

Hábitos de vida de la serpiente cretácica *Dinilysia patagonica* Woodward

Adriana M. ALBINO¹ y Michael W. CALDWELL²

Abstract. LIFE HABIT OF THE CRETACEOUS SNAKE *DINILYSIA PATAGONICA* WOODWARD. Palaeoecological reconstructions of the Patagonian Cretaceous snake *Dinilysia patagonica* are discussed in relation to hypothesized life modes for an “ancestral snake”, and in relation to the ecotypes of basal snakes. A comparison of orbit orientation (e.g., dorsally exposed eyes) and aspects of postcranial osteology in diverse ecological types of snakes does not clearly resolve life modes and habits. *Dinilysia* is interpreted here as a partially terrestrial snake whose morphology may have been adaptable to semi-aquatic (seasonal lagoons and streams) or semi-fossorial habits (dune fields and interdune basin deposits). Partially terrestrial snakes with large bodies that may have fed on small to medium-sized prey items would have appeared earlier in snake phylogeny than has been previously supposed.

Resumen. Se discuten las reconstrucciones paleoecológicas de la serpiente del Cretácico de Patagonia *Dinilysia patagonica* en relación a modos de vida hipotéticos para una “serpiente ancestral” y a los ecotipos de las serpientes basales. La comparación de la orientación de la órbita (e.g. ojos expuestos dorsalmente) y aspectos de la osteología postcraneana en diversos tipos ecológicos de serpientes no permiten inferir claramente los modos de vida y hábitos. En este trabajo se interpreta que *Dinilysia* habría sido una serpiente parcialmente terrestre cuya morfología pudo haber sido adaptativa para hábitos semi-acuáticos (lagos y ríos estacionales) o semi-fosoriales (dunas e interdunas). Serpientes de grandes dimensiones y parcialmente terrestres que podrían haber estado capacitadas para preñar sobre presas de pequeño a mediano tamaño habrían aparecido en la filogenia del grupo con anterioridad a lo supuesto.

Key words. Palaeoecology. Snakes. Cretaceous. *Dinilysia*.

Palabras clave. Paleoecología. Serpientes. Cretácico. *Dinilysia*.

Introducción

Hasta hace poco tiempo *Dinilysia patagonica* era una forma de serpiente conocida sólo por el holotipo (Woodward, 1901; Estes *et al.*, 1970; Hecht, 1982) y fragmentos de esqueleto postcraneano (Rage y Albino, 1989) procedentes de sedimentitas asignadas a la Formación Bajo de la Carpa que afloran en los alrededores de la ciudad de Neuquén, Argentina (Santoniano, Leanza y Hugo, 2001). Sin embargo, durante las últimas décadas han sido recolectados nuevos y excepcionales restos de *Dinilysia* en niveles de esta Formación aflorantes en otras localidades patagónicas (Caldwell y Albino, 2001).

Dinilysia es una forma de serpiente relevante para aportar en la resolución de la filogenia basal del grupo (Scanlon y Lee, 2000; Tchernov *et al.*, 2000); por tal motivo, la reconstrucción de su paleoecología es

altamente significativa en el momento de analizar críticamente las propuestas sobre el modo de vida de las formas basales de serpientes y los tipos ecológicos que desarrollaron durante el Cretácico.

Los principales comentarios respecto a la paleoecología de esta serpiente fueron presentados por Frazzetta (1970), quien propuso hábitos acuáticos. Este autor basó su apreciación fundamentalmente en la orientación dorsal de las órbitas que observó en el holotipo de la especie y que se encuentra también en la actual anaconda (*Eunectes* Wagler), una serpiente de grandes dimensiones que habita los ríos y arroyos más caudalosos de América del Sur. Posteriormente, Hecht (1982) sugirió un modo de vida terrestre o semi-fosorial pero sin detallar las razones. Estos autores no analizaron la posibilidad de otros hábitos de vida para *Dinilysia*, ni compararon la situación de las aberturas orbitarias en diferentes tipos ecológicos de serpientes. Caldwell y Albino (2001) realizaron un análisis somero de este carácter.

En el presente trabajo se presenta una evaluación exhaustiva acerca del significado de la posición dorsal de las órbitas en las serpientes y se comparan los caracteres del postcráneo en distintos tipos de ser-

¹ CONICET. Departamento de Biología, Universidad Nacional de Mar del Plata, Funes 3250, 7600 Mar del Plata, Argentina.

aalbino@mdp.edu.ar

² Department of Biological Sciences and Laboratory of Vertebrate Paleontology, CW405 Biological Sciences Building, University of Alberta, Canadá.

pientes actuales y fósiles con el fin de contrastar las propuestas existentes sobre los hábitos de vida de esta peculiar serpiente cretácica.

Métodos

Las comparaciones fueron realizadas fundamentalmente mediante la confrontación de todo el material disponible de *Dinilysia* con material osteológico de formas actuales con hábitos de vida conocidos. Considerando que la familia Boidae es un grupo de macrostomados basales en que se encuentra representada una gran variedad de tipos adaptativos, las comparaciones se realizaron principalmente con diferentes miembros de la misma, pero también se utilizaron materiales de otros taxones. Los esqueletos correspondientes a la colección particular de uno de los autores (A.A.) fueron preparados mediante descarnamiento manual, agentes químicos y/o biológicos. Algunos ejemplares fueron completamente desarticulados, mientras que en otros sólo se desarticuló el postcráneo. También se observaron ejemplares completos de colección y en vida de los taxones considerados, y se utilizó información bibliográfica sobre algunos taxones actuales y fósiles, de los cuales no se disponía de ejemplares. El material comparativo utilizado se detalla en el Apéndice. Se consideraron medidas craneanas de algunos especímenes con el fin de documentar objetivamente el grado de exposición dorsal de las órbitas. Las medidas de *Dinilysia* fueron evaluadas sólo sobre el holotipo debido a que no hay otros cráneos con la preservación adecuada. Todas las medidas se obtuvieron de especímenes adultos con cráneos totalmente articulados y en situación de reposo. A pesar de ello, para evitar cualquier sesgo debido a la movilidad de los maxilares, también se tomaron medidas sobre los prefrontales, que definen el alcance ántero-inferior de las órbitas. No se incluyen análisis estadísticos debido a la escasez de especímenes disponibles de cada especie. La evaluación cuantitativa incluyó sólo taxones de boideos en razón de que no es el objetivo de este trabajo comparar el grado de exposición dorsal de las órbitas en todas las serpientes, sino documentar y explicar la situación en *Dinilysia*. Las medidas fueron tomadas con calibre digital.

Abreviaturas

CMN: Canadian Museum of Nature. FMNH: Field Museum of Natural History. HAA: Colección Herpetológica Adriana Albino. MACN: Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia". MCZ: Museum of Comparative Zoology. MLP: Museo de La Plata. MPCA-PV: Museo Provincial de Cipoletti "Carlos Ameghino". MUCPv:

Museo de Geología y Paleontología de la Universidad Nacional del Comahue. USNM: Smithsonian Institution.

Paleontología sistemática

REPTILIA Linnaeus, 1758

SQUAMATA Oppel, 1811

SERPENTES Linnaeus, 1758

Dinilysia Woodward, 1901.

Especie tipo. *Dinilysia patagonica* Woodward, 1901

Holotipo. MLP 26-410 (cráneo y postcráneo incompletos).

Localidad tipo y horizonte. Boca del Sapo, alrededores de la ciudad de Neuquén, provincia del Neuquén, Argentina. Formación Bajo de La Carpa, Santoniano (Leanza y Hugo, 2001).

Material estudiado y localidades. (1) Boca del Sapo, alrededores de la ciudad de Neuquén, provincia del Neuquén, MLP 79-II-27-1 y MLP 71-VII-29-1 (cráneos incompletos), MLP 79-II-27-2 al 17 (vértebras parcialmente articuladas). (2) Playón norte de la Universidad Nacional del Comahue, ciudad de Neuquén, provincia del Neuquén, MUCPv 38 (cráneo incompleto), MUCPv 39 y 40, MUCPv 98 al 102, MUCPv 104 al 116, MUCPv 119 al 121, MACN-N 26 (vértebras parcialmente articuladas). (3) Finca de Tripailao, aproximadamente 8,5 km al oeste de Paso Córdoba, provincia de Río Negro, MACN-RN 976 (esqueleto articulado incompleto), MACN-RN 1013 al 1015 (cráneos incompletos), MACN-RN 1016 al 1021 (vértebras parcialmente articuladas), MPCA-PV 527 (cráneo incompleto y parte anterior de postcráneo articulado).

Comparaciones. El análisis de todo el material de *Dinilysia* permite establecer que el cráneo del adulto de esta serpiente era grande (alrededor de 10 cm de largo), ancho y expandido posteriormente. Su columna vertebral habría estado formada por más de 120 vértebras precloacales de tamaño relativamente grande y conformación robusta, anchas y cortas, con costillas grandes curvadas y ubicadas lateralmente sobre los centros vertebrales, los cuales poseían por lo menos 10 mm de longitud entre la base del cótilo y la base del cóndilo en las vértebras precloacales medianas. Este análisis general permite reconstruir un morfotipo de serpiente con una longitud total de más de 150 cm, una cabeza proporcionalmente grande y un voluminoso cuerpo cilíndrico.

Con respecto a la posición de las órbitas, se observa que en las serpientes los huesos que participan en su formación son, con pocas variantes, los frontales (en algunas formas supraorbitales), prefrontales, postorbitales y maxilares (a menudo también ectopterigoides) (figura 1). De cada lado, el frontal consti-

tuye el margen dorsal de la órbita y sus paredes medialmente descendentes articulan ventralmente con el basiparaesfenoides, separando las órbitas una de otra. El prefrontal define el margen anterior de la cavidad orbitaria, mientras que el postorbital define el posterior. El maxilar (y eventualmente también el ectopterigoides) forma el límite inferior de la órbita; sobre la parte media de la superficie externa del maxilar se inserta el ligamento orbitario que rodea y sostiene al globo ocular (Anthony y Serra, 1950). La orientación de las órbitas está determinada por la relación entre el ancho interorbitario (que definen los frontales o supraorbitales) y la distancia entre las superficies externas de los maxilares; cuanto menor es la primera o mayor es la segunda, las órbitas quedan más expuestas dorsalmente.

En *Dinilysia* es posible observar la participación de prefrontales, frontales, pequeños postfrontales, postorbitales y maxilares en la constitución de las órbitas (figura 1.A). Los frontales son rectangulares, más largos que anchos y particularmente angostos en su parte media. No hay supraorbitales. El extremo distal del postorbital de cada lado articula estrechamente con el maxilar, y proximalmente con postfrontal y parietal. La ausencia de supraorbitales y el angostamiento de los frontales contribuyen significativamente a que las órbitas de *Dinilysia* queden dorsalmente orientadas, corroborando la observación de Frazzetta (1970).

Entre el material de boideos analizado, la posición dorsal de las órbitas se observa también en el semi-fosorial *Eryx* Daudin y el semi-acuático *Eunectes* (figuras 1.B-C). Es posible reconocer en los ejemplares en vida de las formas mencionadas que tal posición de las aberturas orbitarias del cráneo determina una orientación dorsal de los globos oculares. El resto de

los esqueletos craneanos de boideos analizados poseen las órbitas orientadas lateralmente, con muy escasa exposición en vista dorsal, como en las formas terrestres de *Boa* Linnaeus (figura 1.D). Entre los otros materiales comparativos utilizados, sólo el cráneo del semi-fosorial *Xenopeltis* Reinwardt presenta las órbitas expuestas dorsalmente, aunque en menor grado que en *Dinilysia*.

En el cuadro 1 puede observarse que el grado de exposición de las órbitas en *Dinilysia* es el mayor encontrado, corroborando las apreciaciones vertidas. En segundo lugar se ubica *Eryx*, y luego *Eunectes*, en los cuales más del 50% de la órbita está dorsalmente expuesta ($100 - \%A/C > 50\%$). En *Boa* y *Epicrates* los valores fluctúan, pero siempre la exposición es mucho menor que la de las formas antedichas ($100 - \%A/C < 50\%$). Los valores más bajos se encuentran en *Corallus*, una serpiente con adaptaciones exclusivamente arbóreas, en la cual los ojos se orientan muy lateralmente.

Con respecto a la columna vertebral de *Dinilysia*, las hipoapófisis estaban presentes al menos en las primeras 10 vértebras (Rage y Albino, 1989); aunque no es posible precisar por el momento qué fracción de la columna llevaba hipoapófisis desarrolladas, es claro que estaban reemplazadas por una carena hemal en las vértebras medianas y posteriores (figura 2.A). La morfología vertebral a lo largo del tronco varía según ha sido señalado por Rage y Albino (1989). En su aspecto general las vértebras precloacales medianas son cortas y más anchas que altas. Las sinapófisis se proyectan lateralmente, alcanzando incluso el nivel del extremo prezigapofisario en las posteriores, pero ventralmente no sobrepasan significativamente el borde inferior del cótilo. El arco neural es deprimido y la espina neural varía en su altura, sien-

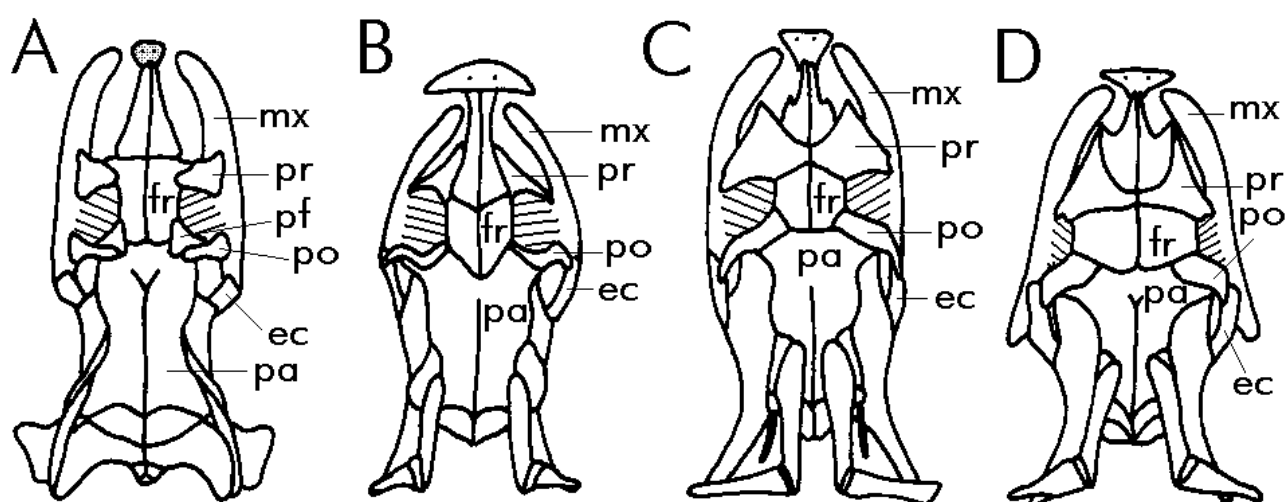


Figura 1. Vista dorsal simplificada de los cráneos / simplified dorsal view of skulls. **A.** *Dinilysia patagonica* Woodward (reconstrucción / reconstruction). **B.** *Eryx colubrinus* Woodward (FMNH 223196). **C.** *Eunectes murinus* (FMNH 212710). **D.** *Boa constrictor* Woodward. (USNM 220300); ec (ectopterigoides / ectopterigoid), fr (frontal / frontal), mx (maxilar / maxilla), pa (parietal / parietal), pf (postfrontal / postfrontal), po (postorbital / postorbital), pr (prefrontal / prefrontal). Escalas / scale bars = 1 cm.

Cuadro 1. **A.** distancia entre los bordes dorsales de las órbitas. **B.** distancia entre los procesos póstero-externos de los prefrontales, **C.** distancia entre las superficies externas de los maxilares a nivel de la parte media de las órbitas. Todas las medidas se expresan en mm. / **A.** range between dorsal edges of orbits. **B.** range between posterior-external processes of prefrontals. **C.** range between external surfaces of maxillae at orbit middle level. All measurements are in mm.

Taxones	A	B	C	100 - %A / B	100 - %A / C
<i>Dinilysia patagonica</i> - MLP 26410	10,64	26,36	33,09	59,63%	67,84%
<i>Eryx colubrinus</i> - FMNH 223196	5,00	11,58	12,94	56,82%	61,36%
<i>Eunectes murinus</i> - FMNH 212710	11,56	26,43	29,19	56,26%	60,39%
<i>Eunectes murinus</i> - USNM 220301	12,00	24,00	28,00	50%	57,15%
<i>Eunectes notaeus</i> - HAA 18	10,50	20,00	24,38	47,50%	56,93%
<i>Boa constrictor</i> - USNM 220300	21,64	25,30	32,40	14,46%	33,20%
<i>Boa constrictor</i> - FMNH 211926	14,40	18,10	19,96	20,45%	27,85%
<i>Boa constrictor</i> - HAA 15	17,50	22,20	25,52	21,17%	31,42%
<i>Epicrates angulifer</i> - MCZ 22427	11,90	16,19	19,18	26,49%	37,95%
<i>Epicrates chrysogaster</i> - MCZ 11911	10,10	13,77	16,80	26,65%	39,88%
<i>Epicrates inornatus</i> - MCZ 37298	13,80	19,18	21,00	28,05%	34,28%
<i>Corallus caninus</i> - FMNH 223192	17,00	22,77	22,33	25,34%	23,86%
<i>Corallus cookii</i> - FMNH 212337	15,40	17,45	18,63	11,74%	17,33%
<i>Python sp.</i> - HAA 31	50,51	59,00	68,84	14,38%	26,62%

do alta en las vértebras anteriores y medianas, y baja en las posteriores. Anteriormente la espina neural es una lámina delgada marcadamente inclinada hacia atrás.

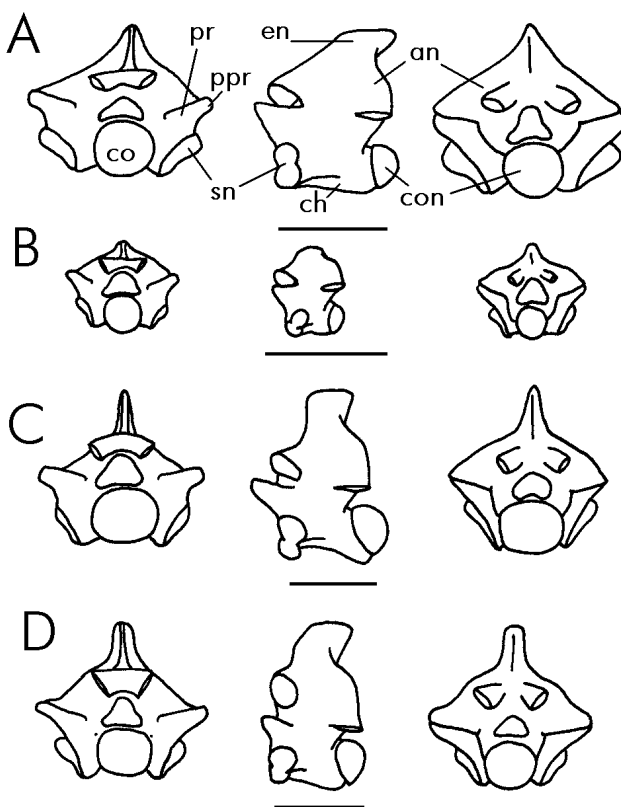


Figura 2. Dibujo esquemático de vértebras prelocales medianas / *schematic middle prelocaal vertebrae*. **A.** *Dinilysia patagonica* (reconstrucción / reconstruction). **B.** *Eryx johni* (FMNH 31319). **C.** *Eunectes murinus* (FMNH 212710). **D.** *Boa constrictor* (HAA 13). De izquierda a derecha, vistas anterior, lateral y posterior / *left to right, anterior, lateral and posterior views*; an (arco neural / neural arch), ch (carena hemal / haemal keel), co (cótilo / cotyle), con (cóndilo / condyle), en (espina neural / neural spine), ppr (proceso prezigapofisario / prezygapophysial process), pr (prezigapofisis / prezygapophysis), sn (sinapofisis / synapophysis). Escalas / scale bars = 1 cm.

De acuerdo a las observaciones efectuadas sobre el esqueleto postcraneano de los boideos se observa que presentan una morfología vertebral más o menos constante (figuras 2.B-D), con vértebras prelocales medianas cortas y más anchas que altas. Las hipapófisis están desarrolladas sólo en la parte anterior de la columna, siendo reemplazadas por una carena hemal en el resto de las vértebras prelocales. Las sinapofisis se ubican lateralmente en el centro vertebral y no son mucho más bajas que el borde inferior del cótilo. El arco neural varía desde muy alto y abovedado en *Boa* (terrestre) y *Corallus* Daudin (arborícola), medianamente elevado en *Candoia* Gray (terrestre), *Epicrates* Wagler (arborícola) y *Eunectes* (semi-acuática), y deprimido en *Eryx* (semi-fosorial); sin embargo, se observan variaciones interespecíficas. La espina neural es elevada en todos los boideos excepto en *Eryx* donde está notoriamente reducida (figura 2B). En general, la espina es recta o está poco inclinada hacia atrás; en *Boa*, forma anteriormente una pequeña lámina delgada. La altura del arco y espina neural es menor en las vértebras prelocales posteriores que en las anteriores y medianas en todos los géneros.

Discusión

La evidencia morfológica

Como ha sido mencionado, Frazzetta (1970) sostiene que el modo de vida de *Dinilysia* habría sido acuático fundamentalmente sobre la base de la orientación dorsal de las órbitas. En nuestro aporte, la comparación de la posición de las órbitas de *Dinilysia* con la de otras serpientes indica que este carácter no es un indicador concluyente de una existencia acuática.

La mayoría de las serpientes presentan como condición generalizada la orientación lateral de los ojos. Ésto es particularmente constante en las formas ex-

clusivamente arbóreas que pasan la mayor parte del tiempo desplazándose entre las ramas de los árboles (por ejemplo los boideos *Corallus* y *Epicrates*), en las formas netamente terrestres de superficie (por ejemplo *Boa constrictor*) y en las formas francamente fosoriales, activas cavadoras que se entierran completamente bajo la superficie (por ejemplo *Leptotyphlops* Fitzinger y *Cylindrophis* Wagler). Las serpientes de hábitos fuertemente acuáticos, marinas o estuariales, como los Acrochordidae, Hydrophiinae y Laticaudinae poseen los ojos orientados lateral o dorsalmente (Hoffstetter y Gayard, 1964; Parker y Grandison, 1977; Greene, 1997). En éstas, sin embargo, se observan adaptaciones postcraneanas relacionadas con la natación que no aparecen en *Dinilysia* (véase más adelante).

Por otro lado, existen serpientes acuáticas continentales como *Eunectes*, que habitualmente se encuentran en ambientes inundables, ríos, lagunas, esteros y bañados ocultas entre la vegetación acuática, pero que suelen desplazarse en tierra para esconderse en huecos y cuevas de animales o para descansar sobre los troncos de las orillas (Williams y Scrocchi, 1994), definiendo un modo de vida semi-acuático. Estas serpientes poseen los ojos orientados dorsalmente como adaptación para una visión sobre la superficie del agua en busca de sus posibles presas; exponen la cabeza sólo parcialmente, por su extremo anterior, lo cual les permite la respiración a través de sus narinas dorsales, y mantienen su voluminoso cuerpo sumergido suspendido oblicuamente (Frazzetta, 1970). La posición dorsal de los ojos y narinas también se observa en algunos colúbridos continentales acuáticos (*Helicops* Wagler), aunque en otras formas con este mismo modo de vida no se presenta tal condición (*Hydrodynastes* Fitzinger) (Williams y Scrocchi, 1994). Lamentablemente, la posición de las narinas en *Dinilysia* no puede ser observada debido a que ninguno de los cráneos existentes presenta conservado su extremo más anterior.

Por otra parte, hay serpientes que no frecuentan el medio acuático pero que presentan los ojos en posición dorsal, como sucede en los semi-fosoriales *Eryx* y *Xenopeltis*. *Eryx* habita en ambientes arenícolas y se entierra parcial o totalmente dejando sus narinas y ojos expuestos sobre la superficie para acechar a sus presas sin ser vista o para protegerse del excesivo calor durante el día (Greene, 1997). La excavación del sustrato la realiza con la cabeza, para lo cual el cráneo está fuertemente reforzado y presenta particulares adaptaciones en el contacto naso-frontal que le permiten superar la resistencia y absorber el stress causado por la acción cavadora sin pérdida de la capacidad de ingestión de presas de considerables dimensiones (Rieppel, 1978). La posibilidad que habría tenido *Dinilysia* para realizar este tipo de actividad no

ha sido aún particularmente evaluada, pero las cabezas de las serpientes cavadoras son comúnmente pequeñas, diferente a la condición observada en *Dinilysia*. No obstante, hay vipéridos arenícolas que también presentan los ojos en posición dorsal, como *Bitis peringueyi* (Boulenger) (Greene, 1997), y que tienen una estrategia para el enterramiento diferente a la de *Eryx*; aplanan el tronco adquiriendo un aspecto casi triangular en sección y realizan movimientos de contorsión que producen que los lados del cuerpo desplacen la arena dorsalmente, así la serpiente va hundiéndose verticalmente (Parker y Grandison, 1977). Tal estrategia se observa también en vipéridos arenícolas que presentan los ojos laterales (por ejemplo, *Cerastes cerastes* (Linnaeus), Greene, 1997). En suma, las órbitas dorsales se encuentran sólo en algunas serpientes con hábitos acuáticos, semi-acuáticos o semi-fosoriales.

Es de resaltar aquí que el tamaño de las serpientes suele limitar sus posibilidades adaptativas al restringir los tipos de hábitats que son capaces de explotar. Las serpientes francamente subterráneas (como *Leptotyphlops* y *Cylindrophis*) o con tendencias fosoriales (como *Eryx*, *Xenopeltis*, *Loxocemus* Cope y *Bitis peringueyi*) son pequeñas, no alcanzan o apenas sobrepasan el metro de longitud; por el contrario, los grandes boideos semi-acuáticos pueden alcanzar los 8 m de largo, como *Eunectes* o algunas especies de *Python* Daudin (Parker y Grandison, 1977; Greene, 1997). Las costumbres acuáticas también se presentan en culebras de tamaños moderados, de entre 1 m y 2,5 m de longitud (*Helicops*, *Hydrodynastes*) (Williams y Scrocchi, 1994). Las dimensiones corporales y cefálicas estimadas para *Dinilysia* son, por lo tanto, perfectamente compatibles con hábitos semi-acuáticos, pero también podrían representar una excepción para una serpiente semi-fosorial pues se conocen algunos colúbridos con dichos hábitos que exceden los 2 m de longitud (Greene, 1997).

Con respecto a los caracteres del postcráneo, la presencia de hipoapófisis está relacionada con el desarrollo de la musculatura subvertebral que permite flexiones en sentido dorso-ventral; es decir, que permite a la serpiente alzar parte de su cuerpo del sustrato (Gasc, 1974). Así, la presencia de hipoapófisis a todo lo largo del tronco, que por ejemplo se observa en el esqueleto del vipérido *Bothrops* Wagler, otorga mayores posibilidades de movimientos en el plano sagital. Las diversos tipos ecológicos de boideos observados (terrestres, semi-acuáticos, arborícolas, semi-fosoriales) presentan como condición generalizada la falta de hipoapófisis en la región media y posterior del tronco; por consiguiente, esta misma situación observada en *Dinilysia* implicaría una limitación en sus posibilidades de movimiento sagital pero sin restringir los hábitats que habría sido capaz de explotar.

Por otra parte, existe una notable estabilidad en la morfología vertebral de serpientes con diferentes modos de vida pero filogenéticamente relacionadas. La semi-acuática *Eunectes*, por ejemplo, presenta vértebras similares en su aspecto general a las de otros boideos terrestres o arborícolas pues no se observó en ellas ninguna evidencia de sus tendencias acuáticas. En el semi-fosorial *Eryx* las vértebras troncales sólo manifiestan su tendencia fosorial en un arco neural deprimido y una espina neural marcadamente reducida. Habitualmente las serpientes con tendencias fosoriales presentan estos caracteres en relación a un menor desarrollo de los músculos del complejo *spinalis* y del *M. multifidus* que intervienen en los movimientos dorsales y laterales de la parte más anterior del tronco (Auffenberg, 1962). De esta manera, sólo es posible reconocer caracteres vertebrales claramente indicadores de un modo de vida cuando la divergencia en los hábitos es extrema (Johnson, 1955; Hoffstetter y Gasc, 1969); es decir que generalmente no se pueden inferir los hábitos de una forma fósil de serpiente sobre la base de la morfología vertebral, pero la misma puede ser de utilidad para descartar los hábitos extremos.

Como fuera notado por Hecht (1982) la morfología vertebral de *Dinilysia* presenta marcadas diferencias respecto a la de las serpientes típicamente acuáticas, como las fósiles Palaeophidae, y las actuales Acrochordidae, Laticaudinae e Hydrophiinae; no obstante, este autor sólo nota que poseen espinas neurales más altas que en *Dinilysia* e hipoapófisis bien desarrolladas. El esqueleto postcraneano de estas serpientes se caracteriza por tener costillas sólo ligeramente curvadas o rectas en su porción distal, y las sinapófisis, claramente distintivas del centro vertebral, están ubicadas muy bajas, superando ampliamente el nivel del borde inferior del cótilo (Hoffstetter y Gayrard, 1964; Holman, 2000). Estos caracteres permiten una articulación más bien ventral de las costillas con las sinapófisis y una posición subparalela entre las costillas de cada lado del cuerpo, que quedan separadas por corta distancia, todo lo cual define una forma corporal lateralmente comprimida como adaptación a la natación. Esta condición también se observa en las serpientes cretácicas *Pachyrhachis* Haas, *Pachyophis* Nopcsa, *Haasiophis* Tchernov *et al.* y *Eupodophis* Rage y Escuillié, en las cuales, además, la fuerte paquiostosis de las vértebras indica un modo de vida fuertemente acuático (Scanlon *et al.*, 1999; Tchernov *et al.*, 2000; Rage y Escuillié, 2000). Las sinapófisis de *Dinilysia* y sus costillas, no sugieren en lo absoluto una situación comparable, de modo que una existencia acuática extrema puede ser descartada.

Por otro lado, las formas de serpientes caracterizadas por una existencia típicamente fosorial como los escolecofidios (como *Leptotyphlops*) y los anilioi-

deos (como *Cylindrophis*) presentan vértebras de muy pequeño tamaño, deprimidas, con arco neural aplastado y espina neural muy reducida o ausente (Hoffstetter y Gasc, 1969). Estas condiciones son muy diferentes a las observadas en *Dinilysia*, por lo cual la excluirían también de este modo de vida extremo.

Aunque el arco neural en *Dinilysia* es deprimido, su espina neural en las vértebras precloacales medianas es significativamente más alta que en serpientes con tendencias fosoriales (Hoffstetter y Gasc, 1969); sin embargo, habría excepciones a este patrón, como el de *Pseudaspis cana* (Linnaeus), una culebra con costumbres cavadoras de más de 2 m de largo (Greene, 1997), cuya morfología vertebral ilustrada (Dowling y Duellman, 1978) muestra una espina considerablemente más alta que lo esperable en una forma con estos hábitos.

Por consiguiente, sobre la base de los caracteres analizados, es posible descartar una existencia francamente acuática, fosorial o arborícola para *Dinilysia*, mientras que hábitos exclusivamente terrestres no explicarían la orientación dorsal de las aberturas orbitarias. Se propone que al menos parcialmente, *Dinilysia* habría sido una forma terrestre de superficie que pudo haber tenido bien costumbres semi-acuáticas, o bien semi-fosoriales, como proponen Frazzetta (1970) y Hecht (1982) respectivamente, aunque las evidencias no son categóricas para definir esto último.

La evidencia paleoambiental

Algunos autores han postulado que el paleoambiente de la Formación Bajo de la Carpa se caracterizaría por la dominancia de sistemas fluviales (Cazau y Uliana, 1972; Chiappe y Calvo, 1994); incluso, se ha estimado posible la presencia de pantanos (Leanza y Hugo, 2001). En este contexto el modo de vida de *Dinilysia* podría haber sido semi-acuático, similar al de la actual *Eunectes*, tal como propuso Frazzetta (1970). No obstante, sobre la base de interpretaciones preliminares, Caldwell y Albino (2001) mencionan que hay indicios de la presencia de micro-ambientes en los niveles donde fueron hallados restos de *Dinilysia* en las cercanías de Paso Córdoba y sugieren la existencia de un paleoambiente árido dominado por sedimentación eólica que habría conformado un paisaje de dunas-interdunas. Esta interpretación descartaría la presencia de cuerpos de agua suficientemente extensos y permanentes como para sostener la existencia de una forma de serpiente semi-acuática del tamaño de *Dinilysia*, aunque podría haber habido cursos de agua estacionales (Caldwell y Albino, 2001). En este caso, un modo de vida parcialmente terrestre, con costumbres semi-fosoriales, podría haber sido ventajoso para una serpiente en un ambiente como el sugerido; en particular, la orientación dorsal de

las órbitas podría representar una condición favorable para mantener los ojos expuestos en un eventual ocultamiento en sustratos arenosos.

Es necesaria, por lo tanto, una mayor exploración de las características sedimentarias y litológicas de la Formación Bajo de la Carpa en Neuquén y Río Negro con el fin de definir claramente las condiciones paleoambientales que resultan de la mayor relevancia para interpretar adecuadamente los hábitos de vida de *Dinilysia*.

Conclusiones

Tempranamente en la historia de la Herpetología y únicamente sobre la base de estudios anatómicos comparativos, se enunciaron distintas propuestas respecto al modo de vida de las formas ancestrales de las serpientes. Diversos autores han sostenido la existencia de ancestros acuáticos o terrestres (Nopcsa, 1923; Cope, 1869; Camp, 1923), en contraposición a la hipótesis tradicionalmente más aceptada respecto a ancestros fosoriales (Walls, 1940; Bellairs y Underwood, 1951).

En la actualidad, sobre la base de análisis filogenéticos, se consideran dos hipótesis respecto al modo de vida de las formas ancestrales de serpientes. Una de ellas sugiere que los paquiofidios marinos son las formas más basales del grupo y que los hábitos fosoriales fueron adquiridos secundariamente (Scanlon y Lee, 2000; Rage y Escuillí, 2000), mientras que la otra hipótesis sostiene un origen fosorial del grupo, considerando válida la ubicación basal de los pequeños escolecofidios de hábitos subterráneos (Tchernov *et al.*, 2000). La posición de *Dinilysia* sostenida por la primer hipótesis la ubica muy basalmente, junto con los extintos madtsoideos, como el grupo hermano de todas las serpientes modernas (Scanlon y Lee, 2000), mientras que la segunda propuesta la coloca como el grupo hermano de los aletínofidios (Tchernov *et al.*, 2000).

Hasta el momento, los tipos morfológicos de serpientes cretácicas que pueden reconocerse claramente a través de esqueletos bien conservados, incluyen por un lado a los paquiofidios (representados por *Pachyrhachis*, *Pachyophis*, *Haasiophis* y *Eupodophis*), que habrían sido formas marinas de tamaño mediano-grande con cuerpos lateralmente comprimidos y cabezas pequeñas, que probablemente habrían predado sobre peces; y por otro lado, a *Dinilysia*, que habría sido una forma parcialmente terrestre, de tamaño mediano-grande, con cuerpo cilíndrico y cabeza grande. *Dinilysia* habría tenido una importante capacidad predatoria sobre vertebrados terrestres de pequeñas y medianas dimensiones, debido a su amplia abertura bucal, tamaño corporal general y características craneanas funcionales (Frazzetta, 1970;

Caldwell y Albino, 2001). Entre sus posibles presas se podrían considerar a los cocodrilos notosuquios, pequeños dinosaurios terópodos y aves caminadoras (Caldwell y Albino, 2001) que forman parte de la fauna asociada hallada en la Formación Bajo de la Carpa (Bonaparte, 1991).

De acuerdo a algunos autores (Rodríguez-Robles *et al.*, 1999) las innovaciones en la alimentación de las serpientes sobre presas de mayor volumen y peso habrían aparecido recién con los macrostomados; según esto, las formas basales de serpientes serían de pequeño tamaño, con hábitos fosoriales y abertura bucal limitada, todo lo cual restringiría sus posibilidades de alimentación sólo sobre presas pequeñas y de forma elongada (Greene y Cundall, 2000). No obstante, la posición de *Dinilysia*, basal respecto a los macrostomados, que demuestran las dos hipótesis filogenéticas mencionadas, implicaría que tempranamente en la evolución de las serpientes se desarrollaron diversos tipos ecológicos. Al menos uno de estos tipos estaría ya presente en el Cretácico Tardío con *Dinilysia patagonica*, una serpiente parcialmente terrestre, de dimensiones considerables y con capacidad para consumir presas múltiples de pequeño a mediano tamaño.

Agradecimientos

Los autores están profundamente agradecidos a J. Bonaparte y a R. Pascual por permitir el acceso a las colecciones paleontológicas del MACN y MLP respectivamente. A las personas e instituciones que facilitaron material de serpientes actuales en calidad de préstamo o donación a A.A. en diversas oportunidades: B. Alvarez, H. Marx, J. Rosado, P. Vanzolini, J. Virasoro, G. Zug y O. González. A J. Rose y L. Lindoe por la preparación de algunos de los materiales fósiles. A P. Posse, L. Salgado, J. Calvo y S. Heredia por su cooperación durante el trabajo de campo. A R. Fariña y M. Fernández por la lectura crítica del manuscrito. La National Geographic Society (CRE #6745-00) otorgó soporte financiero para la realización de las tareas de campaña. CONICET y NSERC #238458-01 otorgaron soporte a A.A. y M.C. respectivamente.

Bibliografía

- Anthony, J. y Serra, R.G. 1950. Anatomie de l'appareil de la morsure chez *Eunectes murinus* L. (Boidae). Osteologie, myologie, vaisseaux et nerfs. *Revista Brasileira de Biologia* 10: 23-44.
- Auffenberg, W. 1962. A review of the trunk musculature in the limbless land vertebrates. *American Zoologist* 2: 183-190.
- Bellairs, A. d'A. y Underwood, G. 1951. The origin of snakes. *Biological Review* 26: 193-237.
- Bonaparte, J.F. 1991. Los vertebrados fósiles de la Formación Río Colorado, de la ciudad de Neuquén y cercanías, Cretácico superior, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, *Paleontología* 4: 16-123.
- Caldwell, M. y Albino, M. 2001. Palaeoenvironment and palaeoecology of three Cretaceous snakes: *Pachyophis*, *Pachyrhachis*, and *Dinilysia*. En: S.F. Vizcaíno, R.A. Fariña y C. Janis (eds.), *Acta Palaeontologica Polonica, Special Issue on Biomechanics and Palaeobiology* 46: 71-86.
- Camp, C.L. 1923. Classification of lizards. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 48: 289-481.

- Cazau, L.B. y Uliana, M.A. 1972. El Cretácico superior continental de la Cuenca Neuquina. *Actas 5º Congreso Geológico Argentino*, (Neuquén) 3: 131-163.
- Chiappe, L.M. y Calvo, J.O. 1994. *Neuquenornis volands*, a new Late Cretaceous bird (Enantiornithes: Avisauridae) from Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 14: 230-246.
- Cope, E.D. 1869. On the reptilian orders Pythonomorpha and Streptosauria. *Proceedings of the Boston Society of Natural History* 12: 250-266.
- Dowling, H.G. y Duellman, W.E. 1978. *Systematic Herpetology: A synopsis of families and higher categories*. Hiss Publications, New York: pp. 72-114.
- Estes, R., Frazzetta, T. H. y Williams, E.E. 1970. Studies on the fossil snake *Dinilysia patagonica* Woodward: Part I. Cranial morphology. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 140: 25-73.
- Frazzetta, T.H. 1970. Studies on the fossil snake *Dinilysia patagonica* Woodward: Part II. Jaw machinery in the earliest snakes. *Forma et Functio* 3: 205-221.
- Gasc, J.P. 1974. L'interprétation fonctionnelle de l'appareil musculo-squelettique de l'axe vertébral chez les serpents (Reptilia). *Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle* 18: 1-182.
- Greene, H. 1997. *Snakes: the evolution of mystery in nature*. University of California Press. Berkeley and Los Angeles. 351 p.
- Greene, H. y Cundall, D. 2000. Limbless tetrapods and snakes with legs. *Science* 287: 1939-1941.
- Hecht, M.K. 1982. The vertebral morphology of the Cretaceous snake *Dinilysia patagonica* Woodward. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* 9: 523-532.
- Hoffstetter, R. y Gayard, Y. 1964. Observations sur l'ostéologie et la classification des Acrochordidae (Serpentes). *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle* 36: 677-696.
- Hoffstetter, R. y Gasc, J.P. 1969. Vertebrae and ribs in modern Reptiles. En: C. Gans, A. Bellairs y T. Parsons (eds.), *Biology of the Reptilia*, Academic Press, London and New York, 1(A): 201-310.
- Holman, J.A. 2000. *Fossil snakes of North America: origin, evolution, distribution, paleoecology*. Indiana University Press, Bloomington. 357 p.
- Johnson, R.G. 1955. The adaptive and phylogenetic significance of vertebral form in snakes. *Evolution* 9: 367-388.
- Leanza, H.A. y Hugo, C.A. 2001. Cretaceous red beds from southern Neuquén Basin (Argentina): age, distribution and stratigraphic discontinuities. *7º International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems*, Asociación Paleontológica Argentina, *Publicación Especial* 7: 117-122.
- Nopcsa, F. 1923. *Eidolosaurus und Pachyophis*. Zwei neue Neocom-Reptilien. *Palaeontographica* 65: 99-154.
- Parker, H.W. y Grandison, A.G.C. 1977. *Snakes, a natural history*. British Museum (Natural History), Ithaca and London. 108p.
- Rage, J.C. y Albino, A.M. 1989. *Dinilysia patagonica* (Reptilia, Serpentes): matériel vertébral additionnel du Crétacé supérieur d'Argentine. Étude complémentaire des vertèbres, variations intraspécifiques et intracolumnaires. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, 7: 433-447.
- Rage, J.C. y Escuillie, F. 2000. Un nouveau serpent bipède du Cénomanien (Crétacé). Implications phylétiques. *Comptes rendus de l'Académie du Science de Paris*, 330: 513-520.
- Rieppel, R. 1978. A functional and phylogenetic interpretation of the skull of the Erycinae (Reptilia, Serpentes). *Journal of Zoology* 186: 185-208.
- Rodríguez-Robles, J.A., Bell, C.J. y Greene, H.W. 1999. Gape size and evolution of diet in snakes: feeding ecology of erycine boas. *Journal of Zoology* 248: 49-58.
- Scanlon, J. y Lee, M. 2000. The Pleistocene serpent *Wonambi* and the early evolution of snakes. *Nature* 403: 416-420.
- Scanlon, J., Lee, M.S.Y., Caldwell, M.W. y Shine, R. 1999. The palaeoecology of the primitive snake *Pachyrhachis*. *Historical Biology* 13: 127-152.
- Tchernov, E., Rieppel, O., Zaher, H., Polcyn, M. y Jacobs, L.L. 2000. A fossil snake with limbs. *Science* 287: 2010-2012.
- Walls, G. 1940. Ophthalmological implications for the early history of snakes. *Copeia* 1940: 1-8.
- Williams, J.D. y Scrocchi, G. 1994. Ofidios de agua dulce de la República Argentina. En: Z.A. de Castellanos (ed), *Fauna de agua dulce de la República Argentina*, PROFADU (CONICET), 42 (3): 1-55.
- Woodward, A.S. 1901. On some extinct reptiles from Patagonia of the genera *Miolania*, *Dinilysia* and *Genyodectes*. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1901: 169-184.

Recibido: 4 de diciembre de 2001.

Aceptado: 14 de noviembre de 2002.

Apéndice. Material comparativo utilizado

Boa constrictor Linnaeus (cráneo y postcráneo): FMNH 211926, FMNH 22353, FMNH 22362, HAA 11, HAA 13 al 16, HAA 19, HAA 25, MCZ 60802, MCZ 19878, MCZ 5023, USNM 220300, USNM 220297; *Bothrops alternatus* Duméril, Bibron y Duméril (cráneo y postcráneo): HAA 5, HAA 7; *Candoia carinata* (Schneider) (cráneo y postcráneo): FMNH 217065; *Clelia rustica* (Cope) (postcráneo): HAA 29; *Corallus caninus* (Linnaeus) (cráneo y postcráneo): FMNH 223192; *Corallus hortulanus* (Linnaeus) (cráneo y postcráneo): FMNH 98880; *Corallus cookii* Gray (cráneo y postcráneo): FMNH 212337; *Cylindrophis ruffus* (Laurenti) (cráneo): CMN 35067, USNM 297456; *Epicrates angulifer* Bibron (cráneo): MCZ 22427; *Epicrates cenchria* (Linnaeus) (cráneo y postcráneo): FMNH 22443, HAA 1, HAA 6, MCZ 3289; *Epicrates chrysogaster* (Cope) (cráneo): MCZ 11991; *Epicrates gracilis* (Fischer) (cráneo): MCZ 65095; *Epicrates inornatus* (Reinhardt) (cráneo): MCZ 37298; *Epicrates striatus* (Fischer) (cráneo y postcráneo): FMNH 130984; *Eryx colubrinus* (Linnaeus) (cráneo y postcráneo): FMNH 223196; *Eryx johni* (Russell) (postcráneo): FMNH 31319; *Eunectes murinus* (Linnaeus) (cráneo y postcráneo): CMN 18695, CMN 34904, CMN 3145, FMNH 212710, USNM 220301; *Eunectes notaeus* Cope (cráneo y postcráneo): FMNH 229859, HAA 18; *Helicops leopardinus* (Schlegel) (cráneo y postcráneo): HAA 9; *Hydrodynastes gigas* (Duméril, Bibron y Duméril) (postcráneo): HAA 2; *Leptotyphlops humilis* (Baird y Girard) (cráneo): USNM 222799; *Loxocemus bicolor* Cope (cráneo): USNM 348509; *Philodryas patagoniensis* (Girard) (postcráneo): HAA 3, HAA 4, HAA 28; *Python molurus* (Linnaeus) (cráneo): USNM 73928; *Python sebae* (Gmelin) (cráneo): USNM 72750; *Python* sp. (cráneo): HAA 31; *Xenopeltis unicolor* Reinhardt (cráneo): USNM 122782.