, G172). Supratemporal, largo: supratemporal corto, no se extiende posteriormente al proceso paroccipital (0); elongado, extendiendo bien posteriormente al proceso paroccipital (1).
- 95** (G193, G187). Supratemporal, proyección del borde caudal del proceso libre: postroventral (0); posterior o posterodorsal (1).
- 96** (C55, G53). Proceso dentífero anterior del palatino: ausente (0); presente (1).
- 97** (C56, G54). Proceso medial (coanal) del palatino, forma: superficie cóncava extensa dorsalmente al ducto nasofaríngeo (0); se angosta abruptamente, proceso curvo en forma de dedo (1); lámina horizontal corta (2).

- 98** (C57, G55). Proceso medial (coanal) del palatino, articulación del flanco anterior con el vómer: ausente (0); presente (1).
- 99** (C58, G56). Articulación del pterigoides con el palatino, tipo: compleja e interdigitada (0); articulación de lengua sobre muesca (1); reducida a solapa y superposición (2).
- 100** (C59, G57). Palatino, contacto con el ectopterigoides: presente (0); ausente (1).
- 101** (C60, G58). Proceso dentífero del palatino, contacto con el vómer y/o septomaxilar posterolateralmente a la abertura del órgano de Jacobson: presente (0); ausente (1).
- 102** (C61, G59). Proceso maxilar del palatino, posición: localizado anterior al borde posterior del palatino (0); localizado en el borde posterior del palatino (1).
- 103** (C62, G60). Proceso lateral (maxilar) del palatino, articulación con el maxilar: bien definida (0); superposición suelta sobre el proceso medial (palatino) del maxilar, o ausente (1).
- 104** (C63, G61). Rama maxilar del nervio trigémino: perfora el proceso lateral (maxilar) del palatino (0); pasa dorsalmente entre el palatino y el prefrontal (1).
- 105** (C64, G62). Proceso vomerino (coanal) del palatino, articulación: articula ampliamente con el borde posterior del vómer (0); encuentra al vómer en faceta articular bien definida (1); toca o se apoya sobre el vómer sin articulación definida o permanece separado del vómer (2).
- 106** (C65, G63). Articulación interna entre el palatino y el pterigoides: corta (0); larga (1).
- 107** (C152, G150). Proceso maxilar del palatino, exposición ventral: elemento principal generando el contacto entre maxilar y palatino en vista ventral (0); cubierto ventralmente por el proceso palatino expandido del maxilar (1).
- 108** (C198, G192). Palatino, proceso lateral elongado proyectado hacia el margen lateral de la órbita, articulando con el margen caudal del prefrontal: ausente (0); presente (1).

- 109** (C67, G65). Surco longitudinal distintivo sobre la rama cuadrada del pterigoides: ausente (0): presente (1).
- 110** (C68, G66). Proceso transversal (lateral) del pterigoides: presente y formando proyección lateral bien definida del pterigoides (0); expansión lateral gentilmente curva del pterigoides, o ausente (1).
- 111** (C69, G67). Margen lateral del ectopterigoides, forma: recto (0); con ángulo en el contacto con el maxilar (1).
- 112** (C70, G68). Expansión anterior del ectopterigoides sobre el maxilar: restringido al borde posteromedial del maxilar (0); el ectopterigoides invade la superficie dorsal del maxilar (1).
- 113** (C147, G145). Proceso medial en forma de dedo del ectopterigoides articulando con la superficie medial del maxilar: presente (0); ausente (1).
- 114** (C151, G149). Expansión del ectopterigoides sobre el pterigoides: restringida al proceso transversal (lateral) del pterigoides (0); el contacto se expande significativamente sobre la superficie dorsal del cuerpo del pterigoides (1).
- 115** (C200, G194). Ectopterigoides, tipo de contacto con el pterigoides: el ectopterigoides abraza al pterigoides anteromedialmente (0); el ectopterigoides se superpone al pterigoides (1); el ectopterigoides se apoya medialmente sobre el pterigoides (2).
- 116\*** (G 248). Ectopterigoides: presente y conspicuo (0); altamente reducido o ausente (1).
- 117** (C71, G69). Anclaje del pterigoides sobre el basicráneo: pterigoides fuertemente anclado por medio de ligamentos en la articulación palatobasal (0); pterigoides libre del basicráneo (1).
- 118** (C72, G70). Cuadrado, forma: esbelto (0); robusto (1).
- 119** (C73, G71). Cuadrado, orientación: inclinado claramente anteriormente, punta posterior del pterigoides dislocada anteriormente del cóndilo mandibular del cuadrado (0); posicionado levemente anteriormente o verticalmente (cóndilo cefálico posicionado detrás o al mismo nivel que el cóndilo mandibular) (1); inclinado posteriormente (cóndilo cefálico posicionado en frente al cóndilo mandibular) (2).

- 120** (C74, G72). Proceso supraestapedia del cuadrado: cóndilo cefálico del cuadrado elaborado en proceso bien proyectado posteriormente (0); proceso supraestapedia ausente (1).
- 121** (C194, G188). Cuadrado, concha lateral: presente (0); ausente (1).
- 122** (C195, G189). Cuadrado, longitud máxima en relación al ancho proximal: cuadrado elongado, longitud máxima al menos %125 del ancho máximo de la cabeza del cuadrado (0); cuadrado corto, longitud menor al % 125 del ancho de la cabeza del cuadrado (1).
- 123** (C196, G190). Cuadrado, margen proximal en forma de placa: ausente (0); presente (1).
- 124** (C75, G73). Pie columelar: ancho y masivo (0); angosto y fino (1).
- 125** (C76, G74). Estilohial/Extracolumela: no fusionada al cuadrado (0); fusionada al margen posterior del proceso supraestapedia (1); fusionada al aspecto ventral del proceso supraestapedia reducido (2); fusionado al eje del cuadrado (3).
- 126** (C77, G75). Columela: recta (0); angulada (1).
- 127** (C78, G76). Columela, grosor: fina y de largo mayor al diámetro del pie columelar (0); gruesa, igual o de largo menor al diámetro del pie columelar (1).
- 128** (C79, G77). Proceso paroccipital del otoccipital: bien desarrollado y proyectado lateralmente (0); reducido a proyección corta o ausente (1).
- 129#** (C80, G78). Espacio yuxtaestapedia definido por la crista prootica, crista tuberalis y crista interfenestralis: ausente (0); presente, pero no encerrado completamente (crista circumfenestralis "incipiente") (1); presente y cerrado (i.e., crista circumfenestralis completamente desarrollada) (2).
- 130#** (C81, G79). Pie columelar: mayormente expuesto lateralmente (0); proótico y otoccipital convergen sobre el pie columelar (1).
- 131#** (C82, G80). Crista interfenestralis: forma componente individualizado alrededor del espacio yuxtaestapedia (0); no forma un componente individualizado alrededor del espacio yuxtaestapedia (1).

- 132** (C83, G81). Foramen yugular, exposición: visible en vista lateral (0); cubierto en vista lateral por la crista tuberalis (1).
- 133** (C84, G82). Otooccipitales, contacto dorsal: no se contactan dorsalmente (0); se contactan dorsalmente (1).
- 134** (C204; G196). Otooccipitales, desarrollo de la crista tuberalis: ausencia de crista tuberalis horizontal en forma de abanico (0); presencia de crista tuberalis horizontal en forma de abanico (1).
- 135** (C205, G197). Otooccipitales, proyección posterior: no se proyectan posteriormente hasta el nivel del cóndilo occipital (0); proyectados posteriormente ocultando al cóndilo occipital en vista dorsal (1).
- 136** (C86, G84). Supraoccipital, contacto con el proótico: angosto (0); amplio (1).
- 137** (C174, G171). Crestas nucales sobre región supraoccipital del cráneo: ausentes (0); presentes (1).
- 138\*** (G236). Supraoccipital, forma de la exposición dorsal: amplia y cuadrada (0); más ancha que larga, con bordes mediales anchos (rectangular) (1); más ancha que larga, con bordes mediales aguzados (2); forma de diamante, romboidal (3); en forma de M (4). supraoccipital ausente o fusionado (5).
- 139\*** (G237). Supraoccipital, tamaño de la exposición dorsal, expresado como la relación entre el largo del supraoccipital (en línea media) y el ancho del parietal (a la altura delimitada por el borde anterior del proótico): grande, relación de 0.5 o mayor (0); pequeño, relación claramente menor a 0.5 (1).
- 140\*** (G246). Supraoccipitales, fusión: elemento impar (0); elemento par en cráneo adulto (1)
- 141** (C87, G85). Proótico, excluido del foramen trigémino por el parietal: ausente (0); presente (1).
- 142** (C88, G86). Lateroesfenoides: ausente (0); presente (1).
- 143** (C89, G87). Repisa del proótico por debajo del foramen trigémino posterior: ausente (0); presente (1).
- 144** (C90, G88). Proótico, exposición dorsal: expuesto en vista dorsal medialmente al supratemporal o el proceso supratemporal (0); totalmente oculto en vista dorsal por el supratemporal o el parietal (1).

- 145\*** (G247). Proótico: elemento separado (0); fusionado a la caja craneano (1)
- 146** (C91, G89). Salida de la rama hiomandibular del nervio facial dentro de la abertura de la rama mandibular del nervio trigémino: ausente (0); presente (1).
- 147** (C92, G90). Canal vidiano, abertura interna: no abre intracranealmente (0); abre intracranealmente (1).
- 148** (C93, G91). Canal vidiano, abertura anterior: única (0); dividida (1).
- 149** (C202, G195). Canal vidiano, simetría: aberturas posteriores simétricas (0); aberturas posteriores asimétricas (1).
- 150** (C94, G92). Silla turca, borde posterior: silla turca bordeada posteriormente por un dorsum sellae bien desarrollado (0); bordeada posteriormente por un dorsum sellae bajo (1); sin dorsum sellae en el borde posterior (2).
- 151** (C95, G93). "Alas laterales" del basiesfenoides: ausentes (0); presentes (1).
- 152** (C95, G94). Basiesfenoides, superficie ventral: lisa (0); con crestas sagitales débilmente desarrolladas (1); con crestas sagitales marcadas, bien desarrolladas (2).
- 153** (C98, G96). Sutura entre basiesfenoides y basioccipital, tipo: lisa (0); con cresta transversal (1).
- 154** (C99, G97). Procesos basipterigoideos (=basitrabeculares): presentes (0); ausentes (1).
- 155** (C100, G98). Crista trabecular: corta e indistinta (0); larga y distintiva en vista lateral (1).
- 156** (C101, G99). Proceso cultriforme del parabasiesfenoides, proyección: no proyectado anteriormente sin acercarse al margen posterior de la coana (0); se acerca al margen posterior del vómer (1).
- 157** (C102, G100). Rostro del parabasiesfenoides por detrás del foramen óptico, forma: angosto (0); ancho (1).
- 158** (C103, G101). Parabasiesfenoides, superficie ventral del rostro: chata y convexa (0); cóncava (1).
- 159** (C104, G103). Proceso intercoanales del rostro del parabasiesfenoides: ausentes (0); presentes, anchos (1); presentes, angostos (2).

- 160** (C148, G146). Basiesfenoides, esquinas posterolaterales: fuertemente proyectadas ventrolateralmente (0); no proyectadas(1).
- 161** (C85, G83). Basioccipital, procesos posterolaterales: cortos y angostos, no extendidos hacia el margen posterior del condilo occipital (0); más anchos que el cóndilo occipital y largos, se combinan con la crista tuberalis extendiéndose hasta aproximarse hasta el margen posterior del cóndilo occipital (1).
- 162** (C97, G95). Basioccipital, contribución al foramen magnum: contribuye en el margen ventral del foramen magnum (0); excluido del foramen magnum por el contacto medial de los otoccipitales (1).
- 163#** (C104, G102). Contacto entre basiesfenoides y basioccipital, posición: localizada el nivel de la fenestra ovalis (0); localizada por detrás o al nivel del foramen trigémino (1). basioccipital y basiesfenoides suturados (2).
- 164** (C149, G147). Basioccipital, contribución en la apertura lateral del receso scalae tympani: basioccipital expandido lateralmente formando el piso del receso scalae tympani (0); excluido del piso del receso scalae tympani por el otoccipital (1).
- 165\*** (G230). Basioccipital, superficie ventral: lisa (0); la cresta sagital del parabasiesfenoides se continua en el basioccipital (1).
- 166** (C173, G170). Región postorbital del cráneo, largo relativo: corta, menor a la mitad del largo total (0); elongada, mitad o más del largo total (1).
- 167** (C199, G193). Epipterigoides: presente (0); ausente (1).
- 168** (C206, G198). Anillo esclerótico: presente (0); ausente (1).
- 169\*** (G240). Postorbital: presente (0); ausente (1)

#### Mandíbula

- 170** (C106, G104). Dentarios, margen anteromedial: con faceta articular sinfisial (0); sin faceta (1).
- 171** (C107, G105). Dentario, proceso dentífero posterior: ausente (0); presente, corto (1); presente, largo (2).
- 172** (C109, G107). Forámenes mentonianos sobre la superficie lateral del dentario, número: dos o más (0); uno (1).

- 173** (C207, G199). Foramen mentoniano del dentario, tamaño: pequeño, foramen mentoniano menor a un tercio de la altura del dentario, al nivel medio de su longitud (0); grande, foramen mentoniano alrededor de un tercio o más que la altura del dentario, al nivel medio de su longitud (1).
- 174** (C208, G200). Dentario, profundidad de la ranura del canal meckeliano: espacio profundo (0); surco somero (1).
- 175** (C209, G201). Dentario, orientación del proceso angular: débilmente proyectado medialmente sobre el margen ventral de la mandíbula (0); proyectado casi horizontalmente (1).
- 176** (C210, G202). Dentario, largo del proceso angular relativo al proceso coronoideo: proceso angular claramente más corto que el proceso coronoideo, terminando anteriormente a éste (0); subiguales en longitud posteriormente (1).
- 177** (C211, G203). Dentario, proyección medial de la sínfisis: proyectada débilmente (0); curvado hacia adentro y fuertemente proyectado medialmente (1).
- 178** (C212, G204). Dentario, expansión del margen medial: no expandido, margen medial recto en vista ventral (0); expandido, margen medial crescéntico en vista ventral (1).
- 179** (C213, G205). Dentario, proceso coronoideo: envuelve al surangular lateral y medialmente (0); ancho y apoyado sobre el surangular (1).
- 180** (C214, G206). Dentario, surco medial del proceso coronoideo para el surangular: ausente (0); presente (1).
- 181** (C215, G207). Dentario, "subdental shelf": presente a lo largo de toda la fila dentaria (0); presente solo en la parte posterior de la fila dentaria (1); ausente (2).
- 182** (C108, G106). Margen medial de la fosa aductora: relativamente bajo y suavemente redondeada (0); forma una cresta proyectada dorsalmente (1).
- 183** (C110, G108). Coronoides, proceso coronoideo: alto, aguzado distalmente (0); alto, de forma rectangular (1); bajo, sin sobrepasar significativamente al proceso coronoideo del hueso compuesto (2).

- 184** (C111, G109). Coronoides: presente (0); ausente (1).
- 185** (C112, G110). Coronoides, proceso posteroventral: presente (0); ausente (1).
- 186** (C113, G111). Mandíbula inferior, proceso coronoideo: formado únicamente por el coronoides (0); formado por el coronoides y el hueso compuesto (1); formado únicamente por el hueso compuesto (i.e. coronoides ausente) (2).
- 187** (C153, G151). Coronoides, contribución al margen anterior de la fosa aductora: presente (0); ausente (1).
- 188** (C154, G152). Coronoides, emplazamiento: apoyado mayormente sobre la superficie dorsal y dorsomedial del hueso compuesto, expuesto en vista lateral y medial de la mandíbula (0); apoyado sobre la superficie medial del hueso compuesto (1).
- 189** (C220, G211). Coronoides, superposición lateral sobre el dentario: ausente (0); presente (1).
- 190** (C114, G112). Huesos postdentarios: presentes como elementos separados (0); fusionados formando hueso compuesto (1).
- 191** (C217, G208). Surangular, proceso dentario trirradiado en sección: ausente (0); presente (1).
- 192** (C218, G209). Surangular, fosa aductora: pequeña o ausente (0); expandida caudalmente hacia la articulación mandibular (1).
- 193** (C219, G210). Surangular, superficie ventrolateral con cresta distintiva para la inserción de músculos aductores: ausente (0); presente (1).
- 194** (C227, G218). Foramen surangular anterior grande: ausente (0); presente (1).
- 195** (C228, G219). Eminencia coronoidea: bien desarrollada (0); poco desarrollada o ausente (1).
- 196** (C229, G220). Forma de la cavidad glenoidea: cavidad glenoidea somera (0), cavidad glenoidea anteroposteriormente cóncava y arqueada transversalmente ('saddle shaped' *sensu* Longrich et al., 2012) (1).
- 197** (C230, G221). Proceso retroarticular: elongado (0); corto (1).
- 198** (C221, G212). Esplenial, sutura dorsal con el dentario: cerrada, contacto durante toda su extensión (0); suelta, confinada al borde posterodorsal del

esplénial (1); sutura reducida a una pequeña porción de hueso o sin contacto entre ambos (2).

- 199** (C222, G213). Esplénial, articulación con el angular: el esplénial se superpone al angular (0); el esplénial se apoya contra el angular formando articulación en bisagra (1).
- 200** (C223, G214). Esplénial, tamaño: elongado, se extiende más que la distancia media entre el angular y la sínfisis del dentario (0); esplénial corto, se extiende menos que la distancia media entre el angular y la sínfisis del dentario (1).
- 201** (G224, C215). Esplénial, foramen milohyoideo anterior: presente (0); ausente (1).
- 202** (C225, G216). Angular, exposición lateral (visto con la región coronoidea apuntando dorsalmente): ampliamente expuesto a lo largo de su extensión (0); angular levemente expuesto lateralmente (1).
- 203** (C226, G217). Angular, largo posterior relativo a la distancia con la articulación glenoidea: relativamente largo, se extiende por más de la distancia media entre el angular y la cavidad glenoidea (0) relativamente corto, se extiende hasta la mitad o menos de la distancia media entre el angular y la cavidad glenoidea (1); relativamente reducido, se extiende hasta un tercio o menos de la distancia entre el angular y la cavidad glenoidea (2).

#### Vértebras y costillas

- 204** (C115, G113). Chevrones: presentes (0); ausentes (1).
- 205#** (C116, G114). Hemapófisis: ausentes (0); presentes, cortas (1); presentes, largas (2).
- 206** (C117, G115). Hipapófisis, distribución: restringidas a las vértebras precloacales más anteriores (0); presentes a través de todo el esqueleto precloacal (1).
- 207** (C118, G116). Para-diapófisis: confluentes (0); separadas en faceta dorsal y ventral diferenciadas (1).
- 208** (C119, G117). Procesos prezygapofisarios accesorios: ausentes (0); presentes (1).

- 209** (C120, G118). Fosas paralinfáticas subcentrales en precloacales posteriores: ausentes (0); presentes (1).
- 210** (C121, G119). Forámenes subcentrales: ausentes (0); presentes, consistentemente pequeños (1); presentes, de tamaño variable (2).
- 211** (C122, G120). Forámenes paracotilares: ausentes (0); presentes (1).
- 212** (C123, G121). Margen ventral del centro: liso (0); con prominencia media entre cótilo y cóndilo (1).
- 213** (C124, G122). Primer intercentro del axis: no fusionado a la región anterior del centro (0); fusionado (1).
- 214** (C125, G123). Espinas neurales, altura: procesos bien desarrollados (0); crestas bajas o ausentes (1).
- 215** (C126, G124). Margen posterior del arco neural: levemente cóncavo en vista dorsal (0); con emarginación profunda en forma de V en vista dorsal (1).
- 216** (C127, G125). Forma del cótilo en vértebras precloacales: oval (0); circular (1).
- 217** (C128, G126). Forámenes parazygantrales: ausentes (0); presentes (1).
- 218** (C129, G127). Linfapófisis: ausentes (0); presentes (1).
- 219** (C130, G128). Vértebras con linfapófisis, número: tres o menos (0); tres vértebras con linfapófisis y una con costillas bifurcadas (1); más de tres vértebras con linfapófisis y una con costillas bifurcadas (2).
- 220** (C131, G129). Vértebras sacras: presentes (0); ausentes (1).
- 221** (C132, G130). Posición de las sinapófisis en relación al límite lateral de las prezigapófisis: al mismo nivel o más proyectadas lateralmente (0); claramente mediales al límite lateral de la prezigapófisis (1).
- 222** (C133, G131). Vértebras paquiostólicas: ausentes (0); presentes (1).
- 223** (C134, G132). Vértebras precloacales, número: menos de 100 (0); más de 100 (1).
- 224** (C135, G133). Vértebras caudales, número: mayor a un % 50 del número de precloacales (0); aproximadamente un % 10% o menos que el número de precloacales (1).

- 225#** (C231, G222). Hipapófisis en precloacales anteriores. largo: cortas, de un % 50 por ciento del largo del centro o menor (0); largas, subiguales o más largas que el largo del centro (1).
- 226** (C233, G224). Crestas dorsolaterales (= crestas parasagittales) del arco neural: ausentes (0); presentes (1).
- 227** (C234, G225). Centro vertebral: angosto en vista ventral (0); amplio y subtriangular en vista ventral (1); amplio y cuadrado en vista ventral (2).
- 228** (C235, G226). Surcos arteriales en el arco neural: ausentes (0); presentes (arco neural de forma trifoliada) (1).
- 229** (C236, G226). Cóndilo: confluyente con el centro ventralmente (0); separado del centro ventralmente por medio de un surco o constricción (1).
- 230** (C237, G227). Vertebrae, ancho: angostas, ancho entre zigapófisis no significativamente mayor a la distancia entre prezigapófisis y postzigapófisis (0); anchas, ancho entre zigapófisis del % 150 o más que la distancia entre prezigapófisis y postzigapófisis (1).
- 231\*** (G229). Margen anterior del zigósfeno: borde anterior marcadamente cóncavo (0); borde anterior levemente cóncavo (1); borde anterior recto o levemente sinuoso (2).
- 232\*** (G231). Ancho del zigósfeno, expresado como la relación entre el ancho del zigósfeno y el ancho del cótilo, en vista anterior: ancho, relación cercana o mayor a 1 (0); angosto, relación significativamente menor a 1 (1).
- 233\*** (G232). Índice de constricción vertebral, expresado como el ancho mínimo del arco neural con respecto al ancho total de la vértebra, medido al nivel del límite lateral de la prezigapófisis: constricción leve, relación igual o mayor a 0.67 (0); constricción marcada, relación menor a 0.67 (1).
- 234\*** (G233). Carena hemal angosta y afilada en precloacales medias: ausente (0); presente (1).
- 235\*** (G234). Tamaño del cótilo, expresado como la relación entre el ancho del cótilo y el ancho total de la vértebra (tomado como el ancho interdiapofisiario): cótilo grande, relación mayor a 0.5 (0); cótilo de tamaño

medio, relación entre 0.5. y 0.3 (1); cótilo pequeño, relación claramente menor a 0.3 (2).

**236\*** (G235). Cresta lateral pequeña en vértebras precloacales extendida posteriormente desde la parapófisis, por debajo del foramen lateral: ausente (0); presente (1).

**237\*** (G238). Intercentros libres en vértebras precloacales posteriores al axis: presentes (0); ausentes (1).

**238\*** (G241). Crestas arcuales (arqual ridges *Sensu* Scanferla y Canale, 2007) en precloacales medias: ausentes (0); presentes (1)

**239** (C136, G134). Costillas, proceso tuberculiforme: ausente (0); presente (1).

#### Esqueleto apendicular

**240** (C137, G135). Cintura pectoral y miembros anteriores: presentes (0); ausentes (1).

**241** (C138, G136). Tibia, fíbula, y pie: presentes (0); ausentes (1).

**242** (C139, G137). Trocánter externo: presente (0); ausente (1).

**243** (C140, G138). Pelvis, posición: externa a las costillas sacras-cloacales (0); interna a las costillas sacras-cloacales (1).

**244** (C141, G139). Ilion y pubis, largo: ilion más largo que el pubis (0); ilion y pubis del mismo largo (1); pubis mucho más largo que el ilion (2).

**245** (C142, G140). Elementos pélvicos, tipo de contacto: contacto sutural fuerte (0); contacto sutural débil, cartilaginoso (1); fusionados (2).

**246** (C143, G141). Elementos pélvicos: presentes (0); ausentes (1).

**247\*** (G242). Pubis, foramen obturador: presente (0); ausente (1).

#### Cambios respecto a versiones previas de la matriz

A continuación se detallan los principales cambios realizados en la matriz, incluyendo los cambios en los caracteres (eliminados, modificados e incorporados) y en las terminales taxonómicas (taxones agregados o modificados y cambios en las codificaciones).

## A. Caracteres

### -Caracteres eliminados:

Los siguientes caracteres de la lista de Caldwell et al. (2015) y Garberoglio et al. (2019a) fueron eliminados:

C1, "Implantación de los dientes sobre el dentario: pleurodonte (0); "aletinofidia" (1)", fue eliminado ya que resultaba no informativo para este set de datos y debido a que la definición del carácter resulta problemática y carece de homología.

C2, "Plicidentina: presente (0); ausente (1)", fue eliminado ya que no era informativo y además los argumentos sobre la definición y la presencia de "plicidentina" son problemáticos. Aparentemente, la típica configuración en algunos grupos descrita en la literatura como "plicidentina" está dada por repliegues internos de la dentina durante la formación del diente, algo que ocurre independientemente en diversos grupos no relacionados y no constituye una estructura homóloga (Aaron LeBlanc, pers. com.).

C160, "Premaxilar, diastema: dientes mediales en la premaxila (0); dientes ausente en la línea media (1)", fue eliminado ya que resultaba no informativo para este set de datos. En todas las serpientes con dentición sobre el premaxilar, los mismos se encuentran ausentes de la línea media (al menos todos los taxones presentes en el análisis). De esta manera este carácter se vuelve redundante con el Carácter 2 (presencia/ausencia de dentición premaxilar).

C177, "Maxilar: proceso facial o proceso ascendente se proyecta hacia arriba fuertemente, margen caudal inclinado en pendiente con respecto al maxilar (0); proceso facial débilmente proyectado, margen caudal del proceso en ángulo de 30 ° o menos con respecto al plano horizontal (1)", fue removido ya que se solapaba demasiado con el Carácter 72 de esta lista.

C185, "Maxilar: excluido del margen anteroventral de la órbita por el yugal (0); maxilar forma el margen anteroventral de la órbita (1), fue removido debido a que es redundante con la re-definición del Carácter 57 de esta lista.

- C201, "Canal Vidiano: encerrado en el esfenoides (0), se abre intracranealmente (1)", fue removido ya que resultaba redundante con el Carácter G90.
- C203, "Exoccipitales: separados ventralmente al foramen magnum (0); en contacto por debajo del foramen magnum (1)" fue eliminado ya que resultaba redundante con el Carácter 147 de esta lista.
- C216, "Dentario, posición del foramen mentoniano agrandado: cercano al ápice del dentario (0); desplazado de la punta de la mandíbula (1); desplazado mas allá hasta quedar a mitad de camino entre la sínfisis y el surangular notch", fue removido ya que la definición es problemática, debido a que la homología no es clara y se vuelve ambigua cuando más de un foramen mentoniano está presente, como ocurre en muchos fósiles.
- C232 y G223, "Vértabras, quillas ventrales en forma de cresta desarrolladas posteriormente a las hipapófisis: ausentes (0); presentes (1)" fue eliminado ya que resulta redundante con los Caracteres 212 y 234 de esta lista (Gómez et al., 2019).

Caracteres modificados:

- Carácter 11.** Se agregó un nuevo estado para este carácter con respecto a la versión de Caldwell et al. (2015), ya que el maxilar carece de dientes en algunos escolecofidios (e.g., *Leptotyphlops*)
- Carácter 12.** Se agregó un estado extra para los taxones que carecen de dentición palatina.
- Carácter 37.** Se agregó un estado extra ya que en los escolecofidios el prefrontal carece de participación en los márgenes del foramen lacrimal
- Carácter 56.** La definición de este carácter se refiere al yugal en lugar del postorbital del carácter original de Caldwell et al (2015), reconociendo la homología de la osificación posterior de la órbita en serpientes con el yugal de otros lagartos (Palci y Caldwell, 2013; Garberoglio et al., 2019a). Además, se incluyó fusionado a la definición del estado 1.

- Carácter 57.** Este carácter fue redefinido y se agregó un estado extra, en base al reconocimiento de homología entre el hueso posterior de la órbita en serpientes y escamados no ofidios como el yugal, no el postorbital.
- Carácter 58.** La definición de este carácter se modificó por las mismas razones expuestas para el carácter 57.
- Carácter 63.** Este carácter fue redefinido siguiendo los estados dados por Lee y Scanlon (2002) en la definición de su carácter 61.
- Carácter 129.** La definición de este carácter se modificó reconociendo el espacio yuxtaestapedia y a las crestas tuberalis, interfenestralis y prootica independientemente de la formación de un receso yuxtaestapedia y una crista circumfenestralis desarrollada.
- Carácter 130.** La definición de este carácter se modificó por las mismas razones que el carácter 129, reconociendo a la relación de las crestas prootica e interfenestralis con el pie columelar independientemente de la conformación de una crista circumfenestralis desarrollada.
- Carácter 131.** Al igual que los caracteres 129 y 130, se modificó la definición de este carácter reconociendo a la participación de la crista interfenestralis en el espacio yuxtaestapedia independientemente de la conformación o no de una crista circumfenestralis.
- Carácter 163.** Se agregó un estado extra para incluir la variación presente en los uropéltidos.
- Carácter 205.** Hemapófisis: ausentes (0); presentes, cortas (1); presentes, largas (2). Se agregó un nuevo estado para diferenciar a las hemapófisis cortas presentes en algunos escamados no ofidios y en serpientes basales de las hemapófisis elongadas presentes en serpientes derivadas, de acuerdo a la homología propuesta entre las hemapófisis de escamados no ofidios y los procesos posteroventrales del centro en serpientes (Palci et al., 2013b; Garberoglio et al., 2019c).
- Carácter 225.** Se cambió la definición de este carácter, en lugar de referirse al largo de las "proyecciones ventrales (pedicelos)" para referirse sólo e inequívocamente a las hipapófisis (las proyecciones ventrales del centro

presentes en serpientes) y no a los intercentros, considerados ausentes en la mayoría de las serpientes (Garberoglio et al., 2019c).

-Caracteres incorporados:

**Carácter 13.** Dentario, dentición: presente (0); ausente (1). Se incorporó este carácter a la lista de Caldwell et al. (2015) teniendo en cuenta que en Typhlopidae el dentario carece de dentición (Cundall y Irish, 2008).

**Carácter 59.** Yugal, proceso posterior conspicuo para el ligamento cuadratomaxilar: presente (0); ausente (1). Se incorporó este carácter a la lista dado que con el reconocimiento del yugal en serpientes se desprende que algunos taxones retienen un proceso posterior desarrollado en el yugal (e.g., *Najash rionegrina*).

**Carácter 71.** Parietales, fusión: parietales fusionados formando un único elemento (0); parietales permanecen separados en el cráneo adulto (1). Se agregó este carácter dado que en algunos taxones ambos parietales permanecen separados.

**Carácter 89.** Proceso ascendente (facial) del maxilar, superficie medial con muesca posterior donde articula el prefrontal: presente (0); ausente (1).

**Carácter 116.** Ectopterigoides: presente y conspicuo (0); altamente reducido o ausente (1). Se agregó este carácter ya que en algunos escolecofidios el ectopterigoides se encuentra altamente reducido o ausente.

**Carácter 138.** Se agregó este carácter con respecto a la morfología de la exposición dorsal del supraoccipital (Figura 7.1.; Garberoglio et al., 2019b). Adicionalmente se incorporó el estado 5 para la condición de los taxones donde el supraoccipital está fusionado o ausente.

**Carácter 139.** Supraoccipital, tamaño de la exposición dorsal, expresado como la relación entre el largo del supraoccipital (en línea media) y el ancho del parietal (a la altura delimitada por el borde anterior del proótico): grande, relación de 0.5 o mayor (0); pequeño, relación claramente menor a 0.5 (1). Se incorporó este carácter siguiendo los caracteres incorporados previamente a la matriz por Garberoglio et al. (2019b)

- Carácter 140.** Supraoccipitales, fusión: elemento impar (0); elemento par en cráneo adulto (1). Se incorporó este nuevo carácter a la lista ya que en algunos taxones el supraoccipital es un elemento par, no fusionado.
- Carácter 145.** Proótico: elemento separado (0); fusionado a la caja craneana (1). Este carácter se incorporó debido a que en algunos taxones (e.g., en la mayoría de los uropéltidos) el proótico se encuentra fusionado al resto de la caja craneana.
- Carácter 165.** Basioccipital, superficie ventral: lisa (0); la cresta sagital del parabasiesfenoides se continua en el basioccipital (1). Carácter incorporado a la matriz en Garberoglio et al. (2019b), ya que el aspecto ventral del cráneo puede presentar una quilla prominente, desde el parabasiesfenoides que se extiende por sobre el basioccipital, como ocurre en "madtsóidos" y en macrostomados (Wilson et al., 2010)
- Carácter 169.** Postorbital: presente (0); ausente (1). Se incorporó este carácter en base al reconocimiento de la homología del elemento orbital dorsal en serpientes como el yugal, no el postorbital, el cuál es considerado ausente en ofidios junto con la pérdida de la fenestra supratemporal (Garberoglio et al., 2019a).
- Carácter 231.** Margen anterior del zigósfeno: borde anterior marcadamente cóncavo (0); borde anterior levemente cóncavo (1); borde anterior recto o levemente sinuoso (2). Tomado de Lee y Scanlon (2002).
- Carácter 232.** Ancho del zigósfeno, expresado como la relación entre el ancho del zigósfeno y el ancho del cótilo, en vista anterior: ancho, relación cercana o mayor a 1 (0); angosto, relación significativamente menor a 1 (1). Carácter y estados tomados del set de datos de Vasile et al. (2013).
- Carácter 233.** Índice de constricción vertebral, expresado como el ancho mínimo del arco neural con respecto al ancho total de la vértebra, medido al nivel del límite lateral de la prezigapófisis: constricción leve, relación igual o mayor a 0.67 (0); constricción marcada, relación menor a 0.67 (1). Carácter y estados tomados de Vasile et al. (2013).

**Carácter 234.** Carena hemal angosta y afilada en precloacales medias: ausente (0); presente (1). Tomado de Vasile et al., 2013.

**Carácter 235.** Tamaño del cótilo, expresado como la relación entre el ancho del cótilo y el ancho total de la vértebra (tomado como el ancho interdiapofisiario): cótilo grande, relación mayor a 0.5 (0); cótilo de tamaño medio, relación entre 0.5. y 0.3 (1); cótilo pequeño, relación claramente menor a 0.3 (2). Carácter incorporado a la matriz en Garberoglio et al., 2019b (ver Capítulo 3). El ancho entre las diapófisis es tomado para estimar el ancho total de la vértebra ya que refleja mejor el tamaño general, debido a que en algunas formas derivadas las prezigapófisis exhiben una expansión lateral marcada en relación al ancho que puede sobre estimar el tamaño relativo (e.g., *Trachyboa*).

**Carácter 236.** Cresta lateral pequeña en vértebras precloacales extendida posteriormente desde la parapófisis, por debajo del foramen lateral: ausente (0); presente (1). Carácter incorporado a la matriz en Garberoglio et al., 2019b (ver Capítulo 3).

**Carácter 237.** Intercentros libres en vértebras precloacales posteriores al axis: presentes (0); ausentes (1). Carácter incorporado en reconocimiento de la presencia de intercentros articulados en serpientes fósiles (Caldwell y Calvo 2008; Garberoglio et al. 2017, 2019c; Palci et al., 2013a).

**Carácter 238.** Crestas arcuales ("arqual ridges" *Sensu* Scanferla y Canale, 2007) en precloacales medias: ausentes (0); presentes (1).

**Carácter 247** Pubis, foramen obturador: presente (0); ausente (1).

## B. Taxones

El número original de taxones presentes en la matriz de Caldwell et al. (2015) fue expandido sustancialmente de acuerdo con los objetivos de este análisis, incorporando varios taxones extintos considerados tradicionalmente como 'madtsóidos', los cuales debido a su carácter fragmentario han sido poco considerados en estudios filogenéticos aunque poseen relevante material

craneano; entre ellos *Nanowana*, *Menarana* y *Madtsoia camposi*. Además se incluyó a *Xiaophis myanmariensis*, taxón sólo representado por vértebras articuladas, pero previamente también incorporado a la matriz de Caldwell et al. (2015) por Xing et al. (2018). A su vez, dos taxones supragenéricos incluidos en la matriz original de Caldwell et al. (2015), *Scolecophidia* y *Uropeltidae*, fueron separados en diferentes terminales para representar de manera más amplia los diferentes linajes principales y la variación contenida dentro de esos clados. El grupo externo formado por un terminal compuesto denominado "Anguimorph root", usado en estudios previos de esta matriz (e.g., Zaher y Scanferla, 2012; Longrich et al., 2012; Caldwell et al., 2015; Garberoglio et al., 2019b, 2019c) y originalmente codificado de acuerdo a la combinación de las condiciones observadas en *Heloderma*, *Xenosaurus*, *Shinisaurus*, *Lanthanotus*, *Varanus* y *Pontosaurus* (Zaher y Scanferla, 2012), fue cambiado para utilizar sólo a *Varanus* como grupo externo. De esta manera se evita el uso de un taxón supragenérico con exceso de polimorfismos para el grupo externo y se excluye la influencia de *Pontosaurus*, un mosasauroideo, conformando un grupo externo parafilético de acuerdo con evidencias recientes sobre las relaciones de parentesco entre los mosasaurios y los anguimorfos (e.g., Reeder et al., 2015; Zheng y Wiens, 2016; Simões et al., 2018). La inclusión de *Tetrapodophis amplexus* (Martill et al., 2015) no se considera necesaria en este análisis, ya que busca elucidar las relaciones dentro del grupo Ophidia y donde el muestreo taxonómico y de caracteres está pensado con el objetivo de evaluar taxones de serpientes. En base a evidencias posteriores (Caldwell et al., 2016; Lee et al., 2016) al estudio original de Martill et al. (2015), este polémico y problemático fósil (probablemente extraído ilegalmente, alojado en una colección privada y ahora inaccesible para su estudio) no es considerado como un ofidio y fue recuperado como relacionado a los mosasauroideos y dolicosaurios en un análisis filogenético reciente (Paparella et al., 2018; Caldwell, 2019), por lo que no es necesario incluirlo como un grupo externo adicional para este estudio.

## Codificado de caracteres

El escoreo de los taxones se basó en la observación directa de especímenes fósiles y actuales de diversas colecciones (ver Materiales y Métodos), también por medio de fotografías y por medio de la literatura respectiva. *Najash* fue escoreado tanto a nivel específico en primer lugar (con *Najash rionegrina* y *Najash* sp. nov. como terminales taxonómicas separadas), para corroborar que ambos taxones se agrupan juntos como especies hermanas, como a nivel genérico para los diferentes análisis, incorporando de esta manera la información de todos los especímenes asignados al taxón en una única terminal taxonómica, como fuera realizado para otros taxones fósiles (e.g., *Nanowana*, *Wonambi*, *Yurlunggur*).

Se comenta a continuación el codificado de los taxones agregados a la matriz para este estudio:

*Nanowana*: el codificado de *Nanowana* está basado en la información provista por ambas especies, *Nanowana schrenki* y *Nanowana godthelpi*, por Scanlon (1997). Codificaciones adicionales siguen a Vasile et al. (2013).

*Madtsoia camposi*: basado en la descripción de Rage (1998). Esta especie de *Madtsoia* es la única asignada al género que preserva material craneano (dentario parcial, maxilar parcial y palatino) y postcraneano (vértebras y costillas) asociado, además del dentario referido a la especie tipo, *M. bai*. Sin embargo, aquel elemento aislado fue referido a la especie en base a correlación estratigráfica (Hoffstetter, 1959), sin material contrastable. En cualquier caso, el dentario asignado a *M. bai* preserva la misma información morfológica disponible en *M. camposi* y de acuerdo a Rage (1998) podrían incluso representar un mismo taxón.

*Menarana nosymena*: el codificado está basado en la descripción de LaDuke et al. (2010) y modelos tridimensionales basados en tomografías computadas disponibles en el sitio web Digimorph.

Anomalepididae, *Leptotyphlops* y *Typhlops*: el codificado de la unidad taxonómica terminal Scolecophidia usada en la matriz original de Caldwell et al. (2015) fue revisado y separado en tres terminales diferentes, para representar los tres linajes principales de escolecofidios: Anomalepididae, Leptotyphlopidae (aquí basado en *Leptotyphlos*) y Typhlopidae (aquí basado en *Typhlops*). El escoreo se basó en observación directa de especímenes, fotografías y bibliografía disponible, principalmente: List (1966); Cundal y Irish (2008); Rieppel et al. (2009), Pinto et al. (2015) y Chretien et al. (2019).

Uropeltinos, *Cylindrophis* y *Anomochilus*: de la misma manera, la unidad taxonómica terminal Uropeltidae empleada previamente se separó en tres terminales diferentes para incluir a *Anomochilus* y *Cylindrophis* por separado en el análisis. El codificado para la anatomía craneana de *Anomochilus* está basado en las descripciones de Cundall y Irish (2008), Cundall y Rossman (1993), Rieppel y Maisano (2007) y modelos en 3D disponibles en el sitio web Digimorph. No hay datos en la bibliografía sobre el postcráneo de *Anomochilus* y el autor no pudo acceder a especímenes en colecciones. El codificado de *Cylindrophis* y uropeltinos está basado en especímenes observados, fotografías y bibliografía, principalmente: Cundall y Irish (2008); Rieppel y Zaher (2002); Comeaux et al. (2010) y Olori y Bell (2012).

*Xiaophis myanmarensis*: basado en la descripción de Xing et al. (2018) y fotografías disponibles provistas por Randall L. Nydam.

*Varanus*: basado en especímenes observados.

-Cambios en el codificado de los caracteres

***Sanajeh indicus***. Se realizaron cambios importantes en la codificación de caracteres original de *Sanajeh*, ya que de acuerdo a Zaher et al. (2017) el palatino está mal identificado (no está preservado en el holotipo) y el hueso previamente

identificado por Wilson et al. (2010) como el supratemporal es reinterpretado como el pie de la columela, ubicado en su posición natural (Zaher et al., 2017).

**Carácter 5.** *Yurlunggur* es codificado como estado 1 en lugar de estado 0, ya que la línea dentaria del pterigoides alcanza el límite de la articulación del pterigoides con el basipterigoides.

**Carácter 20.** Modificado de "?" a "1" para los escolecofidios, debido a la ausencia de pilares mediales del frontal.

**Carácter 26.** Codificado como "0" para los escolecofidios y el grupo externo (*Varanus*). Aunque en algunos escolecofidios el septomaxilar si está en contacto con el frontal (e.g., *Typhlops*; *Leptotyphlops*; *Liotyphlops*), no lo hace con pilares mediales del frontal (debido a que están ausentes en todos estos taxones).

**Carácter 27.** Modificado de "?" a "0" en los escolecofidios, donde la abertura para el órgano de Jacobson está localizado posteriormente.

**Caracteres 31 y 32.** Ambos modificados de "0" a "1" para los escolecofidios.

**Carácter 33.** Originalmente codificado como desconocido en *Scolecophidia*. Ya que no se observa ninguna extensión o cresta del frontal ente los prefrontales y nasales que pueda considerarse como un puente preorbital (al menos para los taxones de escolecofidios considerados en este análisis), se codifica como estado 1 para los escolecofidios

**Carácter 56.** Originalmente codificado como ausente en todos los escolecofidios. Aquí es considerado como ausente en *Typhlops* y *Leptotyphlops*, pero como presente en *Anomalepididae*, coincidiendo con la homología propuesta entre la osificación orbital posterior en los anomalepididos con el yugal (List, 1966; Palci y Caldwell, 2013).

**Carácter 60.** Modificado de "0" a "1" para *Dinilysia*, *Wonambi* y *Yurlunggur*, ya que en estos taxones se distingue la presencia de una cresta en la zona postorbital del parietal. Para *Najash*, se codifica como presente en *Najash* sp nov., pero ausente en *Najash rioengrina*.

**Carácter 66.** Modificado de desconocido (?) a inaplicable (-) en los escolecofidios, ya que carecen de procesos basipterigoideos.

- Carácter 68.** Se modificó el estado para *Najash*, codificado en la matriz de Caldwell et al. (2015) como polimórfico (1/2), a únicamente el estado 2, ya que los nuevos especímenes muestran claramente que la cresta sagital está bien desarrollada a lo largo del parietal posteriormente y anteriormente, extendiéndose por más del 50 por ciento de la longitud media del mismo en ambas especies (e.g., MPCA 581; 590).
- Carácter 100.** Originalmente codificado como "0" para Scolecophidia. Se modificó como estado "1": el palatino no está en contacto con el ectopterigoides en *Liotyphlops* o *Anomalepis* (Anomalepididae), mientras que el ectopterigoides se encuentra ausente o altamente reducido en *Typhlops* y *Leptotyphlops*, por lo tanto tampoco contactando al palatino en ninguno.
- Carácter 111.** Sólo puede ser codificado de manera confiable para Anomalepididae entre los escolecofidios. El ectopterigoides se encuentra ausente en *Typhlops* mientras que la condición exacta no es clara en *Leptotyphlops* (ausente o altamente reducido)
- Carácter 112.** Al igual que el 111, solo Anomalepididae entre los escolecofidios puede ser codificado de manera precisa.
- Carácter 114.** Se codifica como polimórfico para Anomalepididae. Se deja como desconocido para *Leptotyphlops* ya que la presencia del ectopterigoides es incierta y como inaplicable para *Typhlops*, ya que los ectopterigoides están ausentes.
- Carácter 124.** Se modificó el estado para *Wonambi*, *Yurlunggur* y *Sanajeh*, de "1" a "0", ya que en todos estos taxones se verifica la presencia de un pie columelar amplio y de gran tamaño.
- Carácter 129.** Codificado como "0" para *Najash* (ambas especies), *Dinilysia*, *Sanajeh*, *Acrochordus*, *Xenopeltis* y *Menarana*, donde la cresta circumfenestralis está claramente ausente. Codificado como polimórfico ("0 & 2") para Anomalepididae (Palci y Caldwell, 2014).
- Carácter 155.** Modificado de "0" a "1" para *Najash*, de acuerdo a la confirmación de la condición de la cresta trabecularis en los nuevos especímenes y en las reconstrucciones basadas en tomografías computadas.

**Carácter 161.** Modificado de estado 0 a estado 1 para *Dinilysia*, ya que los procesos posterolaterales del basioccipital en este taxón muestran una morfología similar a la observada en *Najash* y "madtsóidos", en contraste con la mayoría de las serpientes (Garberoglio et al., 2019b).

**Carácter 170.** Se modificó el estado para *Najash* de "0" a "1", debido a que no se considera que el dentario de MPCA 380 (ni el de ningún otro espécimen asignado a *Najash*) posea una faceta articular homóloga a la presente en escamados no ofidios en la sínfisis sobre el margen anteromedial del dentario.

**Carácter 181.** Aunque previamente se consideró el "subdental shelf" como ausente en el dentario de *Najash*, materiales más completos con la sección posterior del dentario bien preservada muestran que sí se encuentra presente, aunque sólo desarrollado posteriormente, al igual que en otros taxones fósiles (e.g., Caldwell et al., 2015). Por lo tanto se modificó el estado de "2" a "1".

**Carácter 197.** Los escolecofidios se encontraron originalmente codificados como "1". Modificado al estado 0 en Anomalepididae y *Typhlops*, donde el proceso retroarticular es muy elongado. *Wonambi* es modificado de "0" a "1", aunque el proceso retroarticular está claramente presente, es relativamente más corto que el de escamados no ofidios y no se considera que sea particularmente más elongado en *Wonambi* que en *Cylindrophis* o en otras serpientes de morfología comparable (e.g., *Najash*, *Dinilysia*, otros "madtsóidos").

**Carácter 204.** Se modificó el estado para *Dinilysia* de "1" (chevrones ausentes) a "0" (chevrones presentes), en cambio para *Najash*, aunque no preservados, la morfología de las hemapófisis sugiere fuertemente la presencia de chevrones (intercentros caudales), por lo que se cambia el estado de "1" a "?" (Garberoglio et al, 2019c). También se modificó el codificado de *Xiaophis* (de "1" a "0") con respecto a la descripción original, ya que se considera que los chevrones están presentes en este taxón.

- Carácter 205.** Se modificó el estado para *Varanus*, de "0" a "1", ya que las "hemapófisis" presentes en serpientes se consideran homólogas a las hemapófisis de otros escamados (pedúnculos del pleurocentro), por lo tanto presentes en *Varanus*.
- Carácter 208.** Se modificó el codificado para *Dinilysia* (de "1" a "0"), ya que se considera que los procesos prezigapofisarios como tales están ausentes en las vértebras de este taxón (Garberoglio et al., 2019b).
- Carácter 209.** Las vértebras precloacales posteriores de *Najash* poseen fosas paralinfáticas subcentrales, modificado de "?" a "1".
- Carácter 214.** Modificado de "1" a "0" para *Najash*. Si bien las vértebras posteriores poseen espinas neurales bajas (Zaher et al., 2009a), las vértebras precloacales medias de *Najash* poseen espinas neurales bien desarrolladas, no como crestas bajas y deprimidas como considerado previamente (Palci et al., 2013b; Garberoglio et al., 2019b).
- Carácter 220.** Modificado de "0" a "?" para *Xiaophis*. De acuerdo con la descripción original este taxón posee "posibles vértebras sacras" (Xing et al., 2018), por lo que aquí es dejado como incierto ya que la identidad de tales procesos es considerada ambigua (pudiendo llegar a ser pleurapófisis en lugar de procesos sacrales). También fue modificado de "1" a "0" para *Pachyrhachis*, en reconocimiento de la presencia de una vértebra sacra distintiva es este taxón (Palci et al., 2013a).
- Carácter 229.** Se modificó el estado tanto para *Najash* como para *Dinilysia* (de "0" a "1"), ya que en ambos taxones se observa que el cóndilo vertebral se encuentra separado del centro por medio de una constricción definida.
- Carácter 242.** Originalmente codificado como "1" para *Scolecophidia*. Modificado como inaplicable para *Typhlops* y *Anomalepididae*, ya que el fémur está ausente en ambos. Sólo *Leptotyphlops* es codificado como estado 1.
- Carácter 245.** Originalmente codificado como "1" para *Scolecophidia*. Se mantiene este estado para *Leptotyphlops*, pero es modificado como estado 2 en *Typhlops* y *Anomalepididae*, ya que los elementos pélvicos se encuentran fusionados.

### 7.3. Procedimiento analítico

#### Análisis de Máxima Parsimonia

Los análisis de máxima parsimonia fueron realizados con el software libre TNT 1.5-beta (Goloboff et al., 2008). Todas las búsquedas heurísticas fueron realizadas mediante pesos iguales, la mayoría de los caracteres fueron tratados como no ordenados, con la excepción del carácter 235, que fue tratado como ordenado, ya que se trata de datos de carácter continuo que siguen una morfoclina clara (Wiens, 2001). Las búsquedas consistieron en 1000 rondas de adiciones de secuencias al azar (RAS) de taxones seguidas por réplicas de reordenamientos de ramas por medio de rondas de reconexión de bisecciones de árboles (TBR), guardando 10 árboles por réplica y colapsando las ramas de longitud 0 después de cada búsqueda de árboles. Los árboles obtenidos fueron sujetos a una ronda final de reordenamiento por TBR y las topologías óptimas se enraizaron con *Varanus*. Se estimó el soporte de los nodos por medio de frecuencias absolutas utilizando los métodos de remuestreo jackknife y standard bootstrap ( $p=0.36$ , 1000 pseudo-réplicas).

#### Análisis Bayesiano

El análisis bayesiano se realizó utilizando el software Mr. Bayes (Ronquist et al., 2012), a través de el servidor web CIPRES science gateway v.3.333, usando el modelo Mkv para datos morfológicos (Lewis, 2001) con una distribución gamma para la tasa de variación entre caracteres, basado en un estudio previo que indica que esta distribución es el modelo que mejor se adecúa para la tasa de variación en sets de datos morfológicos (Simões et al., 2018). Cada análisis se generó con dos corridas independientes de  $1 \times 10^7$  generaciones cada una, con 8 cadenas por corrida e intentando 4 combinaciones en cada generación de intercambio. La fracción relativa de "burn-in" se estableció en un 25% y las

cadenas fueron testeadas cada 1000 generaciones. El parámetro de temperatura para las 4 cadenas de cada corrida independiente se estableció en 0.07. La convergencia de las corridas independientes se evaluó por medio de la desviación estándar de las frecuencias ( $ASDSF < 0.01$ ), el potencial de reducción de escala ( $PSRF \approx 1$  para todos los parámetros) y el tamaño efectivo de la muestra (ESS) para todos los parámetros mayores a 200. Las matrices en Formato Simple Nexus con el bloque de comandos de Mr. Bayes para el análisis bayesiano se encuentran en el Apéndice.

## 7.4. Resultados

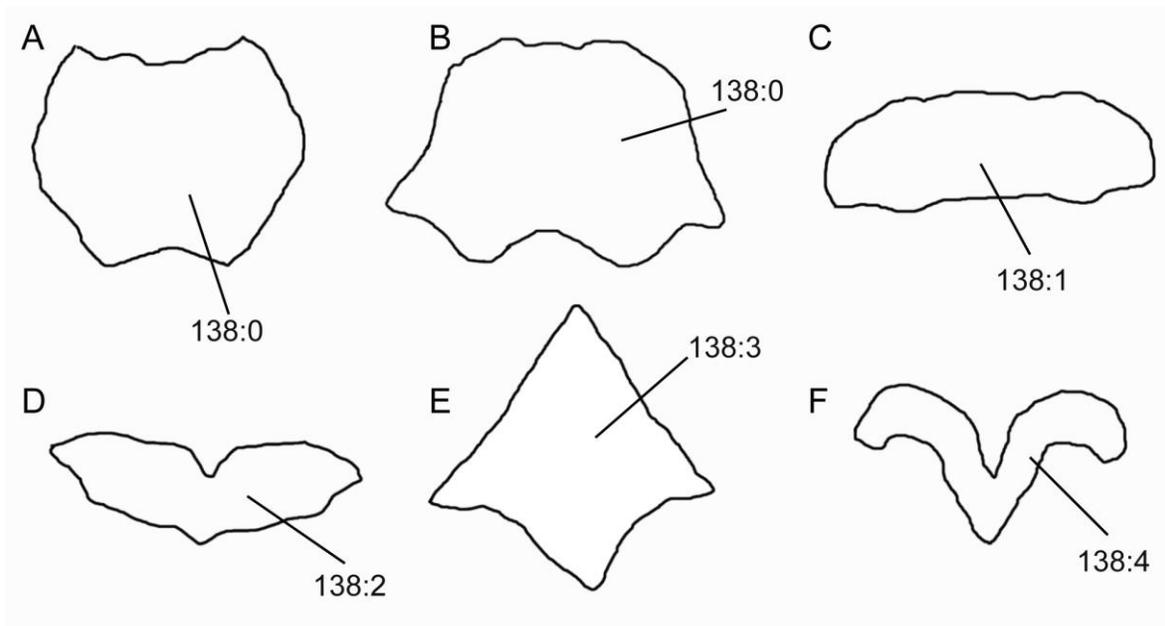
En el análisis filogenético de máxima parsimonia a nivel específico de *Najash* se obtuvieron un total 98 árboles más parsimoniosos (MPTs) con 626 pasos cada uno. El consenso estricto de este análisis recupera a ambas especies asignadas a *Najash* agrupadas formando un grupo monofilético bien soportado (Jackknife = 58, Bootstrap = 48) dentro de un clado monofilético formado por las madtsóidas y *Dinilysia*, por fuera de Serpentes (Figura 7.2). Este análisis recupera 4 sinapomorfias no ambiguas para el género *Najash*, una del cráneo (ausencia de contacto dorsal entre otoccipitales, carácter 133: 0) y tres de las vértebras (carácter 234: 1, carácter 235: 2 y carácter 236: 1). Se recuperan dos autapomorfias para la nueva especie de *Najash*, ambas del cráneo, relativas a la ausencia de exposición dorsal del proótico y la exclusión del basioccipital del margen ventral de la abertura lateral del recessus scalae tympani (carácter 144: 1 y carácter 164: 1). También se recuperan dos autapomorfias propias de *Najash rionegrina*, una relacionada con la ausencia de dentición palatal (carácter 3:0) y una del cráneo, ausencia del ala parietal (carácter 60: 0). Para el análisis a nivel genérico de *Najash* se obtuvieron un total de 98 MPTs, con 621 pasos cada uno (Figura 7.3). Este análisis recupera la misma topología que el análisis anterior, con *Najash* por fuera del grupo corona Serpentes (Alethinophidia + Scolecophidia). De igual manera, *Dinilysia* y los "madtsóidos" también se recuperan como serpientes basales. A su vez, estos taxones se encuentran agrupados en un clado de serpientes basales gondwánicas, con *Dinilysia* y *Najash* como sucesivos grupos hermanos al resto de las serpientes tradicionalmente agrupadas dentro de "Madtsoidae". Este grupo se encuentra agrupado en una politomía basal con *Xiaophis* y las serpientes del Jurásico (*Diablophis*, *Eophis*, *Parviraptor*, aff. *Parviraptor*), en la base de Ophidia. *Coniophis* se recupera como el grupo hermano de Serpentes, donde los escolecofidios representan al clado más basal, mientras que los simoliófidios son recuperados dentro de Alethinophidia, en una posición más derivada que *Cylindrophis* y *Anilius*, como el clado hermano a los macrostomados. En este análisis se recuperan 6 autapomorfías para *Najash*, las mismas 4 sinapomorfías del género que en el análisis anterior más dos

adicionales, una de la dentición, relativa a la presencia de dientes robustos y levemente recurvados (carácter 1: 2) y una del cráneo, relativa a la morfología del yugal (carácter 57: 0). Cabe destacar que estos caracteres sólo se pueden evaluar en una de las dos especies (sólo se conoce el yugal de *Najash rionegrina* y sólo se conocen los dientes en la nueva especie), por lo que no se consideran como autapomorfías en la diagnosis enmendada para el género *Najash*. El análisis bayesiano también recupera a ambas especies de *Najash* agrupadas formando un grupo monofilético (Figura 7.4) y ambos análisis (con una sola terminal taxonómica representando a *Najash* o con ambas especies representadas como terminales por separado) coinciden con los de parsimonia en que también recuperan a *Najash*, *Dinilysia* y "madtsóidos" basales a Serpentes (Figuras 7.2, 7.3). Sin embargo, difiere en que los simoliófidios son recuperados como un grupo parafilético y como serpientes basales, por fuera de Serpentes. En contraste con el resultado de parsimonia, no se recupera a *Najash*, *Dinilysia* y madtsóidos como un clado, sino como sucesivos grupos hermanos de una radiación gondwánica de serpientes basales, que incluye a los simoliófidios. A diferencia del análisis de parsimonia, *Xiaophis* se recupera formando una politomía en la base de Serpentes, mientras que *Coniophis* emerge como el grupo hermano de los escolecofidios, los cuales no son recuperados en la base de Serpentes, sino como los miembros más derivados de un clado compuesto por los "anilioideos" (*Anilius*, *Cylindrophis*, *Anomochilus* y los uropéltidos).

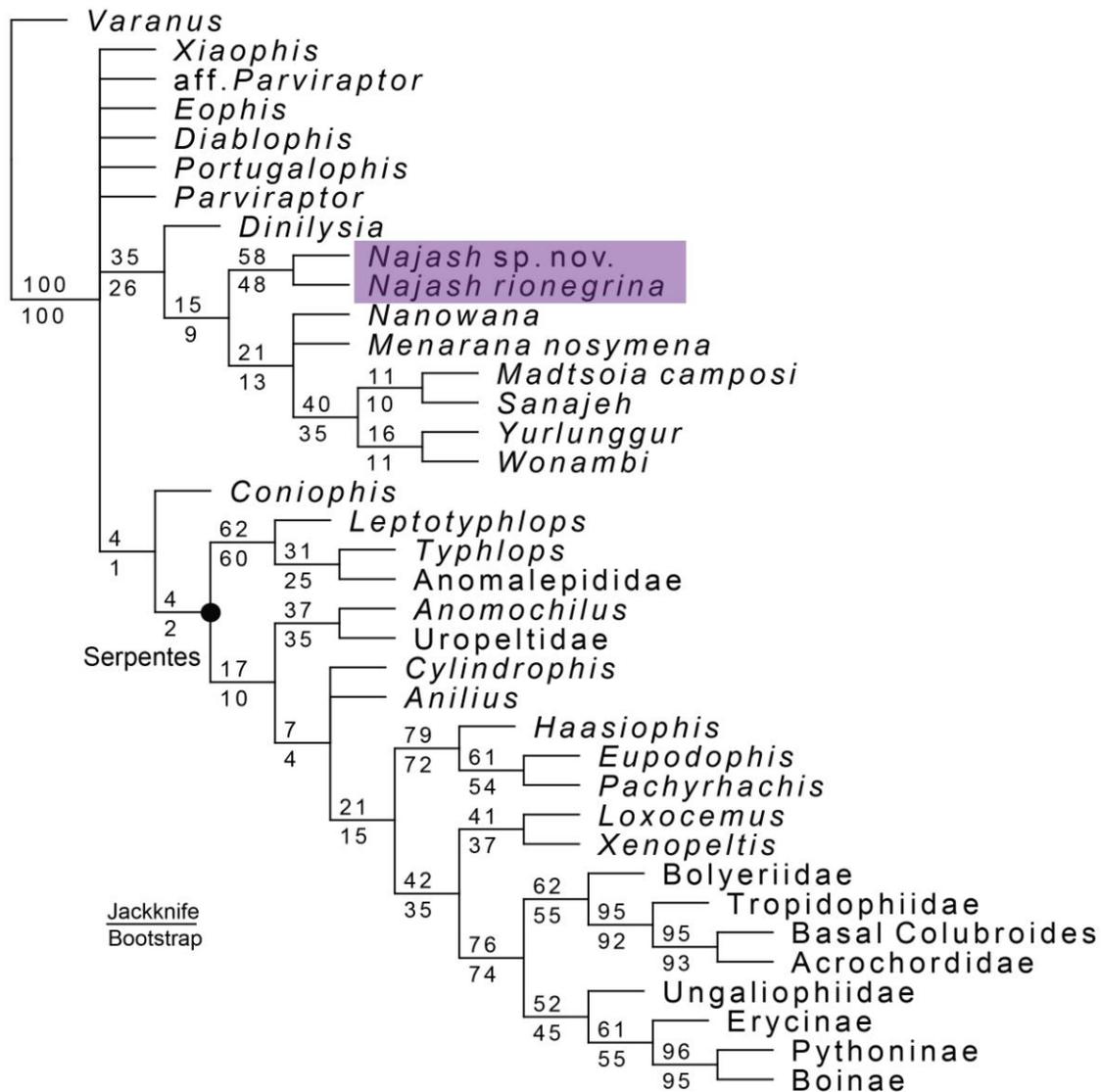
En conclusión, ambos análisis de la matriz morfológica (inferencia bayesiana y máxima parsimonia) recuperan a ambas especies de *Najash* agrupadas en un clado monofilético soportado por la presencia de sinapomorfias no ambiguas del género *Najash*, tanto vertebrales como craneanas. A su vez, ambas especies poseen autapomorfias del cráneo que las diferencian entre sí. Independientemente, todos los análisis realizados recuperan inequívocamente a las formas de serpientes mesozoicas gondwánicas *Najash*, *Dinilysia* y las "madtsóidas" por fuera de las serpientes modernas (el grupo corona Serpentes). Las mismas forman alternativamente un grado (Figuras 7.4, 7.5) o un clado (Figuras 7.2, 7.3) relativo a las serpientes modernas. El taxón fósil *Coniophis*

emerge alternativamente como el grupo hermano de Serpentes (Figuras 7.2, 7.3) o anidado dentro del grupo corona (Figuras 7.4, 7.5), contradiciendo un análisis que lo recupera como la serpiente más basal (Longrich et al., 2012). Las afinidades de las serpientes con patas cretácicas marinas (los simoliófidios) también varían de manera notable. Éstas emergen como serpientes derivadas en el análisis de máxima parsimonia (Figuras 7.2, 7.3), pero son recuperadas como aletínofidios derivados en el análisis de inferencia bayesiana (Figuras 7.4, 7.5). La posición de los escolocofidios varía drásticamente entre ambos análisis, mientras que en el análisis de máxima parsimonia son recuperadas de manera tradicional como el grupo hermano de todas las demás serpientes actuales (Figuras 7.2, 7.3), el análisis de inferencia bayesiana las recupera en una posición derivada dentro de Serpentes (Figuras 7.4, 7.5), en contraste con la mayoría de las filogenias previas (e.g., Apesteguía y Zaher, 2006; Zaher et al., 2009a; Wilson et al., 2010; Longrich et al., 2012; Zaher y Scanferla, 2012; Palci et al., 2013a; Caldwell et al., 2015). Finalmente, pese a algunos cambios realizados, los resultados de los nuevos análisis de la matriz morfológica no varían dramáticamente de aquellos presentados por Garberoglio et al. (2019a), recuperando prácticamente la misma topología para el análisis de parsimonia. Únicamente difiere la topología obtenida del análisis de inferencia bayesiana no calibrado (Figuras 7.4, 7.5 y Garberoglio et al., 2019: Figs 3 y S6), donde ahora los simoliófidios son recuperados como un grupo parafilético, el clado compuesto por *Xenopeltis* y *Loxocemus* se ubica en la base de Serpentes en lugar de en la base de Macrostromata y los taxones recuperados como basales a *Coniophis* + *Scolecophidia*, considerados tradicionalmente como "aletínofidios no macrostomados" o "aniloideos" se encuentran mejor resueltos.

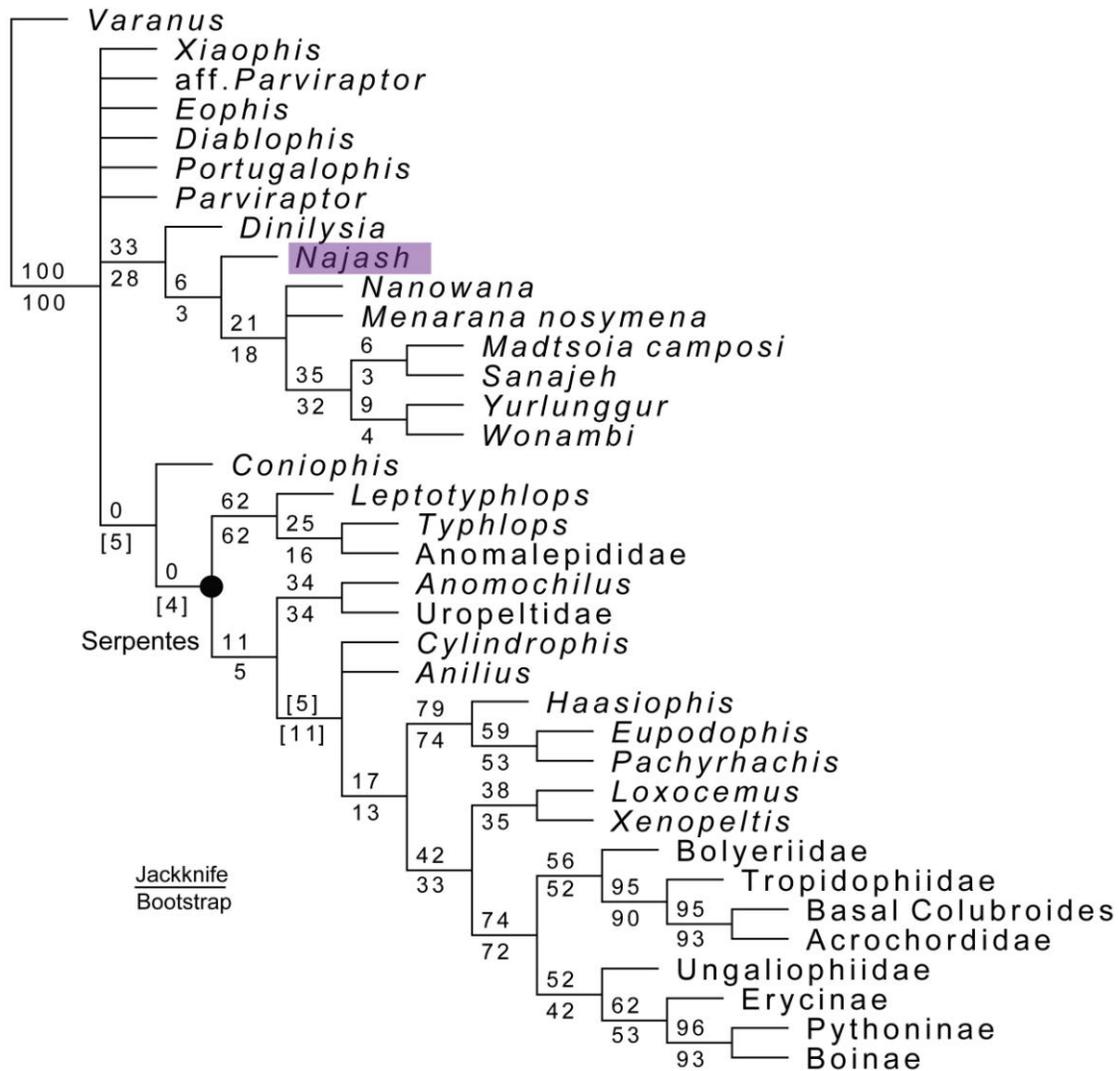
## 7.5. Figuras



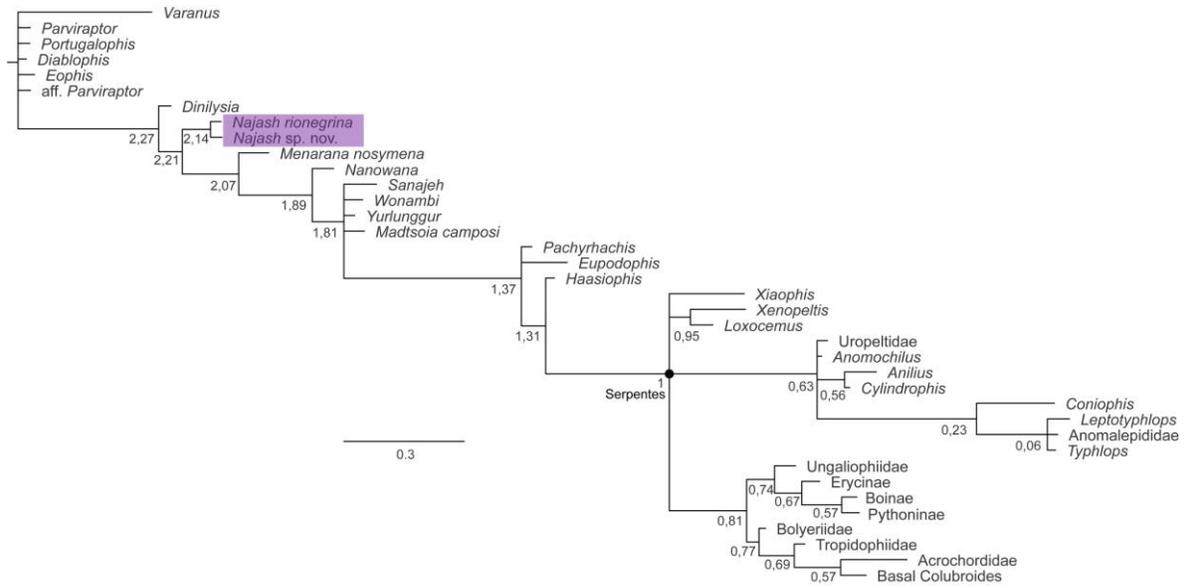
**Figura 7.1.** Carácter 138, morfología de la exposición dorsal del supraoccipital. **A**, *Heloderma* (TMP 1990.7.2). **B**, *Varanus salvator* (TMP 1990.7.36). **C**, *Xenopeltis unicolor* (USNM 281277). **D**, *Dinilysia patagonica* (MACN-RN 1014). **E**, *Najash* (MPCA 418). **F**, *Boa constrictor* (ZFMK 54844).



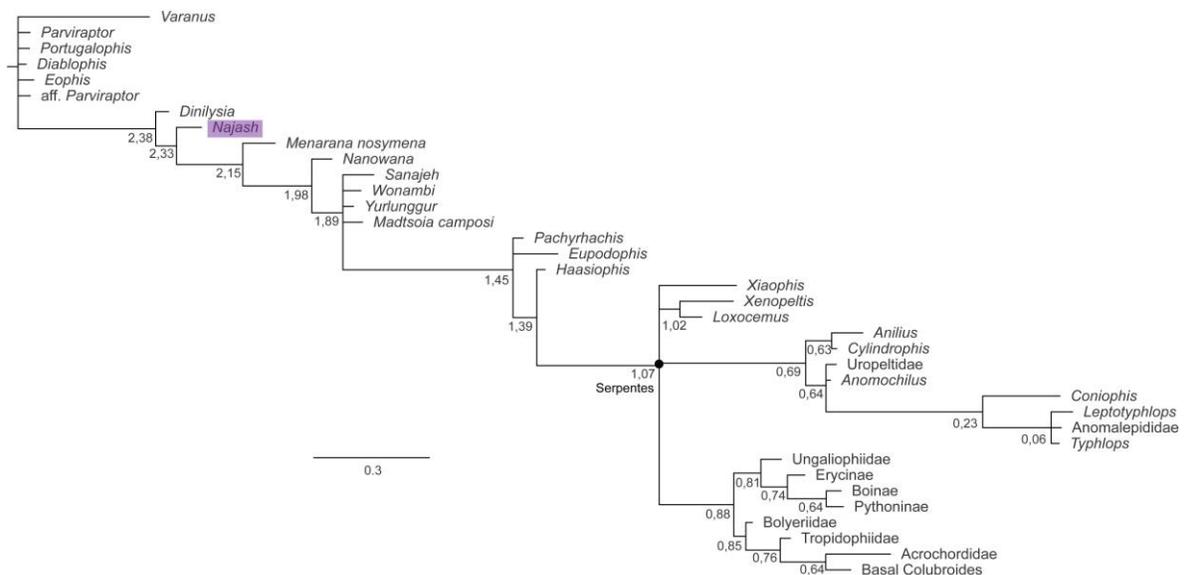
**Figura 7.2.** Árbol filogenético obtenido por máxima parsimonia de la matriz morfológica con ambas especies de *Najash* como terminales distintas. Consenso estricto de 98 árboles más parsimoniosos de 626 pasos cada uno, los números en los nodos indican soportes de Jackknife y Bootstrap, respectivamente (frecuencias absolutas).



**Figura 7.3.** Árbol filogenético obtenido por máxima parsimonia de la matriz morfológica combinando toda la información de ambas especies de *Najash* en una terminal única a nivel genérico. Consenso estricto de 98 árboles más parsimoniosos de 621 pasos cada uno, los números en los nodos indican soportes de Jackknife y Bootstrap, respectivamente (frecuencias absolutas).

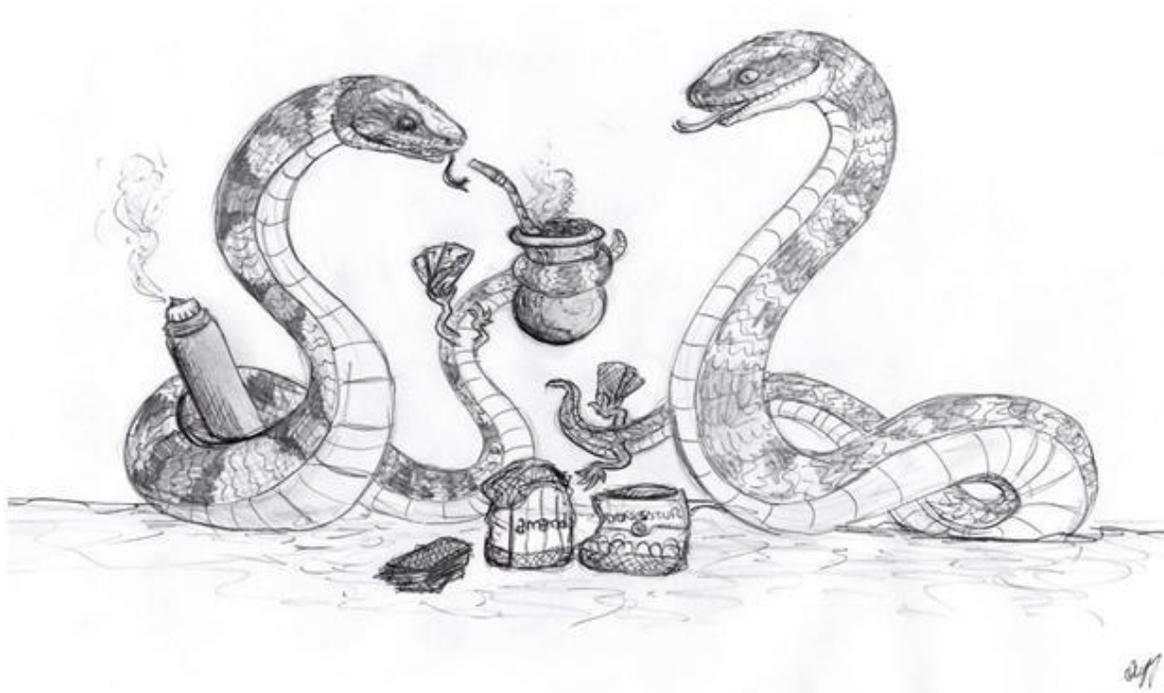


**Figura 7.4.** Árbol filogenético obtenido por inferencia bayesiana de la matriz morfológica con ambas especies de *Najash* como terminales distintas. Consenso de mayoría, los números en los nodos indican la probabilidad posterior.



**Figura 7.5.** Árbol filogenético obtenido por Inferencia Bayesiana de la matriz morfológica con *Najash* como única terminal a nivel genérico. Consenso de mayoría, los números en los nodos indican la probabilidad posterior.

## 8. Discusión y conclusiones



<b>8.1. Introducción</b>	<b>321</b>
<b>8.2. Taxonomía de <i>Najash</i></b>	<b>323</b>
<b>8.3. Implicancias evolutivas de <i>Najash</i></b>	<b>332</b>
<b>8.4. Conclusiones</b>	<b>360</b>
<b>8.5. Tablas</b>	<b>363</b>
<b>8.6. Figuras</b>	<b>365</b>

## 8.1. Introducción

El estudio de los especímenes informativos de serpientes del Área Paleontológica de La Buitrera detallado en los capítulos anteriores permite diferenciar una morfología postcraniana propia de las serpientes de esta asociación. Estos caracteres diagnósticos permiten su asignación al género *Najash*. La única variación relevante entre el postcráneo de los fósiles colectados resulta el contraste de tamaño. Entre los caracteres que soportan la asignación de todos los especímenes estudiados a un mismo género se encuentran: el marcado facetamiento del arco neural en las vértebras precloacales, con una cresta parasagital conspicua; presencia de crestas laterales (ventrales al foramen lateral); proyecciones laterales en forma de gancho en el segundo intercentro del axis; cótilo y cóndilo de vértebras precloacales medias de ancho menor a un tercio del ancho entre las sinapófisis y pubis con foramen obturador (Figura 8.1). A su vez, a estos caracteres autapomórficos del género se le suman otros rasgos presentes en las vértebras de *Najash* que permiten diagnosticarlo por una combinación única de caracteres, pero que también se encuentran ampliamente distribuidos entre otras formas fósiles, i.e., forámenes paracotilares, crestas arcuales, forámenes parazigantrales, ausencia de procesos accesorios prezigapofiasarios.

Al igual que las vértebras, la morfología de los cráneos estudiados del Área Paleontológica de La Buitrera permite determinar un tipo craneano propio del género *Najash*, con caracteres diagnósticos que lo distinguen del resto de las serpientes conocidas (actuales y fósiles) y la presencia de sinapomorfias craneanas propias del género, una de ellas recuperada en el análisis cladístico (ausencia de contacto dorsal entre ambos otoccipitales). Sin embargo, la disparidad morfológica que existe dentro de los cráneos asignables a *Najash* excede la variación que puede ser considerada como ontogenética o intraespecífica, por lo que se considera que existen dos morfotipos bien diferenciados, asignables a dos especies diferentes dentro del mismo género.

Por otra parte, el conocimiento de los nuevos materiales de *Najash*, articulados y excepcionalmente bien preservados y en tres dimensiones, hacen de este taxón una de las serpientes basales fósiles mejor conocidas y de forma más completa, junto a los excelentes materiales disponibles de la más joven y geográficamente próxima *Dinilysia patagonica* (Estes et al., 1970; Cadwell y Albino, 2002; Zaher y Scanferla, Scanferla y Bhullar, 2014; Triviño et al., 2018). Por esta razón, su estudio es sumamente relevante para esclarecer el entendimiento actual de la evolución temprana del grupo y del origen de las serpientes modernas. La incorporación de la información anatómica provista por *Najash* en un marco evolutivo y cladístico tiene implicancias importantes en este aspecto y serán discutidas en forma global, luego de la discusión del estatus taxonómico de los materiales fósiles del Área Paleontológica de la Buitrera referidos a *Najash*.

## 8.2. Taxonomía de *Najash*

Las dos especies identificadas entre las serpientes del Área Paleontológica de La Buitrera difieren claramente en el tamaño, habiendo correlación entre el gran tamaño y la morfología propia de la especie nueva, que alcanza rangos mucho mayores que los conocidos para los especímenes asignados a *Najash rionegrina* (Tabla 8.1). La diferencia en tamaño no es un criterio taxonómico suficiente, pero existen suficientes rasgos morfológicos de mayor peso que sustentan la separación en dos especies de un mismo género, resumidos en las Figuras 8.2–8.5.

A continuación se presenta una lista detallada de la disparidad anatómica y se discuten las diferencias morfológicas más importantes entre ambas especies.

### 1) Dentario

La diferencia más notoria entre los dentarios descritos está en la morfología de los alvéolos. Como fuera observado por Palci et al. (2013a), el dentario del holotipo de *Najash rionegrina* (MPCA 390), al igual que MPCA 500, poseen alvéolos de forma subcircular, mientras que los especímenes de mayor tamaño poseen alvéolos mediolateralmente expandidos. La ocurrencia de un cambio como éste en la forma de los alvéolos producido durante la ontogenia no ha sido reportado en ninguna serpiente (Palci et al., 2013a). Además, ninguno de los especímenes con alvéolos subcirculares muestran rasgos que permita identificarlos como juveniles, incluso MPCA 390 muestra el mismo carácter, siendo mayor que MPCA 500. Ésto, sumado a que la morfología general del cráneo completo de MPCA 500 muestra que se trata de un individuo adulto (e.g., posee una cresta sagital bien desarrollada, procesos paroccipitales posteriormente bien desarrollados), permiten descartar que esta diferencia pueda ser producto de variación ontogenética, así como que MPCA 390 (mayor que MPCA 500) represente una forma juvenil con respecto a MPCA 380. Esta diferencia es sumamente importante ya que permite establecer cuál de las dos morfologías craneanas contrastantes entre los especímenes se puede asignar a la especie

tipo, ya que el dentario es el único elemento del cráneo preservado en el holotipo (Apesteguía y Zaher, 2006; Zaher et al., 2009aa; Garberoglio et al., 2019b). Otro rasgo que diferencia al dentario de ambas especies es la cantidad de dientes, ya que se observan al menos 19 posiciones dentarias en especímenes asignados a la nueva especie (siendo el número total mayor ya que están incompletos), mientras que el dentario completo de MPCA 500, asignado a *Najash rionegrina*, posee sólo 13. Esta cantidad en MPCA 500 es consistente con las 11 posiciones observadas en el dentario del holotipo, donde si bien faltan algunas posiciones, al estar preservado gran parte del mismo (desde la zona anterior hasta la zona de contacto con el esplénial) es esperable un número menor a 19. Esta diferencia en el número de dientes entre ambas especies es aún mayor que la observada entre las dos especies de *Nanowana* descritas por Scanlon (1997) y mayor que la variación intraespecífica registrada para serpientes actuales (Kluge, 1993; Olori y Bell, 2012). Estudios estadísticos en serpientes actuales parecen indicar que existe poca variación en el número total de dientes maxilares y dentarios en relación con la ontogenia, dimorfismo sexual y el tamaño corporal, indicando que el número de dientes puede ser considerado de valor taxonómico (Rasmussen, 1996). Otras diferencias entre los dentarios previamente publicados referidos a ambas especies, MPCA 390 y MPCA 380 (Apesteguía y Zaher, 2006; Zaher et al., 2009aa), son mencionadas por Palci et al. (2013a), sugiriendo que podrían corresponder a dos géneros diferentes, como la diferencia entre la curvatura medial, el desarrollo de la sínfisis y la posición de los forámenes mentonianos. Sin embargo, la porción anterior del dentario del holotipo se encuentra claramente rota (Zaher et al., 2009aa), faltando la sínfisis y la curvatura media del ápice. Además, el dentario completo de MPCA 500 muestra la presencia de una curvatura medial y un desarrollo de la sínfisis similar al de MPCA 380 y la posición de los forámenes mentonianos es consistente entre ambas especies. Esto indica que las diferencias sustanciales entre MPCA 390 y MPCA 380 observadas por Palci et al. (2013a) son preservacionales, representando ambos dentarios al mismo género. En cuanto a los forámenes mentonianos, un rasgo distintivo observado en algunos especímenes de la nueva especie es la presencia de una cresta desarrollada en la

cara labial del dentario, sobre el margen ventral de los forámenes mentonianos, en contraste con el margen labial liso del dentario en *Najash rionegrina*.

## 2) Dentición palatal

Otro rasgo destacable que diferencia a *Najash rionegrina* de *Najash* sp. nov. es la presencia de dentición palatal. En las reconstrucciones basadas en tomografías computadas de MPCA 500 se puede observar la ausencia de dientes tanto sobre el palatino como el pterigoides. En MPCA 581, el pterigoides carece también de dientes, corroborando lo observado en las tomografías. En contraste, el fragmento de pterigoides de MPCA 419 muestra una fila dentaria bien desarrollada, extendiéndose sobre su superficie posteriormente más allá del límite del proceso lateral (= proceso ectopterigoideo) del pterigoides. En taxones de serpientes actuales, si bien el conteo total de dientes sobre diversos elementos puede variar dentro de una misma especie (e.g., Kluge, 1993; Mahler y Kearney, 2006), no se conocen casos registrados de tal disparidad, entre presencia de dientes palatales vs ausencia total de los mismos. Si bien la dentición palatal bien desarrollada (sobre palatino y pterigoides) es característica en serpientes, todos los escolecofidios carecen de dentición palatal, al igual que la mayoría de los uropéltidos dentro de los aletinofidios (Mahler y Kearney, 2006; Olori y Bell, 2012). En los demás grupos de aletinofidios, la dentición palatal está típicamente presente, excepto en el caso de los "boidos" *Calabaria reindhardtii* que carece completamente de dientes palatales y *Charina bottae* que ocasionalmente carece de dientes en el palatino (Mahler y Kearney, 2006; Cundall y Irish, 2008). En el caso de *Calabaria*, no existen datos registrados de variación intraespecífica entre presencia/ausencia de dientes (Kluge, 1993), siendo la ausencia consistente, mientras que si bien en *Charina* puede haber o no dientes sobre el palatino, el pterigoides siempre es dentado (Kluge, 1993). Por lo tanto, la ausencia completa de dientes palatales en MPCA 500 y MPCA 581 en contraste con la presencia de dientes en el pterigoides en MPCA 419 indica la presencia de al menos dos taxones distintos. La ausencia de dientes palatales en *Najash rionegrina* se recupera como una autapomorfia de este taxón.

### 3) Parabasiesfenoides

El parabasiesfenoides de ambas especies muestra un rasgo autapomórfico propio del género: la presencia de un surco profundo en el rostro del parabasiesfenoides. Esto diferencia a *Najash* de la mayoría de las serpientes conocidas (Apesteguía y Zaher, 2006) y junto a la morfología vertebral indistinguible en los diferentes especímenes sustenta la asignación de ambos taxones a un mismo género. Más allá de esta similitud, el parabasiesfenoides de ambas especies difiere en otros aspectos. En la especie nueva, de mayor tamaño, la superficie posterior del cuerpo del parabasiesfenoides presenta una leve quilla media. Si bien estas crestas pueden desarrollarse a lo largo de la ontogenia (e.g., Palci et al., 2016), se descarta que el morfotipo de menor tamaño represente una forma juvenil del morfotipo de mayor tamaño, ya que en *Najash rionegrina* la superficie ventral del cuerpo del parabasiesfenoides si bien carece de quilla ventral, posee dos crestas oblicuas sobre su superficie, ubicadas lateralmente y corriendo desde el aspecto posterior de los procesos basipterigoideos hacia las esquinas posterolaterales del parabasiesfenoides (Figura 7.4). La presencia de estas crestas sería esperable en los individuos de mayor tamaño, si fueran individuos adultos del mismo taxón. De la misma manera, la morfología de los procesos basipterigoideos entre ambas formas, más proyectados lateralmente en *Najash rionegrina* y antero-posteriormente desarrollados de *Najash* sp. nov, no muestran una correlación clara que pueda deberse a variación ontogenética.

### 4) Sutura parabasiesfenoides-basioccipital

En relación a la disparidad discutida sobre el parabasiesfenoides, la sutura del mismo con el basioccipital muestra dos formas contrastantes (recta en *N. rionegrina* vs sigmoidea o escalonada en la nueva especie), las cuales no se encuentran correlacionadas con el tamaño de los individuos. Por lo que esta diferencia se considera de valor taxonómico y permite diferencia a ambas especies.

### 5) Parietal

La morfología general del parietal es similar entre ambas especies, sin embargo presentan ciertas diferencias que previamente fueron atribuidas a ontogenia (Garberoglio et al., 2019b). Aunque la cresta sagital está bien desarrollada en ambas especies y termina en un abultamiento y bifurcación posterior en el contacto con el ápice del supraoccipital, en *Najash rionegrina* la misma es más baja y ancha, mientras que en *Najash* sp. nov tanto las crestas aductoras como la cresta sagital son bien conspicuas y fuertemente desarrolladas. Además, en *Najash* sp nov., la región postorbital del parietal presenta alas laterales del parietal, en forma de expansiones convexas laterales, como las que se encuentran en *Dinilysia*, *Wonambi* y grandes boidos como *Eunectes* o *Boa* (Scanlon, 2005b), mientras que en *Najash rionegrina* el parietal sólo presenta una leve cresta sobre su superficie, sin expansión lateral. Por último, el parietal de *Najash rionegrina* es más globoso. Estas diferencias por sí solas podrían interpretarse como variación ontogenética, ya que la correlación entre tamaño mayor de los especímenes de *Najash* sp nov. y el mayor desarrollo de crestas junto a la morfología más elongada del parietal resulta similar a trayectoria observada en la serie ontogenética atribuida a *Dinilysia* (Scanferla y Bhullar, 2014). Sin embargo, algunos de los especímenes de menor tamaño asignados a la nueva especie se encuentran en un rango similar a los de los especímenes de mayor tamaño asignados a *Najash rionegrina*, por lo que no se puede reconstruir una serie ontogenética progresiva de forma clara. El desarrollo exacerbado de estas crestas del parietal en la especie de mayor tamaño podría deberse a una progresión alométrica, relacionado con el incremento de la musculatura asociada junto con el aumento de tamaño, teniendo en cuenta que rasgos similares están presentes en formas de gran tamaño corporal, como *Dinilysia*, *Wonambi* y *Eunectes*.

## 6) Supraoccipital

La forma general del supraoccipital, el contacto anterior con el parietal y la relación con los otoccipitales es diagnóstica de *Najash*. Esta morfología, junto a la gran exposición relativa del supraoccipital sobre el techo craneano, no se atribuye a un estadio juvenil como fuera propuesto por Zaher et al. (2009a) para MPCA

385, ya que la misma condición también está presente en individuos de tamaño mucho mayor y con rasgos claros de morfología adulta. Pese a que el supraoccipital de *Najash* posee una forma única para este taxón, se puede observar una variación entre dos morfotipos que permiten distinguir también a ambas especies de *Najash* a nivel específico. En *Najash rionegrina* el grado de exposición lateral es mayor y se pueden observar dos forámenes laterales a la cresta sagital, terminando el supraoccipital en un ápice terminal bifurcado. En contraste, en *Najash* sp. nov. el supraoccipital posee un grado de exposición lateral menor, conformando una forma de diamante y carece de forámenes sobre su superficie dorsal, además termina en un ápice indiviso.

#### 7) Proótico

El proótico de *Najash* es muy similar al de *Dinilysia patagonica*, aunque en la primera el contacto del proceso alar con el parietal es distintivamente en forma de una curva suave y el proótico no encierra completamente al foramen trigémino. El proótico de *Najash rionegrina* es globoso y corto, de esta manera el foramen trigémino es de forma subcircular. En cambio, en *Najash* sp. nov. el proótico es en comparación más elongado, con un proceso alar más fino y largo conformando de esta manera un foramen trigémino de forma ovalada. En ambos casos el proótico no encierra completamente al foramen trigémino, el cual se encuentra bordeado anteriormente por el parietal. La exclusión del parietal del margen anterior del foramen trigémino se observa durante el desarrollo postnatal en *Dinilysia* (Scanferla y Bhullar, 2014) y también en serpientes actuales como *Cylindrophis* (Palci et al., 2016). En los especímenes asignados a *Najash*, la participación del parietal en el margen anterior del proótico ocurre en especímenes de todas las clases de tamaños y con ambas morfologías del proótico, por lo que no se puede considerar a este rasgo como indicativo de un estadio juvenil en los especímenes de menor tamaño y con un proótico más globoso. Además, aunque generalmente en serpientes actuales el parietal es excluido del foramen trigémino por el proótico, existen excepciones como *Lichanura* (Cundall y Irish, 2008; Scanferla y Bhullar, 2014) donde el parietal también participa en el estado adultos, como se observa en *Najash*. Cabe destacar que generalmente en el cráneo altamente especializado

de los escolocofidios el parietal forma el margen anterior del poco delimitado foramen trigémino y el proótico es netamente globoso en el estado adulto, probablemente debido a una condición pedomórfica (Caldwell, 2019; Strong et al., 2019).

Otro rasgo del proótico que distingue a ambas especies de *Najash* es la exposición dorsal del proótico sobre el techo craneano, medialmente al supratemporal. En ambas especies se puede observar que el proótico contacta al margen lateral del supraoccipital, pero sólo en *Najash rionegrina* este contacto se encuentra expuesto, mientras que en *Najash* sp. nov. se encuentra recubierto por el proceso posterolateral del parietal. La condición de *Najash rionegrina* también está presente en *Anilius*, *Cylindrophis*, *Xenopeltis* y *Dinilysia* (Estes et al., 1970; Zaher et al., 2009aa). La trayectoria de desarrollo postnatal observada en *Dinilysia* indica que la exposición dorsal de una pequeña porción del proótico entre el parietal, supraoccipital, supratemporal y otoccipital no está presente en los juveniles y se alcanza en el estado adulto (Scanferla y Bhular, 2014).

#### 8) Otoccipital - Espacio yuxtaestapedial

En ambas especies los otoccipitales permanecen separados dorsalmente y la fenestra ovalis y la apertura lateral del recessus scalae tympani (= fenestra rotunda) no se encuentran ubicados dentro de un receso yuxtaestapedial formado por el proótico y el otoccipital, ya que ambas carecen de una crista circumfenestralis. Sin embargo la configuración de las crestas del otoccipital alrededor del espacio yuxtaestapedial difiere entre ambas especies de *Najash*. En *Najash rionegrina* la crista tuberalis y la crista interfenestralis permanecen separadas entre sí sobre el margen ventral de la apertura lateral del recessus scalae tympani, por lo que la tuberosidad basal del basioccipital participa del margen ventral del espacio yuxtaestapedial, la misma condición se observa en *Dinilysia patagonica* y probablemente también en *Menarana* (Palci y Caldwell, 2014; Garberoglio et al., 2019b). Por el contrario, en la nueva especie de *Najash* ambas crestas del otoccipital se contactan una a otra, extendiéndose la crista tuberalis anteriormente y contactando al proceso accesorio de la crista

interfenestralis, cerrando así la abertura lateral del recessus scalae tympani ventralmente y excluyendo al basioccipital del espacio yuxtaestapedia; condición similar a la de *Wonambi* (Scanlon, 2005b; Garberoglio et al., 2019b). Cabe destacar que en ambas especies el proótico carece de un margen posterior recubriendo al pie de la columela, por lo que la "crista proótica" no está desarrollada. Por lo tanto, ambas especies carecen de la estructura compuesta denominada crista circumfenestralis (Baird, 1960; Rieppel, 1985), ya que carecen de un receso yuxtaestapedia conformado por una cresta continua de hueso alrededor de la fenestra ovalis y la abertura lateral del recessus scalae tympani.

Dos diferencias notorias más se pueden observar entre ambos morfotipos, pero sólo se pueden corroborar en unos pocos materiales.

#### 9) Silla turca

La posición de la silla turca en MPCA 500, de acuerdo a las reconstrucciones basadas en tomografías computadas, es relativamente central en el cuerpo del parabasiesfenoides, ubicada cercanamente a la zona de contacto con el basioccipital. Esto es similar a la condición en "anilioideos" y escolecofidios (Rieppel, 1979a, 1979b). En cambio, según lo preservado en el molde interno natural en MPCA 418, la silla turca en la nueva especie se posiciona más anteriormente, como ocurre en "madtsóidos", *Dinilysia* y la mayoría de los aletínofidios (Rieppel, 1979a; Scanlon, 2005b; Zaher y Scanferla, 2012).

#### 10) Esplénial

Si bien el esplénial está preservado en pocos especímenes, en ambas especies se verifica la presencia de un esplénial grueso, como fuera considerado autapomórfico de *Najash* por Apesteguía y Zaher (2006), en base a la descripción del holotipo. El esplénial de la nueva especie (en MPCA 419) contrasta con el de *Najash rionegrina* (en MPCA 500) debido a la ausencia de una emarginación anterior del margen dorsal, con un rostro más grueso. Por lo tanto, la condición en la nueva especie de *Najash* del foramen alveolar anterior inferior difiere de la de *Najash rionegrina*, donde se encuentra presente y conformado tanto por el

dentario como por el esplenial. Aunque la ausencia de un esplenial articulado al dentario no permite determinar exactamente la relación entre ambos elementos en la nueva especie.

En conclusión, aunque algunos de los caracteres antes discutidos podrían estar influenciados por variación ontogenética, ya que existe una clara correlación entre tamaños mayores y la morfología de *Najash* sp. nov., se descarta que el morfotipo asignado a *Najash rionegrina* sea una forma juvenil del morfotipo asignado a la nueva especie. De la misma manera, la disparidad entre ambos morfotipos excede a la variación intraespecífica conocida generalmente en serpientes. Además de poseer rasgos comunes en el cráneo, anatómicamente el postcráneo es indistinguible entre ambos taxones, por lo que no se considera que puedan separarse en dos géneros distintos, considerando finalmente la presencia de dos especies cogenéricas en el Área Paleontológica de La Buitrera. Esto demuestra que la morfología vertebral en serpientes fósiles puede no ser diagnóstica a nivel específico, pero que cuando la morfología vertebral es netamente contrastante es posible determinar géneros diferentes de manera confiable (e.g., Scanferla et al., 2016), aún sobre la base de vertebras aisladas únicamente, soportando la designación de géneros válidos siempre y cuando se comparen vértebras diagnósticas y de la misma región.

### 8.3. Implicancias evolutivas de *Najash*

#### -Relaciones filogenéticas

Los análisis filogenéticos detallados en el capítulo anterior en conjunto con los análisis previos presentados en Garberoglio et al. (2019a) demuestran consistentemente y de manera robusta la posición basal de *Najash* con respecto a las serpientes modernas (Figuras 8.6-8.9, ver Figuras 7.2-7.5). En el estudio de Garberoglio et al. (2019a) también se incluyó a *Najash rionegrina*, principalmente la información provista por el cráneo completo (MPCA 500) y el holotipo (MPCA 390-398, 400), en una versión ampliada de la matriz combinada de Simões et al. (2018) con algunos cambios en la codificación de ciertos caracteres y la incorporación de un mayor número de serpientes (actuales y fósiles) como terminales taxonómicas (para detalles ver el Material Suplementario de Garberoglio et al. [2019a]). Al igual que *Najash*, también *Dinilysia* y las "madtsóidas" son recuperadas como formas basales en todos los análisis aquí realizados, aún en el contexto de nuevas topologías morfológicas y moleculares para las serpientes vivientes, que contrastan radicalmente entre sí y con análisis previos recientes (e.g., Reeder et al., 2015; Pyron, 2017). Estos análisis también sugieren en gran medida una posición basal de las serpientes marinas del Cretácico, los simoliófidios (e.g., Figuras 8.6, 8.7), recuperados por fuera de Serpentes para ambos sets de datos, aunque sólo mediante inferencia bayesiana para la matriz osteológica basada en Caldwell et al. (2015).

La posición de los escolecofidios varía dramáticamente entre los diversos resultados obtenidos. A excepción del análisis de máxima parsimonia de la matriz basada en Caldwell et al. (2015), el resto de análisis de los datos morfológicos de ambas matrices soportan una posición derivada de los escolecofidios entre las serpientes modernas (Figuras 8.6, 8.8, 8.9). Sin embargo, el análisis combinado de la matriz de Simões et al. (2018) las recupera en la base de Serpentes como el grupo hermano del resto de las serpientes vivientes (Figura 8.7), debido evidentemente a una fuerte señal molecular. Aún frente al desacuerdo obtenido entre los diferentes análisis para la posición de los escolecofidios entre las

serpientes modernas, la consistente posición basal de *Najash* y otras serpientes fósiles (*Dinilysia*, "madtsóidos") indica que las serpientes vivientes se originaron a partir formas de cuerpos grandes y de boca amplia (Caldwell, 2007), de hábitos terrestres y ampliamente distribuidas a lo largo del Mesozoico de Gondwana. Esto demuestra que la condición que exhiben los escolecofidios hoy día es altamente derivada (independientemente de su posición filogenética dentro de Serpentes) y que no representa la condición ancestral del grupo, siendo ésta mucho más similar a la morfología que hoy día exhiben aletínofidios basales como *Anilius* o *Cylindrophis*. La inclusión de *Najash rionegrina* en el análisis de gran escala de la matriz combinada de Simões et al. (2018), con un gran número de grupos externos que permite evaluar la relación de las serpientes entre los escamados, recupera nuevamente a las serpientes como el grupo hermano de los mosasauroides (*Aigialosaurus*, *Adriosaurus* y *Dolichosaurus*), emparentado a los iguánidos y los anguimorfos (Figura 8.7), conformando el clado Toxicofera (Vidal y Hedges, 2005).

Finalmente, los análisis de máxima parsimonia de la matriz morfológica usada para evaluar las relaciones internas de las serpientes encuentra a *Najash*, *Dinilysia* y los "madtsóidos" relacionados formando un clado (alternativamente forman un grado en un análisis de inferencia bayesiana), evidenciando que la similitud entre estas formas puede deberse a un estrecho parentesco. A su vez, *Najash* y *Dinilysia* son recuperados como grupos hermanos en el estudio exhaustivo de las relaciones filogenéticas entre los madtsóidos por Gómez et al. (2019), soportando hipótesis previas de su estrecho parentesco (e.g., Caldwell et al., 2008). En dicho análisis ambas se ubican basales a un clado que incluye a las formas estrictamente consideradas parte de Madtsoiidae (Figura 8.10). Cabe destacar que este estudio incorporó la gran mayoría de las formas fósiles consideradas como madtsóidas o afines en la misma matriz presentada por Garberoglio et al. (2019a), pero con un mayor muestreo de caracteres vertebrales (ya que casi todos estos taxones están representados únicamente por material vertebral) tomados de estudios abarcativos previos de madtsóidos como los de Vasile et al. (2013) y Rio y Mannion (2017).

## -Aspectos anatómicos

### Postcráneo - pérdida y reducción de los miembros

El grado de contacto entre la pelvis y el esqueleto axial en *Najash* es altamente reducido en cuanto a la morfología típica de otros lagartos con la totalidad de los miembros (Zaher et al., 2009aa), pero el contacto entre el ilion y el proceso transversal del sacro está claramente presente y de manera funcional. Sin embargo, si los miembros robustos de *Najash* cumplían una función en la locomoción, apareamiento, o ninguna, es un debate que no se puede resolver por el momento. Lamentablemente, se desconoce gran parte de la morfología de la región cloacal y caudal en *Dinilysia*, aunque la misma muestra similitud con lo observado en *Najash* (Garberoglio et al., 2019c). En los simoliófididos, como *Pachyrhachis*, el ilion también mantiene contacto con la cintura pélvica, pero mediante una conexión ligamentaria con los procesos del sacro no fusionados (Palci et al., 2013b).

La posición basal de estas formas con miembros posteriores terrestres y marinas obtenidas en gran parte de los análisis filogenéticos indica que las serpientes retuvieron miembros posteriores desarrollados y cinturas pélvicas con contacto entre sacro y el esqueleto axial por un tiempo sustancial desde su origen, desde aproximadamente 170 millones de años de acuerdo a las formas geológicamente más antiguas conocidas (Caldwell et al., 2015) hasta aproximadamente 100 millones de años. Esto indica que: (1) la reducción y pérdida de la cintura pectoral y los miembros anteriores probablemente ocurrió mucho antes, dada la ausencia definitiva de estas estructuras en los simoliófididos y la falta de evidencia de su presencia de *Najash*, *Dinilysia* y los madtsóididos, y éste constituyó probablemente un evento clave en la radiación temprana de las serpientes, mucho antes de la radiación y el origen de las formas modernas (el grupo corona Serpentes); (2) la ausencia de miembros anteriores y la presencia de miembros posteriores constituyó un plan corporal exitoso que perduró al menos

por unos 70 millones de años, en lugar de sólo una fase intermedia entre formas con miembros y formas ápodas; y (3) el origen de las serpientes modernas estuvo caracterizado por una reducción mayor en los miembros posteriores y la cintura pélvica, incluyendo la pérdida del contacto con el sacro.

Alternativamente, la posición derivada de los simoliófidios como grupo hermano de los macrostomados recuperada en algunos análisis, indicaría que la pérdida del contacto con el sacro y la reducción marcada de los miembros posteriores ocurrió previo al origen de las serpientes modernas y luego fueron re-adquiridos en los simoliófidios, tomando la opción estrictamente más parsimoniosa. Sin embargo, bajo este esquema filogenético resultaría más probable el escenario en donde la reducción y pérdida de la cintura pélvica y los miembros posteriores haya ocurrido independientemente en diversos grupos.

#### Postcráneo - pérdida de los intercentros axiales

Ambas especies de *Najash* presentan características importantes en sus vértebras cervicales y caudales, previamente desconocidas. Estos nuevos datos, combinados con la descripción de un nuevo espécimen de *Dinilysia* (MACN-RN-1016), evidencian la presencia de intercentros cervicales y caudales libres en estas formas basales, revelando aspectos importantes de la evolución del grupo y permitiendo esclarecer la homología de ciertos rasgos del postcráneo entre las serpientes modernas y otros lagartos.

En todos los escamados, a excepción de los gecónidos y los xantúsidos (Hoffstetter y Gasc, 1969), los intercentros axiales están restringidos a la región cervical y caudal (Figura 8.11). El sistema de intercentros cervicales ("Cervical Intercentrum System", CeIS) está compuesto por un elemento único intercentral, que en muchos escamados articula con un pedúnculo o pedicelo de hueso que surge del centro vertebral, de posición variable, denominado hipapófisis. La posición de la hipapófisis puede ser anterior en el centro, posterior en el centro, o sobre el contacto entre centros sucesivos, quedando el elemento intercentral realmente en una posición "intercentral" propiamente dicha. Cuando el intercentro

contacta a ambos centros, nunca se fusiona, aunque puede fusionarse cuando articula con una hipapófisis rostral o caudal. El sistema de intercentros caudales ("Caudal Intercentrum System", CaIS) difiere sustancialmente del CeIS. El intercentro propiamente dicho forma un arco de hueso (el arco hemal) que protege a la arteria del nervio caudal junto a los nervios y vasos asociados. El intercentro hemal generalmente forma un arco de hueso en forma de "Y", denominado chevrón. El borde distal del chevrón generalmente funciona como zona de anclaje de músculos y ligamentos de la musculatura hipaxial. Generalmente, ambos lados del arco hemal/chevrón contactan con el centro mediante un par de pedúnculos o hemapófisis. Estas hemapófisis se ubican generalmente posteriormente sobre los centros caudales, aunque en algunos casos se ubican en la zona intercentral y en algunos escamados los chevrones se fusionan con las hemapófisis, por ejemplo en las anfisbenas (Hoffstetter y Gasc, 1969). En escamados con adaptaciones especializadas a la locomoción acuática, las espinas de los arcos hemales pueden ser elongadas distalmente, incluso más que las espinas neurales, aumentando de esta manera el aspecto lateral de la cola que genera la propulsión caudal, incrementando la masa muscular generadora de fuerza.

La caracterización clásica del CaIS y el CeIS en serpientes por parte de Hoffstetter y Gasc (1969), fue basada en la descripción de formas vivientes. La región "cervical" en serpientes se consideró tradicionalmente ausente e irreconocible, debido a la ausencia de cintura pectoral como "landmark" o punto clave. Trabajos más recientes, observando tanto la anatomía de serpientes vivientes y fósiles, permiten discernir un "cuello" en serpientes sobre la base de caracteres osteológicos y miológicos, por lo que las serpientes poseen vértebras cervicales diagnosticables (Caldwell y Albino, 2002; Caldwell y Calvo, 2008; Tsuihiji et al., 2012; Palci et al., 2013b). Esta distinción no resulta trivial, ya que en las serpientes el cuello/región cervical podría predecirse por la presencia de elementos del CeIS, homólogos con las hipapófisis e intercentros de otros lagartos. Un estudio de la expresión de los genes HOX (Cohn y Tickle, 1999), examinando el desarrollo en *Python*, concluyó que la identidad troncal se encontraba sobre-impuesta a la región cervical en serpientes, basada en la

presencia de costillas anteriores. Sin embargo, Caldwell (2003) responde a esta interpretación indicando que las costillas cervicales no fueron re-adquiridas en serpientes - el patrón morfológico usado por Cohn y Tickle (1999) para determinar identidad troncal - sino que son un carácter plesiomórfico para todos los vertebrados, incluyendo a cualquier grupo que pudiera ser considerado el grupo hermano de las serpientes. La presencia de hipapófisis a lo largo de gran parte de la columna en muchos grupos modernos de serpientes indica que la identidad cervical, no la troncal, ha dominado el desarrollo y evolución de la región precloacal en serpientes (Caldwell, 2003). Como resultado, si la "cervicalización" ha dominado la evolución del cuello y tórax en serpientes, sería esperable que la región cervical en serpientes sea claramente demarcable y que la región cervical en serpientes fósiles muestre la presencia de intercentros libres articulados con hipapófisis en las cervicales anteriores, posteriormente al atlas-axis.

Con respecto al CalS, las serpientes modernas no poseen chevrones o arcos hemales en forma de "Y", en cambio poseen generalmente procesos hemapofisarios pares, dirigidos ventralmente (Hoffstetter y Gasc, 1969; Rieppel y Head, 2004). Estos procesos en serpientes han sido considerados tradicionalmente como el intercentro, aunque son clásicamente llamados "hemapófisis". Claridad sobre esta problemática es revelada por medio de formas fósiles, donde se han encontrado especímenes con elementos caudales bien articulados que incluyen hemapófisis distintivas y chevrones/intercentros articulados: *Eupodophis descouensi*, *Haasiophis terrasanctus* y *Wonambi naracoortensis* (Scanlon y Lee, 2000; Rage y Escuillie, 2000; Palci et al., 2013b). Pese a estas anatomías observadas, la homología entre estos fósiles con el CalS y CelS ha sido rechazada por otros autores (Rieppel y Head, 2010; Zaher y Scanferla, 2012). Aquí, la evaluación de nuevos especímenes y nuevas observaciones de especímenes previamente conocidos de *Dinilysia* y *Najash* permiten clarificar estas cuestiones.

En el CelS de serpientes modernas intercentros libres no son conocidos, aparte de aquellos en el complejo atlas-axis. La única vértebra que retiene un intercentro libre claro entre las serpientes modernas es al atlas. La primer

vértebra, excepto en los uropeltidos, está formada por los arcos neurales y el intercentro, ya que el centro del atlas se incorpora al axis formando el proceso odontoideo (Hoffstetter y Gasc, 1969). El axis de serpientes modernas presenta dos proyecciones ventrales, siendo la condición usual que la anterior esté suturada al axis, aunque puede fusionarse (e.g., en la mayoría de los uropeltidos o en *Xenopeltis*), mientras que la proyección ventral posterior siempre está fusionada (Scanlon, 2004; Zaher et al., 2009aa). Según Hoffstetter y Gasc (1969), estas proyecciones ventrales representan al segundo y tercer intercentro y las restantes "hipapófisis" post-axiales están compuestas por intercentros fusionados. Otros autores, en base a evidencia embriológica (Gauthier et al., 2012), consideran que los intercentros se han perdido en serpientes modernas en vértebras posteriores al complejo atlas-axis. El desarrollo en embriones de serpientes macrostomadas muestra que las proyecciones ventrales post-axiales son el resultado de osificación distal desde el pleurocentro (Gauthier et al., 2012). Previamente a la descripción de las primeras cervicales de *Dinilysia* (Caldwell y Calvo, 2008), no se conocía otra forma con hipapófisis con superficies articulatorias cóncavas e intercentros libres (ver Palci et al., 2013b para los registros más nuevos de serpientes con intercentros). También fue notado en su momento por Caldwell y Calvo (2008) que el axis de *Yurlunggur* (ver Scanlon, 2004) posee una concavidad elíptica en la punta distal de la hipapófisis. También, el primer intercentro del axis de *Yurlunggur* está posiblemente suturado, o sólo parcialmente fusionado al centro (Scanlon, 2004). En el axis de *Dinilysia*, ambos intercentros están suturados, el primero directamente al centro y el segundo a la primer hipapófisis (Figura 8.12). La presencia de hipapófisis posteriores en *Dinilysia*, *Najash* (Figura 8.12, ver Capítulo 4), potencialmente *Yurlunggur* y otros madtsóidos (Gómez y Báez, 2005), combinado con la presencia de intercentros no fusionados sólo se observa en mosasaurios (Russell, 1967), dolicosaurios (Caldwell, 2000), pontosaurios (Caldwell, 2006) y adriosaurios (Palci y Caldwell, 2007). Los varanoideos han sido comparados con los mosasaurios, pero la condición descrita para *Najash* y *Dinilysia* (Capítulo 4; Garberoglio et al., 2019c) es más similar a la de los mosasaurios, mientras que los varanoideos se asemejan

a las serpientes modernas. En *Varanus*, la hipapófisis no es un pedúnculo redondeado u ovalado que se extiende levemente sobre el centro y exhibe una depresión cóncava distal; en cambio, es una estructura larga y fina, a la que un supuesto intercentro único que lleva una epifisis cartilaginosa se ancla en la porción distal. La condición de las cervicales de *Dinilysia* y *Najash* indica la presencia de intercentros cervicales no fusionados articulando con proyecciones ventrales posteriores (hipapófisis) del centro, posteriormente al axis. Esto implica, como muestra la evidencia embriológica, que los intercentros se han perdido posteriormente al complejo atlas-axis en serpientes macrostomadas (Gauthier et al., 2012) y que las hipapófisis de las serpientes macrostomadas pueden ser consideradas homólogas a las hipapófisis de otras serpientes fósiles y escamados no ofidios. Sin embargo, falta evidencia embriológica sobre el desarrollo y la condición en serpientes modernas no-macrostromadas y para la serie cervical de *Dinilysia* fue propuesta una posible fusión del intercentro en las hipapófisis posteriores (Caldwell y Calvo, 2008), aunque no se observa claramente y la última hipapófisis/intercentro en el espécimen en cuestión está dañada. Mientras que la pérdida "aparente" del intercentro podría haber sido precedida por un evento de fusión del mismo a la hipapófisis, no hay evidencia que soporte tal fusión y la simple pérdida del elemento resulta la alternativa más parsimoniosa, soportada por toda las líneas de evidencia recientes. Ya que el primer elemento ventral del axis (el segundo intercentro en la columna) en *Dinilysia*, *Najash* y posiblemente *Yurlunggur*, se sutura directamente al centro sin el desarrollo de una hipapófisis, el primer elemento ventral del axis en serpientes modernas puede considerarse como el segundo intercentro únicamente. Esto indica que el segundo intercentro (el primer elemento ventral del axis), que se fusiona directamente al centro en algunos taxones actuales (pero generalmente permanece suturado), es el último intercentro presente en serpientes modernas, mientras que los restantes se han perdido y sólo quedan las hipapófisis.

En el caso del CalS de las serpientes modernas, las vértebras postcloacales presentan proyecciones ventrales de los centros caudales, usualmente pares y casi nunca contactando entre sí distalmente. Existen algunas

excepciones, como en algunos colubroideos, en donde en los machos los procesos distales son elongados y recurvados medialmente contactándose en la línea media (e.g., Keiser, 1970), o en serpientes marinas (hydrophiinae) donde las hemapófisis son muy elongadas y se fusionan distalmente formando un arco completo (McDowell, 1969). Por otra parte, en algunos taxones actuales, sólo hay un único proceso en las vértebras postcloacales, denominado "hipapófisis caudal", como en los uropéltidos o la mayoría de los hidrofinos (Hoffstetter y Gasc, 1969; McDowell, 1969). Estas estructuras de las vértebras caudales en serpientes generalmente se denominan 'hemapófisis' y han sido consideradas tradicionalmente como intercentros caudales fusionados al pleurocentro (Hoffstetter y Gasc, 1969; Rieppel y Head, 2010). Sin embargo, otros autores consideran que las serpientes modernas han perdido los intercentros a lo largo de la columna (a excepción del complejo atlas-axis) y que las hemapófisis representan sólo crecimientos del pleurocentro y son por lo tanto homólogas a las hemapófisis de otros lagartos (Gauthier et al., 2012; Palci et al., 2013b). La presencia de intercentros postcloacales (chevrones verdaderos) articulando (no fusionados) con proyecciones ventrales del centro (hemapófisis) en *Dinilysia* sustenta esta homología (Figura 8.13; Garberoglio et al., 2019c), estando los arcos hemales/chevrones (intercentros) ausentes en el CaIS de las serpientes actuales. Esto también está soportado por la naturaleza pareada típica de estos procesos en serpientes actuales, ya que las hemapófisis son pares en otros escamados (cuando están presentes), mientras que los chevrones usualmente forman un único elemento fusionado distalmente. Procesos posteroventrales similares a los de *Dinilysia* también se encuentran presentes en *Najash*, aunque fueron originalmente interpretados de distinta manera. Pese a que los chevrones articulados no se han preservado en ninguno de los especímenes (aunque se conoce un número relativamente bajo de vértebras caudales), la morfología de las hemapófisis con superficies articulatorias iguales a las presentes en *Dinilysia* (ver Capítulos 4 y 5) sugiere fuertemente la presencia de estos elementos en *Najash*. De la misma manera, procesos similares también fueron reportados en madtsóidos, pero han sido interpretados de diversas maneras en la literatura.

Estos fueron descritos como las típicas "hemapófisis" de serpientes derivadas homólogas a las presentes en serpientes actuales, por lo tanto consideradas de esta manera como intercentros fusionados (Scanlon, 1993; Albino, 1994; Rage, 1998; Rieppel et al., 2002; Zaher y Scanferla, 2012) o alternativamente como verdaderas hemapófisis, es decir homologas a las de otros escamados no ofidios (Scanlon y Lee, 2000; Gómez y Báez, 2005; Scanlon, 2005a; Laduke et al., 2010; Vasile et al., 2013). Las nuevas evidencias de *Dinilysia* y *Najash* confirman las interpretaciones de estos últimos autores.

Previamente, evidencias de CalS completo (hemápofisis + chevrones) en serpientes fósiles estaban restringidas a una única vértebra caudal aislada con chevrones referida a *Wonambi* (Scanlon y Lee, 2000) y a las serpientes marinas *Eupodophis* y *Haasiophis* (Rage y Escuillié, 2000; Palci et al., 2013b). Sin embargo, la condición en *Wonambi* fue cuestionada por Rieppel et al. (2002), quienes cuestionan la asignación de la vértebra preservada con chevrones por Scanlon y Lee (2000) a *Wonambi* (el sitio fosilífero, Riversleigh, es un extenso bonebed de materiales en general desarticulados) e interpretan a los procesos posteroventrales en madtsóidos como "hemapófisis modificadas" no articuladas con chevrones. El CalS de los simoliófidios *Eupodophis* y *Haasiophis* (Rage y Escuillié, 2000; Palci et al., 2013b) es muy diferente entre sí y también contrasta con el de *Dinilysia*. Los cortos chevrones en forma de espátula de *Haasiophis* articulan con hemapófisis posteroventrales, pero son cortos y posteriormente dirigidos, mientras que los de *Eupodophis* aparentemente articulan con hemapófisis reducidas o incluso con el borde del centro (Palci et al., 2013b) y son mucho más elongados que los de *Haasiophis* y *Dinilysia*, lo cual es esperable para una forma marina (Romer, 1956). Notablemente, la homología de las estructuras caudales de estas serpientes marinas, complejas en parte por la peculiar morfología y la preservación de los fósiles, han sido ampliamente debatidas e interpretadas tanto como estructuras neomórficas no homologas al CalS (Rieppel et al., 2003; Rieppel y Head, 2004) o como chevrones verdaderos (Rage y Escuillié, 2000; Palci et al., 2013b).

Para esclarecer la evolución del CeLS y el CaLS en serpientes, Garberoglio et al. (2019c) llevaron a cabo un análisis filogenético derivado de la matriz morfológica de Caldwell et al. (2015), con la adición de un carácter extra y algunos cambios en la codificación de ciertos caracteres en *Dinilysia patagonica* y *Najash rionegrina* (ver Apéndice), derivados de la descripción de nuevos especímenes de *Dinilysia* y la reinterpretación de la región cervical y cloacal-caudal del holotipo de *Najash rionegrina*. Los resultados muestran una topología similar a la del estudio previo de Caldwell et al. (2015). Consistente con otros análisis previos (Zaher y Scanferla, 2012; Hsiang et al., 2015), *Najash* y *Dinilysia* se recuperan como serpientes basales por fuera de Serpentes y los simoliófidios se recuperan más derivados, como macrostomados basales (Figura 8.14).

La morfología del CeLS y el CaLS en *Najash*, *Dinilysia* y madtsóidos indica que la combinación exhibida por ciertos escamados no ofidios de intercentros cervicales y caudales no fusionados, articulando con hipapófisis y hemapófisis distintivas, respectivamente, define la condición plesiomórfica de ofidios. El mapeo de estas estructuras en el re-análisis de las relaciones entre serpientes indica nuevamente que en el CaLS, las hemapófisis de las serpientes modernas son homólogas a las de otros escamados no ofidios. Sin embargo, los chevrones se han perdido en las serpientes modernas, pero no en las serpientes mesozoicas. En el CeLS, las hipapófisis de las serpientes modernas son homólogas a las hipapófisis de otros escamados no ofidios y no se puede concluir que haya intercentros presentes más allá del atlas-axis. Estos resultados se condicen con la pérdida de intercentros cervicales y caudales (post atlas-axis) propuesta en serpientes modernas (Gauthier et al., 2012), pero no en todas las serpientes, como muchos fósiles muestran. Todos los fósiles con intercentros libres presentes (ya sea observado o inferido), se ubican por fuera de Macrostromata, por lo que la presencia de intercentros no contradice la evidencia embriológica de Gauthier et al. (2012). Una adherencia estricta a la topología obtenida (Figura 8.14) y el esquema filogenético tradicionalmente considerado (Zaher y Scanferla, 2012; Hsiang et al., 2015; Reeder et al., 2015; Pyron, 2017; aunque ver Palci et al., 2013b, para una posición alternativa, más basal, para los simoliófidios) indica que

los intercentros post-axiales se perdieron previo a la evolución del grupo corona Serpentes (aletinofidios y escolecofidios, las serpientes modernas), pero fueron re-adquiridas (una reversión), en los simoliófidios. Una lectura estricta estaría soportada también por el hecho de que los escolecofidios presentan hipapófisis anteriores sin intercentros y carecen de intercentros caudales completamente ya que tienen colas significativamente cortas (<20 vértebras) y carecen de hemápofisis (List, 1966; Hoffstetter y Gasc, 1969); aletinofidios basales como *Anilius* poseen hipapófisis cervicales y hemapófisis caudales sin intercentros, y los uropéltidos poseen hipapófisis caudales y cervicales. Sin embargo, se recomienda una aproximación más cauta a la lectura de este esquema filogenético, particularmente cuando taxones fósiles antiguos están anidados dentro de grupos actuales (simoliófidios en este caso). En el caso de la filogenia de la Figura 8.14 y otras similares (e.g., Hsiang et al., 2015), los uropéltidos, escolecofidios y anilioideos son basales a los simoliófidios, los cuales son conocidos por fósiles de hace aproximadamente 95 millones de años y el clado que forman no posee representantes vivos, pero hay que tener en cuenta que estas formas vivientes no son formas tempranas, sino formas actuales (y por lo tanto divergencias recientes) de sus respectivos clados tempranos. Son literalmente 95 millones más jóvenes que los simoliófidios, por lo que si la suposición filogenética es correcta (aunque los resultados obtenidos son dispares, ver Capítulo 7), los miembros de su clado de hace 95 millones de años (no representados en el registro fósil), podrían mostrar dos condiciones: presencia de intercentros caudales y cervicales, como los simoliófidios; o una condición que soporte la lectura estricta del esquema filogenético mencionado arriba. Sugerimos una lectura menos estricta como posible, predictiva en ausencia de datos empíricos al momento (pero que podría ser confirmada por nuevo material fósil de anilioideos o uropeltidos o una revisión filogenética que recupere a los simoliófidios más basales, ver más abajo). Una lectura relajada del esquema filogenético obtenido, propone que en vez de un único evento de pérdida de un rasgo, con la re-adquisición o re-evolución (Rieppel et al., 2003) como la explicación primaria del patrón filogenético de cambio morfológico, se considera como una predicción viable o alternativa a la re-

evolución a múltiples eventos de pérdida del intercentro, entre las serpientes no macrostomadas y nuevamente en las macrostomadas. Bajo este modelo, los simoliófidios son el grupo fósil mejor conocido en la base de macrostomados y muestran la morfología plesiomórfica para ese clado hace 95 millones de años. Esto es consistente con un escenario similar para la presencia de miembros posteriores bien desarrollados en estas serpientes, bajo este esquema filogenético. Alternativamente, los simoliófidios son recuperados nuevamente por fuera de Serpentes (Figuras 8.6-8.9) en base a otras evidencias filogenéticas, expandiendo el análisis basado en la matriz de Cadwell et al. (2015) más allá del holotipo de *Najash rionegrina*, incluyendo información sobre los nuevos especímenes, una revisión mayor de la matriz y el agregado de taxones relevantes (principalmente otros madtsóidos con material craneano). La posición basal de los simoliófidios plantea la posibilidad de una radiación basal de formas con miembros posteriores desarrollados y otros caracteres plesiomórficos en el postcraneo, como la presencia de intercentros. Este escenario indica la posibilidad de un único evento de pérdida de los intercentros cervicales y los intercentros caudales (los chevrones), previo al origen de las serpientes modernas, así como un evento de reducción marcado de los miembros posteriores, ligado a una pérdida del contacto sacro-pélvico funcional como fuera discutido previamente.

### Cráneo - región orbital

Basado en criterios morfológicos y topológicos (Patterson, 1982), la región orbital de MPCA 500 muestra claramente la presencia de un hueso yugal conspicuo y de gran tamaño enmarcando completamente la órbita posteroventralmente (Figuras 8.15. 8.16). Como fuera descrito en el Capítulo 4, este elemento en *Najash rionegrina* muestra la morfología típica del yugal en escamados no ofidios (e.g., Figura 8.17) y es similar anatómicamente al hueso circumborbital presente en *Dinilysia* y *Yurlunggur* (Estes et al., 1970; Scanlon, 2006; Palci y Caldwell, 2013). La identificación inequívoca de este elemento en *Najash* es consistente con la identificación de este hueso en las serpientes

anteriormente mencionadas y otras formas fósiles como *Pachyrhachis* y *Eupodophis* (Caldwell y Lee, 1997; Palci et al., 2013b) y a su vez soporta la homología primaria propuesta entre el hueso posterior de la órbita en serpientes fósiles y actuales como el yugal, no el postorbital. Esto indica que el postorbital se encuentra ausente en las serpientes conocidas, lo que demuestra que este hueso se perdió tempranamente en la evolución de los ofidios (Figura 8.6), teniendo sentido que haya ocurrido junto con la pérdida del escamoso y la arcada temporal superior y que probablemente este evento haya sido previo a la pérdida de los miembros anteriores, una condición común en varios escamados (e.g., gecos, *Heloderma*, *Lanthanotus*). La morfología del yugal en *Najash* también es única entre las serpientes conocidas, mostrando aspectos plesiomórficos presentes en otros escamados no ofidios. En *Najash rionegrina* el yugal no sólo contacta posteroventralmente al maxilar, sino también al ectopterigoides y la rama horizontal, se extiende anteriormente hasta contactar al prefrontal y el palatino (en ausencia del lacrimal), excluyendo totalmente al maxilar de la órbita. Esto implica por un lado que la pérdida del lacrimal precede a la reducción de la rama horizontal del yugal y por otro lado que la articulación bien definida entre el yugal y los elementos que forman el arco maxilar en *Najash* implica una quinesis mandibular limitada, similar y probablemente aún menor a la presente en *Dinilysia* y aletinofidios basales como *Cylindrophis* (Frazzetta, 1970; Cundall, 1995). Ésto indica a su vez que la reducción de la rama anteroventral de este elemento permitió la liberación del maxilar como una unidad con cierta movilidad independiente del resto del cráneo. Consistente con una mayor rigidez del maxilar firmemente conectado con el yugal y el ectopterigoides, en *Najash* el yugal posee un proceso posteroventral sumamente robusto (Figuras 8.15, 8.16), mucho más que lo observado en cualquier otra serpiente conocida, similar al de *Heloderma* (Figura 8,17). Este proceso es identificado como el punto de anclaje del ligamento quadratomaxilar típico de las serpientes (Palci y Caldwell, 2013), lo que demuestra un punto de inserción amplio formado entre el yugal, ectopterigoides y el borde distal del maxilar para este ligamento, el cual sería correcto denominarlo como el

ligamento quadratoyugalmáxilar al igual que en otros lagartos, ya que frecuentemente el yugal se encuentra presente en serpientes (Caldwell, 2019).

### Cráneo - región ótica y crista circumfenestralis

La presencia y composición de la crista circumfenestralis en serpientes resulta un carácter complejo y altamente debatido (Baird, 1960; Rieppel 1985; Palci y Caldwell, 2014; Caldwell, 2019), cuya presencia ha sido considerada como una sinapomorfia de los ofidios (e.g., Rieppel y Zaher, 2001; Zaher et al., 2009aa; Zaher y Scanferla, 2012). Casi todas las serpientes actuales poseen una crista circumfenestralis, una estructura formada por una cresta continua de hueso que forma una cavidad única encerrando a la fenestra ovalis y la apertura lateral del recessus scalae tympani (Baird, 1960; Palci y Caldwell, 2014). La crista circumfenestralis se compone de 3 crestas del otoccipital y el proótico, tuberalis, interferenestralis (ambas del otoccipital) y prootica (del proótico), que se conectan o, a veces, fusionan formando una especie de cámara, el receso yuxtaestapedial, para el saco de fluido perilinfático expandido que emerge desde la abertura lateral del recessus scalae tympani y rodea al pie de la columela (Palci y Caldwell, 2014). Argumentos soportando la presencia de una crista circumfenestralis completa (Apesteguía y Zaher, 2006; Zaher et al., 2009aa; Zaher y Scanferla, 2012) o sólo la presencia de las crestas por separado (Estes et al., 1970; Caldwell y Calvo, 2008; Palci et al., 2013a; Palci y Caldwell, 2014; Garberoglio et al., 2019b) han sido largamente debatidos para las formas fósiles *Dinilysia* y *Najash*. Sin embargo, la mayoría de las interpretaciones previas sobre *Najash* han sido en base al cráneo parcial MPC 385, donde el otoccipital se encuentra incompleto. Como fuera descrito en los capítulos 4 y 5, los nuevos materiales de *Najash* demuestran que la crista circumfenestralis como tal se encuentra ausente en este taxón, ya que carece de un receso yuxtaestapedial conformado en la región ótica, al igual que *Dinilysia*. En *Najash*, al menos dos de las crestas que intervienen en la formación de esta estructura se pueden identificar por separado. Estas son la crista interferenestralis, que separa a la fenestra oval de la fenestra rotunda (=

apertura lateral del recessus scalae tympani) y la crista tuberalis, que separa al foramen del nervio vago de la fenestra rotunda (subdividiendo de esta manera a la fissa metotica original). Sin embargo, la crista prootica se considera ausente en ambas especies de *Najash* (Caldwell y Calvo, 2008; Garberoglio et al., 2019a, 2019b), ya que el pie de la columela no es recubierto anteriormente por el proótico (Figura 8.18), el cual simplemente forma el margen superior y anterior de la fenestra ovalis, por lo que en ausencia de una de las crestas que la constituyen, claramente la crista circumfenestralis es considerada ausente. Además, en *Najash rionegrina* la crista tuberalis y la crista interfenestralis permanecen separadas (Figura 8.18), con la tuberosidad basal del basioccipital participando en el margen ventral de la apertura lateral del recessus scalae tympani. Esta misma condición se observa en *Dinilysia* (Palci y Caldwell, 2014), *Menarana* (LaDuke et al., 2010) y probablemente también en *Sanajeh* (Wilson et al., 2010). Justamente, el contacto entre ambas crestas ocurre en las serpientes actuales (aunque hay excepciones) y es un pre-requisito para la formación de la crista circumfenestralis (Palci y Caldwell, 2014), por lo que se puede considerar esta estructura ausente en estos taxones independientemente de la presencia de las crestas que la constituyen. En contraste, en *Najash* sp. nov. la crista tuberalis y la crista interfenestralis se contactan entre sí, excluyendo al basioccipital del espacio yuxtaestapedia. Esta misma condición se puede observar en *Wonambi* (Scanlon, 2005a). Sin embargo, esto no indica la presencia de una crista circumfenestralis desarrollada en la nueva especie de *Najash*, ya que como se mencionó previamente el proótico carece de una "crista prootica" desarrollada recubriendo a la columela en ambas especies.

La ausencia de la crista circumfenestralis en *Najash* y otras serpientes fósiles plantea que esta característica anatómica no es un carácter que define a todo el grupo, como ha sido considerado previamente en gran parte de la literatura (Rieppel y Zaher, 2001; Zaher et al., 2009aa; Zaher y Scanferla, 2012), sino que la conformación de una estructura de crestas de hueso rodeando el espacio yuxtaestapedia (área donde se encuentran la fenestra ovalis y el recessus scalae tympani) y conformando un receso yuxtaestapedia propiamente dicho es algo

propio únicamente de las serpientes actuales (Serpentes). Sin embargo, existen excepciones y esta estructura no está presente en todas las especies (Rieppel y Zaher, 2001; Palci y Cadlwell, 2014; Strong et al., 2019) e incluso presenta una morfología altamente variable entre las formas vivientes (e.g., Figura 8.18). Pese a la ausencia de la crista circumfenestralis en *Najash* y otras serpientes fósiles, no se descarta la presencia de un circuito re-entrante de fluido perilinfático, aunque no completamente rodeado por un sistema de crestas de hueso, como ocurre en algunos casos particulares de serpientes actuales que carecen de una crista circumfenestralis completamente desarrollada (Rieppel y Zaher, 2001; Palci y Cadlwell, 2014).

Finalmente, la variabilidad observada en ambas especies de *Najash* en la organización de las crestas que constituyen en serpientes más derivadas la crista circumfenestralis, junto a la variabilidad observada en esta región ótica alrededor del espacio yuxtaestapedial en las serpientes actuales (Figura 8.18; ver Palci y Caldwell, 2014), invita a reconsiderar la homología de la crista circumfenestralis entre las serpientes actuales, al menos en cuanto a la exclusión de la tuberosidad basal del espacio yuxtaestapedial. Frente a esta variación, resulta probable que la conformación de esta estructura compleja no sea homóloga en Serpentes y que no haya sido adquirida de forma paulatina y una única vez, sino que en cambio la sinapomorfía de todos los ofidios sea la presencia de un circuito re-entrante de fluido perilinfático alrededor del pie de la columela (Caldwell, 2019), a partir del cual en diferentes grupos se desarrolló un sistema de crestas de hueso rodeando a la columela, formando una cámara o un domo alrededor de las estructuras blandas.

Otro aspecto a destacar de la región ótica en *Najash* es el gran tamaño de la capsula ótica. Esta característica se observa también en otras serpientes fósiles, entre ellas *Dinilysia*, *Wonambi*, *Yurlunggur* y *Sanajeh* (Scanlon, 2005b; Zaher et al., 2017; Palci et al., 2018; Caldwell, 2019). De acuerdo a los resultados filogenéticos obtenidos, este rasgo podría ser considerado alternativamente como plesiomórfico en serpientes o como una sinapomorfía en común entre estas formas. Este rasgo es algo característico que agrupa a estos taxones en un clado

en algunas de las topologías obtenidas en los diversos análisis (e.g., Figura 8.19), indicando junto a otros caracteres compartidos (craneanos y vertebrales) una relación de parentesco cercana entre *Najash*, *Dinilysia* y los "madtsóidos" (Caldwell y Calvo, 2008; Garberoglio et al., 2019a; 2019b, 2019c; Gómez et al., 2019). Cabe destacar que en algunos taxones actuales la cápsula ótica también es de gran tamaño y posee proporciones similares (e.g., "anilioideos", *Xenopeltis*) y con una articulación entre la columela y el proceso supraestapedia del cuadrado idéntica a la observada en *Dinilysia* (Caldwell y Albino, 2002) y probablemente también en *Najash* (Figuras 8.18, 8.19).

### Cráneo - suspensión mandibular

Como consecuencia de la pérdida del postorbital y el escamoso junto con la pérdida de la arcada temporal superior, sólo el supratemporal y el cuadrado intervienen en la suspensión mandibular en la mayoría de las serpientes, aunque el primero puede estar ausente en algunos grupos, como en uropéltidos y escolecofidios (Lee y Scanlon, 2000; Cundal y Irish, 2008). El supratemporal en *Najash* es un elemento elongado y en forma de L que se encuentra bien suturado al cráneo, alojado en una faceta en forma de un surco marcado formado por el parietal, el proótico y el otoccipital. Posteriormente, el supratemporal se extiende a lo largo del proceso paroccipital posteriormente desarrollado del otoccipital, pero el mismo carece de un extremo libre (Figuras 8.18, 8.19). El supratemporal en *Najash* articula ampliamente con la cara mediolateral del cóndilo cefálico del cuadrado, el cuál es robusto y en forma de "?", orientado verticalmente y con un proceso supraestapedia desarrollado. Esta condición de la suspensión mandibular se encuentra también en *Dinilysia* y en formas actuales como *Anilius* (Figura 8.18), *Cylindrophis* (Figura 8.19) y *Xenopeltis*. En contraste, serpientes actuales más derivadas (Macrostromata) poseen un supratemporal amplio y en forma de espátula que no se aloja en un surco marcado sino que se apoya sobre el cráneo. A su vez, el supratemporal en estas formas es generalmente largo antero-posteriormente y posee un extremo distal libre, un carácter considerado clave en

la adquisición de la macrostomía (e.g., Scanferla, 2016a), la capacidad de ingerir presas mayores que el diámetro de la cabeza. El cuadrado generalmente se encuentra rotado posteriormente en la mayoría de las serpientes actuales y rotado anteriormente (prácticamente horizontal) en los escolecofidios. La condición de *Dinilysia* y *Najash*, indica que la condición ancestral para las serpientes modernas es una boca grande, aunque no macrostomada, con el cuadrado ubicado en posición vertical y el supratemporal alojado en una faceta definida y sin extremo distal libre, condición que hoy día exhiben los aletinofidios no macrostomados (e.g., *Anilius*). Por lo tanto, en lugar de considerar a la condición de boca pequeña de los escolecofidios como la condición ancestral de la cuál derivan los macrostomados (e.g., Rieppel, 2012), se considera que la microstomía en estas formas es derivada. En concordancia con esta hipótesis, estudios recientes de desarrollo en serpientes actuales (e.g., Scanferla, 2016a; Palci et al., 2016; Strong et al., 2019) indican que el cuadrado se ubica inicialmente en una posición vertical o levemente anterior y luego rota posteriormente a lo largo del desarrollo, lo que sugiere que la condición de los escolecofidios es pedomórfica, probablemente ligada con la miniaturización (Scanferla, 2016a; Caldwell, 2019), a la vez que la condición de las serpientes actuales que exhiben algunos de los caracteres osteológicos relacionados a la macrostomía (e.g., supratemporal elongado, rotación posterior del cuadrado) se pueden explicar por heterocronía (e.g., Werneburg y Sánchez-Villagra, 2014; Da Silva et al., 2018). Probablemente, la capacidad de ingerir presas mayores que el diámetro de la cabeza fue adquirida y perdida en distintos linajes a lo largo de la historia evolutiva de las serpientes (Palci et al., 2016; Scanferla, 2016a; Harrington y Reeder, 2017).

#### Cráneo - complejo vómer-septomaxilar

El complejo vómer-septomaxilar sólo está preservado en un único espécimen, el cráneo completo de MPCA 500 asignado a *Najash rionegrina*. Esta región se encuentra mejor preservada en este espécimen que en cualquier otra serpiente fósil conocida del Mesozoico, por lo que permite evaluar mejor la

anatomía pobremente conocida de esta región del hocico en serpientes basales. En primer lugar, se observa que *Najash* posee un hocico largo, ya que tanto el septomaxilar y el vómer como los nasales son proporcionalmente largos, siendo la región preorbital aproximadamente de un tercio del largo del resto del cráneo. En contraste con los macrostomados, el hocico de *Najash* carece de proquinesis ya que el septomaxilar y el vómer no participan de la articulación naso-frontal, al igual que en los "anilioideos", *Loxocemus* y *Xenopeltis* (Rieppel, 2007), donde la articulación del hocico con el frontal está restringida únicamente al nasal. Sin embargo, en los aletínofidios basales el hocico posee cierta movilidad pese a la ausencia de una articulación naso-frontal marcada como en los macrostomados derivados, permitiendo un movimiento más limitado denominado como "snout shifting" (Cundall, 1995; Rieppel, 2007). El amplio contacto entre el nasal y el frontal en *Najash* y *Dinilysia*, por medio de una repisa horizontal transversal anterior bien desarrollada en el frontal en donde se apoya el margen posterior del nasal, indica una menor movilidad, aunque probablemente el hocico no haya sido totalmente rígido. En contraste, los escolecofidios y también los uropéltidos poseen un hocico altamente rígido, en algunos casos globoso y fuertemente suturado (Cundall y Irish, 2008), correlacionado con un modo de vida netamente fosorial y la excavación activa del sustrato.

El órgano de Jacobson (órgano vomeronasal), altamente desarrollado en los escamados, en las serpientes generalmente se encuentra bordeado en mayor o menor medida por el septomaxilar anterodorsalmente y por el vómer posteroventralmente (Goombridge, 1979), aunque existen excepciones como en algunos escolecofidios (Typhlopidae) donde el vómer se encuentra sumamente reducido (Cundall y Irish, 2008). En *Najash* ambos elementos se encuentran presentes y en una configuración similar a la de *Cylindrophis*. Sin embargo, aunque el vómer de *Najash* posee una lámina posterior vertical desarrollada, el mismo es angosto y mayormente en forma de placa, similar al de escamados no ofidios (Figura 8.20). El vómer en *Najash* presenta una posible faceta de contacto en su cara antero-medial, pero la ausencia o presencia de articulación entre el vómer y el maxilar no se puede asegurar, ya que la porción anterior del mismo es

desconocida. A su vez, el vómer forma sólo una cúpula parcial para el canal del nervio vomeronasal, mostrando *Najash* una condición intermedia entre escamados no ofidios, donde el vómer posee sólo una excavación para el nervio vomeronasal, y serpientes, donde el vómer forma una cúpula encerrando completamente al nervio vomeronasal (Figura 8.20), ya sea con un único foramen de salida o por medio de un agrupación o "cluster" de forámenes (Goombridge, 1979).

### Mandíbula - sínfisis y "subdental shelf"

La nuevos materiales de *Najash* y la re-evaluación de materiales previos indica la ausencia de una faceta sutural similar a la de escamados no ofidios entre el ápice de ambos dentarios como fuera propuesto por Zaher et al. (2009a). Si bien la sínfisis mandibular en *Najash* presenta una curvatura medial del ápice del dentario notable, la misma es similar a la observada en *Cylindrophis* (Cundall, 1995) o *Anilius* (Figura 8.21). Ésto, junto a la forma convoluta de la faceta, indica la ausencia de contacto sutural entre ambos dentarios y la presencia de una sutura ligamentaria de un grado similar, por lo que probablemente el movimiento entre ambos dentarios se encontraba restringido por una sutura ligamentaria de grado comparable a la de *Cylindrophis*, en contraste con serpientes derivadas (e.g., Colubroides) en donde el dentario carece de curvatura medial y el ápice es suavemente redondeado (Cundall y Irish, 2008). En contraste con las demás serpientes, la presencia de una sínfisis rígida entre ambos dentarios se observa en algunos escolecofidios (Kley, 2001), pero la misma difiere de la condición en escamados no ofidios, ya que esta sínfisis está formada por la fusión de las porciones expuestas anteriormente de ambos cartílagos de Meckel (Kley, 2001; 2006). Esta característica única entre los escamados, al igual que otros rasgos de los escolecofidios, indican un estado probablemente pedomórfico (falta de osificación alrededor del cartílago de Meckel) y altamente derivado que indica que los escolecofidios no representan el estado anatómico ancestral de las serpientes (Caldwell, 2019; Chretien et al., 2019).

Otro rasgo interesante del dentario de *Najash* producto del análisis de los nuevos especímenes es la confirmación de la presencia de la placa subdental ("subdental shelf" *sensu* Rage y Augé, 2010; Gómez, 2011), previamente considerada ausente. El dentario completo de *Najash* muestra un margen lingual verticalmente orientado, uniforme anteriormente pero que en la región posterior, en la zona de contacto con el esplenial, posee una cresta que separa la porción portadora de los dientes del margen lingual, la misma morfología que se observa para otras serpientes fósiles como *Dinilysia* (Caldwell et al., 2015). De esta manera, las formas fósiles patagónicas muestran una morfología intermedia entre las formas geológicamente más antiguas como *Diablophis* o *Portugalophis*, donde la placa subdental se encuentra desarrollada a lo largo de toda la porción ventral portadora de los dientes y las formas modernas, en donde el margen lingual es uniformemente liso y está orientado horizontalmente (Figura 8.21).

### Dentición

En comparación con la típica condición acrodonte o pleurodonte presente en otros lagartos, la mayoría de las serpientes poseen dientes implantados en alvéolos más o menos definidos. Esta condición en las serpientes y especialmente su similitud con el tipo de implantación dentaria observado en lagartos mosasauroideos ha sido objeto de un intenso debate (e.g., Lee, 1997; Zaher y Rieppel, 1999; Caldwell et al., 2003; Rieppel y Kearney, 2005; Luan et al., 2009). Las evidencias histológicas más recientes aportadas por LeBlanc et al. (2017) indican que los escamados poseen los tejidos periodontales típicos de todos los amniotas (cemento, hueso alveolar y ligamento periodontal) en lugar de un único tejido ("bone of attachment") y que el grado de anquilosis de los dientes a sus alvéolos en las serpientes está dictado por el grado de calcificación.

Las serpientes fósiles conocidas muestran alvéolos similares a los de serpientes actuales, indicando que el modo de emplazamiento dentario característico de las serpientes ya estaba presente en el Jurásico (Caldwell et al., 2015). Hasta el presente, para taxones fósiles, únicamente Budney et al. (2006)

han realizado un estudio histológico de los alvéolos en *Dinilysia patagonica*, en donde se nota la ausencia de ligamento periodontal calcificado, por lo que los autores proponen un emplazamiento dentario no anquilosado similar al que se observa en algunas formas actuales (e.g., *Xenopeltis*) y en contraste con los dientes anquilosados por medio de ligamento periodontal calcificado (Savitzy, 1981; LeBlanc et al., 2017). Consistente con la hipótesis de que los dientes estaban sujetos por tejido blando, los especímenes fósiles de *Dinilysia* rara vez poseen los dientes preservados en su lugar (e.g., Zaher y Scanferla, 2012). Aunque no se cuenta con datos histológicos de las secciones con dientes de *Najash*, la morfología de los alvéolos es similar a los de *Dinilysia*, con alvéolos bien definidos formados por crestas interdentes alrededor de 3 caras del diente. También se evidencia la presencia de hueso alveolar bien definido en la base de los mismos en algunos especímenes y, como en *Dinilysia*, los dientes rara vez se encuentran preservados en su lugar. Los dientes preservados en algunos especímenes (e.g., MPCA 419) muestran que los mismos no están anquilosados, por lo que se infiere que la dentición de *Najash* es similar a la de *Dinilysia*, probablemente *Eophis* y serpientes actuales en donde los dientes se encuentran sujetos por medio de una estructura de tejido blando, el ligamento periodontal no mineralizado (Caldwell et al., 2015; LeBlanc et al., 2017).

Otra cuestión que marca la dentición de *Najash* es la diferencia entre la presencia o ausencia de la dentición palatal entre ambas especies (Figura 8.6). Mientras que *Najash rionegrina* carece de dentición sobre el pterigoides y el palatino, en la nueva especie de *Najash* el pterigoides es dentado, lo cual sugiere que el palatino también lo fuera, ya que generalmente cuando la dentición palatal está presente en serpientes ésta se dispone sobre ambos elementos. Lo mismo no ocurre en escamados no ofidios, donde generalmente la dentición palatal está restringida sólo al pterigoides (Mahler y Kearney, 2006). En cuanto a otras serpientes fósiles, los elementos palatales de *Eophis*, *Diablophis* y *Parviraptor* no son conocidos (Caldwell et al., 2015). Los simoliófididos muestran una dentición palatal bien desarrollada (e.g., Palci et al., 2013b) y similar a la de las serpientes actuales, donde los dientes palatales son similares en tamaño a los dientes

marginales, con un proceso anterior dentífero en el palatino (excepto en *Anomochilus* y uropéltidos) y con la fila dentaria extendida distalmente en el pterigoides. En cambio, en *Dinilysia patagonica* los dientes palatales son marcadamente menores en tamaño a los dientes marginales, el palatino carece de un proceso anterior y la fila dentaria sobre el pterigoides está restringida a la porción anterior. Esta morfología de la dentición palatal en *Dinilysia* resulta más similar a la de escamados no ofidios como *Lanthanotus* (Estes et al., 1970). En *Najash rionegrina*, el palatino también carece de un proceso anterior y la morfología del palatino y el pterigoides es similar a la de *Dinilysia*, aunque carentes de dentición. Los elementos palatales en la nueva especie están muy incompletos para poder evaluar la totalidad de la fila dentaria palatal, aunque se observa que los dientes palatales son de menor tamaño que los dientes marginales.

La presencia de dentición palatal en las serpientes fósiles patagónicas, recuperadas como formas basales por fuera de Serpentes, indica que la presencia de dentición palatal es plesiomórfica en serpientes, como generalmente se considera para otros escamados (e.g., Evans, 2003). Además los dientes palatales se encuentran presentes plesiomórficamente en los grupos potencialmente emparentados con las serpientes en las filogenias recientes (e.g., Reeder et al., 2015; Zheng y Wiens, 2016; Simões et al., 2018), como mosasauroides, iguánidos y anguimorfos (Lee 1997; Mahler y Kearney, 2006). Consistente con estas hipótesis de parentesco, los dientes palatales en serpientes se encuentran bien organizados y en una hilera única como se observa en mosasauroides y anguimorfos, en contraste con la dentición palatal en otros grupos de lagartos (Mahler y Kearney, 2006). Alternativamente, otros autores proponen que la dentición palatal en serpientes aletínofidas es neomórfica (Cundall y Greene, 2000), en base principalmente a la ausencia de dentición palatal en escolecofidios. El registro fósil rechaza esta hipótesis y como se discutió anteriormente en base a otros aspectos, los escolecofidios son formas altamente derivadas y posiblemente pedomórficas en varios aspectos (Caldwell, 2019; Chretien et al., 2019), por lo que no reflejan la condición ancestral del grupo y resulta más lógico que la ausencia de

dentición palatal sea secundaria y esté relacionada a la alta especialización en el modo de alimentación, donde principalmente intervienen los elementos marginales en el transporte intraoral de presas tales como larvas y pupas (Kley, 2001; Mahler y Kearney, 2006). De esta manera, la ausencia de dentición palatal en *Najash rionegrina*, carácter recuperado como una autapomorfía del taxón en el análisis filogenético de la matriz osteológica, también se considera como una pérdida secundaria, al igual que ocurre en algunos grupos de serpientes actuales, como muchos uropéltidos, *Anomochilus* y algunos boidos (Cundal y Rossman, 1993; Kluge, 1993; Mahler y Rieppel, 2006; Cundall y Irish, 2008; Olori y Bell, 2012).

### -Paleoecología

Originalmente *Najash* fue descrita como una serpiente que posee rasgos propios de formas fosoriales (Apesteguía y Zaher, 2006; Zaher et al., 2009aa). Palci et al. (2013a) indican que la morfología vertebral de *Najash* es similar a la de formas terrestres generalizadas, por lo tanto sólo permite excluir hábitos ecológicos extremos (Albino y Caldwell, 2003). Los nuevos materiales aportan datos adicionales relativos a las inferencias paleoecológicas de *Najash* y su implicancia en relación a hipótesis propuestas recientemente sobre los orígenes ecológicos del grupo (e.g., Hsiang et al., 2015; Yi y Norell, 2015; Da Silva et al., 2018).

En efecto, las vértebras de ambas especies de *Najash* son de arcos neurales altos y con espinas neurales desarrolladas en la región precloacal media, lo cual indica una falta de adaptaciones a una forma de vida subterránea y netamente fosorial. Esto contrasta con las vértebras bajas, de arco neural deprimido y espinas neurales poco desarrolladas de las serpientes fosoriales actuales, como los escolecofidios y "anilioideos", que generalmente alcanzan tamaños corporales menores a 1 metro (Yi y Norell, 2015), largo marcadamente menor al estimado para ambas especies de *Najash*, con alrededor de 1,5 metros para *Najash rionegrina* y tallas mayores para la nueva especie, sobrepasando los 2 metros. Sin embargo, este tamaño no impediría un estilo de vida semi-fosorial,

como en algunas serpientes actuales que superan largos de 1,5 metros como *Xenopeltis*, *Loxocemus* o *Aspidites* (Yi y Norell, 2015; Palci et al., 2018).

En cuanto al cráneo, la configuración del hocico de *Najash rionegrina*, largo y levemente quinético no indica una configuración especialmente adaptada a la excavación activa del sustrato, en contraste con el hocico corto o globoso y rígidamente conectado al resto del cráneo que como regla general poseen los escamados netamente fosoriales, como las anfisbenas o *Dibamus* (Rieppel, 1984; Kearney, 2003) y los escolocofidios y uropéltidos entre las serpientes (Cundall y Rossman, 1993; Cundall y Irish, 2008). Sin embargo, existen ciertas excepciones como la serpiente elápidica de hábitos fosoriales *Aspidelaps*, que posee un hocico quinético y también utiliza la cabeza para excavar el sustrato, por medio de una placa rostral (Deufel, 2017). La región anterior del parietal en *Najash* carece de los procesos anterolaterales del parietal que poseen muchas serpientes fosoriales (Palci et al., 2018); estos procesos forman un contacto amplio en forma de U que refuerza la sutura fronto-parietal. En cuanto al oído medio, pese a que hasta el momento aún no se ha analizado en detalle la anatomía interna en *Najash*, a simple vista es muy similar a *Dinilysia patagonica*, con una cápsula ótica de grandes proporciones y un otolito de gran tamaño, según lo observado en las tomografías computadas. La configuración del oído medio en *Dinilysia patagonica* ha sido interpretada alternativamente como indicativa de un hábito fosorial (Yi y Norell, 2015) o como indicativa de probables hábitos semi-fosoriales y semi-acuáticos (Palci et al., 2017; Triviño et al., 2018). Por lo tanto, la morfología del oído de *Najash* podría corresponder tanto con una preferencia ecológica semi-fosorial como semi-acuática, aunque también se reconoce una señal filogenética importante en la morfología del oído medio (Palci et al., 2018), conservada en formas cercanamente emparentadas como *Najash*, *Dinilysia* y *Yurlunggur*. Al igual que el oído medio, la morfología cerebral también muestra una correlación ecológica, a la vez que influencia de una señal filogenética (Allemand et al., 2017). Algunos ejemplares presentan parte del endocráneo preservado como un molde natural, por lo que sólo se puede comparar preliminarmente la morfología endocraneana de *Najash* con los estudios realizados en otras serpientes,

incluyendo a *Dinilysia patagonica*, la única serpiente fósil en la cual se conoce el endocráneo (Triviño et al., 2018). En *Najash*, los hemisferios cerebrales son elongados antero-posteriormente y poco globosos, separados por una sutura interhemisférica marcada. Esta morfología es similar a la que muestran formas actuales semi-fosoriales como *Anilius*, *Cylindrophis* o *Uropeltis*, (Olori, 2010; Allemande et al., 2017), aunque esta similitud podría ser plesiomórfica, relacionada a una condición primitiva del sistema nervioso en estas serpientes (Triviño et al., 2018). Por otro lado, las órbitas de *Najash rionegrina* muestran un tamaño bien desarrollado de los ojos y órbitas latero-dorsalmente expuestas, en contraste con las órbitas reducidas y lateralmente expuestas junto con la reducción de los ojos en las serpientes estrictamente fosoriales (Albino y Caldwell, 2003; Triviño et al., 2018). Sin embargo, aunque el gran tamaño de los ojos permite descartar un hábito estrictamente fosorial, la orientación de las órbitas es altamente variable y no se correlaciona de forma clara con los hábitos ecológicos observados en serpientes actuales (Albino y Caldwell, 2003). Finalmente, ambas especies de *Najash* muestran un rostro del parabasiesfenoides cóncavo, rasgo presente en serpientes con hábitos fosoriales (Apesteguía y Zaher, 2006; Zaher et al., 2009aa), mientras que la pérdida de los dientes palatales en *Najash rionegrina* también se observa convergentemente en formas fosoriales o semi-fosoriales en distintos linajes de serpientes, como boidos (e.g., *Calabaria*), escolecofidios y uropéltidos (Kluge, 1993; Cundall y Irish, 2008; Olori y Bell, 2012).

Sumado a estas distintas líneas de evidencia, los datos paleoambientales del Área Paleontológica de La Buitrera indican un paleoambiente árido, el desierto de Kokorkom, con migraciones de grandes dunas eólicas y episodios fluviales efímeros, conformando un paisaje de dunas e interdunas (Pers. Obs.; Candia-Haluckzop et al., 2018). En este contexto, la mayoría de los fósiles de serpientes colectados fueron hallados en las caras de avalancha de las dunas eólicas. Por lo tanto, resulta probable que ambas especies de *Najash* no hayan sido cavadoras activas, sino formas terrestres mayormente de superficie, aunque con la capacidad de excavar en sustratos no consolidados y con una mayor inclinación hacia los hábitos semi-fosoriales para *Najash rionegrina*, la especie de menor tamaño, que

probablemente utilizara las abundantes cuevas que se encuentran en la localidad, generadas por otros organismos.

La posición basal de formas mayormente terrestres epígeas, pero también de hábitos semi-acuáticos o semi-fosoriales como *Najash* y *Dinilysia* y los "madtsóidos" con respecto a las serpientes modernas no permite determinar un escenario de origen particular para todo el grupo, ya que las serpientes más antiguas que se conocen las preceden en 70 millones de años (Caldwell et al., 2015). Dado su carácter fragmentario estos taxones proveen limitada información en cuanto a su paleoecología, además de que provienen de ambientes depositacionales dispares (Caldwell et al., 2015), lo que sugiere que para ese entonces las serpientes ya se encontraran diversificadas en diversos ambientes y nichos ecológicos. Lo que permite inferir la paleoecología de estas formas es que los hábitos estrictamente fosoriales no están ligados al origen del grupo corona, como fuera propuesto recientemente (Da Silva et al., 2018).

## 8.4. Conclusiones

Con respecto a las distintas hipótesis de trabajo planteadas previamente se concluye lo siguiente:

*Hipótesis 1.-En La Buitrera existe un taxón dominante (¿o único?) de serpientes, tal como parece ocurrir con los esfenodontes, los dromeosáuridos y los mamíferos (Apesteguía, 2008).*

Se rechaza parcialmente la Hipótesis 1. Si bien se identifica la presencia de una nueva especie de serpiente en el Área Paleontológica de la Buitrera, la misma es referida a *Najash*, el género previamente conocido. De esta manera, todas las serpientes del Área Paleontológica de la Buitrera pueden ser asignadas al género *Najash*, el taxón dominante o único, aunque representado por dos especies afines. Esto evidencia una disparidad baja entre las serpientes de esta asociación faunística, al igual que ocurre con otros grupos de vertebrados.

*Hipótesis 2.-El cráneo parcial de serpiente hallado en 2013 (MPCA 418) corresponde a Najash rionegrina. Esto podrá desprenderse de la morfología vertebral asociada y, por ello, deberá ser idéntico al descrito por Apesteguía y Zaher (2006) y se podrán reconocer en él los caracteres diagnósticos.*

Se rechaza parcialmente la Hipótesis 2. MPCA 418 no es asignado a *Najash rionegrina*, pero sí al género *Najash*. Aunque la morfología vertebral no es diagnóstica a nivel específico, las vértebras asociadas de MPCA 418 permiten referirlo al género *Najash* en base a la presencia de caracteres diagnósticos y resultan indistinguibles a las vértebras de *Najash rionegrina*. Si bien el cráneo de este espécimen muestra caracteres diagnósticos en común con el cráneo originalmente descrito por Apesteguía y Zaher (2006), esto solamente permite referirlos a un mismo género, ya que existen diferencias entre ambos que indican que corresponden a especies diferentes.

*Hipótesis 3.-El cráneo completo (MPCA 500) hallado en 2013 corresponde a Najash rionegrina. Esto será evaluado en virtud de la morfología de sus vértebras, mandíbula y techo craneano, ya descritos (Apesteguía y Zaher, 2006).*

No se rechaza la hipótesis 3. El cráneo MPCA 500 corresponde a *Najash rionegrina*. Aunque las vértebras de este espécimen no son informativas, en virtud de la morfología del cráneo y la mandíbula se lo puede asignar al género *Najash* y a la especie tipo, ya que comparte las características diagnósticas presentes en el holotipo de *Najash rionegrina*.

*Hipótesis 4.-La morfología del basicráneo contiene suficientes rasgos diagnósticos como para poder diferenciar taxones cretácicos como Najash y Dinilysia.*

No se rechaza la hipótesis 4. Si bien existen similitudes entre estas formas, la morfología del basicráneo contiene suficientes rasgos diagnósticos que permiten diferenciar claramente entre taxones cretácicos cercanamente emparentados como *Najash* y *Dinilysia* e incluso permite diferenciar a nivel específico a ambas especies asignadas al género *Najash*.

*Hipótesis 5.-Najash contiene información en su cráneo y vértebras que la posicionan como una serpiente terrestre a subterránea (Zaher et al., 2009a), difiriendo sustancialmente de formas acuáticas, actuales o fósiles.*

No se rechaza completamente la Hipótesis 5. La información del cráneo y las vértebras de *Najash* la posicionan como una serpiente terrestre o semi-fosorial, aunque no estrictamente subterránea. Sí carece de adaptaciones marcadas a la vida acuática y difiere claramente de formas netamente acuáticas, actuales o fósiles.

*Hipótesis 6.-Las serpientes terrestres del Cretácico de Patagonia son herederas de la primera radiación adaptativa de las serpientes y no adaptaciones secundarias de un linaje marino.*

Se rechaza la Hipótesis 6. Con el reconocimiento de serpientes 70 millones de años más antiguas que las serpientes del Cretácico de Patagonia resulta evidente que estas formas no representan la primera radiación del grupo.

Como conclusión final, la cantidad y calidad de los materiales fósiles colectados en el Área Paleontológica de La Buitrera permiten distinguir claramente dos morfotipos de serpientes presentes en esta asociación. Éstos permiten definir una nueva especie, cercanamente emparentada y perteneciente al mismo género que el taxón previamente conocido, *Najash rionegrina* Apesteguía y Zaher, 2006, sobre la base de que la disparidad observada entre ambos morfotipos sobrepasa la variación ontogenética o intraespecífica. Los nuevos fósiles hacen que *Najash* sea la serpiente fósil del Mesozoico mejor y más completamente conocida, por lo que sigue posicionándose como un taxón clave para entender la radiación durante el Cretácico del grupo y el origen de las serpientes modernas. En este contexto, la anatomía de *Najash* y su posición filogenética indican un claro parentesco con *Dinilysia* y los "madtsóidos", todas recuperadas basales al grupo corona Serpentes (Scoleophidia + Alethinophidia). Ésto apunta a que las serpientes modernas se originaron en Gondwana a partir de formas terrestres de cuerpo grande y boca grande, aunque no "macrostomados", lo que a su vez indica que los escolecofidios no reflejan la condición ancestral del grupo. Además, estas serpientes basales comparten con escamados no ofidios ciertos caracteres que hoy están ausentes en las serpientes modernas, por lo que permiten esclarecer el patrón de transformaciones que dio origen al peculiar plan corporal de las serpientes actuales.

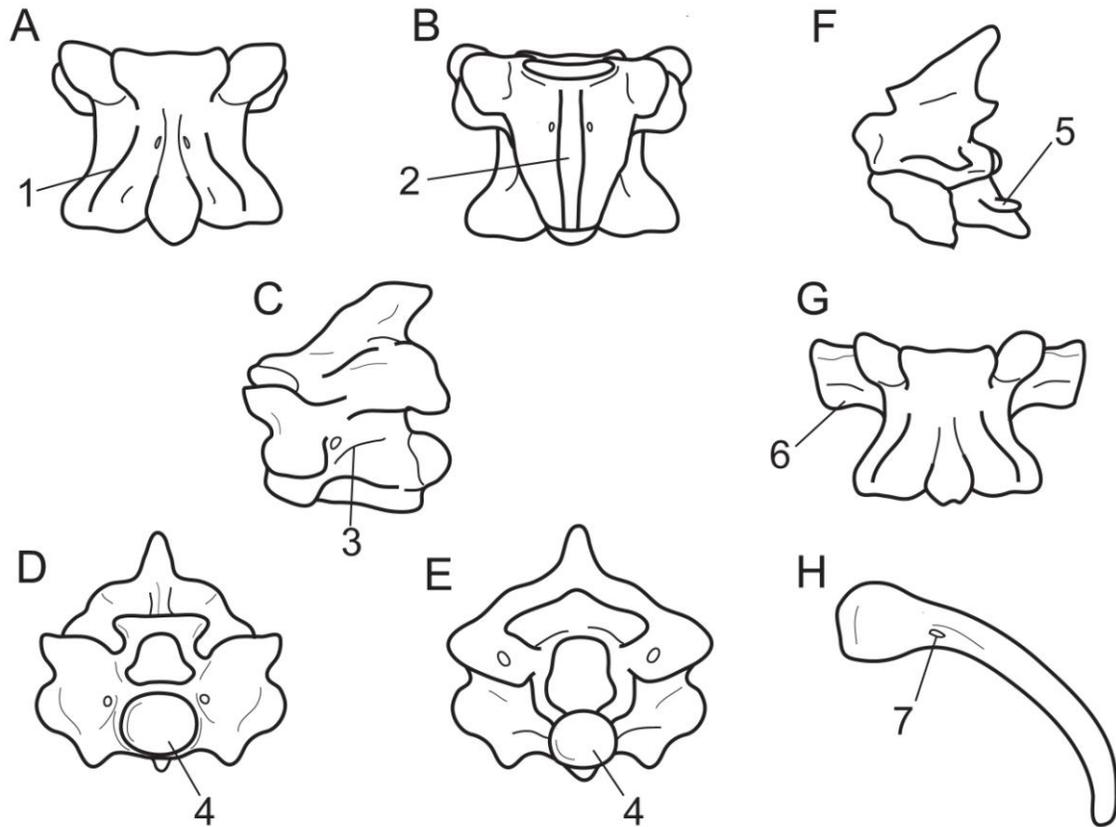
## 8.5. Tablas

**Tabla 8.1.** Comparación de distintas características entre los diferentes cráneos asignados a *Najash* y el rango de largo del cráneo, el cual está calculado en base a las medidas tomadas en la Tabla 2.1 y en las proporciones observadas en el cráneo prácticamente completo de MPCA 500.

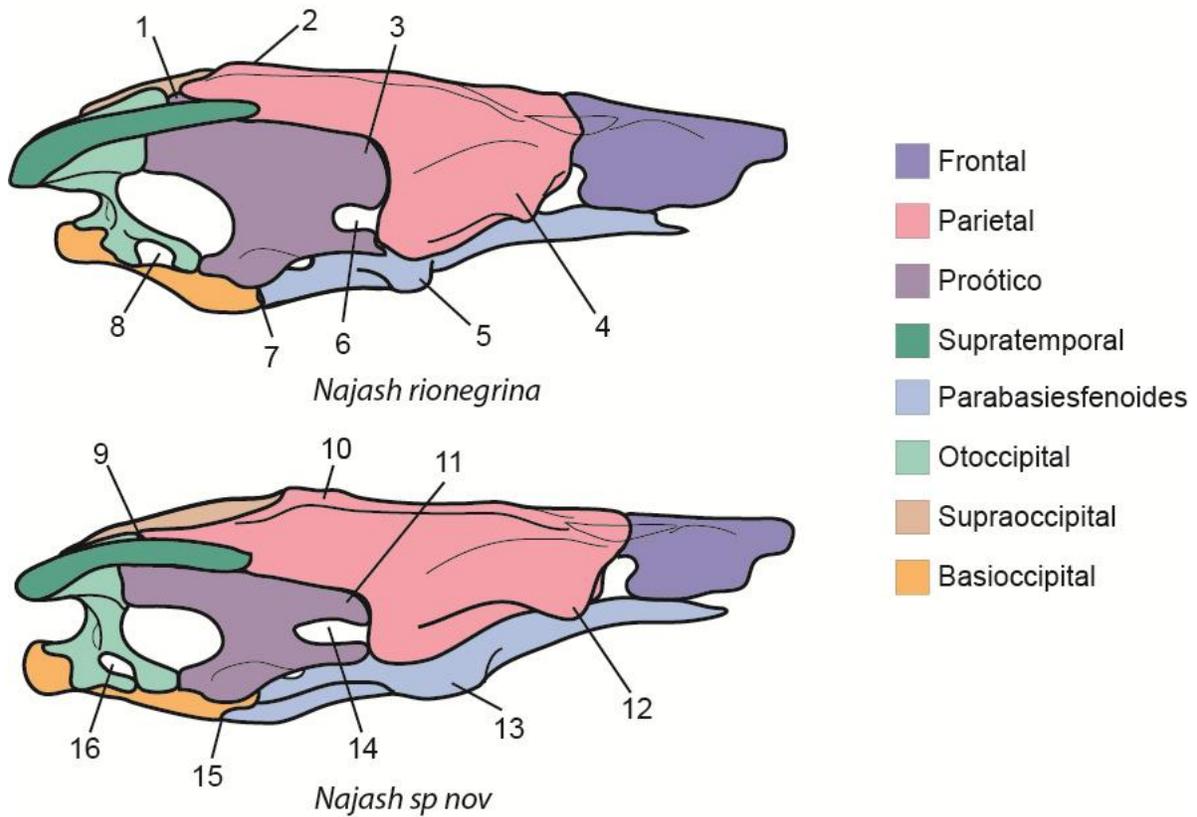
MPCA	Dentario	Parietal	Proótico	Supraoccipital	Dentición palatal	Espacio yuxtaestepial	Sutura basioccipital-parabasiestenoideas	Parabasiestenoideas	Largo del cráneo estimado (mm)
380	Alvéolos mediolateralmente expandido	?	?	?	?	?	?	?	>60
385	?	Sin ala anterior	Corto y globoso Expuesto dorsalmente	Diamante, lateralmente amplio	?	?	Recta	Con crestas laterales	<25
390	Alvéolos subcirculares	?	?	?	?	?	?	?	~30
417	?	Con ala anterior	?	?	?	-	?	?	>40
418	?	?	Largo No expuesto dorsalmente	Diamante, lateralmente angosto	?	Basioccipital excluido	Sigmoidea	Con leve quilla media	~30
419	Alvéolos mediolateralmente expandidos	?	?	?	Presente	?	?	?	>60
480	?	Sin ala anterior	Corto y globoso Expuesto dorsalmente	Diamante, lateralmente amplio	?	?	Recta	Con crestas laterales	<25
500	Alvéolos subcirculares	Sin ala anterior	Corto y globoso	Diamante, lateralmente amplio	Ausente	Participación del basioccipital	Recta	Sin quilla media	17,55
536	?	?	Largo Cubierto dorsalmente	Diamante, lateralmente angosto	?	Basioccipital excluido	Sigmoidea	Con leve quilla media	<30

564	?	?	?	?	?	?	Sutura sigmoidea	?	<30
581	?	Sin ala anterior	Corto y globoso Expuesto dorsalmente	Diamante, lateralmente amplio	Ausente	Con participación del basioccipital	Sutura recta	?	~16
590	?	Con ala anterior	Largo	Diamante, lateralmente angosto	?	-	?	?	>30
591	Alvéolos mediolateralmente expandidos	Con ala anterior	Largo	Diamante, lateralmente angosto	?	?	Sigmoidea	Con leve quilla media	~35

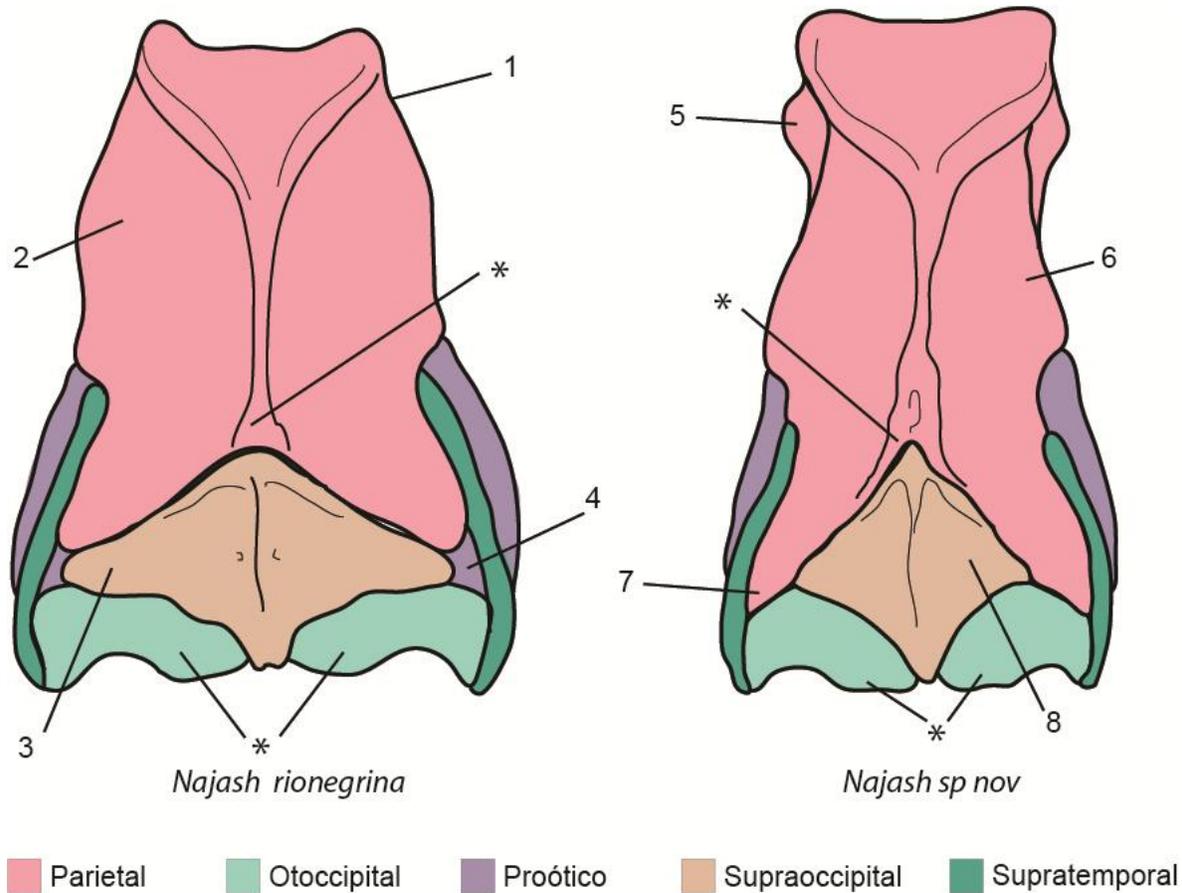
## 8.6. Figuras



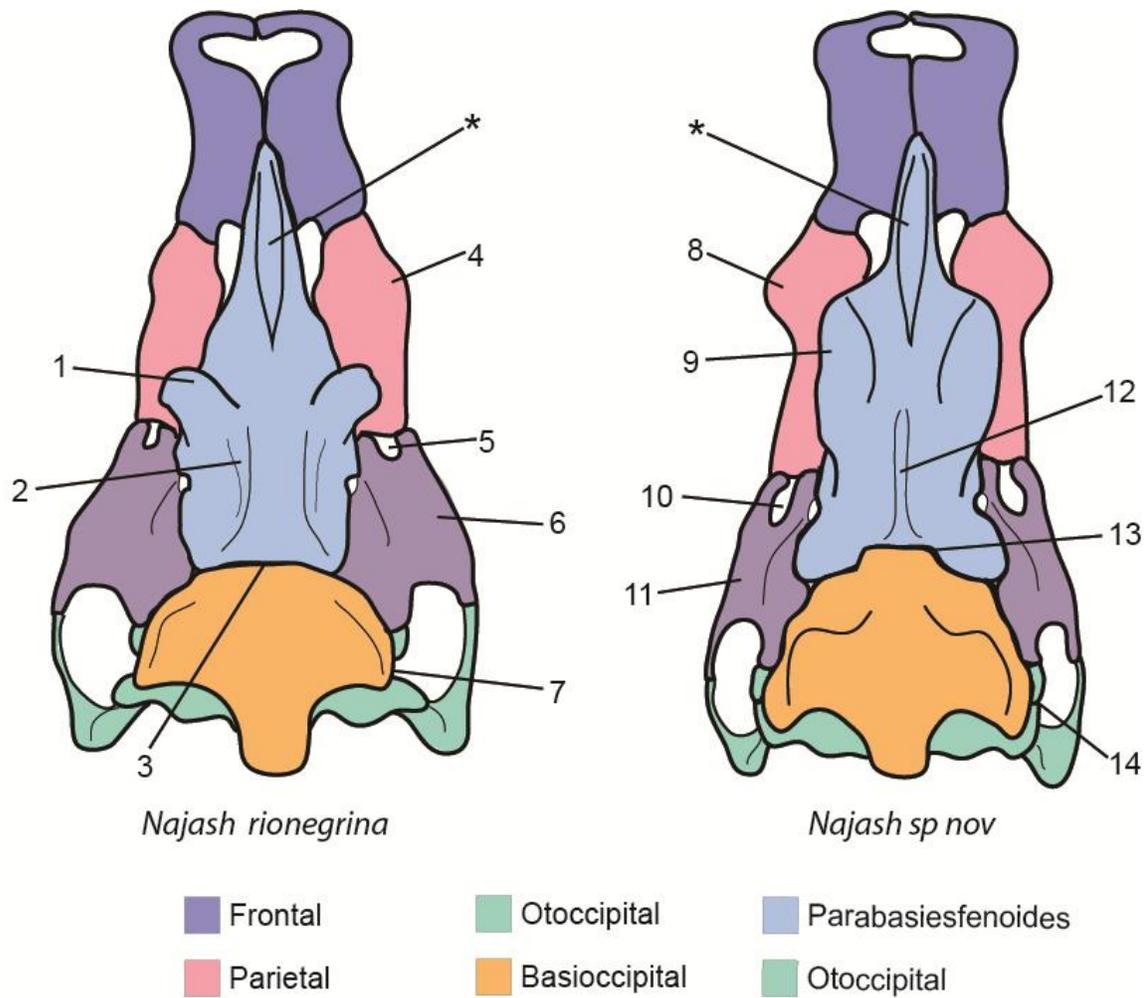
**Figura 8.1.** Morfología típica de las vértebras precloacales medias de *Najash* (A-E) y otros elementos diagnósticos del postcráneo, marcando las sinapomorfias del género. No a escala. **A**, vista dorsal. **B**, vista ventral. **C**, vista lateral. **D**, vista anterior. **E**, vista posterior. **F**, axis en vista lateral. **G**, vértebras sacra en vista dorsal. **H**, pubis. Referencias: 1, cresta parasagital conspicúa; 2, carena hemal angosta; 3, cresta lateral; 4, cótilo y cóndilo de pequeño tamaño; 5, proceso lateral en forma de gancho en segundo intercentro del axis; 6, vértebra sacra con procesos transversos robustos; 7, foramen obturador en el púbis.



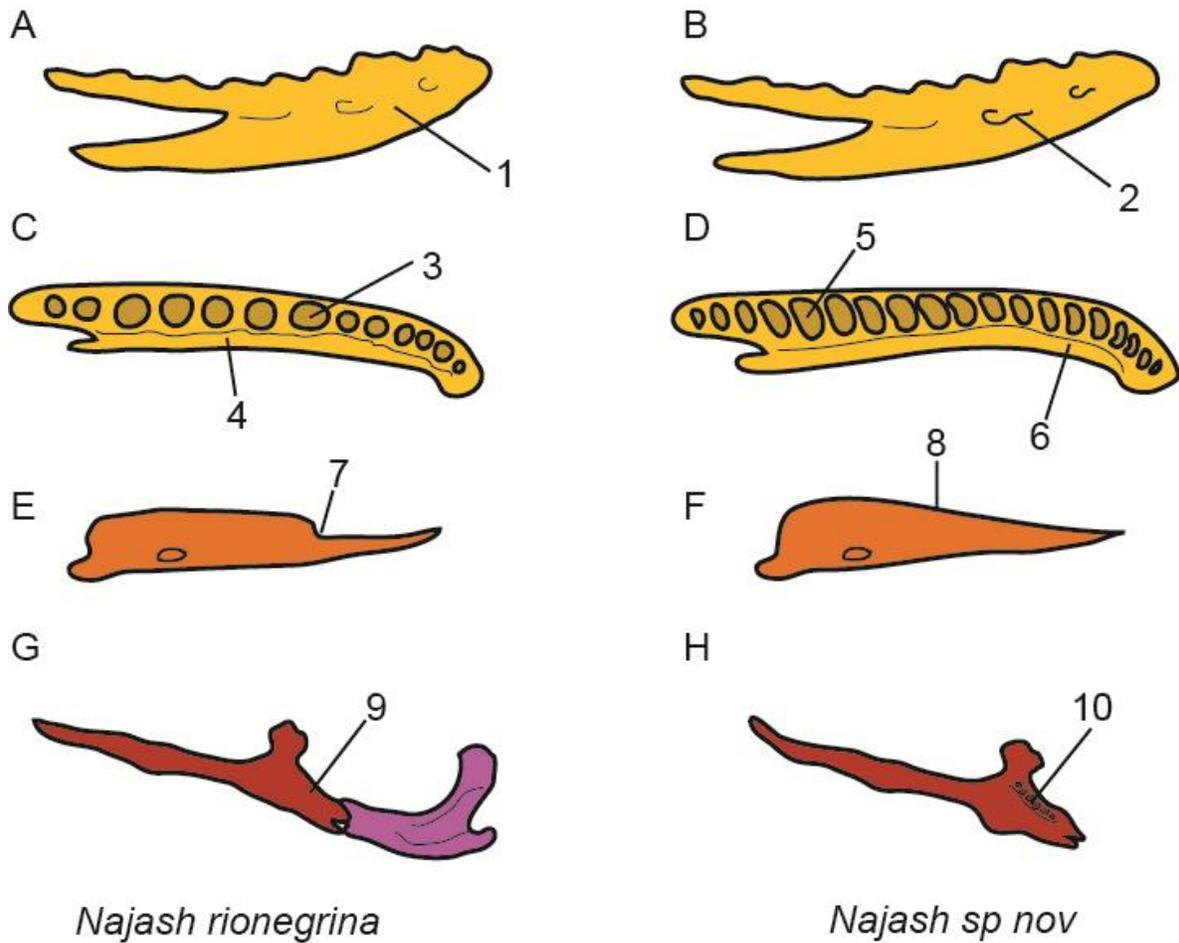
**Figura 8.2.** Comparación del cráneo entre ambas especies de *Najash*, vista lateral. No a escala. Referencias: 1, contacto proótico-supraoccipital expuesto; 2, cresta sagital baja; 3, proceso alar corto y redondeado; 4, cresta lateral no expandida; 5, proceso basipterigoideo corto y lateralmente proyectado; 6, foramen trigémino subcircular; 7, sutura parabasiesfenoides-basioccipital recta; 8, basioccipital participando del margen ventral del espacio yuxtaestapedia; 9, contacto proótico-supraoccipital cubierto por el parietal; 10, cresta sagital alta; 11, proceso alar largo y rectangular; 12, cresta lateral expandida formando ala parietal anterior; 13, proceso basipterigoideo elongado anteroposteriormente; 14, foramen trigémino ovalado; 15, sutura parabasiesfenoides-basioccipital sigmoidea; 16, basioccipital excluido del espacio yuxtaestapedia.



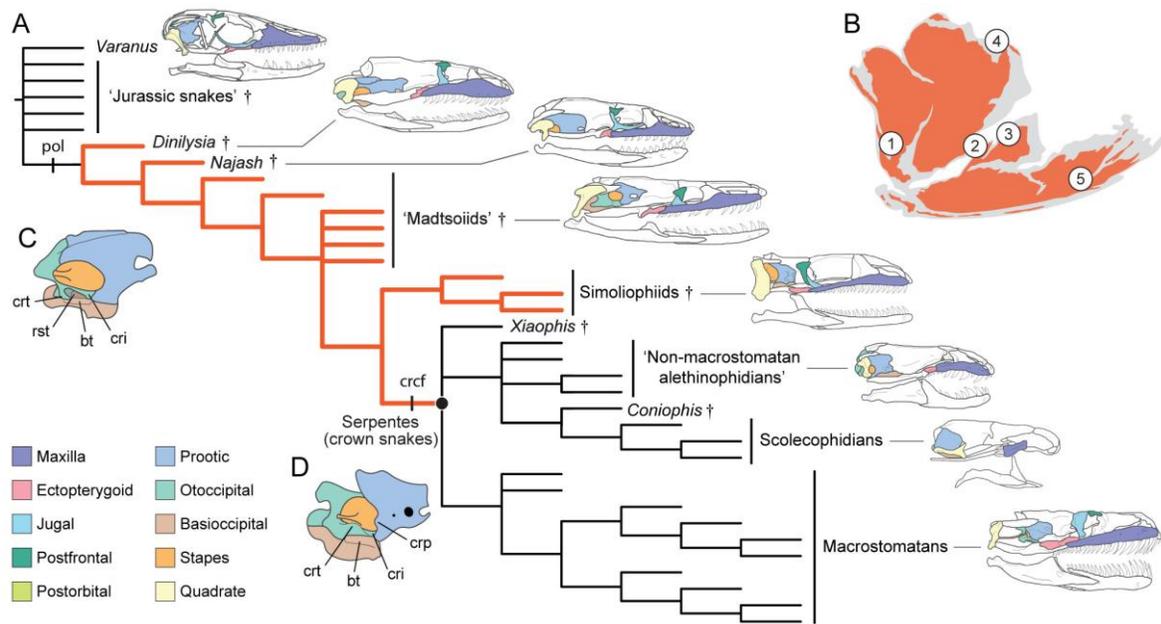
**Figura 8.3.** Comparación del cráneo entre ambas especies de *Najash*, vista dorsal. No a escala. Referencias: \*, sinapomorfias del género *Najash*: ausencia de contacto dorsal entre otoccipitales y parietal con cresta sagital fuertemente desarrollada, terminando en un abultamiento y bifurcada en el contacto con el supraoccipital; 1, ausencia de ala parietal anterior ; 2, parietal ancho y semi-globoso; 3, supraoccipital ancho y con forámenes laterales a la cresta sagital; 4, proótico expuesto en el techo craneano medialmente al supratemporal; 5, ala parietal expandida; 6 parietal largo y angosto; 7, proótico no expuesto en el techo craneano medialmente al supratemporal; 8, supraoccipital largo y sin forámenes.



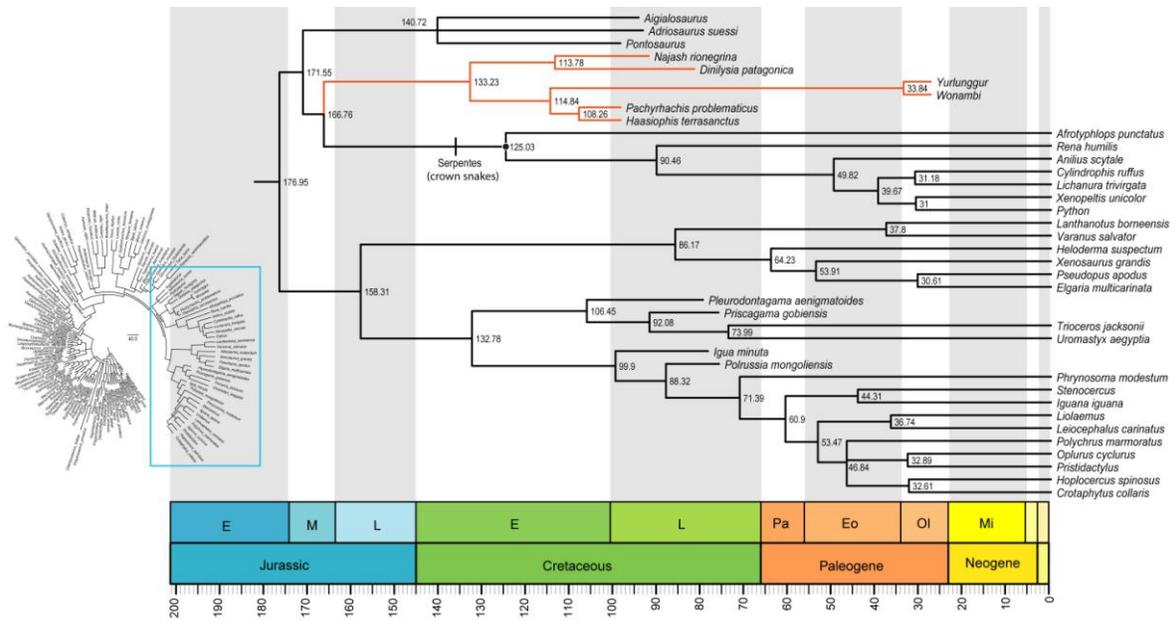
**Figura 8.4.** Comparación del cráneo entre ambas especies de *Najash*, vista ventral. No a escala. Referencias: \*, sinapomorfia del género *Najash*: superficie ventral del rostro del parabasiesfenoides fuertemente cóncava; 1, proceso basipterigoideo proyectado anterolateralmente; 2, crestas medialmente cóncavas sobre la superficie ventral del parabasiesfenoides; 3, sutura basioccipital-parabasiesfenoides recta; 4, parietal sin expansión anterior; 5, foramen trigémino subcircular; 6, proótico corto y globoso; 7, crista tuberalis y crista interfenestralis separadas; 8, parietal con expansión anterior; 9, proceso basipterigoideo elongado antero-posteriormente, poco proyectado lateralmente; 10, foramen trigémino ovalado; 11, proótico elongado; 12, quilla media sobre la superficie del parabasiesfenoides; 13, sutura basioccipital-parabasiesfenoides sigmoidea; 14, crista tuberalis y crista interfenestralis en contacto;



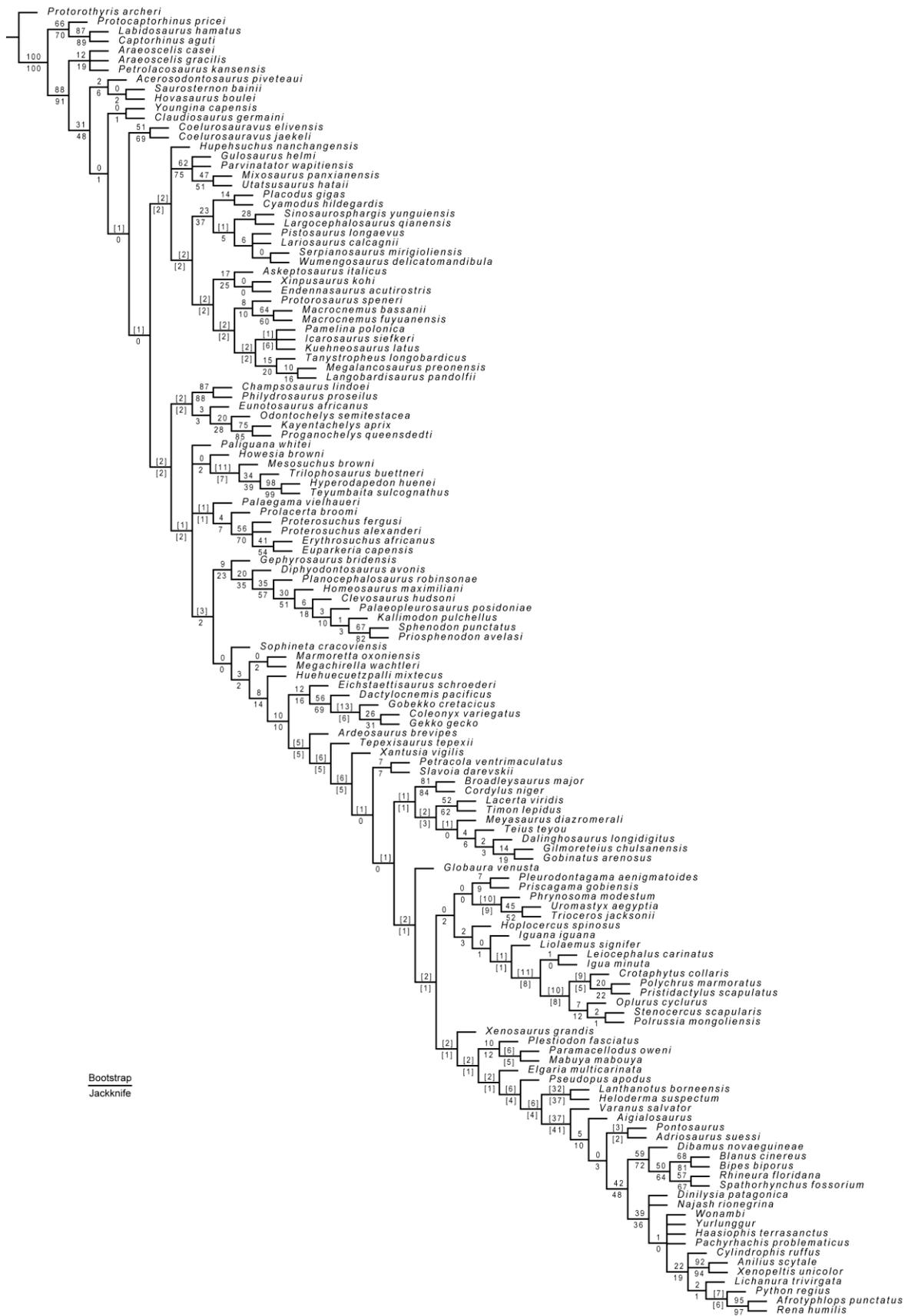
**Figura 8.5.** Comparación de varios elementos de la mandíbula y el paladar entre ambas especies de *Najash*. No a escala. **A** y **B**, dentario en vista labial (lateral). **C** y **D**, dentario en vista marginal (dorsal). **E** y **F**, esplenial en vista lingual. **G**, pterigoides y palatino en vista ventral. **H**, pterigoides en vista ventral. Referencias: 1, margen liso; 2, margen con crestas ventrales al foramen mentoniano; 3, alvéolos subcirculares; 4, dentario con ~13 posiciones dentarias; 5, alvéolos mediolateralmente expandidos; 6, dentario con +19 posiciones dentarias; 7, emarginación del margen dorsal del esplenial; 8, esplenial sin emarginación del margen dorsal; 9, ausencia de dientes palatales; 10, pterigoides dentado.



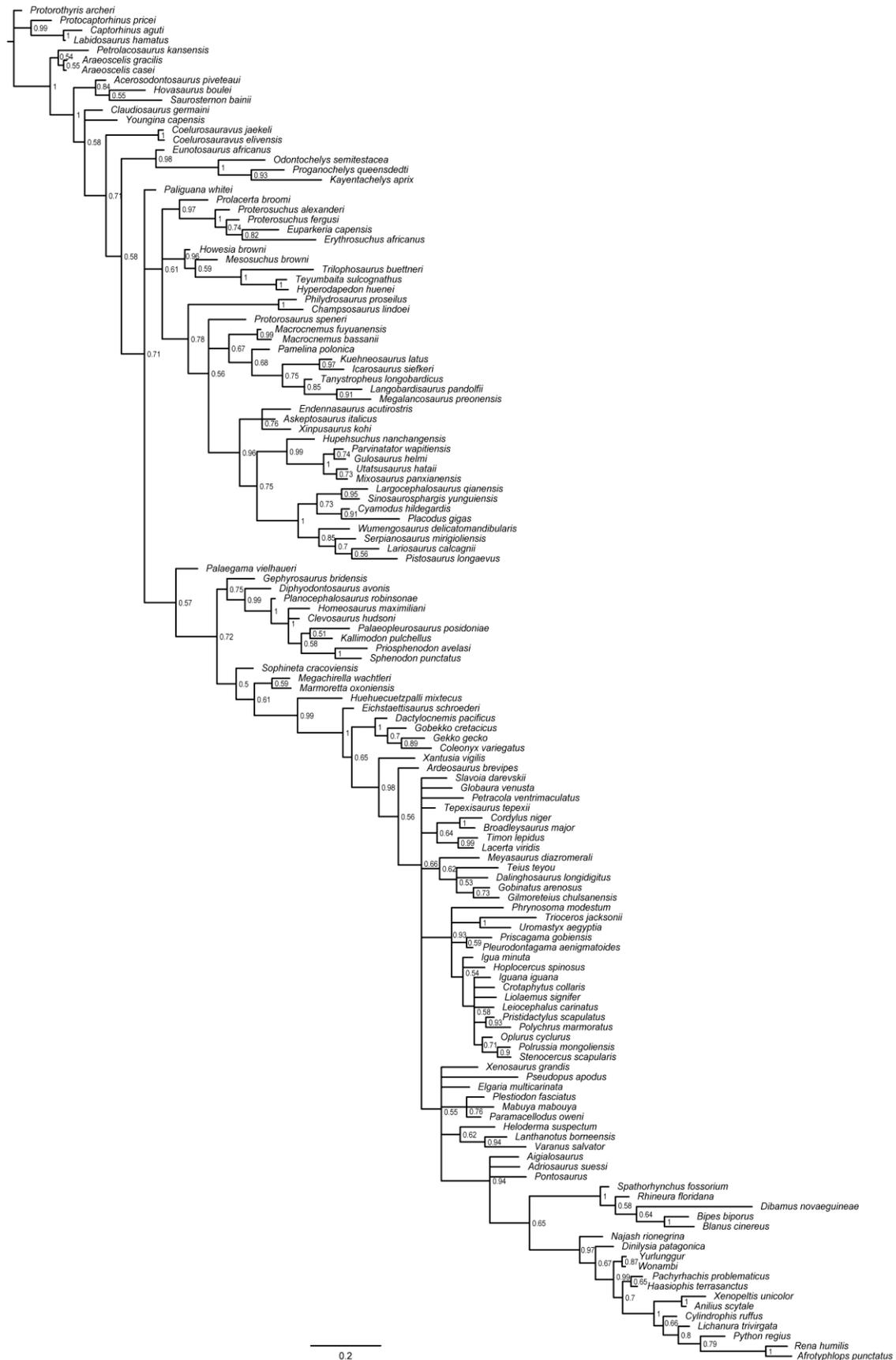
**Figura 8.6.** Filogenia de serpientes y evolución craneana. **A.** Consenso de mayoría del análisis de inferencia bayesiana no calibrado de la matriz osteológica de Garberoglio et al. (2019b), indicando: pol, pérdida del postorbital; crcf, presencia de la crista circumfenestralis completamente desarrollada; ramas coloreadas indican la radiación gondwánica de serpientes basales de origen mesozoico, como se muestra en el mapa (árbol completo en el apéndice). **B,** mapa del continente de Gondwana durante el Cretácico Tardío, con la distribución de algunos taxones incluidos en el análisis [1: *Najash* y *Dinilyisia* (Patagonia, Argentina); 2: *Menarana* (Madagascar); 3: *Sanajeh* (India); 4: simoliófidios (Oriente Medio); 5: madtsóidos cenozoico de origen mesozoico (Australia)]. **C,** región ótica de *Najash* mostrando la ausencia de la crista circumfenestralis en serpientes basales. **D,** región ótica de *Anilius* mostrando la crista circumfenestralis desarrollada presente en el grupo corona Serpentes, formada por la crista interfenestralis (cri), la crista prootica y la crista tuberalis (crt). Otras abreviaturas: bt, tuberosidad basal; rst, apertura lateral del recessus scalae tympani.



**Figura 8.7.** Análisis de inferencia bayesiana calibrado temporalmente de la matriz combinada de Simões et al. (2018) en Garberoglio et al. (2019b). Consenso de mayoría de los principales linajes de diápsidos y escamados y con la región de interés (recuadro azul, árbol completo con las probabilidades posteriores en el apéndice) en detalle mostrando a las serpientes y clados cercanos sobre escala de tiempo geológico. La rama coloreada indica la radiación gondwánica de serpientes basales y los números en los nodos indican el valor promedio del tiempo de divergencia estimado para cada clado (árbol completo indicando todas las edades estimadas para los nodos en el apéndice).



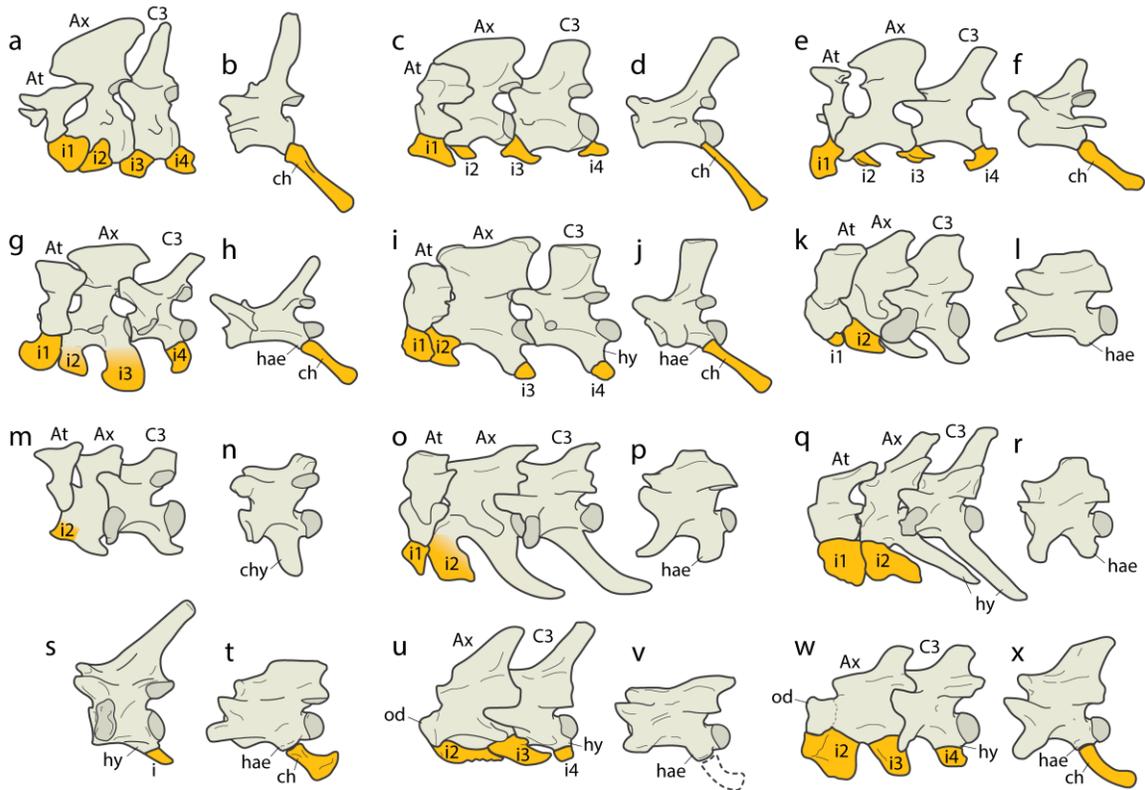
**Figura 8.8.** Análisis de máxima parsimonia de sólo la partición morfológica de la matriz de Simões et al. (2018), tomado de Garberoglio et al. (2019b). Consenso estricto de 432 árboles más parsimoniosos de 2353 pasos cada uno. Los números sobre y debajo de las ramas indican los soportes de Bootstrap y Jackknife, respectivamente.



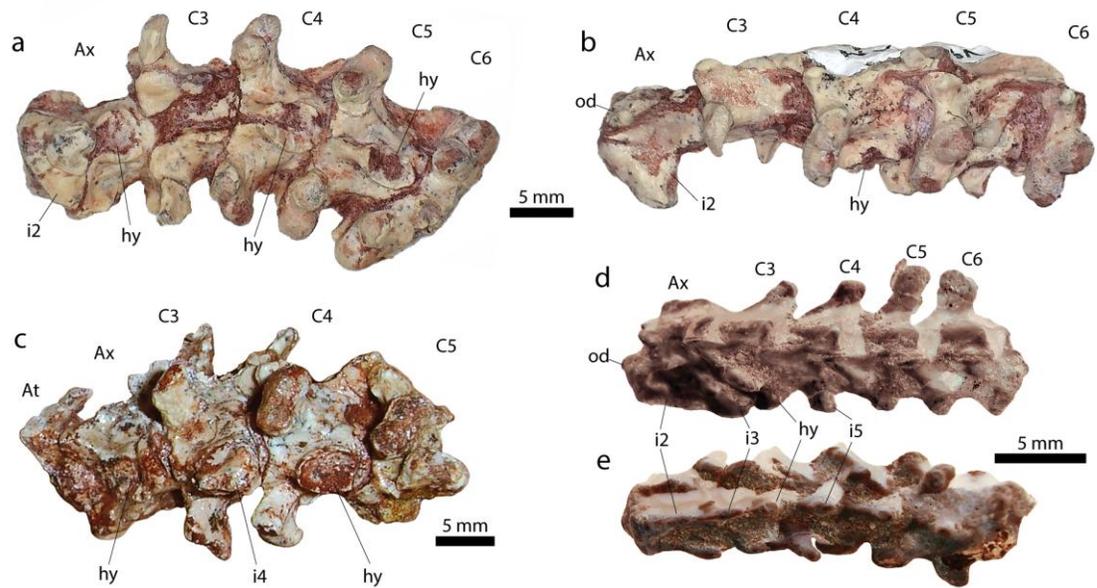
**Figura 8.9.** Análisis de inferencia bayesiana no calibrado de sólo la partición morfológica de la matriz de Simões et al. (2018), tomado de Garberoglio et al. (2019b). Los números en los nodos indican la probabilidad posterior.



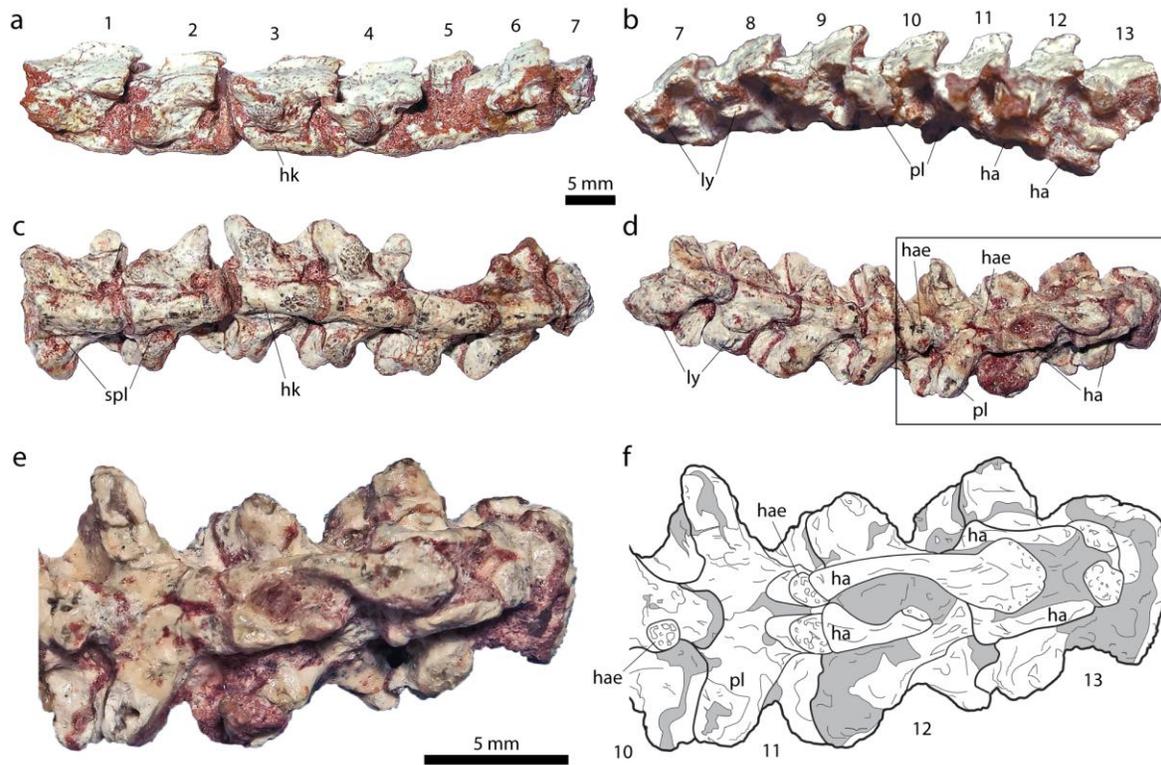
**Figura 8.10.** Relaciones filogenéticas de los madtsóidos según el análisis de Gómez et al. (2019) basado en la matriz osteológica de Garberoglio et al. (2019b). Consenso estricto de 42 árboles más parsimoniosos de 803 árboles cada uno. Soportes de Bremer y frecuencias absolutas de Jackknife están indicados sobre y por debajo de las ramas, respectivamente.



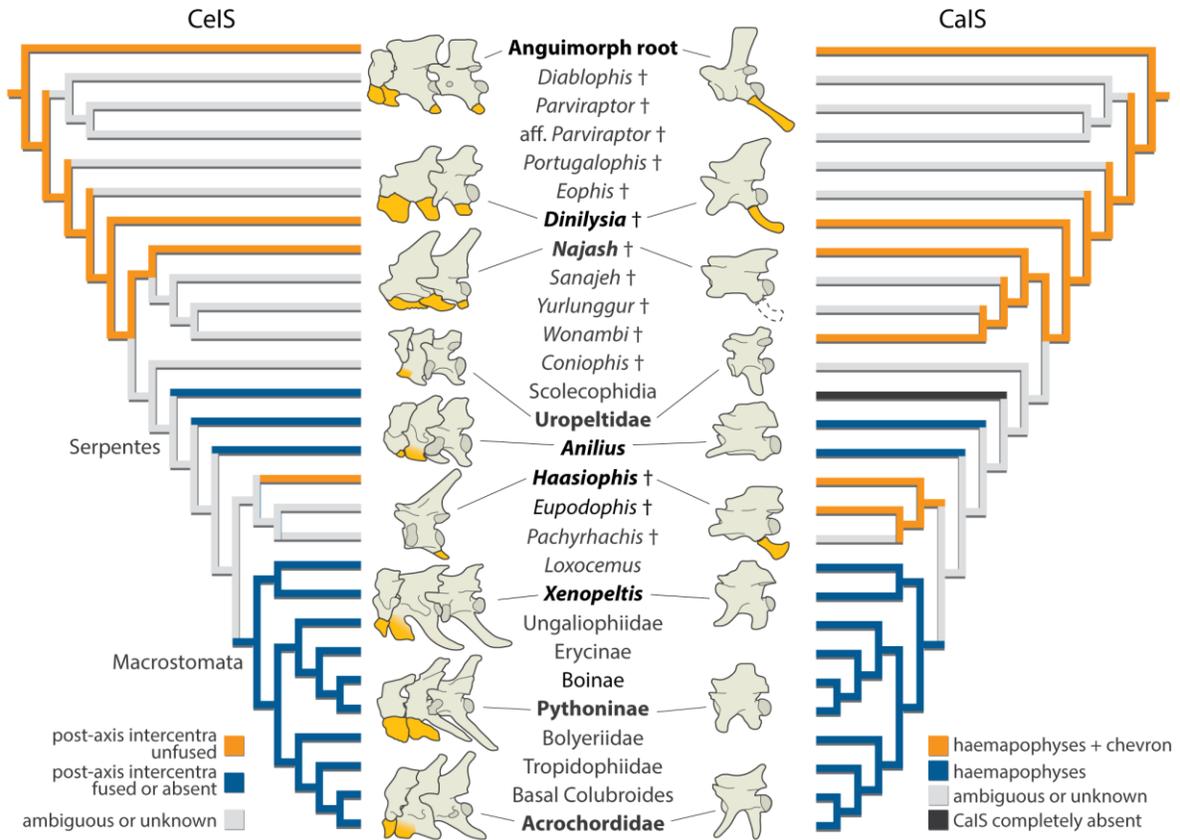
**Figura 8.11.** Sistema de intercentros en distintos lepidosaurios (A-J) y serpientes (K-L). **A**, vértebras cervicales de *Sphenodon* (Rhyncocephalia). **B**, vértebra caudal de *Sphenodon*. **C**, vértebras cervicales de *Iguana* (Squamata, Iguania). **D**, vértebra caudal de *Iguana*. **E**, vértebras cervicales de *Rachodactylus* (Squamata, Gekkota). **F**, vértebra caudal de *Gekko* (Squamata, Gekkota). **G**, vértebras cervicales de *Shinisaurus* (Squamata, Anguimorpha). **H**, vértebra caudal de *Shinisaurus*. **I**, vértebras cervicales de *Varanus* (Squamata, Anguimorpha). **J**, vértebra caudal de *Varanus*. **K**, vértebras cervicales de *Anilius*. **L**, vértebra caudal de *Anilius*. **M**, vértebras cervicales de *Uropeltis*. **N**, vértebra caudal de *Rhinophis*. **O**, vértebras cervicales de *Xenopeltis*. **P**, vértebra caudal de *Xenopeltis*. **Q**, vértebras cervicales de *Python*. **R**, vértebras caudal de *Python*. **S**, vértebra cervical de *Haasiophis*. **T**, vértebra caudal de *Haasiophis*. **U**, vértebras cervicales de *Najash*. **V**, vértebra caudal de *Najash*. **W**, vértebras cervicales de *Dinilysia*. **X**, vértebra caudal de *Dinilysia*. Abreviaturas: At, atlas; Ax, axis; C, cervical; ch, chevron; chy, hipapófisis caudal; hae, hemapófisis; hy: hipapófisis; i, intercentro.



**Figura 8.12.** Vértebras cervicales de *Dinilyisia patagonica* (A-C) y *Najash rioengrina* (D, E). **A**, MPCA-PV-N 116, vista ventral. **B**, MPCA-PV-N 16, vista lateral. **C**, MPCA 527, vista ventral. **D**, MPCA 391, vista lateral. **E**, MPCA 390, vista ventral. Abreviaturas At, atlas; Ax, axis; C, cervical; i, intercentro; hy, hipapófisis; o, proceso odontoideo.



**Figura 8.13.** MACN-RN-1016. vértebras caudales de *Dinilysia patagonica*. **A**, vista lateral. **B**, vista lateral. **C**, vista ventral. **D**, vista ventral. **E**, detalle de la región posterior en vista ventral. **F**, dibujo interpretativo del detalle de la región posterior en vista ventral. Abreviaturas: ha, arcos hemales; hae, hemapófisis; hk, carena hemal; ly, linfapófisis; pl, pleurapófisis; spl, fosas paralinfáticas subcentrales.



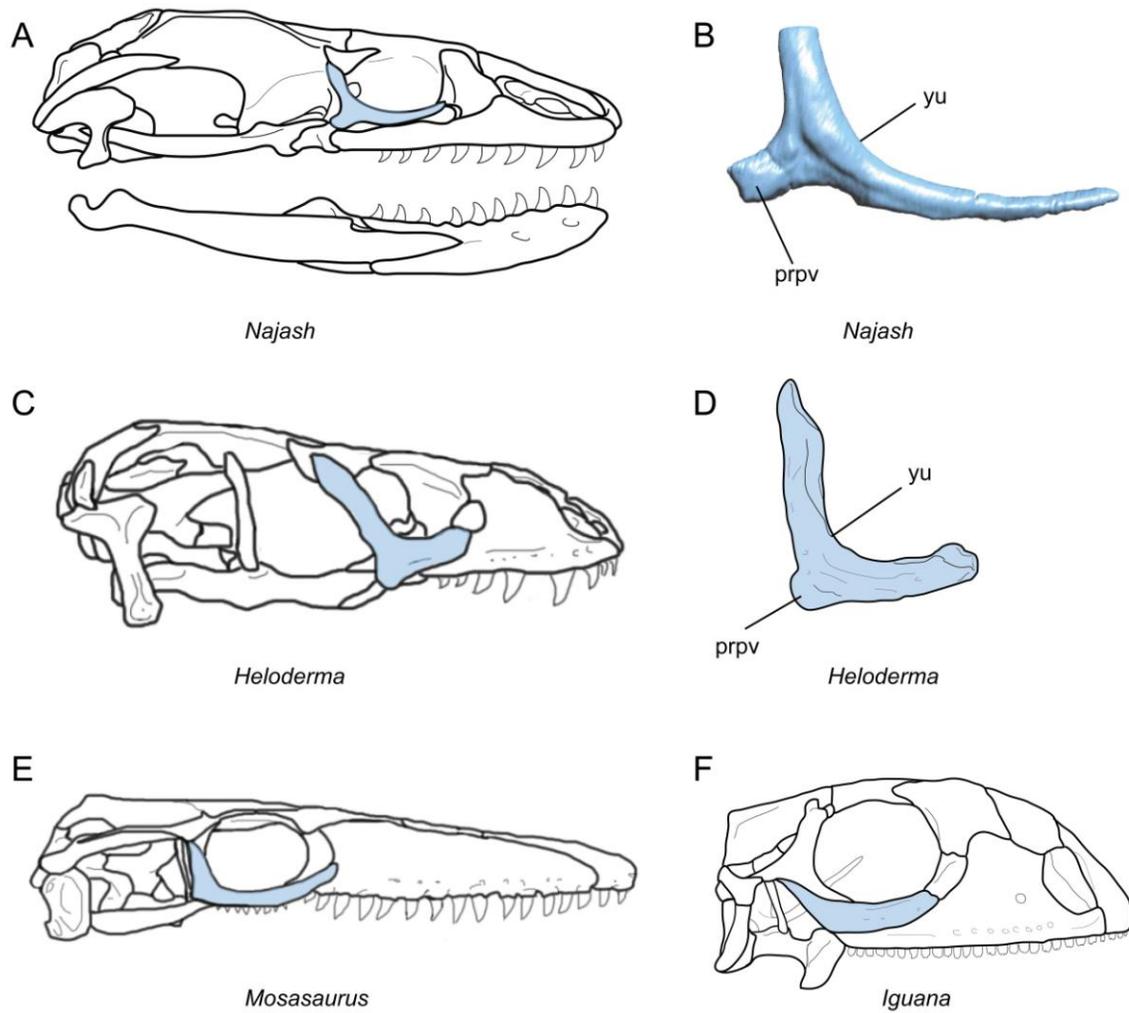
**Figura 8.14.** Análisis filogenético de Garberoglio et al. (2019c), único árbol más parsimonioso de 510 pasos con la presencia y ausencia de intercentros libres mapeados a lo largo de la evolución de las serpientes (los taxones ilustrados son los mismos que aparecen en la Figura 8.11). CalS: sistema de intercentros caudales, CelS: sistema de intercentros cervicales.



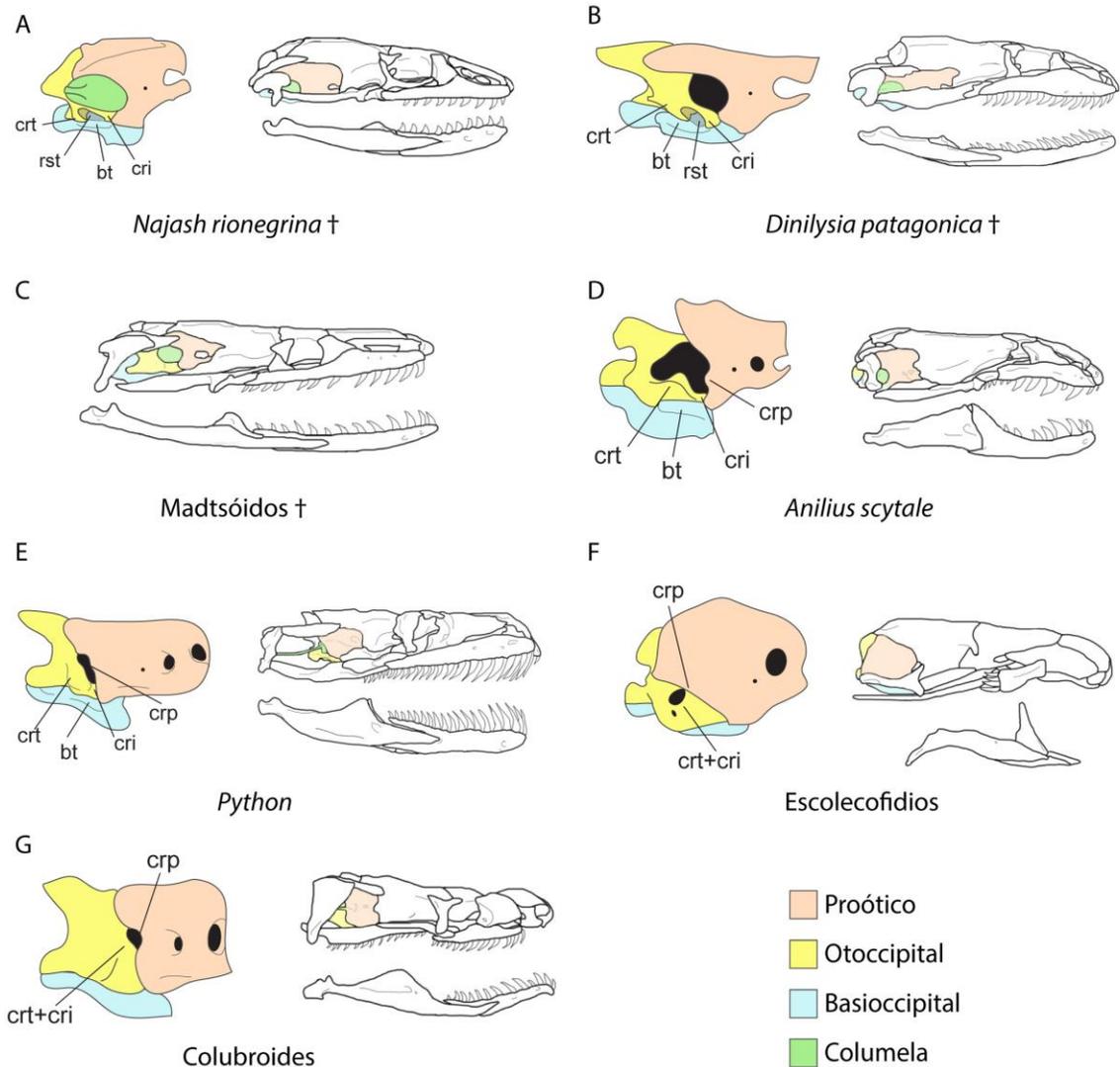
**Figura 8.15.** Región orbital de *Najash rionegrina* (MPCA 500) en vista lateral derecha.



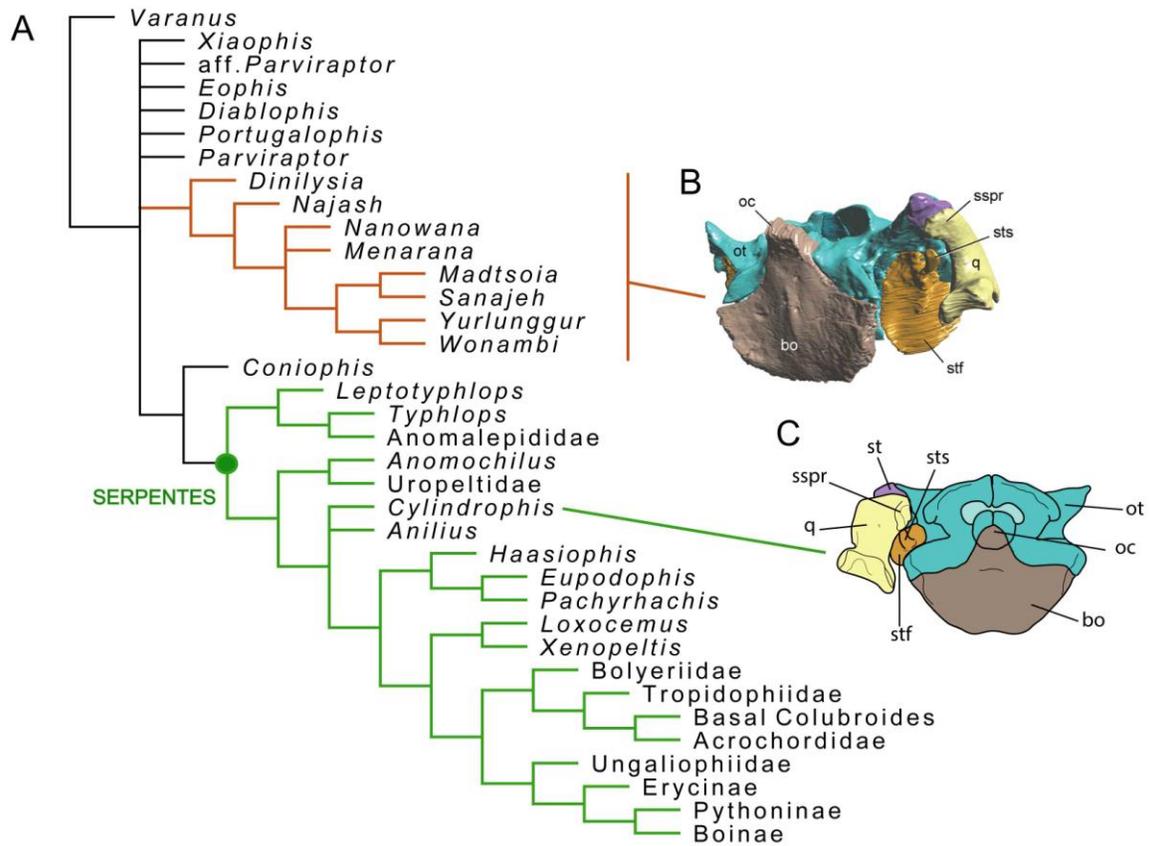
**Figura 8.16.** Dibujo interpretativo de la región orbital de *Najash rionegrina* (MPCA 500) en vista lateral derecha. Abreviaturas: ect, ectopterigoides; fro, frontal; max, maxilar; pal, palatino; par, parietal; pfr, prefrontal; yu, yugal; pof, postfrontal.



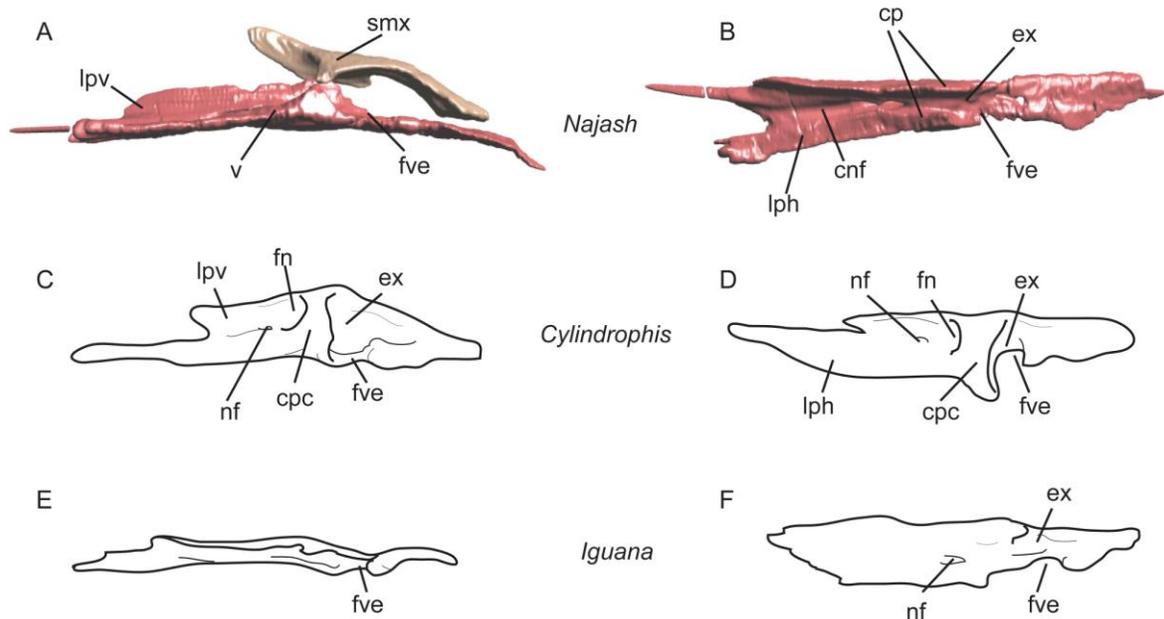
**Figura 8.17.** Yugal (en azul) en el cráneo de *Najash* y otros escamados no ofidios (mosasauroideos, anguimorfos e iguánidos), no a escala. **A**, cráneo de *Najash*. **B**, yugal de *Najash*, vista lateral. **C**, cráneo de *Heloderma*. **D**, yugal de *Heloderma* en vista lateral. **E**, cráneo de *Mosasaurus*. **F**, cráneo de *Iguana*. Abreviaturas: prpv, proceso posteroventral; yu, yugal.



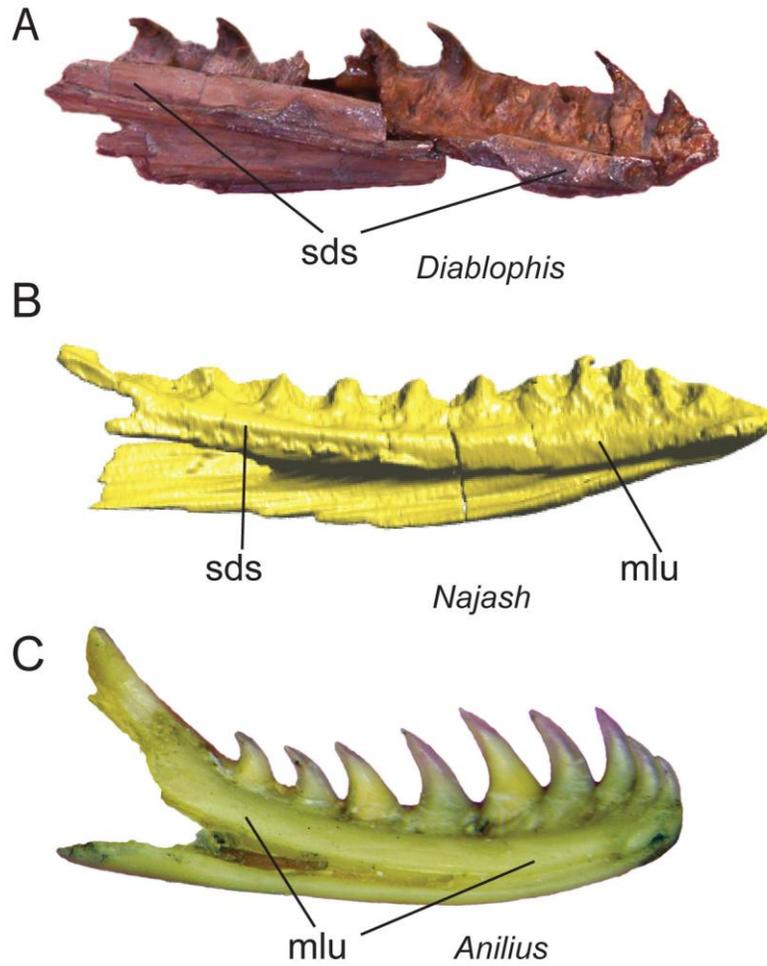
**Figura 8.18.** Reconstrucción de la región ótica y el cráneo en diferentes grupos de serpientes, no a escala. **A**, región ótica y cráneo de *Najash rionegrina*. **B**, región ótica y cráneo de *Dinilyisia patagonica*. **C**, cráneo de *Wonambi*. **D**, región ótica y cráneo de *Anilius scytale*. **E**, región ótica y cráneo de *Python*. **F**, región ótica de *Rhinotyphlops* y cráneo de *Ramphotyphlops*. **G**, región ótica de *Bungarus* y cráneo de *Xenodermus*, ambos macrostomados derivados del clado Colubroides (*sensu* Zaher et al., 2009ab). Abreviaturas: bt, tuberosidad basal del basioccipital; cri, crista interfenestralis; crp, crista proótica; crt, crista tuberalis; rst, abertura lateral del recessus scalae tympani.



**Figura 8.19.** Análisis filogenético de máxima parsimonia de la matriz osteológica basada en Caldwell et al. (2015) mostrando la similitud de la región ótica y la suspensión mandibular entre las serpientes gondwánicas basales (ramas coloreadas en naranja) y aletinofidios no macrostomados entre las serpientes actuales (Serpentes). **A**, consenso estricto de 98 árboles más parsimoniosos de 621 pasos cada uno. **B**, detalle de la región posterior del cráneo de *Najash rionegrina* en vista ventrolateral derecha. **C**, detalle del cráneo de *Cylindrophis ruffus* en vista posteroventral. Abreviaturas: bo, basioccipital; oc, cóndilo occipital; ot, otoccipital; q, cuadrado; sspr, proceso supraestapedial; st, supratemporal; stf, pie de la columela; sts, vara de la columela



**Figura 8.20.** Vómer de *Najash* (A, B) comparado con otros lagartos (C-F), no a escala. **A**, vómer y septomaxilar de *Najash* en vista lateral. **B**, vómer de *Najash* en vista dorsal. **C**, vómer de *Cyllindrophis* en vista lateral. **D**, vómer de *Cyllindrophis* en vista dorsal. **E**, vómer de *Iguana* en vista lateral. **F**, vómer de *Iguana* en vista dorsal. Abreviaturas: cnf, canal de la rama palatina del nervio facial; cp, cúpula parcial; cpc, cúpula completa; ex, excavación donde se aloja el órgano de Jacobson; fn, foramen del nervio vomeronasal; fve, fenestra vomeronasal externa; lph, lamina posterior horizontal; lpv, lamina posterior vertical; nf, foramen para la rama palatina del nervio facial; smx, septomaxilar; v, vómer.



**Figura 8.21.** Dentario de *Najash* comparado con otras serpientes, no a escala. **A**, dentario de *Diablophis* en vista lingual (medial). **B**, dentario de *Najash* en vista lingual (medial). **C**, dentario de *Anilius* en vista lingual (medial). Abreviaturas: mlu, margen lingual uniforme; sds, placa subdental ("subdental shelf").

## 9. REFERENCIAS

- Adalsteinsson S. A., Branch W. R., Trape S., Vitt L. J., Hegdes B. 2009. Molecular phylogeny, classification, and biogeography of snakes of the family Leptotyphlopidae (Reptilia, Squamata). *Zootaxa* 2244: 1–50.
- Albino A. M. 1986. Nuevos Boidae Madtsoiinae en el Cretácico tardío de Patagonia (Formación Los Alamos, Río Negro, Argentina). *Actas IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía*: 15–21.
- Albino A. M. 1994. Una nueva serpiente (Reptilia) en el Cretácico Superior de Patagonia, Argentina. *Pesquisas* 21: 58–63.
- Albino A. M. 2011. Evolution of Squamata reptiles in Patagonia based on the fossil record. *Biological Journal of the Linnean Society* 103: 441–457.
- Albino A. M. 2011. Morfología vertebral de *Boa constrictor* (Serpentes: Boidae) y la validez del género mioceno *Pseudoepicrates* Auffenberg, 1923. *Ameghiniana* 48 (1): 53–62.
- Albino A. M., Brizuela S. 2014a. An overview of the South American fossil squamates. *The Anatomical Record* 297:349–368.
- Albino A. M., Brizuela S. 2014b. First record of squamate reptiles from the Oligocene of South America. *Alcheringa* 38: 412–431.
- Albino A. M., Caldwell M. W. 2003. Hábitos de vida de la serpiente cretácica *Dinilysia patagonica* Woodward. *Ameghiniana* 40: 407–414.
- Albino A. M., Carrillo-Briceño J. D., Neenan J. M. 2016. An enigmatic aquatic snake from the Cenomanian of Northern South America. *PeerJ* 4: e2027.
- Allemand R., Boistel R., Daghfous G., Blanchet Z., Cornette R., Bardet N., Vincent P., Houssaye A. 2017. Comparative morphology of snakes (Squamata) endocasts: evidence of phylogenetic and ecological signals. *Journal of Anatomy* 231 (6): 849–868.
- Apesteguía S. 2007a. Lepidosaurios en movimiento: de los lagartos a las serpientes. *Investigación y Ciencia* 371: 55–61.
- Apesteguía S. 2007b. The Sauropod diversity of The La Amarga Formation (Barremian), Neuquén, Argentina. *Cretaceous Research* 12: 533–546.

- Apesteguía S. 2008. Esfenodontes (Reptilia: Lepidosauria) del Cretácico de Patagonia. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de la Plata, Facultad de Ciencias Naturales y Museo.
- Apesteguía S., Agnolín F. L., Claeson K. 2007. Review of the Cretaceous dipnoans from Argentina (Sarcopterygii, Dipnoi) with description of new species. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, n.s.*, 9 (1): 21–40.
- Apesteguía S., Agnolín F. L., Lio G. L. 2005. An early Late Cretaceous lizard from Patagonia, Argentina. *Comptes Rendus Palevol* 4 (4): 311–315.
- Apesteguía S., Caldwell M., Nydam R., Garberoglio F. F., Palci A. 2014. Snakes in the Morrison Formation? *Mid-Mesozoic Proceedings, abstracts* 2014: 48.
- Apesteguía S., De Valais S., González J. A., Gallina P. A., Agnolín F. 2001. The tetrapod fauna of “La Buitrera”, new locality from the basal Late Cretaceous of North Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21 (Abstracts): 29A.
- Apesteguía S., Garberoglio, F. F., Gómez R. O., Caldwell M. W., Nydam R. L., Simões T. R., Kaluza J. 2019. La Buitrera lizards: Unexpected diversity for the early Late Cretaceous of Argentina. *33 Jornadas Argentina de Vertebrados, Libro de resúmenes*: 21–22.
- Apesteguía S., Novas F. E. 2003. Large Cretaceous sphenodontian from Patagonia provides insight into lepidosaur evolution in Gondwana. *Nature* 425: 609–612.
- Apesteguía S., Zaher H. 2006. A Cretaceous terrestrial snake with robust hindlimbs and a sacrum. *Nature* 440: 1037–1040.
- Armayo S. A., Bocanegra L. M. 2001. Icnofacies de *Scoyenia* en la Formación Candeleros (Subgrupo Río Limay, Grupo Neuquén, Cretácico Tardío) provincia del Neuquén, Argentina. *Asociación Paleontológica Argentina, Publicación Especial* 9: 43–48.
- Báez A. M., Muzzopappa P., Nicoli L. 2007. Anurans from the Candeleros Formation (?Cenomanian-Turonian) of west-central Argentina: new evidence for pipoid evolution. *Cretaceous Research* 28: 1005–1016.
- Báez A. M., Trueb L., Calvo J. O. 2000. The Earliest Known Pipoid Frog from South America: A New Genus from the Middle Cretaceous of Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20 (3): 490–500.

- Baird I. L. 1960. A survey of the periotic labyrinth in some representative recent reptiles. *University of Kansas Science Bulletin* 41: 891–981.
- Barrie D. J. 1990. Skull elements and associated remains of the Pleistocene boid snake *Wonambi naracoortensis*. *Memoirs of the Queensland Museum* 28: 139–151.
- Bolkay S. J. 1925. *Mesophis nopcsai* n.g., n.sp., ein neues, schlangenähnliches Reptil aus der unteren Kreide (Neocom) von Bilek-Selista (Ost-Hercegovina). *Glasnika Zemaljskog Mujeza u Bosni i Hercegovini* 27: 125–136.
- Bonaparte J. F. 1996. Cretaceous Tetrapods of Argentina. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen* 30: 73–130.
- Brongniart A. 1800. Essai d'une classification naturelle des reptiles. 1ere partie. Etablissement des Orders. *Bulletin des Sciences, par la Société Philomatique, Paris* 35: 81–82.
- Brongniart A. 1800. Essai d'une classification naturelle des reptiles. 1ere partie. Etablissement des Orders. *Bulletin des Sciences, par la Société Philomatique, Paris* 35: 81–82.
- Brongniart A. 1800. Essai d'une classification naturelle des reptiles. 1ere partie. Etablissement des Orders. *Bulletin des Sciences, par la Société Philomatique, Paris* 35: 81–82.
- Budney L. A., Caldwell M. W., Albino M. A. 2005. Tooth socket histology in the Cretaceous snake *Dinilysia*, with a review of amniote dental attachment tissues. *Journal of Vertebrate Paleontology* 26 (1): 138–145.
- Caldwell M. W. 2000. On the aquatic squamate *Dolichosaurus longicollis* owen, 1850 (Cenomanian, Upper Cretaceous), and the evolution of elongate necks in squamates. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20 (4): 720–735.
- Caldwell M. W. 2003. "Without a leg to stand on": on the evolution and development of axial elongation and limblessness in tetrapods. *Canadian Journal of Earth Sciences* 40 (4): 573–588.
- Caldwell M. W. 2006. A new species of *Pontosaurus* (Squamata, Pythonomorpha) from the Upper Cretaceous of Lebanon and a phylogenetic analysis of Pythonomorpha. *Memorie della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano* 34: 1–42.

- Caldwell M. W. 2007. Snake phylogeny, origins, and evolution: the role, impact, and importance of fossils (1869–2006). En *Major Transitions in Vertebrate Evolution*, Indiana University Press: 253–302.
- Caldwell M. W. 2019. *The Origin of Snakes: Morphology and the Fossil Record*. CRC Press.
- Caldwell M. W., Albino M. A. 2002. Exceptionally preserved skeletons of the Cretaceous snake *Dinilysia patagonica* Woodward, 1901. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22 (4): 861–866.
- Caldwell M. W., Calvo J. O. 2008. Details of a new skull and articulated cervical column of *Dinilysia patagonica* Woodward, 1901. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28 (2): 349–362.
- Caldwell M. W., Lee M. S. Y. 1997. A snake with legs from the marine Cretaceous of the Middle East. *Nature* 386: 705–709.
- Caldwell M. W., Budney L. A., Lamoureux D. O. 2003. Histology of tooth attachment tissues in the Late Cretaceous mosasaurid *Platecarpus*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 622–630.
- Caldwell M. W., Nydam R. L., Palci A., Apesteguía S. 2015. The oldest known snakes from the Middle Jurassic-Lower Cretaceous provide insight on snake evolution. *Nature communications* 6: 5996.
- Caldwell M. W., Nydam R. L., Palci A., Simões T. R., Garberoglio F. F., Apesteguía S. 2017. Emerging head first: the early fossil record of snake cranial evolution. *Society of Vertebrate Paleontology 77th annual meeting, Program and abstracts*: 91.
- Caldwell M. W., Reisz R. R., Nydam R. L., Palci A., Simões T. R. 2017. *Tetrapodophis amplexus* (Crato Formation, Lower Cretaceous, Brazil) is not a snake/ 76th Annual Meeting of the Society of Vertebrate Paleontology, Program and Abstract: 108.
- Calvo J. O. 1991. Huellas de dinosaurio de la Formación Río Limay (Albiano – Cenomaniano?), Picún Leufú, Provincia de Neuquén, República Argentina (Ornithischia-Saurischia: Sauropoda. Theropoda). *Ameghiniana* 28 (3-4): 241–258.

- Calvo J. O., Bonaparte J. F. 1990. *Andesaurus delgadoi* gen et sp. nov. (Saurischia-Sauropoda) dinosaurio Titanosauroidea de la Formación Río Limay (Albiano-Cenomaniano), Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 28 (3-4): 303–310.
- Calvo J. O., Coria R. A. 1998. New specimen of *Giganotosaurus carolini* (Coria & Salgado, 1995), supports its as the largest theropod ever found. *Gaia* 15: 117–122.
- Calvo J. O., Lockley M. G. 2001. The first pterosaur track from Gondwana. *Cretaceous Research* 22: 585–590.
- Calvo J. O., Rubilar-Rogers D., Moreno K. 2004. A new Abelisauridae (Dinosauria: Theropoda) from northwest Patagonia. *Ameghiniana* 41 (4): 555–563.
- Calvo J. O., Salgado L. 1995. *Rebachisaurus tessonei*, sp. nov. A new sauropoda from the Albian-Cenomanian of Argentina: new evidence on the origin of the Diplodocidae. *Gaia* 11: 13–33 .
- Campbell J. A., Lamar W. W. 2004. The venomous reptiles of the western hemisphere. Cornell University Press.
- Candia Halupczok D. J., Sánchez M. L., Veiga G., Apesteguía S. 2018. Dinosaur tracks in the Kokorkom Desert, Candeleros Formation (Cenomanian, Upper Cretaceous), Patagonia Argentina: Implications for deformation structures in dune fields. *Cretaceous Research* 83: 194–206.
- Carballido J. L., Garrido A. C., Canudo J. I., Salgado L. 2010. Redescription of *Rayososaurus agrioensis* Bonaparte (Sauropoda, Diplodocoidea), a rebachisaurid from the early Late Cretaceous of Neuquén. *Geobios* 43 (5): 493–502.
- Cazau L. B., Uliana M. A. 1973. El Cretácico superior continental de la Cuenca Neuquina. *Vº Congreso Geológico Argentino*: 131–163.
- Chretien J., Wang-Claypool C. Y., Glaw F., Scherz M. D. 2019. The bizarre skull of *Xenotyphlops* sheds light on synapomorphies of Typhlopoidea. *Journal of Anatomy* 234 (5): 637–655.
- Coates M., Ruta M. 2000. Nice snake, shame about the legs. *Trend in ecology & evolution* 15 (12): 503–507.
- Cogger H. G., Zweifel R. G. 1998. Encyclopedia of reptiles & amphibians. Academic Press.

- Cohn M., Tickle C. 1999. Developmental basis of limblessness and axial patterning in snakes. *Nature* 399: 474–470.
- Comeaux R. S., Olori J. C., Bell C. J. 2010. Cranial osteology and preliminary phylogenetic assessment of *Plectrurus aureus* Beddome, 1880 (Squamata: Serpentes: Uropeltidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 160: 118–138.
- Conrad J. L. 2008. Phylogeny and systematics of Squamata (Reptilia) based on morphology. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 310: 1–182.
- Corbella H., Novas F. E., Apesteguía S., Leanza H. A. 2004. First fission-track age for the dinosaur-bearing Neuquén Group (Upper Cretaceous), Neuquén Basin, Argentina. *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales, n.s.*, 6: 227–232.
- Coria R. A., Cambiaso A. V., Salgado L. 2007. New records of basal ornithomimid dinosaurs in the Cretaceous of North Patagonia. *Ameghiniana* 44 (2): 473–477.
- Coria R. A., Salgado L. 1995. A new giant carnivorous dinosaur from the Cretaceous of Patagonia. *Nature* 377: 224–226.
- Cundall D. 1995. Feeding behaviour in *Cylindrophis* and its bearing on the evolution of alethinophidian snakes. *Journal of Zoology* 237(3): 353–376.
- Cundall D., Greene W. H. 2000. Feeding in snakes. En *Feeding: Form, Function, and Evolution in Tetrapod Vertebrates*, Academic Press: 293–333.
- Cundall D., Irish F. 2008. 43. The snake skull. En *Biology of the Reptilia, Vol. 20*. Oxford University Press: 349–692.
- Cundall D., Rossman D. A. 1993. Cephalic anatomy of the rare Indonesian snake *Anomochilus weberi*. *Zoological Journal of the Linnean Society* 109: 235–273.
- Cundall D., Wallach V., Rossman D. A. 1993. The systematics relationships of the genus *Anomochilus*. *Zoological Journal of the Linnean Society* 109: 275–299.
- Cuny G., Jaeger J. J., Mahboubi M., Rage J.-C. 1990. Les plus anciens serpents (Reptilia, Squamata) connus. Mise au point sur l'âge géologique des serpents de la partie moyenne du Crétacé. *Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences II* (311): 1267–1272.
- Da Silva F. O., Fabre A.-N., Savriama Y., Ollonen J., Mahlow K., Herrel A., Müller J., Di-Poï N. 2018. The ecological origins of snakes as revealed by skull evolution. *Nature Communications* 9 (1): 376.

- Dashzeveg D., Novacek M. J., Norell M. A., Clark J. M., Chiappe L. M., Davidson A., McKenna M. C., Dingus L., Swisher C., Perle A. 1995. Extraordinary preservation in a new vertebrate assemblage from the Late Cretaceous of Mongolia. *Nature* 374: 446–449.
- de La Fuente M. S. 2007. Testudines. En *Patagonian Mesozoic Reptiles*, Indiana University Press: 50-86.
- de Valais S., Apesteguía S., Garrido A. C. 2012. Cretaceous small scavengers: feeding traces in tetrapod bones from Patagonia, Argentina. *PLoS ONE* 7 (1): e29841.
- Deufel A. 2017. Burrowing with a kinetic snout in a snake (Elapidae: *Aspidelaps scutatus*). *Journal of Morphology* 278: 1706–1715.
- Di Paola E. C. 1973. Caracterización litoestratigráfica de la Formación Neuquén. Vº *Congreso Geológico Argentino*: 19 –206.
- Digregorio J. H. 1972. Neuquén. *Geología Regional Argentina*. Córdoba: Academia Nacional de Ciencia: 139–505.
- Digregorio J. H., Uliana M. A. 1980. Cuenca Neuquina. *Geología Regional Argentina*, 2: 985–1032.
- Duméril A. M. C., Bibron G. 1839. *Erpétologie générale ou histoire naturelle complète des reptiles*. Paris, Roret.
- Đurić D., Radosavljević D., Petrović D., Radonjić M., Vojnović P. 2017. A new evidence for pachyostotic snake from Turonian of Bosnia-Herzegovina. *Geoloski anali Balkanskoga poluostrva* 78: 17–21.
- Ernst C. H., Ernst E. M. 2011. Venomous reptiles of the United States, Canada and Northern Mexico. The Johns Hopkins University Press.
- Estes R., de Queiroz K., Gauthier J. 1988. Phylogenetic relationships within squamata. En *Phylogenetic relationships of the lizard families*. Stanford University Press: 118–281.
- Estes R., Frazzetta T. H., Williams E. E. 1970. Studies on the fossil snake *Dinilysia patagonica* Smith Woodward: Part I. Cranial morphology. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 140: 25–74.
- Evans S. E. 1984. The classification of the Lepidosauria. *Zoological Journal of the Linnean Society* 82 (1–2): 87–100.

- Evans S. E. 2003. At the feet of the dinosaurs: the early history and radiation of lizards. *Biological Reviews* 78: 513–551.
- Fernandez Dumont M. L., Bona P., Apesteguía S. 2017. Descripción preliminar de un cráneo de *Araripesuchus* Price 1959 (Crocodyliformes, Mesoeucrocodylia) de La Buitrera, Río Negro, Formación Candeleros (Cenomaniano-Turoniano). *Ameghiniana* 54 (4), Suplemento Resúmenes: 16.
- Fernandez Dumont M. L., Bona P., Apesteguía S. 2018. Revisión sistemática de *Araripesuchus buitreaensis* Pol y Apesteguía: nuevos aportes a la diversidad de crocodyliformes de La Buitrera, Patagonia, Argentina. *Ameghiniana*, DOI: 10.5710/PEAPA.15.04.2019.296: R49.
- Frazzetta T. H. 1970. Studies on the fossil snake *Dinilysia patagonica* Woodward . Part II. Jaw machinery in the earliest snakes. *Forma et Functio* 3: 205–211.
- Fredriksson G. M. 2005. Predation on sun bears by reticulated python in East Kalimantan, Indonesian Borneo. *The Raffles Bulletin of Zoology* 53 (1): 165–168.
- Garberoglio F. F., Apesteguía S., Simões T. R., Palci A., Gómez R. O., Nydam R. L., Larsson H. C. E., Lee M. S. Y., Caldwell M. W. 2019a. New skulls and skeletons of the Cretaceous legged snake *Najash*, and the evolution of the modern snake body plan. *Science Advances* 5: eaax5833.
- Garberoglio F. F., Gómez R. O., Apesteguía S., Caldwell M. W., Sánchez M. L., Veiga R. 2019b. A new specimen with skull and vertebrae of *Najash rionegrina* (Lepidosauria: Ophidia) from the early Late Cretaceous of Patagonia. *Journal of Systematic Palaeontology* 17: 1313–1330.
- Garberoglio F. F., Gómez R. O., Simões T. R., Caldwell M. W., Apesteguía S. 2019c. The evolution of the axial skeleton intercentrum system in snakes revealed by new data from the Cretaceous snakes *Dinilysia* and *Najash*. *Scientific Reports* 9: 1276.
- Gardner J. D., Cifelli R. L. 1999. A primitive snake from the Cretaceous of Utah. *Special Papers in Palaeontology* 60: 87–100.
- Garrido A. C. 2010. Estratigrafía del Grupo Nequén, Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina (Argentina): nueva propuesta de ordenamiento estratigráfico. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, n.s.*, 12 (2): 121–177.

- Gauthier J. A., Kearney M., Maisano J. A., Rieppel O., Behlke, A. D. B. 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): 3–308.
- Gianechini F. A., de Valais S. 2016. Bioerosion trace fossils on bones of the Cretaceous South American theropod *Buitreraptor gonzalezorum* Makovicky, Apesteguía and Agnolín, 2005 (Deinonychosauria). *Historical Biology* 28 (4): 533–549.
- Goloboff P. A., Farris J. S., Nixon K. C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24: 774–786.
- Gómez R. O. 2011. A snake dentary from the Upper Cretaceous of Patagonia. *Journal of Herpetology* 45 (2): 230–233.
- Gómez R. O., Báez A. M. 2005. Intracolumnar variation and morphological remarks on madtsoiid snakes (Squamata, Serpentes) from the Upper Cretaceous of Patagonia. *Ameghiniana* 42 (Suplemento Resúmenes): 30R–31R.
- Gómez R. O., Báez A. M. 2006. A new Madtsoiid snake (Squamata, Ophidia) from the Upper Cretaceous of Patagonia. *Ameghiniana* 43 (Suplemento Resúmenes): 21R.
- Gómez R. O., Báez A. M., Rougier G. W. 2008. An anilioid snake from the Upper Cretaceous of northern Patagonia. *Cretaceous Research* 29: 481–488.
- Gómez R. O., Garberoglio F. F., Rougier G. W. 2019. A new Late Cretaceous snake from Patagonia: phylogeny and trends in body size evolution of madtsoiid snakes. *Comptes Rendus Palevol* 18: 771–781.
- Goombridge B. 1979. On the vomer in Acrochordidae (Reptilia: Serpentes), and its cladistic significance. *Journal of Zoology* 189: 559–567.
- Greene H. W. 1997. Snakes: the Evolution of Mystery in Nature. University of California Press.
- Gualde M. S., Castillo Elías G., Sánchez M. L. Apesteguía S. 2018. Primeras evidencias de icnofacies rizolito en paleosuelos de la Formación Candeleros (Grupo Neuquén), perfil Aguada del Toro (Cenomaniano, Cretácico Superior). *XVI Reunión Argentina de Sedimentología, Programa: 2*.
- Haas G. 1979. On a new snake like reptile from the Lower Cenomanian of Ein Jabrud, near Jerusalem. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris* 41: 51–64.

- Harrington S. M., Reeder T. W. 2017. Phylogenetic inference and divergence dating of snakes using molecules, morphology and fossils: new insights into convergent evolution of feeding morphology and limb reduction. *Biological Journal of the Linnean Society* 121 (2): 379–394.
- Hecht M. K. 1982. The vertebral morphology of the Cretaceous snake, *Dinilysia patagonica* Woodward. *Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 1982: 523-532.
- Hoffstetter R., 1959. Un dentaire de Madtsoia (serpent géant du Paleocene de Patagonie). *Bulletin of the Museum of Natural History* 31: 379–386.
- Hoffstetter R., Gasc J. P. 1969. Vertebrae and ribs of modern reptiles. En *Biology of the Reptilia, Volume 1, Academic Press*: 201–310.
- Hsiang A. Y., Field D. J., Webster T. H., Behlke A. D. B., Davis M. B., Racicot R. A., Gauthier J. A. 2015. The origin of snakes: revealing the ecology, behavior, and evolutionary history of early snakes using genomics, phenomics, and the fossil record. *BMC Evolutionary Biology* 15: 87.
- Hsiou A. S., Albino A. M., Medeiros M. A., Santos R. A. B. 2014. The oldest Brazilian snakes from the Cenomanian (early Late Cretaceous). *Acta Paleontologica Polonica* 59 (3): 635–642.
- Ikeda T. 2007. A comparative morphological study of the vertebrae of snakes occurring in Japan and adjacent regions. *Current Herpetology* 26 (1): 13–34.
- Kearney M. 2003. Systematics of the Amphisbaenia (Lepidosauria: Squamata) based on morphological evidence from recent and fossil forms. *Herpetological Monographs* 17: 1–74.
- Keiser E. D. Jr. 1970. Sexual dimorphism and ontogenetic variation in the haemapophyses of ophidian postcloacal vertebrae. *Herpetologica* 26: 331–334.
- Kley N. J. 2001. Prey transport mechanisms in blindsnakes and the evolution of unilateral feeding systems in snakes. *American Zoologist* 41(6): 1321–1337.
- Kley N. J. 2006. Morphology of the lower jaw and suspensorium in the Texas blindsnake, *Leptotyphlops dulcis* (Scolocophidia: Leptotyphlopidae). *Journal of Morphology* 267: 494–515.

- Kley N. J., Brainerd E. L. 1999. Feeding by mandibular raking in a snake. *Nature* 402: 369–370.
- Kluge A. G. 1993. *Calabaria* and the phylogeny of ericine snakes. *Zoological Journal of the Linnean Society* 107: 293–351.
- LaDuke T. C., Krause D. W., Scanlon J. D., Kley N. J. 2010. A Late Cretaceous (Maastrichtian) snake assemblage from the Maevarano Formation, Mahajanga Basin, Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30 (1): 109–138.
- LaDuke T. C., Krause D. W., Scanlon J. D., Kley N. J. 2010. A Late Cretaceous (Maastrichtian) snake assemblage from the Maevarano Formation, Mahajanga Basin, Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30 (1): 109–138.
- Lanfear R., Frandsen P. B., Wright A. M., Senfeld T., Calcott B., 2017. PartitionFinder 2: New methods for selecting partitioned models of evolution for molecular and morphological phylogenetic analyses. *Molecular Biology and Evolution* 10: 772–773.
- Leanza H. A., Apesteguía S., Novas F. E., de la Fuente M. S. 2004. Cretaceous terrestrial beds from the Neuquén Basin (Argentina) and their tetrapod assemblages. *Cretaceous Research* 25: 61–87.
- LeBlanc A. R. H., Lamoureux D. O., Caldwell M. W. 2017. Mosasaurs and snakes have a periodontal ligament: timing and extent of calcification, not tissue complexity, determines tooth attachment mode in reptiles. *Journal of Anatomy* 231 (6): 869–885.
- Lee M. S. Y. 1997. On snake-like dentition in mosasaurian lizards. *Journal of Natural History* 31: 303–314.
- Lee M. S. Y. 1998. Convergent evolution and character correlation in burrowing reptiles: towards a resolution of squamate relationships. *Biological Journal of the Linnean Society* 65: 369–453.
- Lee M. S. Y., Caldwell M. W. 1998. Anatomy and relationships of *Pachyrhachis problematicus*, a primitive snake with hindlimbs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 353 (1375): 1521–1552.

- Lee M. S. Y., Caldwell M. W., Scanlon J. D. 1999. A second primitive marine snake: *Pachyophis woodwardi* from the Cretaceous of Bosnia-Herzegovina. *Journal of Zoology* 248: 509–520.
- Lee M. S. Y., Palci A., Jones M. E. H., Caldwell M. W., Holmes J. D., Reisz R. R. 2016. Aquatic adaptations in the four limbs of the snake-like reptile *Tetrapodophis* from the Lower Cretaceous of Brazil. *Cretaceous Research* 66: 194–199.
- Lee M. S. Y., Scanlon J. D. 2000. Snake Phylogeny based on osteology, soft anatomy and ecology. *Biological Reviews* 77 (03): 333–401.
- Legarreta L., Uliana M. A. 1998. Anatomy of hinterland deposits sequences: Upper Cretaceous fluvial strata, Neuquén Basin, West-Central Argentina. *Society of economic paleontologist and mineralogists, special publications* 59: 83–92.
- Lewis P. O. 2001. A likelihood approach to estimating phylogeny from discrete morphological character data. *Systematic Biology* 50: 913–925.
- Longrich N. R., Bhullar B.-A. S., Gauthier J. A. 2012. A transitional snake from the Late Cretaceous period of North America. *Nature* 488: 205–208.
- Luan X., Walker C., Dangaria S., Ito Y., Druzinsky R., Jarosius K., Lesot H., Rieppel O. 2009. The mosasaur tooth attachment apparatus as paradigm for the evolution of the gnathostome periodontium. *Evolution & Development* 11 (3): 247–259.
- Maddison W. P., Maddison D. R. 2011. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.31. <http://www.mesquiteproject.org>.
- Mahler D. L., Kearney M. 2006. The palatal dentition in squamate reptiles: morphology, development, attachment, and replacement. *Fieldiana Zoology* 108: 1–61.
- Maisano J. A. 2001. A survey of state of ossification in neonatal squamates. *Herpetological Monographs* 15: 135–157.
- Makovicky P. J., Apesteguía S., Gianechini F. A. 2012. A New Coelurosaurian Theropod from the La Buitrera Fossil Locality of Río Negro, Argentina. *Fieldiana Life and Earth Sciences* 5: 90–98.
- Marsh O. C. 1892. Notice of new reptiles from the Laramie Formation. *American Journal of Science* 43: 449–453.
- Martill D. M., Tischlinger H., Longrich N. R. 2015. A four-legged snakes from the Early Cretaceous of Gondwana. *Science* 349: 416–419.

- Martinelli A. G., Forasiepi A. M. 2004. Late Cretaceous vertebrates from Bajo de Santa Rosa (Allen Formation), Río Negro Province, Argentina, with description of a new sauropod dinosaur (Titanosauridae). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, n.s.*, 6: 257–305.
- McDowell S. B. 1969. Notes on the Australian sea-snake *Ephalophis greyi* M. Smith (Serpentes: Elapidae, Hydrophiinae) and the origin and classification of sea-snakes. *Zoological Journal of the Linnean Society* 48 (3): 333–349.
- Miralles A., Marin J., Markus D., Herrel A., Hedges S. B., Vidal N. 2018. Molecular evidence for the paraphyly of Scolecophidia and its evolutionary implications. *Journal of Evolutionary Biology* 31(12): 1782–1793.
- Mlynarski M., Madej Z. 1961. The rudimentary limbs in Aniliidae (Serpentes). *British Journal of Herpetology* 3: 1–6.
- Mohabey D. M., Head J. J., Wilson J. A. 2011. A new species of the snake *Madtsoia* from the Upper Cretaceous of India and its paleobiogeographic implications. *Journal of Vertebrate Paleontology* 31(3): 588–595.
- Mongiardino Koch N., Gauthier J. A. 2018. Noise and biases in genomic data may underlie radically different hypotheses for the position of Iguania within Squamata. *PLoS ONE* 13 (8): e0202729.
- Müller J., Hipsley C. A., Head J. J., Kardjilov N., Hilger A., Wuttke M., Reisz R. R. 2011. Eocene lizard from Germany reveals amphisbaenian origins. *Nature* 473: 364–367.
- Nopcsa F. B. 1923. *Eidolosaurus* und *Pachyophis*: Zwei neue Neocom-Reptilien. *Palaeontographica* 65: 99–154.
- Nydam R. L., Caldwell M. W., Palci A. 2014. Reassessment of cranial elements assigned to the fossil snake *coniophis precedens*, Late Cretaceous, North America. *Society of Vertebrate Paleontology 74th Annual Meeting, Program and Abstracts*: 196–197.
- Olori J. C. 2010. Digital endocasts of the cranial cavity and osseous labyrinth of the burrowing snake *Uropeltis woodmasoni* (Alethinophidia: Uropeltidae). *Copeia* 1: 14–26.
- Olori J. C., Bell C. 2012. Comparative skull morphology of uropeltid snakes (Alethinophidia: Uropeltidae) with special reference to disarticulated elements and variation. *PLoS ONE* 7 (3): e32450.

- Opperl M. 1811. *Die Ordnungen, Familien und Gattungen der Reptilien, als Prodrum einer Natugeschichte derselben*. Munich, Joseph Lindauer.
- Ortega F., Gasparini Z., Buscalioni A. D., Calvo J.O. 2000. A new species of *Araripesuchus* (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the lower Cretaceous of Patagonia (Argentina). *Journal of Vertebrate Paleontology* 20 (1): 57–76.
- Palci A., Caldwell M. W. 2007. Vestigial forelimbs and axial elongation in a 95 million-year-old non-snake squamate. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27: 1–7.
- Palci A., Caldwell M. W. 2013. Primary homologies of the circumorbital bones of snakes. *Journal of Morphology* 274 (9): 973–986.
- Palci A., Caldwell M. W. 2014. The Upper Cretaceous snake *Dinilyisia patagonica* Smith-Woodward, 1901, and the crista circumfenestralis of snakes. *Journal of Morphology* 275 (10): 1187–1200.
- Palci A., Caldwell M. W., Albino A. M. 2013. Emended diagnosis and phylogenetic relationships of the Upper Cretaceous snakes *Najash rionegrina* Apesteguía and Zaher, 2006. *Journal of Vertebrate Paleontology* 33 (1): 131–140.
- Palci A., Caldwell M. W., Nydam R. L. 2013b. Reevaluation of the anatomy of the Cenomanian (Upper Cretaceous) hind-limbed marine fossil snakes *Pachyrhachis*, *Eupodophis*, and *Haasiophis*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 33 (6): 1328–1342.
- Palci A., Caldwell M. W., Scanlon, J. D. 2014. First report of a pelvic girdle in the fossil snake *Wonambi naracoortensis* Smith, 1976, and a revised diagnosis for the genus. *Journal of Vertebrate Paleontology* 34 (4): 965–969.
- Palci A., Hutchinson M. N., Caldwell M. W., Lee M. S. Y. 2017. The morphology of the inner ear of squamate reptiles and its bearing on the origin of snakes. *Royal Society Open Science* 4: 170685.
- Palci A., Hutchinson M. N., Caldwell M. W., Scanlon J. D., Lee M. S. Y. 2018. Palaeoecological inferences for the fossil Australian snakes *Yurlunggur* and *Wonambi* (Serpentes, Madtsoiidae). *Royal Society Open Sciences* 5: 172012.
- Palci A., Hutchinson M. N., Caldwell M. W., Smith K. T., Lee M. S. Y. 2019. The homologies and evolutionary reduction of the pelvis and hindlimbs in snakes, with

- the first report of ossified pelvic vestiges in an anomalepidid (*Liotyphlops beui*). *Zoological Journal of the Linnean Society*: zlz098.
- Palci A., Lee M. S. Y., Hutchinson M. N. 2016. Patterns of postnatal ontogeny on the skull and lower jaw of snakes as revealed by micro-CT scan data and three-dimensional geometric morphometrics. *Journal of Anatomy* 229 (6): 723–724.
  - Paparella I., Palci A., Nicosia U., Caldwell M. W. 2018. A new fossil marine lizard with soft tissues from the Late Cretaceous of southern Italy. Royal Society. Open Science 5: 172411.
  - Patterson C. 1982. Morphological characters and homology. En *Problems of Phylogenetic Reconstruction*. Academic Press: 21–74.
  - Pérez Mayoral J., Argüello Scotti A., Veiga G., Apesteguía S. 2018. Sedimentología de los depósitos fluvio-eólicos de la Formación Candeleros (Cretácico) en la localidad "Cañadón de las Tortugas", Área Paleontológica La Buitrera, Provincia de Río Negro, Argentina. *XVI Reunión Argentina de Sedimentología, Programa*: 14.
  - Phillips C. M. 2002. Sea snake envenomation. *Dermatologic therapy* 15 (1): 58–61.
  - Pincheira-Donoso D., Bauer A. M., Meiri S., Uetz P. 2013. Global taxonomic diversity of living reptiles. *PLoS One* 8 (3): e59741.
  - Pinto R. R., Martins A. R., Curcio F., Ramos L. d. O. 2015. Osteology and cartilaginous elements of *Trilepida salgueiroi* (Amaral, 1954) (Scolecophidia: Leptotyphlopidae). *Anatomical Records* 298: 1722–1747 (2015).
  - Pol D., Apesteguía S. 2005. New *Araripesuchus* remains from the early Late Cretaceous (Cenomanian – Turonian) of Patagonia. *American Museum Novitates* 3490: 38.
  - Polcyn M. J., Jacobs L. L., Haber A. 2005. Morphological model and CT assessment of the skull of *Pachyrhachis problematicus* (Squamata, Serpentes), a 98 million year old snake with legs from the Middle East. *Palaeontologia Electronica* 8 (1): 1–24.
  - Pyron A. R. 2017. Novel approaches for phylogenetic inference from morphological data and total-evidence dating in squamate reptiles (lizards, snakes, and amphisbaenians). *Systematic Biology* 66: 38–56.
  - Pyron R. A., Burbrink F. T., Wiens J. J. 2013. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 4161 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary Biology* 13: 53.

- Rage J.-C. 1996. Les Madtsoiidae (Reptilia, Serpentes) du Crétacé supérieur d'Europe: témoins gondwaniens d'une dispersion transtéthysienne. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 322: 603–608.
- Rage J.-C. 1998. Fossil snakes from the Paleocene of São José de Itaboraí, Brazil. Part I. Madtsoiidae, Aniliidae. *Palaeovertebrata*, 27 (3-4): 109–144.
- Rage J.-C. 2001. Fossil snakes from the Paleocene of São José de Itaboraí, Brazil. Part II. Booidae. *Palaeovertebrata*, 30 (3-4): 111–150.
- Rage J.-C., Albino A. M. 1989. *Dinilysia patagonica* (Reptilia, Serpentes): matériel vertébral additionnel du Crétacé supérieur d'Argentine. Etude complémentaire des vertèbres, variations intraspécifiques et intraolomnaires. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte* 1989: 443–447.
- Rage J.-C., Augé M. 2010. Squamate reptiles from the middle Eocene of Lissieu (France). A landmark in the middle Eocene of Europe. *Geobios* 43: 253–268.
- Rage J.-C., Escuillie F. 2000. Un nouveau serpent bipède du Cénomaniens (Cretacé). Implications phylétiques. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Earth and Planetary Sciences* 330: 513–520.
- Rage J.-C., Métails G., Bartolini A., Brohi I. A., Lashari R. A., Marivaux L., Merle D., Solangi S. H. 2014. First report of the giant snake *Gigantophis* (Madtsoiidae) from the Paleocene of Pakistan: paleobiogeographic implications. *Geobios* 47: 147–153.
- Rage J.-C., Richter A. 1994. A snake from the Lower Cretaceous (Barremian) of Spain: The oldest known snake. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 9: 561–565.
- Rage J.-C., Vullo R., Néraudeau D. 2016. The mid-Cretaceous snakes *Simoliophis rochebrunei* Sauvage, 1880 (Squamata: Ophidia) from its type area (Charentes, southwestern France): Redescription, distribution, and palaeoecology. *Cretaceous Research* 58: 234–253.
- Rage J.-C., Werner C. 1999. Mid-Cretaceous (Cenomanian) snakes from Wadi Abu Hashim, Sudan: The earliest snakes assemblage. *Palaeontologia Africana* 35: 85–110.
- Ramos V. A. 1981. Descripción geológica de la hoja 33c. Los Chihuidos Norte, Provincia del Neuquén. *Servicio Geológico Nacional*, 182: 1–103.

- Rasmussen J. B. 1996. Maxillary tooth number in the African tree-snake genus *Dipsadoboa*. *Journal of Herpetology* 30 (2): 297–300.
- Reeder T. W., Townsend T. M., Mulcahy D. G., Noonan B. P., Wood Jr. P. L., Sites Jr. J. W., Wiens J. J. 2015. Integrated analyses resolve conflicts over squamate reptile phylogeny and reveal unexpected placement for fossil taxa. *PLOS ONE* 10: e0118199.
- Rieppel O, Maisano J. A. 2007. The skull of the rare Malaysian snake *Anomochilus leonardi* Smith, based on high-resolution X-ray computed tomography. *Zoological Journal of the Linnean Society* 149: 671–685.
- Rieppel O. 1976. The homology of the laterosphenoid bone in snakes. *Herpetologica* 32: 426–429.
- Rieppel O. 1979a. The evolution of the basicranium in the Henophidia (Reptilia: Serpentes). *Zoological Journal of the Linnean Society* 66: 411–431.
- Rieppel O. 1979b. The braincase of *Typhlops* and *Leptotyphlops* (Reptilia: Serpentes). *Zoological Journal of the Linnean Society* 65: 161–176.
- Rieppel O. 1984. The cranial morphology of the fossorial lizard genus *Dibamus* with a consideration of its phylogenetic relationships. *Journal of Zoology* 204 (3): 289–327.
- Rieppel O. 1985. The recessus scalae tympani and its bearing on the classification of reptiles. *Journal of Herpetology* 19 (3): 373–384.
- Rieppel O. 1988. A review of the origin of snakes. En *Evolutionary Biology*, Plenum Press: 37-130.
- Rieppel O. 2007. The naso-frontal joint in snakes as revealed by high-resolution X-ray computed tomography of intact and complete skulls. *Zoologischer Anzeiger* 246: 177–191.
- Rieppel O. 2012. "Regressed" macrostomatan snakes. *Fieldiana Life and Earth Sciences* 2012 (5): 99–103.
- Rieppel O., Head J. J. 2004. New specimens of the fossil snake genus *Eupodophis* Rage and Escuillié, from Cenomanian (Late Cretaceous) of Lebanon. *Memorie della Società italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano* 32: 1–26.

- Rieppel O., Kearney M. 2005. Tooth replacement in the Late Cretaceous mosasaur *Clidastes*. *Journal of Herpetology* 39: 688–692.
- Rieppel O., Kley N., Maisano J. A. 2009. Morphology of the skull of the white-nosed blindsnake, *Liotyphlops albirostris* (Scolecophidia: Anomalepididae). *Journal of Morphology* 270: 536–557.
- Rieppel O., Kluge A. G., Zaher, H. 2002. Testing the phylogenetic relationships of the Pleistocene snake *Wonambi naracoortensis* Smith. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22 (4): 812–829.
- Rieppel O., Maisano J. A. 2007. The skull of the rare Malaysian snake *Anomochilus leonardi* Smith, based on high-resolution X-ray computed tomography. *Zoological Journal of the Linnean Society* 149: 671–685.
- Rieppel O., Zaher H. 2000. The intramandibular joint in squamates, and the phylogenetic relationships of the fossil snake *Pachyrhachis problematicus* Haas. *Fieldiana (Geology)* 43: 1–69.
- Rieppel O., Zaher H. 2001. The development in the skull of *Acrochordus granulatus* (Schneider) (Reptilia: Serpentes), with special consideration of the otico-occipital complex. *Journal of Morphology* 249: 252–266.
- Rieppel O., Zaher H. 2002. The skull of the Uropeltinae (Reptilia, Serpentes), with special reference to the otico-occipital region. *Bulletin of the Natural History Museum of London, Zoology Series* 68 (2): 123–130.
- Rieppel O., Zaher H. 2002. The skull of the Uropeltinae (Reptilia, Serpentes), with special reference to the otico-occipital region. *Bulletin of the Natural History Museum of London, Zoology Series* 68 (2): 123–130.
- Rieppel O., Zaher H., Tchernov E., Polcyn M. J. 2003. The anatomy and relationships of *Haasiophis terrasanctus*, a fossil snake with well developed hind limbs from the mid-Cretaceous of the Middle East. *Journal of Paleontology* 77: 536–558.
- Rio J.P., Mannion P.D. 2017. The osteology of the giant snake *Gigantophis garstini* from the upper Eocene of North Africa and its bearing on the phylogenetic relationships and bio-geography of Madtsoiidae. *Journal of Vertebrate Paleontology* 37: e1347179.
- Romer A. S. 1956. *Osteology of the Reptiles*. University of Chicago Press.

- Ronquist F., Teslenko M., Van Der Mark P., Ayres D. L., Darling A., Höhna S., Larget B., Liu L., Suchard M. A., Huelsenbeck J. P. MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Systematic Biology* 61(3): 539–42.
- Rougier G. W., Apeseguía S., Gaetano L. C. 2011. Highly specialized mammalian skulls from the Late Cretaceous of South America. *Nature* 479: 98–102.
- Russel D. A. 1967. Systematics and morphology of American mosasaurs. *Yale University Peabody Museum of Natural History Bulletin* 23: 1–241.
- Sauvage H. E. 1880. Sur l'existence d'un reptile du type ophidien dans les couches a *Ostrea columba* des Charentes. *Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences* 91: 671–672.
- Savitsky A. H. 1981. Hinged teeth in snakes: an adaptation for swallowing hard-bodied prey. *Science* 212: 346–349.
- Scanferla C. A. 2010. *El origen y evolución temprana de las serpientes: análisis anatómico y filogenético de los ofidios Cretácicos y Paleógenos de la Patagonia y Bolivia*. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.
- Scanferla C. A. 2016a. Postnatal ontogeny and the evolution of macrostomy in snakes. *Royal Society Open Sciences* 3: 160612.
- Scanferla C. A. 2016b. Serpientes fósiles sudamericanas: piezas clave para comprender la evolución del grupo. En *Historia evolutiva y paleobiográfica de los vertebrados de América del Sur*, Contribuciones del MACN, Número 6: 21–28.
- Scanferla C. A., Bhullar B.-A. S. 2014. Postnatal development of the skull of *Dinilysia patagonica* (Squamata-Stem Serpentes). *The Anatomical Record*, 297: 560–573.
- Scanferla C. A., Canale J. I. 2007. The youngest record of the Cretaceous genus snake *Dinilysia* (Squamata, Serpentes). *South American Journal of Herpetology* 2 (1): 76–81.
- Scanferla C. A., Smith K. T., Schaal S. F. K. 2016. Revision of the cranial anatomy and phylogenetic relationships of the Eocene minute boas *Messelophis variatus* and *Messelophis ermannerorum* (Serpentes, Booidea). *Zoological Journal of the Linnean Society* 176: 182–206.

- Scanferla C. A., Zaher H., Novas F. E., de Muizon C., Céspedes R. 2013. A new snake skull from the Paleocene of Bolivia sheds light on the evolution of Macrostomatans. *PLoS One* 8 (3): e57583.
- Scanlon J. D. 1992. A new large madtsoiid snake from the Miocene of the Northern Territory. *The Beagle, Records of the Museums and Art Galleries of the Northern Territory* 9 (1): 49–60.
- Scanlon J. D. 1993. Madtsoiid snakes from the Eocene Tingamarra fauna of Eastern Queensland. *Darmstädter Beiträge zur Naturgeschichte* 3: 3–8 (1993).
- Scanlon J. D. 1997. *Nanowana* Gen. Nov., small madtsoiid snakes from the Miocene of Riversleigh: sympatric species with divergently specialised dentition. *Memoirs of the Queensland Museum* 41 (2): 393–412.
- Scanlon J. D. 2003. The basicranial morphology of madtsoiid snakes (Squamata, Ophidia) and the earliest Alethinophidia (Serpentes). *Journal of Vertebrate Paleontology* 23 (4): 971–976.
- Scanlon J. D. 2004. First known axis vertebra of a madtsoiid snake (*Yurlunggur camfieldensis*) and remarks on the neck of snakes. *The Beagle, Records of the Museums and Art Galleries of the Northern Territory* 20: 207–215.
- Scanlon J. D. 2005a. Australia's oldest known snakes: *Patagoniophis*, *Alamitophis* and Cf. *Madstoia* (Squamata: Madtsoiidae) from the Eocene of Queensland. *Memoirs of the Queensland Museum* 51 (1): 215–235.
- Scanlon J. D. 2005b. Cranial morphology of the Plio-Pleistocene giant madtsoiid snake *Wonambi naracoortensis*. *Acta Paleontologica Polonica* 50 (1): 139–180.
- Scanlon J. D. 2006. Skull of the large non-macrostromatan snake *Yurlunggur* from the Australian Oligo-Miocene. *Nature* 439: 839–842.
- Scanlon J. D., Lee M. S. Y. 2000. The Pleistocene serpent *Wonambi* and the early evolution of snakes. *Nature* 403: 416–420.
- Siegel D. S., Miralles A., Aldridge R. D. 2011. Controversial snake relationships supported by reproductive anatomy. *Journal of Anatomy* 218 (3): 342–348.
- Simões T. R., Caldwell M. W., Palci A., Nydam R. L., 2017. Giant taxon-character matrices: Quality of character constructions remains critical regardless of size. *Cladistics* 33: 198–219.

- Simões T. R., Caldwell M. W., Talanda M., Bernardi M., Palci A., Vernygora O., Bernardini F., Mancini L., Nydam R. L. 2018. The origin of squamate revealed by a Middle Triassic lizard from the Italian Alps. *Nature* 557: 706–709.
- Simpson G. G. 1933. A new snake from the *Notostylops* beds of Patagonia. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 67: Article I.
- Smith M. J. 1976. Small fossil vertebrates from Victoria Cave, Naracoorte, South Australia. IV. Reptiles. *Transactions of the Royal Society of South Australia* 100: 39–51.
- Spawls S., Branch B. 1995. The dangerous snakes of Africa: natural history, species directory, venoms and snakebite. Ralph Curtis Publishing.
- Strong C. R., Simões T. R., Caldwell M. W., Doschak M. R. 2019. Cranial ontogeny of *Thamnophis radix* (Serpentes: Colubroidea) with a re-evaluation of current paradigms of snake skull morphology. *Royal Society Open Science* 6: 182228.
- Tchernov E., Rieppel O., Zaher H., Polcyn M., Jacobs L. L. 2000. A fossil snake with limbs. *Science* 287: 2010–2012.
- Triviño L. N., Albino A. M., Dozo M. T., Williams J. D. 2018. First natural endocranial cast of a fossil snake (Cretaceous of Patagonia, Argentina). *Anatomical Records* 301: 9–20.
- Tsujihi T., Kearney M., Rieppel, O. 2012. Finding the neck-trunk boundary in snakes: Anteroposterior dissociation of myological characteristics in snakes and its implications for their neck and trunk body regionalization. *Journal of Morphology* 273 (9): 992–1009.
- Uetz P., Freed P., Hošek, J. The Reptile Database, <http://www.reptile-database.org> (2020).
- Vasile S., Csiki-Sava Z., Venczel M. 2013. A new madtsoiid snake from the Upper Cretaceous of the Hateg Basin, Western Romania. *Journal of Vertebrate Paleontology* 33 (5): 1100–1119.
- Vidal N., Hedges S. B. 2005. The phylogeny of squamate reptiles (lizards, snakes, and amphisbaenians) inferred from nine nuclear protein-coding genes. *C. R. Biologies* 328: 1000–1008.
- Vidal N., Hedges S. B. 2009. The molecular evolutionary tree of lizards, snakes, and amphisbaenians. *C. R. Biologies* 332: 129–139.
- Vidal N., Delmas A.-N., David P., Cruaud C., Couloux A., Hedges S. B. 2007. The phylogeny and classification of caenophidian snakes inferred from seven nuclear protein-coding genes. *Comptes Rendus Biologies* 330 (2): 182–187.

- Vitt L. J., Caldwell J. P. 2013. Herpetology. An introductory biology of Amphibians and Reptiles (4th Edition). Academic Press.
- Werneburg I., Sánchez-Villagra M. R. 2014. Skeletal heterochrony is associated with the anatomical specializations of snakes among squamate reptiles. *Evolution* 69 (1): 254–263.
- Wiens J. J. 2001. Character analysis in morphological phylogenetics: problems and solutions. *Systematic Biology* 50: 689–699.
- Wilson J. A., Mohabey D. M., Peters S. E., Head J. J. 2010. Predation upon hatchling dinosaurs by a new snake from the Late Cretaceous of India. *PLoS Biology* 8: 1–10.
- Woodward A. S. 1901. On some extinct reptiles from Patagonia, of the genera *Miolania*, *Dinilysia*, and *Genyodectes*. *Proceedings of the Zoological Society of London* 70 (2): 169–184.
- Xing L., Caldwell M. W., Chen R., Nydam R. L., Palci A., Simões T. R., McKellar R. C., Lee M. S. Y., Lui Y., Shi H., Wang K., Bai M. 2018. A mid-Cretaceous embryonic-to-neonate snake in amber from Myanmar. *Science Advances* 4: eaat5042.
- Yi H., Norell M. A. 2015. The burrowing origin of modern snakes. *Science Advances* 1: e1500743.
- Zaher H. 1998. The Phylogenetic Position of *Pachyrhachis* within Snakes (Squamata, Lepidosauria). *Journal of Vertebrate Paleontology* 18 (1): 1–3.
- Zaher H., Apesteguía S., Scanferla C. A. 2009a. The anatomy of the Upper Cretaceous snake *Najash rionegrina* Apesteguía and Zaher, 2006, and the evolution of limblessness in snakes. *Zoological Journal of the Linnean Society* 156: 801–826.
- Zaher H., Grazziotin F. G., Cadle J. E., Murphy R. M., Cesar de Moura-Leite J., Bonatto S. L. 2009b. 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 H., Rieppel O. 1999. Tooth implantation and replacement in squamates, with special reference to mosasaur lizards and snakes. *American Museum Novitates*: 32791.

- Zaher H., Rieppel O. 2002. On the phylogenetic relationships of the Cretaceous snakes with legs, with special reference to *Pachyrhachis problematicus* (Squamata, Serpentes). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22, 104–109.
- Zaher H., Scanferla C. A. 2012. The skull of the Upper Cretaceous snake *Dinilysia patagonica* Smith-Woodward, 1901, and its phylogenetic position revisited. *Zoological Journal of the Linnean Society* 164: 194–238.
- Zaher H., Wilson J. A., Mohabey D. A. 2017. A new specimen of the nest predator *Sanajeh indicus* (Serpentes) suggests a more basal position within snake phylogeny. *Society of Vertebrate Paleontology 77th Annual Meeting, Program and abstracts*: 218-219.
- Zheng Y., Wiens, J. J. 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.

## 10. APÉNDICE

### CAPITULO 3

#### Matriz en Formato Nexus

```
#NEXUS
BEGIN TAXA;
    DIMENSIONS NTAX=31;
;
END;
BEGIN CHARACTERS;
    DIMENSIONS NCHAR=248;
    FORMAT DATATYPE = STANDARD GAP = - MISSING = ? SYMBOLS = "
0 1 2 3 4";
    MATRIX
```

Anguimorph\_root

```
00001(01)0001?00(03)0?0000010000000(01)0000010000?00010000-
000000000?00000000100010100000?100?0000?0000000-
000000000000000001000(01)(01)0000000?00(01)000000000000000(01)0000?0
00000000000000000000000000000(01)0000000(01)0-0000000000000000100000-
00000000000000000(01)000-(01)-(12)10(01)000(01)
```

Najash

```
11??1????????????????????????????????????????????????????????????0??1000?????01?0??????
??????0?????????0??0101001000000????0(01)0000?110?????0??????101011?10
0011100001?1?000110?????10?????1????????????????????200?0??????????????????
?????????????0010?10?????0??20?????1?????????????01111020000121300
```

Najash\_Holotype

```
11??1????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????
????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????0??????101011?1000
11100001?1?000110?????1????????????????????????????????????????????????????????????
?????????????????10?????0??20?????1?????????????01111020000121??0
```

MPCA\_385

```
????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????0??1000?????0??0??????
??????0?????????0??010?00?000000????00?000?110?????0????????????????????????
?????????????????????????????1?????????????????????????????200?0????????????????????
??????????0????????????????????????????????????????????????????????????????????30?
```

MPCA\_418

```
????????????????????????????????????????????????????????????????????????????????0??1000?????01?0??????
?????????????????0??0101?01000?00????01000????0?????????????????01011?1?00
1????00??1?????????????10?????????????????????????????200?0????????????????????
??????????0010?????????????????????????????????????????1110?0??012130?
```

Scolecophidia

```
11(12)110110?1010??000??00??0000211(01)??000?11?11?(01)1?000(
01)0(01)020---
```

1(01)0?01000000111112100100000?0?02000010111(01)010000000110001120(0  
1)(01)10(01)01(12)11011111(01)11101??1110(01)0(01)(01)100011000001111010  
10?0011112111000011--1(01)0--1-

10000111?0(01)0102(02)000121110(02)10(01)1110010020001010(13)11

Dinilysia

112?111??1?100?????0?0102100000100100100100110100000000?01?  
00000000000010001101010110000001(01)100000?11100120?00001010101(01)  
01?00(01)010?101?1??????001000000001??????00011202001001111111111  
0100001-1100010000-01101010101100011100111011011111100000010210

Sanajeh

111????????????????????2??????1?????0??10?01020?00?0?0??1?  
??1??????1????????01?111100??0??12?10????1?12?1????1??010??1?01  
11??001?1??????????11?????????1??????????01?0??????????????????  
?????????0?1??1??0?????1??1??????????111??1?1?01??30?

Wonambi

112?111?????0?????????0??2?????1?????010110011120011?010101?  
011101?0?1????????010111100000011121101?111?1201?0??101010?111?01  
111?001?1????120?????11?0????1??01????00?11202011??1101111110100?0?  
????10?-00110?111011111110011??111010111111111110010???

Yurlunggur

112111101??103??0?01000001?00?1110010011010??1020001?0101010  
0111010011?010????01011?1?000?00111211011111?12?0????1??0101111001  
11??001(01)1??????10?011001??1?01110000112020110?11101??1110??00  
01?11010?000110????10??1?1?????1?00??????11111111101001040?

Anilius

11101110000100200001001011100011111?1001010?1101000000100110  
011111000000101111010001001100010210000110101110120011110111101010  
10111101111111101110111011111000110100112120010011111121111110111  
-110001110000111111000201101??10??1011110011020011010201

Uropeltidae

11111(01)(01)0(01)(01)010(01)100(01)0100100110001111(01)01001010?1  
10(12)00000(01)(01)00110010111000(01)00101111(01)1000100010001021(01)(0  
1)0(01)(01)111011(12)01200111101111010101011110111111110111011101111  
10(01)0110(01)001121(02)(01)01001(01)(01)1112111(01)11(01)11--  
1101011101001111(01)00(01)(01)20(01)001111(01)(01)2101111001(01)0200010  
10211

Pachyrhachis

112??11?1??10?????????00????00??11011??0?11??112??0101??11?  
?????10111?111?20?1?????????1?????????10??120110001??0101111?00  
1?121111?11011110??????0??1????110?001??2??1??1?1??1?1????1?-  
1011????????111?0?1??1?111?????1?01111021?1?0?100?????

Haasiophis

112?111?1??10?????????0?00????00??110110?1?11?01121?00101??11?  
11??11?111?011????1????0????11?????1?0??10??120110001010101111?10  
??121?11011011110??????01111??11?0?0011??(1  
2)101?0??1????1??????10?-  
1011????????111?0????20??111101?101111?2??1?0??0??300

Eupodophis

112?011?1??10????????????1??????1011????1???1101???1011?11?  
???2?101???1?1????1????????????????1????1????120110001010001111?00  
??0?111111011?10??????0???1???11??????1??????????1?1??1??????1??  
??011????????1?1??????1????????1?????0?11112??1001???1????

Xenopeltis

11200110110102200101001103100011111?00101110202000010110110  
01111111110010001111010100010101011100011001212012011111011101110  
101211010111----1111111011110111101111211101110?110?2111-11110-  
0111111100000111010102011112111121111110011020021110101

Loxocemus

112001101101021001010011021000111000100101110202001010110110  
01111111110010121011010100(01)101010111011110012120120111101111011  
101012110101111?2011111101111011111001112111011111111?211111101  
02010111110100011111111201101111111011110111120021010111

Erycinae

1121011111011(01)1011011011012(01)10111(01)0(01)1100111(01)(12)21  
1101010(01)101111112111(01)10011120012011100(01)1011(01)?11(12)0(01)01  
1(01)010121120111110111101001101211010111112201111110111110211100  
011(12)11101(0 1)11?111?211111101(01)-  
1101101211001111110112111(01)121101(12)10111001111(12)0011010111

Ungaliophiidae

11210110110110201101101(01)0120101111001100111?021(02)10001011  
01111112(01)111010011120012010100010111011000111001?1211?1-  
2111011110100110121101011111220111111101??11(0  
1)011110001121111111111112111111011-  
0101101211001111111111211111211112101111001102002101011?

Boinae

1121011(01)11011(01)2011011011(01)1211011110111(01)0111122121011  
101(12)011111120111110011120012111(01)00(01)111101112010110012121120  
1111101111(01)1001101211010111112201111110111111021110101121211111  
111112111111110-110110121100111111011211111111101210111101111(1  
2)1021110411

Pythoninae

112(01)011(01)11010020010110111121101110011100111?021210111012  
0111(01)1021111110011120012111100(01)101(01)00112(01)1011001212112011  
1110111101001101211010111112201111110111111021110101121211111111  
1121111110102110110121100111111011211111111111101111111121011110  
411

Tropidophiidae

1121011111011320010100110110111111011100111?0210111010100111  
01121111010011120012011101110111011100111001?121120121111111111001  
1011110101111122(01)1111111111111011110001121111111?111?211111111  
0-0101101110001111011112211112110121111110011020011110111

Bolyeriidae

1121011011011320010100110110101111011100111?0212001010110111  
0112111101001112011201110001011??110001110012121120111110111111001

101211010111----11111110111110111100011211111111?111?2111110110-  
010110111000111111111120(01)112110121(01)111100110?00??11?(12)11

Acrochordidae

11210111101113100112111120011111011110?11?0212111010100111  
0112011111102112001???010111011101110011100101201?1-  
21111111111(01)01101211010(01)11----  
1111111111?110111100011110111001?111?2111110110-  
110110110000011010?1111210?12110121111110111020011010??1

Basal\_Colubroides

112101101(01)(01)113110112111(01)0(02)(01)(01)111111(01)01100111?0  
21(012)(01)110101001110102011(01)110211300121110111011(01)(01)1(01)00  
01110(01)101211-1-211111110110(01)1101211010111----  
1111111111?110111100011211111111?111?21110-1110-  
110110110000111110111022110121101211101100111?(01)????1?111

Coniophis

111?1??  
??  
(01)01??10??  
??  
??

Parviraptor\_estesi

112?1?1??  
??  
??  
??  
??

Portugalophis\_lignites

112?1?1??  
??  
??  
1??  
1??

Diablophis\_gilmorei

112?1??  
??  
1????10??  
??  
??

Eophis\_underwoodi

1???1??  
??  
??  
??  
??

aff.Parviraptor\_estesi

??  
??  
1????10??  
??  
??

;  
END;  
BEGIN ASSUMPTIONS;

### **Lista de caracteres**

1. Tooth implantation on dentary: pleurodont (0); Alethinophidian (1).
2. Plicidentine: present (0); absent (1).
3. Maxillary and dentary teeth: relatively short conical, upright (0); robust, recurved (1); elongate needle-shaped, distinctly recurved (2).
4. Premaxillary dentition: present (0); absent (1).
5. Alveoli and base of teeth: not expanded transversely (0); wider transversely than anteroposteriorly (1).
6. Pterygoid teeth: absent (0); present (1).
7. Premaxilla: broadly articulated with maxilla (0); loosely contacting maxilla (1).
8. Transverse processes of premaxilla: curved backwards (0); extending straight laterally or anterolaterally (1).
9. Nasal process of premaxilla: elongate, approaching or contacting frontals (0); short, divides nasals only at anterior margin or not at all (1).
10. Dorsal (horizontal) lamina of nasal: relatively broad anteriorly, with narrow gap between lateral margin and vertical flange of septomaxilla (0); dorsal lamina of nasal distinctly tapering anteriorly, leaving wide gap between lateral margin and vertical flange of septomaxilla (1).
11. Medial flanges of nasal, articulation with median frontal pillars: present (0); absent (1).
12. Anterior margin of nasals: restricted to posteromedial margins of nares (0); extend anteriorly toward tip of rostrum (1).
13. Lateral flanges of nasals: articulate with anterior margin of frontals (0); separated from frontals (1).
14. Posterolateral margin of nasal: contacts posteromedian margin of prefrontal (0); elements in contact along most of their length (1); contact between elements with interfingering of nasal and prefrontal margins (2); nasals do not contact prefrontals (3).
15. Septomaxilla posterior dorsal process of lateral vertical flange: absent (0); short (1); long (2).
16. Septomaxilla articulation with median frontal pillars: absent (0); present (1).
17. Ventral portion of posterior edge of lateral flange of septomaxilla and opening of Jacobson's organ: located at level of posterior edge or behind (0); distinctly in front (1).
18. Vomer nasal cupola: fenestrated medially (0); closed medially by a sutural contact of septomaxilla and vomer (1).
19. Septomaxilla: forms lateral margin of opening of Jacobson's organ (0); vomer extends into posterior part of lateral margin, restricting septomaxilla to anterolateral part of lateral margin of opening of Jacobson's organ (1).
20. Vomer nasal nerve: does not pierce vomer (0); exits vomer through single large foramen (1); through cluster of small foramina (2).
21. Posterior ventral (horizontal) lamina of vomer: long, parallel edged (0); short, tapering to pointed tip (1).

22. Posterior dorsal (vertical) lamina of vomer: well developed (0); reduced or absent (1).
23. Prefrontal: articulates with frontal laterally (0); anterolaterally (1).
24. Lateral margin of prefrontal: slanting anteroventrally (0); positioned vertically (1).
25. Lacrimal foramen on prefrontal: not completely enclosed (0); enclosed by prefrontal (1).
26. Lateral foot process of prefrontal: absent (0); contacts maxilla only (1); maxilla and palatine (2); palatine only (3).
27. Medial foot process of prefrontal: absent (0); present, low (1); present, high (2).
28. Anterior/lateral flange of prefrontal covering nasal gland and roofing auditus conchae: absent (0); present (1).
29. Ventral margin of lateral surface of prefrontal: articulates with dorsal surface of maxilla (0); retains only posterior contact (1).
30. Dorsal lamina of prefrontal: contacts or forms overlapping contact with nasal posteromedially (0); remains separate from nasal (1).
31. Medial frontal pillars: absent (0), present (1).
32. Transverse horizontal shelf of frontal: developed and broadly overlapped by nasals (0); poorly developed and never broadly overlapped by nasals (1); absent (2).
33. Lacrimal: present (0); absent (1).
34. Postfrontal: present (0); absent (1)
35. Jugal: present (0); absent (1).
36. Ventral tip of jugal: remains separated by wide gap from ectopterygoid (0); contacts or closely approaches ectopterygoid, forming almost complete posterior margin of orbit (1).
37. Dorsal head of postorbital: fuses or articulates with posterodorsal surface of postfrontal (0); articulates with parietal (1).
38. Parietal: without lateral wings meeting postorbital bones (0); with lateral wings meeting postorbital bones (1).
39. Distinct lateral ridge of parietal: extending posteriorly from anterior lateral wing up to prootic: absent (0); present (1).
40. Frontoparietal suture: relatively straight (0); frontoparietal suture U-shaped (1).
41. Parietal margin of optic foramen: straight (0); concave (1).
42. Lateral margins of braincase open anterior to prootic (0); descending lateral processes of parietal enclose braincase (1).
43. Supratemporal processes of parietal: distinctly developed (0); not distinctly developed (1).
44. Parietal enters anterior aspect of base of basiptyergoid process: absent (0); present (1).
45. Contact between parietal and supraoccipital: V-shaped with apex pointing anteriorly (0); straight transverse line (1); V-shaped with apex pointing posteriorly (2).
46. Ascending process of maxilla: tall, extending to dorsal margin of prefrontal (0); short (1); absent (2).
47. Small horizontal shelf on medial surface of anterior end of maxilla: present (0); absent (1).

48. Posterior end of maxilla: does not project beyond posterior margin of orbit (0); projects moderately beyond posterior margin of orbit (1); projects distinctly beyond posterior margin of orbit, with broad flat surface (2).
49. Medial (palatine) process of maxilla: located in front of orbit (0); located below orbit (1).
50. Medial (palatine) process of maxilla: pierced (0); not pierced (1).
51. Anterior end of supratemporal: located behind or above posterior border of trigeminal foramen (0); anterior to posterior border of trigeminal foramen (1).
52. Supratemporal facet on opisthotic-exoccipital: flat (0); sculptured and delineated with projecting posterior rim that overhangs exoccipital (1).
53. Free-ending posterior process of supratemporal: absent (0); present (1).
54. Supratemporal: present (0); absent (1).
55. Anterior dentigerous process of palatine: absent (0); present (1).
56. Medial (choanal) process of palatine: forms extensive concave surface dorsal to ductus nasopharyngeus (0); narrows abruptly to form curved finger-like process (1); forms short horizontal lamina that does not reach vomer (2).
57. Choanal process of palatine: without expanded anterior flange articulating with vomer (0); with anterior flange (1).
58. Pterygoid contacts palatine: complex and finger-like articulations (0); tongue-in-groove joint (1); reduced to flap-overlap (2).
59. Palatine contact with ectopterygoid: present (0); absent (1).
60. Dentigerous process of palatine contact with vomer and/or septomaxilla posterolateral to opening for Jacobson's organ: present (0); absent (1).
61. Maxillary process of palatine: anterior to posterior end of palatine (0); at posterior end of palatine (1).
62. Lateral (maxillary) process of palatine and maxilla: in well-defined articulation (0); loosely overlapping medial (palatine) process of maxilla, or absent (1).
63. Maxillary branch of trigeminal nerve: pierces lateral (maxillary) process of palatine (0); passes dorsally between palatine and prefrontal (1).
64. Vomerine (choanal) process of palatine: articulates broadly with posterior end of vomer (0); meets vomer in well-defined articular facet (1); touches or abuts vomer without articulation or remains separated from vomer (2).
65. Internal articulation of palatine with pterygoid: short (0); long (1).
66. Pterygoid tooth row: anterior to basipterygoid joint (0); tooth row reaches or passes level of basipterygoid joint (1).
67. Quadrate ramus of pterygoid: robust, rounded or triangular in cross-section, but without groove (0); blade-like and with distinct longitudinal groove for protractor pterygoidei (1).
68. Transverse (lateral) process of pterygoid: forms distinct, well-defined lateral projection (0); gently curved lateral expansion of pterygoid, or absent (1).
69. Lateral edge of ectopterygoid straight (0); angulated at contact with maxilla (1).
70. Anterior end of ectopterygoid: restricted to posteromedial edge of maxilla (0); invades dorsal surface of maxilla (1).
71. Pterygoid attached to basicranium: by strong ligaments at palatobasal articulation (0); pterygoid free from basicranium in dried skulls (1).

72. Quadrate: slender (0); broad (1).
73. Quadrate: slanted clearly anteriorly, posterior tip of pterygoid dislocated anteriorly from mandibular condyle of quadrate (0); positioned slight anteriorly or vertically (cephalic condyle positioned behind or at same level of mandibular condyle) (1); slanted posteriorly (cephalic condyle positioned in front of mandibular condyle) (2).
74. Cephalic condyle of quadrate: elaborated into posteriorly projecting suprastapedial process (0); suprastapedial process absent or vestigial (1).
75. Stapedial footplate: broad and massive (0); narrow and thin (1).
76. Stylohyal: not fused to quadrate (0); fuses to posterior tip of suprastapedial process (1); fuses to ventral aspect of reduced suprastapedial process (2); stylohyal fuses to quadrate shaft (3).
77. Stapedial shaft: straight (0); angulated (1).
78. Stapedial shaft: slender and longer than diameter of stapedial foot-plate (0); thick, and equal to, or shorter than diameter of stapedial foot-plate (1).
79. Paroccipital process of otooccipital: well developed and laterally projected (0); reduced to short projection or absent (1).
80. Juxtastapedial recess defined by crista circumfenestralis: absent (0), present but open posteriorly (1); present and closed posteriorly (2).
81. Crista circumfenestralis: exposes most of stapedial footplate (0); converges upon stapedial footplate (1).
82. Crista interfenestralis: does not form individualized component in ventral rim of crista circumfenestralis (0); does form individualized component in ventral rim of crista circumfenestralis (1).
83. Jugular foramen: exposed in lateral view by crista tuberalis (0); concealed in lateral view by crista tuberalis (1).
84. Otooccipitals: do not contact each other dorsally (0); contact each other dorsally (1).
85. Otooccipital posterolateral processes: short and narrow, do not extend toward posterior margin of occipital condyle (0); wider than condyle and long, combine with crista tuberalis to extend to approximate posterior margin of occipital condyle (1).
86. Supraoccipital contact with prootic: with narrow (0); broad (1).
87. Prootic exclusion of parietal from trigeminal foramen: absent (0); present (1).
88. Laterosphenoid: absent (0); present (1).
89. Prootic ledge underlap of posterior trigeminal foramen: absent (0); present (1).
90. Prootic: exposed in dorsal view medial to supratemporal or to supratemporal process of parietal (0); fully concealed by supratemporal or parietal in dorsal view (1).
91. Exit hyomandibular branch of facial nerve inside opening for mandibular branch of trigeminal nerve: absent (0); present (1).
92. Vidian canal: does not open intracranially (0); open intracranially (1).
93. Anterior opening of Vidian canal: single (0); divided (1).
94. Sella turcica: bordered posteriorly by well-developed dorsum sellae (0); dorsum sellae low (1); dorsum sellae not developed, sella turcica with shallow posterior margin (2).
95. 'Lateral wings of basisphenoid': absent (0); present (1).

96. Ventral surface of basisphenoid: smooth (0); with weakly developed sagittal crest from which protractor pterygoidei originates (1); with strongly projecting sagittal crest (2).
97. Basioccipital: contributes to ventral margin of foramen magnum (0); basioccipital excluded by medial contact of otooccipitals (1).
98. Basisphenoid-basioccipital suture: smooth (0); transversely crested (1).
99. Basipterygoid (= basitrabecular) processes: present (0); absent (1).
100. Crista trabeculares: short and or indistinct (0); elongate and distinct in lateral view (1).
101. Cultriform process of parabasisphenoid: does not extend anteriorly to approach posterior margin of choanae (0); approaches posterior margin of vomer (1).
102. Parabasisphenoidal rostrum behind optic foramen: narrow (0); broad (1).
103. Parabasisphenoid rostroventral surface: flat or broadly convex (0); concave (1).
104. Basioccipital meets parabasisphenoid: suture located at level of fenestra ovalis (0); located at or behind trigeminal foramen (1).
105. Parasphenoid rostrum interchoanal process: absent (0); broad (1); narrow (2).
106. Anteromedial margin of dentaries: symphyseal articular facet (0); no symphyseal facet (1).
107. Posterior dentigerous process of dentary: absent (0); present, short (1); present, long (2).
108. Medial margin of adductor fossa: relatively low and smoothly rounded (0); forms distinct dorsally projecting crest (1).
109. Mental foramina on lateral surface of dentary: two or more (0); one (1).
110. Coronoid process of coronoid bone: high, tapering distally (0); high, with rectangular shape (1); low, not exceeding significantly coronoid process of compound bone (2).
111. Coronoid bone: present (0); absent (1).
112. Posteroventral process of coronoid: present (0); absent (1).
113. Coronoid process on lower jaw: formed by coronoid bone only (0); or by coronoid and compound bone (1); or by compound bone only (2) (i.e. coronoid absent).
114. Posdentary elements: presence of separate elements (0); fusion of surangular /articular into compound bone (1).
115. Chevrons: present (0); absent (1).
116. Hemapophyses: absent (0); present (1).
117. Hypapophyses: restricted to anterior-most precloacal vertebrae (0); present throughout precloacal skeleton (1).
118. Para-diapophysis: confluent (0); separated into dorsal and ventral facet (1).
119. Prezygapophyseal accessory processes: absent (0); present (1).
120. Subcentral paralympathic fossae on posterior precloacal vertebrae: absent (0); present (1).
121. Subcentral foramina: absent (0); present, consistently small (1); present, of variable size (2).
122. Well-developed, consistently distributed paracotylar foramina: absent (0); present (1).

123. Ventral margin of centra: smooth (0); median prominence from cotyle to condyle (1).
124. Axis intercentrum: not fused to anterior region of axis centrum (0); fused (1).
125. Neural spine height: well-developed process (0); low ridge or absent (1).
126. Posterior margin of neural arch: shallowly concave in dorsal view (0); with deep V-shaped embayment in dorsal view (1).
127. Cotyle shape of precloacal vertebrae: oval (0); circular (1).
128. Parazygantral foramen: absent (0); present (1).
129. Lymphapophyses: absent (0); present (1).
130. Lymphapophyses: three or fewer (0); three lymphapophyses and one forked rib (1); more than three lymphapophyses and one forked rib (2).
131. Sacral vertebrae: present (0); absent (1).
132. Position of synapophyses in relation to lateral edge of prezygapophyses: at same level or slightly more projected laterally (0); clearly medial to edge of prezygapophyses (1).
133. Pachyostotic vertebrae: absent (0); present (1).
134. Precloacal vertebrae number: fewer than 100 (0); more than 100 (1).
135. Caudal vertebrae number: greater than 50% of precloacal number (0); approximately 10% or less than precloacal number (1).
136. Tuber costae absent from ribs (0), tuber costae present (1).
137. Pectoral girdle and forelimbs: present (0); absent (1).
138. Tibia, fibula, and hind foot: present (0); absent (1).
139. Trochanter externus: present (0); absent (1).
140. Pelvis: external to sacral-cloacal ribs (0); internal to sacral-cloacal ribs (1).
141. Ilium and pubis length: ilium longer than pubis (0); ilium and pubis of same size (1); pubis much longer than ilium (2).
142. Pelvic elements: with strongly sutured contact (0); with weak (cartilaginous) contact (1); fused together (2).
143. Pelvic elements: present (0); absent (1).
144. Medial vertical flanges of nasals: absent (0); present (1).
145. Preorbital ridge: dorsally exposed (0); overlapped by prefrontal (1).
146. Lateral foot process of prefrontal: articulates with lateral edge of maxilla via thin anteroposteriorly directed lamina (0); articulates with maxilla via large contact that runs from lateral to medial dorsal surface of maxilla (1).
147. Medial finger-like process of ectopterygoid articulating with medial surface of maxilla: present (0); absent (1).
148. Posterolateral corners of basisphenoid: strongly ventrolaterally projected (0); not projected (1).
149. Basioccipital: expanded laterally to form floor of recessus scalae tympani (0); excluded from floor of recessus scalae tympani by otooccipital (1).
150. Frontal subolfactory process: absent or present as simple horizontal lamina (0); present and closing tractus olfactorius medially (1).
151. Ectopterygoid contact with pterygoid: restricted to transverse (lateral) process of pterygoid (0); contact expanded significantly on dorsal surface of pterygoid body (1).

152. Maxillary process of palatine: main element bridging contact with maxilla and palatine in ventral view (0); covered ventrally by expanded palatine process of maxilla (1).
153. Coronoid bone contributes to anterior margin of adductor fossa: present (0); absent (1).
154. Coronoid bone: sits mostly on dorsal and dorsomedial surfaces of compound bone, being exposed in both lateral and medial views of mandible (0); applied to medial surface of compound bone (1).
155. Teeth, implantation: interdental ridges absent (0); interdental ridges present (1).
156. Teeth, replacement: replacement teeth lie vertically (0); lie horizontally in jaws (1).
157. Teeth, replacement: single replacement tooth per tooth position (0); two or more replacement teeth per tooth position (1).
158. Teeth, attachment: ankylosed to jaws (0) teeth loosely attached by connective tissue (1).
159. Teeth, size: crowns isodont or enlarged at middle of tooth row (0) crowns large anteriorly, and decrease in size posteriorly (1); anterior teeth conspicuously elongate, length of crown significantly exceeds height of dentary at midlength (2).
160. Premaxilla: teeth borne medially on premaxilla (0); teeth absent from midline of premaxilla (1).
161. Premaxilla: ascending process transversely expanded, partly roofing external nares (0); ascending process mediolaterally compressed, blade-like or spine-like (1).
162. Premaxilla: premaxilla medial to maxillae (0); located anterior to maxillae (1).
163. Prefrontal: prefrontal socket for dorsal peg of maxilla absent (0); present (1).
164. Prefrontal extends medially across frontal for more than 75% of width of frontal: absent (0); present (1).
166. Frontal: nasal processes of frontal project between nasals (0); nasal processes absent (1).
167. Frontals: frontals taper anteriorly, distinct interorbital constriction (0); frontals broad anteriorly, interorbital region broad (1).
168. Frontal: subolfactory process abuts prefrontal in immobile articulation (0); subolfactory process articulates with prefrontal in mobile joint (1); subolfactory process with distinct lateral peg or process that clasped dorsally and ventrally by prefrontal (2).
169. Frontals and parietals: do not contact ventrally (0); descending wings of frontals and parietals contact ventrally to enclose optic foramen (1).
170. Parietal, sagittal crest: absent (0); present posteriorly but not anteriorly, and extending for no more than 50% of parietal midline length (1); present anteriorly and posteriorly, and extending more than 50% of parietal midline length (2).
171. Parietal: narrow (0); inflated (1).
173. Skull, postorbital region relative length: short, less than half (0); elongate, half or more (1).
174. Supraoccipital region of skull: nuchal crests absent (0); present (1).
175. Supratemporal: supratemporal short, does not extend posterior to paroccipital process (0); elongate, extending well beyond paroccipital process (1).

176. Maxilla: palatine process short, weakly developed (1); palatine process long, strongly projecting medially (1).
177. Maxilla: ascending process projects up strongly, caudal margin inclined steeply relative to maxilla (0); facial process weakly projecting, caudal margin of facial process lies at angle of 30° to horizontal or less (1).
178. Maxilla, premaxillary process: medial projection articulating with vomers present (0); premaxillary process does not contact vomers (1).
179. Maxilla, number of mental foramina: 5 or more (0); 4 or fewer (1).
180. Maxilla, supradental shelf development: extending full length of maxilla (0); reduced anterior to palatine process (1).
181. Maxilla: medial surface of facial process with distinct naso-lacrimal recess demarcated dorsally by anteroventrally trending ridge: (0) present; (1) absent.
182. Maxilla: medial surface of facial process with well-defined fossa for lateral recess of nasal capsule: present (0); reduced and present as small fossa on back of facial process (1); absent, fossa for lateral recess developed entirely on prefrontal (2).
183. Maxilla: extensive contact of dorsal margin of maxilla with nasal (0); nasal-maxilla contact lost (1).
184. Maxilla: maxilla overlaps prefrontal laterally in tight sutural connection (0); overlap reduced, mobile articulation (1).
185. Maxilla: excluded from anteroventral margin of orbit by jugal (0); maxilla forms anteroventral margin of orbit (1).
186. Maxilla: palatine process of maxilla projects medially (0); palatine process of maxilla downturned (1).
187. Maxilla: superior alveolar foramen: positioned near middle of palatine process, opening posterodorsally (0); positioned near anterior margin of palatine process, opening medially (1).
188. Maxilla, accessory foramen posterior to palatine process: absent (0); present (1).
189. Maxilla, ectopterygoid process: absent (0); present (1).
190. Maxilla: articulates with distally expanded postorbital element to form complete postorbital bar: present (0); absent (1).
191. Maxilla: 15 or more maxillary teeth (0); fewer than 15 maxillary teeth (1).
192. Postfrontal: anterior and posterior processes clasping frontals and parietals (0); anterior and posterior processes present, but postfrontal abuts frontals and parietals (1); anterior and posterior processes absent (2).
193. Supratemporal: free caudal end of supratemporal projects posteroventrally (0); posteriorly or posterodorsally (1).
194. Quadrate, lateral conch: present (0); absent (1).
195. Quadrate, maximum length relative to proximal width: quadrate elongate, maximum length at least 125% of maximum width of quadrate head (0); quadrate short, length less than 125% of width of quadrate head (1).
196. Quadrate, proximal end platelike: absent (0); present (1).
197. Palatine, palatine teeth small relative to lateral teeth (0); or enlarged, palatine teeth at least half diameter of posterior maxillary teeth (1).
198. Palatine, elongate lateral process projecting to lateral edge of orbit to articulate with caudal margin of prefrontal: absent (0); present (1).

199. Epipterygoid: present (0); absent (1).
200. Ectopterygoid: clasps pterygoid anteromedially (0); ectopterygoid overlaps pterygoid (1); ectopterygoid abuts pterygoid medially (2).
201. Vidian canals: enclosed in sphenoid (0); open intracranially (1).
202. Vidian canals: posterior openings symmetrical (0); asymmetrical (1).
203. Exoccipitals: separated ventral to foramen magnum (0); contact below foramen magnum (1).
204. Exoccipital-opisthotic: horizontal, winglike crista tuberalis absent (0); present (1).
205. Otoccipitals: do not project posteriorly to level of occipital condyle (0); project posteriorly to conceal occipital condyle in dorsal view (1).
206. Sclerotic ring: present (0); absent (1).
207. Dentary, enlarged mental foramen: absent (0); present (1).
208. Dentary, depth of Meckelian groove anteriorly: deep slot (0); shallow sulcus (1).
209. Dentary, angular process shape: posteroventral margin of dentary angular process weakly wrapped around underside of jaw (0); dentary angular process projects more nearly horizontally to wrap beneath jaw (1).
210. Dentary, angular process length relative to coronoid process: angular process distinctly shorter than coronoid process, former terminating well anterior to latter (0); subequal in length posteriorly (1).
211. Dentary, symphysis: weakly projecting medially (0); hooked inward and strongly projecting medially (1).
212. Dentary, ventral margin: unexpanded, medial margin of dentary straight in ventral view (0); expanded, medial margin crescentic in ventral view (1).
213. Dentary, coronoid process: wraps around surangular laterally and medially (0); broad and sits atop surangular (1).
214. Dentary, coronoid process with slot for medial tab of surangular: absent (0) or present (1).
215. Dentary, subdental shelf: present along entire tooth row (0); present only along posterior portion of tooth row (1); absent (2).
216. Dentary, enlarged mental foramen position: near tip of dentary (0); displaced from tip of jaw (1); displaced further to lie halfway between symphysis and surangular notch (2).
217. Surangular, dentary process with distinct triradiate cross-section: absent (0); present (1).
218. Surangular, adductor fossa: small (0); extended caudally towards jaw articulation (1).
219. Surangular: ventrolateral surface of surangular bearing distinct crest for attachment of adductor muscles: absent (0); present (1).
220. Coronoid, lateral overlap of coronoid onto dentary: absent (0); present (1).
221. Splenial attachment to dentary above Meckel's canal: close throughout length (0); loose, with dorsal dentary suture confined to posterodorsal corner of splenial (1); (2) contact with subdental shelf reduced to small spur of bone or contact lost entirely.
222. Splenial – angular articulation: splenial overlaps angular (0); splenial abuts against angular to form hinge joint (1).

223. Splenial, size: splenial elongate, extends more than half distance from angular to dentary symphysis (0); splenial short, extends less than half distance from angular to symphysis (1).
224. Splenial, anterior mylohyoid foramen: present (0); absent (1).
225. Angular, lateral exposure (with coronoid region pointing dorsally): angular broadly exposed laterally along length (0); angular narrowly exposed laterally (1).
226. Angular, length posteriorly relative to glenoid (quadrate articulation): relatively long, extends more than half distance from anterior end of angular to glenoid; (0) relatively short, half or less of distance to glenoid (1); very short, one third or less of distance to glenoid (2).
227. Surangular, enlarged anterior surangular foramen: absent (0); or present (1).
228. Coronoid eminence: (0) well-developed; (1) weakly developed or absent.
229. Glenoid, shape: quadrate cotyle shallow (0), anteroposteriorly concave and transversely arched, 'saddle shaped' (1).
230. Retroarticular process: retroarticular process elongate (0) or shortened (1).
231. Ventral projections (peduncles) of anterior preloacals: short, about 50% length of centrum (0); long, subequal to or longer than centrum (1).
232. Vertebrae, ridgelike or bladelike ventral keels developed posterior to pedicles: (0) absent; (1) present.
233. Vertebrae, dorsolateral ridges of neural arch: (0) absent; (1) present.
234. Vertebrae, vertebral centrum: narrow in ventral view (0); broad and subtriangular in shape (1); broad and square (2).
235. Vertebrae, arterial grooves: absent in neural arch (0); present (1).
236. Vertebrae, posterior condyle: confluent with centrum ventrally (0); distinctly separated from centrum by groove/constriction between centrum and condyle (1).
237. Vertebrae: narrow, width across zygapophyses not significantly greater than distance from prezygapophyses to postzygapophyses (0); vertebrae wide, width across zygapophyses 150% of length or more (1).
238. Vertebrae, zygosphene anterior margin: deeply concave anterior edge (0); shallowly concave anterior edge (1); straight or slightly sinuous anterior edge (2).
239. Basioccipital, ventral surface: smooth (0); sagittal crest of parabasisphenoid extends into basioccipital (1).
240. Vertebrae, zygosphene width, expressed as ratio of zygosphene width to cotyle width, in anterior view: wide, ratio close to or more than 1 (0); narrow, ratio significantly less than 1 (1).
241. Vertebrae, posteromedial notch of neural arch, expressed as ratio of postzygapophyses width to posterior embayment depth: slight embayment, ratio more than 12 (0); medium embayment, ratio between 12 and 6.5 (1); marked embayment, exposing largest part of condyle, ratio less than 6.5 (2).
242. Vertebrae, constriction index, expressed as neural arch minimal width to total width, measured at the level of the prezygapophyseal lateral edge: slight constriction, ratio equal to or more than 0.67 (0); marked constriction, ratio less than 0.67 (1).
243. Vertebrae, narrow and sharp haemal keel: absent (0); present (1).
244. Vertebrae, cotyle size, expressed as ratio of cotyle width to total width (measured as the interdiapophyseal width): big cotyle, ratio more than 0.5 (0);

middle-sized cotyle, ratio between 0.5 and 0.3 (1); small cotyle, ratio less than 0.3 (2).

245. Vertebrae, small lateral ridge on precloacal vertebrae extending from the parapophyses, below lateral foramen: absent (0); present (1).

246. Supraoccipital, shape of dorsal exposure: broad and square (0); wider than longer, with broad edges (rectangular) (1); wider than long, with pointed medial edges (2); diamond-shaped (3); 'M'-shaped (4).

247. Supraoccipital, size of dorsal exposure, expressed as ratio of supraoccipital length (measured at the midline) to parietal width (measured at the line delimited by the anterior borders of the prootic): big, ratio of 0.5 or more (0); small, ratio clearly less than 0.5 (1).

248. Vertebrae: unfused intercentra in precloacal vertebrae posterior to the axis: present (0); absent (1).



Dinilysia

2?1101????0001????111000?????0?0001021100000001120010101101  
1001001200010100111111110100000000-00?01-  
000000000000000010110001100010110002100000001[0  
1]010000?111001000011?112?1011101010000000110001011110011010101111  
000[0 1]010?101?011111100010011????????

Sanajeh

1????????1??0????????????????????????????2????????????????1??????  
???10?0?0101020??1?????????????0?1  
10001?11?0030000??00?0?1210?????11?1?1????1211????????????????11??  
?????????????10?????0111????001?11????02????????11????????

Wonambi

2?1111??010101??????0? ??????????????0??2??????0?11120??0?????1  
101100120101020011011110100011?0??10101?01110?0?0?1?0-  
0??????0??010111100????000?00010112101?11?1111111???12111011111  
0?0????1110010111???1101010?111?01111?001?11111110010?11????1201

Yurlunggur

211111??0101010110??1031??0?010000001??00?00111120010101101  
11010??2010102001101??110??0001?0??101010011101000110000?0101100??  
?01011?10?0400000?00010112101111?1111111??1120??10??1?1????????1??  
?????1?00??1010111100111??001[0 1]11111100010?11????????

Anilius1011110001001001000100120000100101011100010111121111-1---  
001010?1200010100111112111110000000-  
100110011111000000010001011011110100010000200010000100210001101111  
0010111111111110002020011111101011??10??110111101010101111011100  
11020101010111111101

Cylindrophis

11111110001001011000100110000100101001110001011112111021--  
1011010?1200010100111112111110100000-  
100110010111000000010001011011110100010000210010000100210001111110  
1010111111111100002020011111?00101111101211011110101010111011100  
11020101010111111101

Uropeltidae 1110-110[0 1]01[0 2]00[0 1][0 1]10[0 1]01011100[0  
1]010010100111000[0 1]0111121111-1--1001010?1[0 1][0 1]0010[1  
2]0010111211[0 1]11[0 1]1---10-00011-0101110000[0 1]00100010110111111[0  
1]0010000[1 5]10010-[0 1]010021001[0 1]111110021011111[1 2]1111000[0 1][0  
1]2020011111[0 1]001011111[0 1][0 1]21?0111101[0 1]101011110111001[0  
1]020101010111111101

Anomochilus 1110-1100012000110001011100001001010011100000111121111-  
1---001010?11100100001111121111101000[0 1]0-00011-  
01011100000001000101101111110001000021001000010021001?111110101011  
1111111100102020011111?001011111012????????????????????????????  
?????111111101

Pachyrhachis

2??111????-  
101?110??10????????????000????00?0??1????10?0111??0?11??2??0112???  
?1????1??????010?-  
1??11????????0111?0?0?111101?20?1????????????0??10????????????10????

???01?1112111?0?1???01000??11?11?011?????1??0101111?001?120111?102  
1?1??00???0110111101

Haasiophis

2?1111???10101?1?0??10?????????0??000????00??0??11???1??0???0  
?1?1?0[1 2]1001121??1????1??????00100-  
1??11?11??11??111?0?0?011101????1?????0???300??110??????10??10????  
???01?1112111?0????2010001111???101111101?010101111?10??121?1101?2  
??1???0??00110111101

Eupodophis

2?0111???1?101?1????10?????????????????1??????????1??????0??1?  
???1??????01101??1?1??1?????????10??11?11????2???01???0?0?1?1?01???  
?1?????????????0????0??????1????1?????????0??11121?1??????101000???1?  
??0?1??1???010001111?00??0?1111112??101?01??011011?101

Xenopeltis

20011101101010111101021200101001111031100001111121111-  
1---001011101100202000110?211-  
111100101011011001111111111101000101110011100101000110001010010011  
100110021001101111121111010102020111111111111211121201110111010  
121101010011020111010111----1-

Loxocemus

20011101101010111101021100101001111021100000111121110202110  
01011101100202001111?21111101101010110110011111111110100010101121  
01101010001110[0  
1]10100101111111100210011011112111111111202011111110101111111112  
011101110101211010101112010101011111?201

Erycinae

2101111102[0 1][1 2]0111111011[0 1]11011011010110112[0  
1]10001111[1 2]111[0 1]?[0 1][1 2]21100111[0 1][1  
2]1100211101111?21111101101011[0 1]10111111211011[0  
1]1102000111011200120111010[0 1]110[0 1]10101[0 1]?111[1 2][0 1]011[0  
1]0010011011111211111011212011111111[0 1]101121101[1  
2]120111100001101211010101111[1 2]0101010111112201

Ungaliophiidae

2101111[0 1]011101011110110120110110101[0  
1]011201000111121110?1[1 2]21100111?0111021[0  
2]1011111211111010010101101111112[0  
1]1011011020001110112001201010101110010101101110011100?10011011111  
21111111121?1-  
2??11111101121111211011110100110121101010011020101010111112201

Boinae

21011111020101[0 1]1111011[0 1]1201101101011[0  
1]11211001111121111-011[0 1]1[0  
1]01111221102121011111211111111110111[1  
2]01111112010111110200011101120012111[0 1]0101410[0  
1]1110101111210110021001111111211111011212011111111101111101212  
01111[0 1]1001101211010111111[1 2]0111010111112201

Pythoninae

2[0 1]011111020101[0  
1]1111010012001011010111112110011111211102011[0  
1]100111?02110212101111121111101111011120111[0  
1]10211011111020001110112001211110101410[0 1]1010[0  
1]001112101100210[0

1]111111121111101121201111111110111111112011110100110121101011  
111120111010111112201

Tropidophiidae

210111110101011111101131200101001011011101100111121111-  
0111100111?01110210111111?2111111110101010011101121101101111000111  
0112001201110111110110101100111011100?1001101111121111011112120121  
111111111211012121111111001101111010100110201110101111122[0 1]1

Bolyeriidae

21011111010101011110113120010100101101110100011112111021--  
1100111?01110212001111?2111101110101011011101121101101101000111011  
2011201110101[1  
2]10010101??01100111002100110111112111111112120111111[0 1]11[0  
1]1121101212011111100110121101010011020111010111----1-

Acrochordidae

210111110101011111011131100112111011121001100111111110-  
1121110?11?00110212111111?2111101110100110011101120101111111010211  
01120010??010010100110101100111011100010011011111211010?11110?1-  
2??1110?1111211012121111111[0 1]0110121101010111020101010[0 1]11----1-

Basal\_Colubroides 210111110101010111[0 1][0 1]113111011211101[0 1]0[0  
2]1[0 1][0 1]110011112111[0 1]?[0 1]1[1 2]1100111?0111021[0 1 2][0  
1]11111?2110-111101011100111010201011[0 1]1111010211011300121[0  
1]110111110110101[0 1][0 1]01[0 1]001110[0 1]010011[0 1]11111211110111021-  
1-2??1111011102110121211110110[0 1]110121101010011120?11010111----1-

Coniophis

2?1??1??0??0??  
????????????????0?????0??  
??11????1?1????????????  
?????????????????0001201?10[0 1]01??10??000100101010?0??????????

Parviraptor\_estesi

2?1??1??0????1??  
????????????????101011??012??0-  
??  
??  
??

Portugalophis\_lignites

2?1??1??00??01??  
????????????????101011?0012??0-  
1?0??  
????????????????????????0101??0??0????????????????????????????????  
??

Diablophis\_gilmorei

2?1??1??0??0??  
????????????????1??011??012??0-  
??0??  
????????????????????????0101??0??0????????????????????????????????  
??10??00110210000?0??????????

Eophis\_underwoodi

??1??1?????0??  
??  
??  
??  
??

aff.Parviraptoresesi

??0?????????0?????1?0?????  
??  
??  
??  
????????????????????1000?0?001?????10??00?102??0?0??????????????

Menarana\_nosymena

??  
??  
??0?1??1??????????????0??101?????????11??01????????????????????  
??????????????????101111?0011?????0??11111010010??1??????????

Madtsoia\_camposi

??1??1??0??101????????????????????????????????2????????????????  
??????????????10??????1??????????????????1?1??1?12??0????????????  
??1?011??0????  
??????????????10101111?01111??00??111111200010??1??????????

Nanowana

2?1111??020101????????????????????????????2????????????????????  
??????????????102001?1111??01000??????10101?00110?000?1?0?0????????  
??120111010111????  
1??111?????1??0101111?[0 1 7]0111??00??1111101[0 1][0 1]110?1????????

Xiaophis

??  
??  
??  
??????????????0??1112?1?000?????101??01??1??1010?01210?21??0101?10-  
1?????????

;

ccode + 234 \*;

proc /;  
comments 0  
;



120001010011111110100000000-00?01-  
000000000000000010110001100010110002100000001(0  
1)010000?111001000011?112?1011101010000000110001011110011010101111  
000(0 1)010?101?011111100010011????????

Sanajeh

1????????1??0????????????????????????????????2????????????????1????????????10?  
0?0101020??1?????????????0?110001?  
11?0030000??00??0?1210?????11?1?1????1211?????????????????11?????????  
????????10?????0111??001?11??02??????11????????

Wonambi

2?1111??010101?????????0?????????????????0??2?????????0?11120??0?????1101100  
120101020011011110100011?0??10101?01110?0?0?1?0-  
0??????0??010111100????000?00010112101?11?1111111??12111011111  
0?0????1110010111??1101010?111?01111?001?111111110010?11????1201

Yurlunggur

211111??0101010110??1031??0?0100000001?00?0011112001010110111010?  
?2010102001101??110??0001?0??101010011101000110000?0101100??01011  
?10?0400000?00010112101111?1111111??1120??10??1?1????????1????????1  
?00??101011100111??001(0 1)11111100010?11????????

Anilius

101111100010010010001001200001001010111100010111121111-1---  
001010?1200010100111112111110000000-  
100110011111000000010001011011110100010000200010000100210001101111  
0010111111111110002020011111101011??10??110111101010101111011100  
1102010101011111101

Cylindrophis

11111110001001011000100110000100101001110001011112111021--  
1011010?1200010100111112111110100000-  
100110010111000000010001011011110100010000210010000100210001111110  
10101111111111100002020011111?001011111012110111101010101111011100  
1102010101011111101

Uropeltidae

1110-110(0 1)01(0 2)00(0 1)(0 1)10(0 1)01011100(0

1)010010100111000(0 1)0111121111-1--1001010?1(0 1)(0 1)0010(1  
2)0010111211(0 1)11(0 1)1---10-00011-0101110000(0 1)00100010110111111(0  
1)0010000(1 5)10010-(0 1)010021001(0 1)111110021011111(1 2)1111000(0 1)(0  
1)2020011111(0 1)001011111(0 1)(0 1)21?0111101(0 1)101011110111001(0  
1)02010101011111101

Anomochilus

1110-

1100012000110001011100001001010011100000111121111-1---  
001010?11100100001111121111101000(0 1)0-00011-  
01011100000001000101101111110001000021001000010021001?111110101011  
1111111100102020011111?001011111012?????????????????????????????  
?????11111101

Pachyrhachis

2??111????-

101?110??10????????????000????00??0??1????10?0111??0?11??2??0112???  
?1???1??????010?-  
1??11?????????0111?0?0?111101?20?1?????????????0??10????????????10?????

???01?1112111?0?1???01000??11?11?011?????1??0101111?001?120111?102  
1?1??00???0110111101

Haasiophis

2?1111????10101?1?0??10?????????0??000????00??0??11???1??0??0?1?11?  
0(1 2)1001121??1????1?????00100-  
1??11?11??11??111?0?0?011101????1????0????300??110??????10??10????  
???01?1112111?0????2010001111??101111101?010101111?10??121?1101?2  
??1??0??00110111101

Eupodophis

2?0111??1?101?1????10?????????????????1?????????1??????0??1????1??  
????01101??1?1??1????????10??11?11????2??01??0?0?1?1?01????1????  
??????0????0??????1??1????????0??11121?1??????101000???1????0?1?  
?1????010001111?00??0?1111112??101?01??011011?101

Xenopeltis

20011101101010111101021200101001111031100001111121111-1---  
001011101100202000110?211-  
111100101011011001111111111101000101110011100101000110001010010011  
10011002100110111112111010102020111111111111111211121201110111010  
121101010011020111010111----1-

Loxocemus

20011101101010111101021100101001111021100000111121110202110010111  
01100202001111?21111101101010110110011111111110100010101121011010  
10001110(0  
1)101001011111111002100110111112111111111202011111110101111111112  
01111011101012110101011112010101011111?201

Erycinae

2101111102(0 1)(1 2)0111111011(0

1)11011011010110112(0 1)10001111(1 2)111(0 1)?(0 1)(1 2)21100111(0 1)(1  
2)1100211101111?21111101101011(0 1)10111111211011(0  
1)1102000111011200120111010(0 1)110(0 1)10101(0 1)?111(1 2)(0 1)011(0  
1)0010011011111211111011212011111111(0 1)101121101(1  
2)120111100001101211010101111(1 2)0101010111112201

Ungaliophiidae

2101111(0 1)011101011110110120110110101(0

1)011201000111121110?1(1 2)21100111?0111021(0  
2)1011111211111010010101101111112(0  
1)1011011020001110112001201010101110010101101110011100?10011011111  
211111111121?1-  
2??11111101121111211011110100110121101010011020101010111112201

Boinae

21011111020101(0 1)1111011(0 1)1201101101011(0

1)11211001111121111-011(0 1)1(0  
1)011112211021210111112111111111110111(1  
2)01111112010111110200011101120012111(0 1)0101410(0  
1)1110101111210110021001111111121111101121201111111111101111101212  
01111(0 1)1001101211010111111(1 2)0111010111112201

Pythoninae

2(0 1)011111020101(0

1)1111010012001011010111112110011111211102011(0  
1)100111?02110212101111121111101111011120111(0  
1)10211011111020001110112001211110101410(0 1)1010(0

1)001112101100210(0  
1)11111111211111101121201111111110111111112011110100110121101011  
111120111010111112201

Tropidophiidae

210111110101011111101131200101001011011101100111121111-  
0111100111?01110210111111?2111111110101010011101121101101111000111  
0112001201110111110110101100111011100?1001101111121111011112120121  
11111111121101212111111001101111010100110201110101111122(0 1)1

Bolyeriidae

21011111010101011110113120010100101101110100011112111021--  
1100111?01110212001111?2111101110101011011101121101101101000111011  
2011201110101(1  
2)10010101??01100111002100110111112111111112120111111(0 1)111(0  
1)1121101212011111100110121101010011020111010111----1-

Acrochordidae

2101111101010111110111311001121110111210011001111111110-  
1121110?11?00110212111111?2111101110100110011101120101111111010211  
01120010??010010100110101100111011100010011011111211010?11110?1-  
2??1110?1111211012121111111(0 1)0110121101010111020101010(0 1)11----1-

Basal\_Colubroides

210111110101010111(0 1)(0 1)113111011211101(0  
1)0(0 2)1(0 1)(0 1)110011112111(0 1)?(0 1)1(1 2)1100111?0111021(0 1 2)(0  
1)11111?2110-111101011100111010201011(0 1)1111010211011300121(0  
1)110111110110101(0 1)(0 1)01(0 1)001110(0 1)010011(0  
1)11111211110111021-1-2??11110111021101212111101110(0  
1)110121101010011120?11010111----1-

Coniophis

2?1??1??0??0??0??  
????????0????0??  
??  
??  
????????0001201?10(0 1)01??10??000100101010?0??????????

Parviraptor\_estesi

2?1??1??0????1??  
??????101011??012??0-  
??  
??  
??

Portugalophis\_lignites

2?1??1??00??01??  
??????101011?0012??0-  
1?0??  
????????????????????????0101??0??0????????????????????????????????  
??

Diablophis\_gilmorei

2?1??1??0??0??0??  
??????1??011??012??0-  
??0??

????????????????????0101??0??0????????????????????????????1000?0?001??  
??10????00110210000?0??????????

Eophis\_underwoodi

??1??1??????0??  
??  
??1?0101?00?0?0????????  
??

aff.Parviraptorrestesi

??0????????????0?????1?0????????  
??  
??  
?????????1000?0?001????10????00?102??0?0????????????

Menarana\_nosymena

??  
??0?1?  
?1????????????0??101????????11?01????????????????????????????  
?????????10111?0011????0??11111010010??1?????????

Madtsoia\_camposi

??1??1??0??101????????????????????????2????????????????????????  
??????10??????1????????????????????1?1??1?12??0????????????????  
??1?011??0????????????  
??????1010111?01111?00??111111200010??1?????????

Nanowana

2?1111??020101????????????????????2????????????????????????  
??????102001?1111??01000??????10101?00110?000?1?0?0????????  
??120111010111??????11?11??111  
?????1??0101111?(0 1 )0111??00??1111101(0 1)(0 1)110?1?????????

Xiaophis

??  
??  
??  
??????0??1112?1?000????101??01??1??1010?01????????

;  
END;

```
Begin mrbayes;
lset applyto = ( all ) coding = informative rates = gamma;
prset applyto = ( all ) ratepr = variable;
unlink statefreq = ( all ) revmat = ( all ) shape = ( all ) pinvar = ( all );
mcmc nrun = 2 nchains = 8 nswaps=4 temp=0.07 ngen = 2000000 samplefr =
1000 printfreq = 1000 diagnfr = 1000 relburnin = yes burninfrac = 0.25;
mcmc;
sump burninfrac = 0.25;
sumt burninfrac = 0.25 contype = halfcompat;
```

END;



1)010000?111001000011?112?1011101010000000110001011110011010101111  
000(0 1)010?101?011111100010011???????

Sanajeh

1????????1?0????????????????????????????2????????????????1????????????10?  
0?0101020??1????????????0?110001?  
11?0030000?00?0?1210?????11?1?1????1211????????????????11?????????  
????????10?????0111????001?11????02????????11?????????

Wonambi

2?1111?010101?????????0?????????????????0??2?????????0?11120??0?????1101100  
120101020011011110100011?0??10101?01110?0?0?1?0-  
0?????????0??010111100????000?00010112101?11?1111111????12111011111  
0?0?????1110010111????1101010?111?01111?001?111111110010?11????1201

Yurlunggur

211111?0101010110??1031??0?0100000001??00?0011112001010110111010?  
?2010102001101??110??0001?0??101010011101000110000?0101100??01011  
?10?0400000?00010112101111?1111111??1120??10??1?1?????????1?????????1  
?00??101011100111??001(0 1)111111100010?11?????????

Anilius

101111100010010010001001200001001010111100010111121111-1---  
001010?1200010100111112111110000000-  
100110011111000000010001011011110100010000200010000100210001101111  
0010111111111110002020011111101011??10??110111101010101111011100  
11020101010111111101

Cylindrophis

11111110001001011000100110000100101001110001011112111021--  
1011010?1200010100111112111110100000-  
100110010111000000010001011011110100010000210010000100210001111110  
10101111111111100002020011111?001011111012110111101010101111011100  
11020101010111111101

Uropeltidae

1110-110(0 1)01(0 2)00(0 1)(0 1)10(0 1)01011100(0

1)010010100111000(0 1)0111121111-1--1001010?1(0 1)(0 1)0010(1  
2)0010111211(0 1)11(0 1)1---10-00011-0101110000(0 1)0010001011011111(0  
1)0010000(1 5)10010-(0 1)010021001(0 1)11111002101111(1 2)1111000(0 1)(0  
1)202001111(0 1)001011111(0 1)(0 1)21?0111101(0 1)101011110111001(0  
1)020101010111111101

Anomochilus

1110-

110001200011000101110000100101001110000011121111-1---  
001010?11100100001111121111101000(0 1)0-00011-  
0101110000000100010110111110001000021001000010021001?111110101011  
11111111100102020011111?001011111012????????????????????????????  
?????111111101

Pachyrhachis

2??111?????-

101?110??10????????????000????00?0??1????10?0111??0?11??2??0112???  
?1????1?????????010?-  
1??11?????????0111?0?0?111101?20?1?????????????0??10????????????10????  
??01?1112111?0?1????01000??11?11?011?????1??0101111?001?120111?102  
1?1?00??0110111101

Haasiophis

2?1111???10101?1?0??10?????????0??000???00?0?0?11???1??0??0?1?11?  
0(1 2)1001121??1????1??????00100-  
1??11?11??11??111?0?0?011101????1????0????300??110??????10??10????  
???01?1112111?0????2010001111???101111101?010101111?10??121?1101?2  
??1???0??00110111101

Eupodophis

2?0111???1?101?1????10?????????????????1??????????1??????0??1????1??  
????01101??1?1??1????????10??11?11????2??01??0?0?1?1?01????1????  
????????0????0??????1??1?1????????0?11121?1??????101000???1????0?1?  
?1???010001111?00??0?11111112??101?01??011011?101

Xenopeltis

20011101101010111101021200101001111031100001111121111-1---  
001011101100202000110?211-  
111100101011011001111111111101000101110011100101000110001010010011  
100110021001101111121111010102020111111111111112111121201110111010  
121101010011020111010111----1-

Loxocemus

20011101101010111101021100101001111021100000111121110202110010111  
01100202001111?21111101101010110110011111111110100010101121011010  
10001110(0  
1)101001011111111002100110111112111111111202011111110101111111112  
01111011101012110101011112010101011111?201

Erycinae

2101111102(0 1)(1 2)0111111011(0

1)11011011010110112(0 1)10001111(1 2)111(0 1)?(0 1)(1 2)21100111(0 1)(1  
2)11002111011111?21111101101011(0 1)10111111211011(0  
1)1102000111011200120111010(0 1)110(0 1)10101(0 1)?111(1 2)(0 1)011(0  
1)0010011011111211111011212011111111(0 1)101121101(1  
2)120111100001101211010101111(1 2)0101010111112201

Ungaliophiidae

2101111(0 1)011101011110110120110110101(0

1)011201000111121110?1(1 2)21100111?0111021(0  
2)1011111211111010010101101111112(0  
1)1011011020001110112001201010101110010101101110011100?10011011111  
21111111121?1-  
2??1111101121111211011110100110121101010011020101010111112201

Boinae

21011111020101(0 1)1111011(0 1)1201101101011(0

1)11211001111121111-011(0 1)1(0  
1)01111221102121011111211111111110111(1  
2)01111112010111110200011101120012111(0 1)0101410(0  
1)111010111121011002100111111112111110112120111111111101111101212  
01111(0 1)1001101211010111111(1 2)0111010111112201

Pythoninae

2(0 1)011111020101(0

1)1111010012001011010111112110011111211102011(0  
1)100111?02110212101111121111101111011120111(0  
1)10211011111020001110112001211110101410(0 1)1010(0  
1)001112101100210(0

1)1111111211111011212011111111011111112011110100110121101011  
111120111010111112201

Tropidophiidae

21011110101011111101131200101001011011101100111121111-  
0111100111?01110210111111?2111111110101010011101121101101111000111  
0112001201110111110110101100111011100?1001101111121111011112120121  
111111111211012121111111001101111010100110201110101111122(0 1)1

Bolyeriidae

2101111010101011110113120010100101101110100011112111021--  
1100111?01110212001111?2111101110101011011101121101101101000111011  
2011201110101(1  
2)10010101??0110011100210011011111211111111212011111(0 1)111(0  
1)1121101212011111100110121101010011020111010111----1-

Acrochordidae

21011110101011111011131100112111011121001100111111110-  
1121110?11?00110212111111?2111101110100110011101120101111111010211  
01120010??010010100110101100111011100010011011111211010?11110?1-  
2??1110?1111211012121111111(0 1)0110121101010111020101010(0 1)11----1-

Basal\_Colubroides

21011111010101011(0 1)(0 1)113111011211101(0  
1)0(0 2)1(0 1)(0 1)110011112111(0 1)?(0 1)1(1 2)1100111?0111021(0 1 2)(0  
1)11111?2110-111101011100111010201011(0 1)1111010211011300121(0  
1)110111110110101(0 1)(0 1)01(0 1)001110(0 1)010011(0  
1)11111211110111021-1-2??1111011102110121211110110(0  
1)110121101010011120?11010111----1-

Coniophis

2?1??1??0??0??  
??????0?????0??  
??  
??  
????????0001201?10(0 1)01??10??00010010101010?0??????????

Parviraptor\_estesi

2?1??1??0????1??  
??????101011??012??0-  
??  
??  
??  
??

Portugalophis\_lignites

2?1??1??00??01??  
??????101011?0012??0-  
1?0??  
????????????????????????0101??0??0????????????????????????????????  
??

Diablophis\_gilmorei

2?1??1??0??0??  
??????1??011??012??0-  
??0??  
????????????????????????0101??0??0????????????????????????????????  
??10????00110210000?0??????????



## CAPÍTULO 8

Matriz de datos osteológicos con la adición de un nuevo carácter - 248:  
intercentros no fusionados posteriores al axis: presente (0); ausentes (1) - y  
revisión de codificado de caracteres para *Dinilysia* y el holotipo de *Najash* utilizada  
en el análisis de la evolución de los intecentros.

xread

238 28

Anguimorph\_root

00001[0 1]0001?00[0 3]0?0000010000000[0 1]0000010000?00010000-  
000000000?00000000100010100000?100?0000?0000000-  
000000000000000001000[0 1][0 1]0000000?00[0 1]0000000000000000[0  
1]0000?00000000000000000000000000000[0 1]0000000[0 1]0-  
0000000000000000100000-00000000000000000[0 1]000[0 1]

Najash\_Holotype

11??1??  
??0??????101011?1000111000  
01?1?000110??????????1??  
?????????10??0??20????1?????????01111100

Scolecophidia

11[1 2]1101110?1010??000??00??0000211[0 1]??000?11?11?[0 1]1?000[0  
1]0[0 1]020---1[0 1]0?0100000011112100100000?0?02000010111[0  
1]010000000110001120[0 1][0 1]10[0 1]01[1 2]11011111[0 1]11101??1110[0 1]0[0  
1][0 1]10001100000111101010?001112111000011--1[0 1]0--1-10000111?0[0  
1]0102[0 2]000121110[0 2]10[0 1]111001001

Dinilysia

112?111??1?100?????0?0102100000100100100100110100000000?01?000000  
00000010001101010110000001[0 1]100000?11100120?00001010101[0  
1]01000[0  
1]010?101?1??????001000000001??????0001120200100111111111010000  
1-1100010000-0110101010110001110011101101111110

Sanajeh

111????????????????????????2??????1?????0??10?01020?00?0?0??1???1???  
???1?????????01?1111100??0???12?10?????1?12?1?????1?010?????1?0111????0  
01?1?????????????11?????????1?????????????01?0?????????????????????  
???0?1??1??0?????1???1?????????????1111??1?

Wonambi

112?111?????0?????????0??2?????1?????010110011120011?010101?011101  
?0?1?????????0101111000000011121101?111?1201?0??101010?111?01111??0  
01?1?????120?????11?0??1??01??00?11202011??11101111110100?0?????10  
?-00110?11101111110011???1110101111111?

Yurlunggur

112111101??103??0?01000001?00?1110010011010??1020001?0101010011101  
0011?010?????01011?1?000?001112110111111?12?0?????1??010111100111????0

01[0  
1]1??????10?011001??1??01110000112020110?11101??1110??0001?11010?  
000110????10??1?1?????1?00??????1111111?

Anilius  
11101110000100200001001011100011111?1001010?1101000000100110011111  
000000101111010001001100010210000110101110120011110111101010101111  
01111111101110111011111000110100112120010011111121111110111-  
110001110000111111000201101??10??101111001101

Uropeltidae  
11111[0 1][0 1]0[0 1][0 1]010[0 1]100[0 1]0100100110001111[0 1]01001010?110[1  
2]00000[0 1][0 1]00110010111000[0 1]00101111[0 1]1000100010001021[0 1][0  
1]0[0 1][0 1]111011[1  
2]012001110111101010101111011111111011101110111110[0 1]0110[0  
1]001121[0 2][0 1]01001[0 1][0 1]112111[0 1]11[0 1]11--1101011101001111[0  
1]00[0 1][0 1]20[0 1]001111[0 1][0 1]2101111001[0 1]01

Pachyrhachis  
112??11?1??10?????????00????00???11011??0?11??112???0101??11??????1  
0111?11?20?1?????????1?????????10???120110001??0101111?001?1211  
11?11011110??????0???1????110?001???2??1???1?1???1?1????1-?-  
1011?????????111?0?1???1?111?????1?01111021?1?

Haasiophis  
112?111?1??10?????????0?00????00???110110?1?11?01121?00101??11?11??11  
?111?011?????1????0?????11?????1?0??10???120110001010101111?10??121?  
11011011110??????01111??11?0?0011??[1 2]101?0??1?????1??????10?-  
1011?????????111?0????20???111101?101111?2??10

Eupodophis  
112?011?1??10?????????1?????????1011?????1???1101???1011?11????2?1  
01???1?1?????1?????????1?????????1?????1?????120110001010001111?00??0?11  
11111011?10??????0???1???11??????1?????????1?1??1??????1?????011?  
?????????1?1??????1?????????1?????0?11112??1?

Xenopeltis  
11200110110102200101001103100011111??00101110202000010110110011111  
11110010001111010100010101011100011001212012011110111101110101211  
010111----11111110111110111101111211101110?110?2111-11110-  
0111111100000111101010201111211112111111001101

Loxocemus  
112001101101021001010011021000111000100101110202001010110110011111  
11110010121011010100[0  
1]1010101110111100121201201111011110111010121101011111?2011111110  
11111011111001112111011111111?21111110102010111110100011111111201  
10111111101111011111

Erycinae  
1121011111011[0 1]1011011011012[0 1]10111[0 1]0[0 1]1100111[0 1][1  
2]211101010[0 1]1011111121111[0 1]10011120012011100[0 1]1011[0 1]?11[1  
2]0[0 1]011[0  
1]010121120111110111101001101211010111112201111110111111021110001  
1[1 2]11101[0 1]11?111?211111101[0 1]-11011012110011111101112111[0

1]121101[1 2]101110011111

Ungaliophiidae

11210110110110201101101[0 1]0120101111001100111?021[0

2]1000101101111112[0

1]11101001112001201010001011011000111001?1211?1-

211101111010011012110101111122011111101??11[0

1]01111000112111111111111211111011-

010110121100111111111121111121111210111100110?

Boinae

1121011[0 1]11011[0 1]2011011011[0 1]1211011110111[0

1]0111122121011101[1 2]0111112011110011120012111[0 1]00[0

1]1111011120101100121211201111101111[0

1]1001101211010111112201111110111110211101011212111111111121111

11110-11011012110011111101121111111012101111011111

Pythoninae

112[0 1]011[0

1]11010020010110111121101110011100111?0212101110120111[0

1]1021111110011120012111100[0 1]101[0 1]00112[0

1]10110012121120111101111010011012110101111122011111101111110211

1010112121111111111121111101021101101211001111110112111111111111

01111111111

Tropidophiidae

1121011111011320010100110110111111011100111?0210111010100111011211

11010011120012011101110111011100111001?121120121111111110011011111

0101111122[0 1]11111111111110111100011211111111?111?2111111110-

0101101110001111101111221111211012111111001101

Bolyeriidae

1121011011011320010100110110101111011100111?0212001010110111011211

1101001112011201110001011??11000111001212112011111011111001101211

010111----11111110111110111100011211111111?111?2111110110-

01011011100011111111120[0 1]1112110121[0 1]1111001101

Acrochordidae

11210111101113100112111120011111011110?11?0212111010100111011201

1111102112001???010111011101110011100101201?1-21111111111[0

1]01101211010[0 1]11----

1111111111??1110111100011110111001?111?2111110110-

110110110000011010?1111210?1211012111111011101

Basal\_Colubroides

112101101[0 1][0 1]113110112111[0 1]0[0 2][0 1][0 1]111111[0 1]01100111?021[0

1 2][0 1]1101010011101020111[0 1]1102113001211110111011[0 1][0 1]1[0

1]0001110[0 1]101211-1-

21111110110[0 1]1101211010111----

1111111111??1110111100011211111111?111?21110-1110-

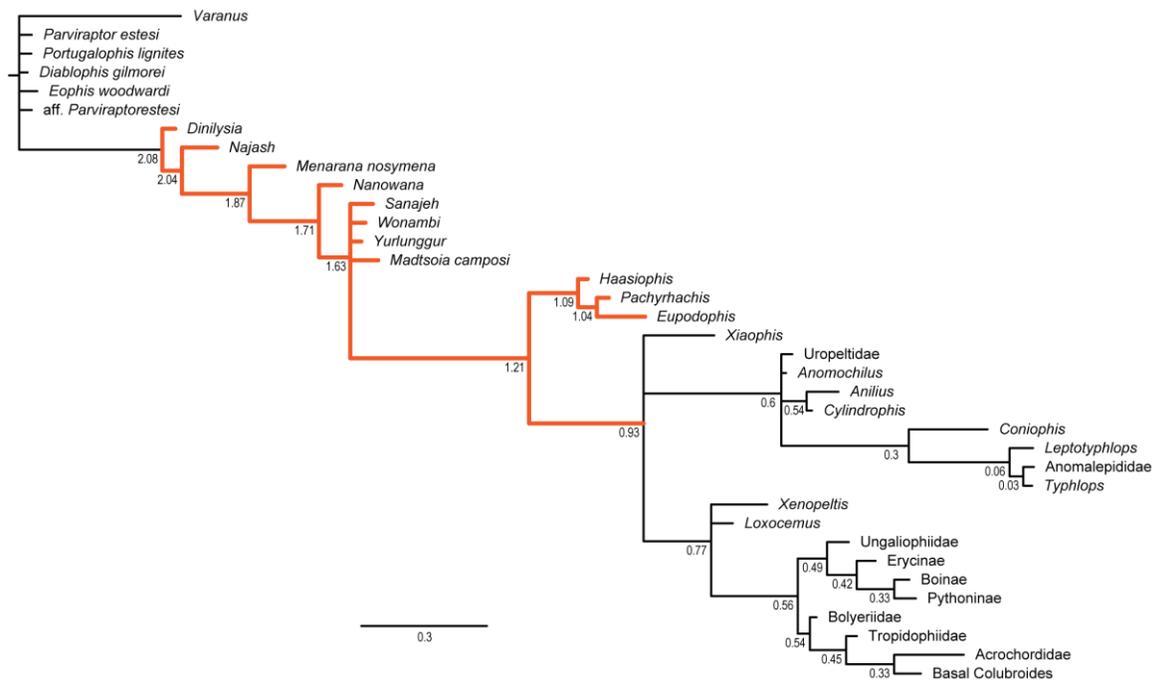
110110110000111101110221101211012111011001111

Coniophis

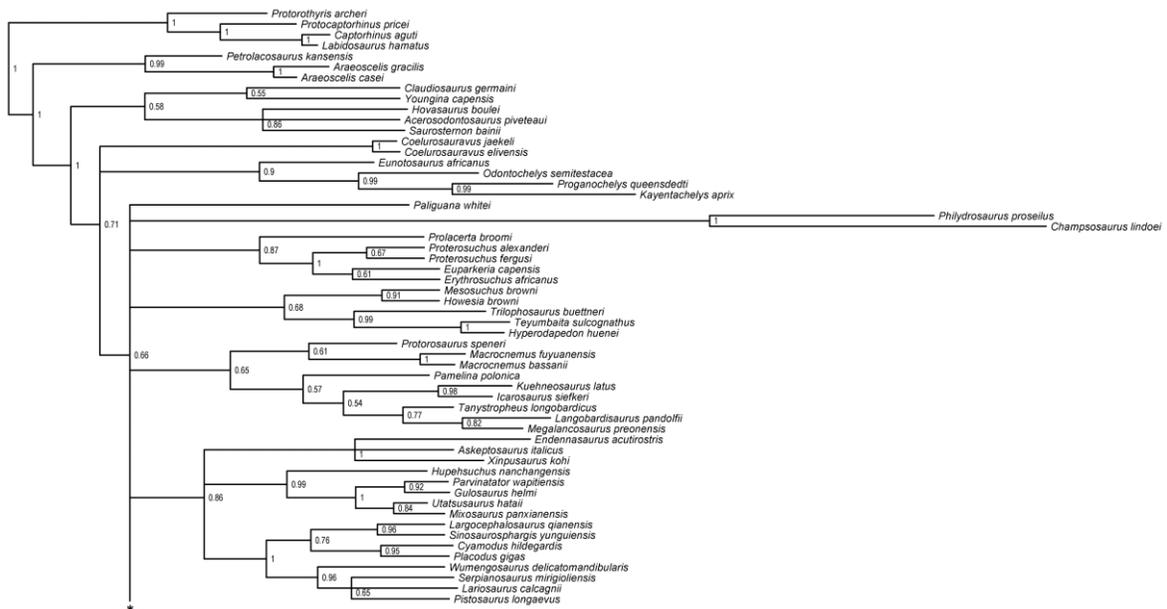
111?1???

???0001201?10[0





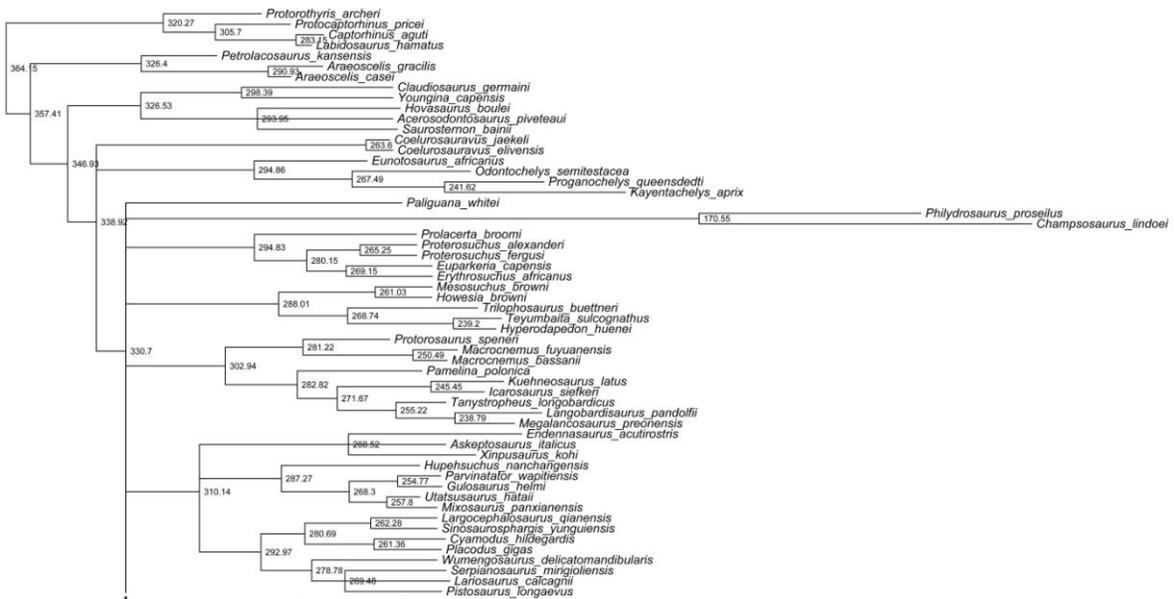
**Versión completa del árbol de la Figura 8.6.** Los números en los nodos indican la probabilidad posterior.



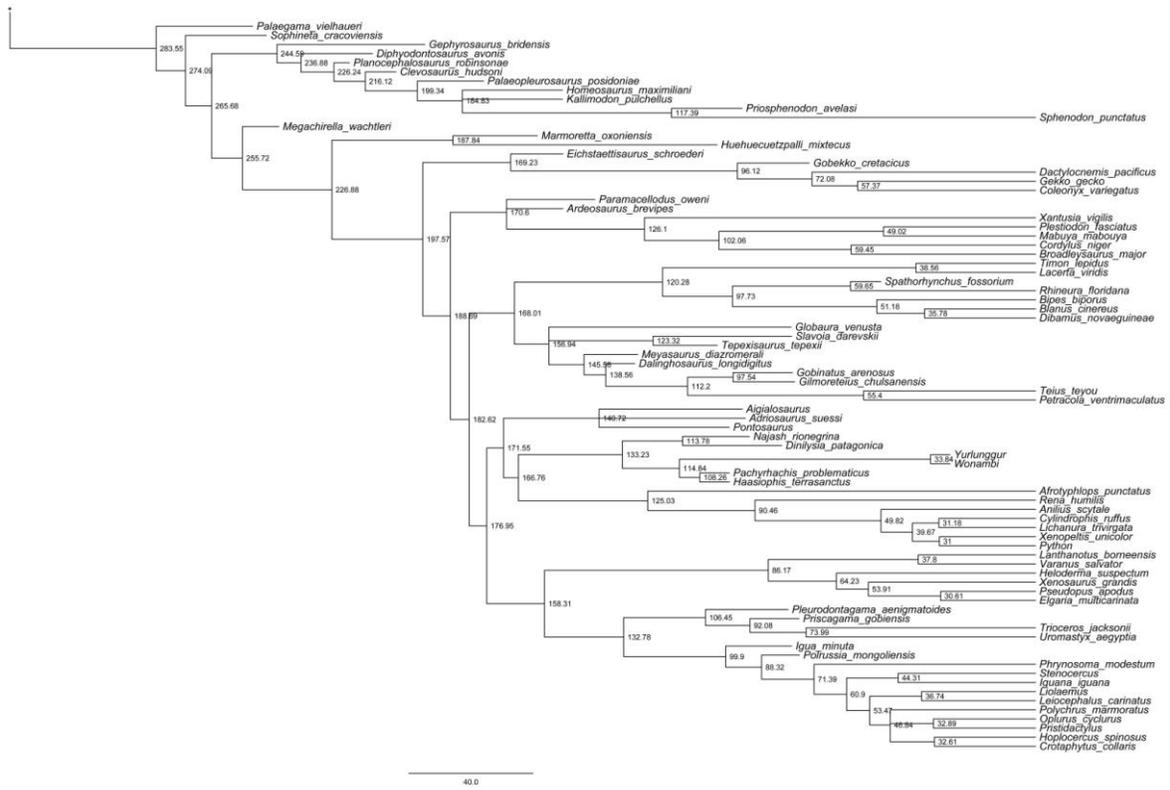
**Versión completa del árbol de la Figura 8.7, parte A.** Los números en los nodos indican la probabilidad posterior.



Versión completa del árbol de la Figura 8.7, parte B. Los números en los nodos indican la probabilidad posterior.



Versión completa del árbol de la Figura 8.7, parte A. Los números en los nodos indican las edades estimadas.



**Versión completa del árbol de la Figura 8.7, parte B.** Los números en los nodos indican las edades estimadas.