

---

## RELACIONES FILOGENÉTICAS DE XENODONTINAE (SERPENTES) NEOTROPICALES BASADAS EN MUSCULATURA CRANEAL

---

SILVIA ALEJANDRA MORO

Instituto de Herpetología, Fundación Miguel Lillo, Miguel Lillo 251, (4000) San Miguel de Tucumán, Argentina, Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo, UNT. E-mail: smoro@unt.edu.ar

**RESUMEN.** Se analizó en forma comparada la anatomía muscular craneal de 34 especies de Xenodontinae neotropicales. Se seleccionaron 22 caracteres variables con los que se realizó un análisis de filogenia del grupo, utilizándose dos especies de Natricinae como grupo externo. Se obtuvieron 139 árboles igualmente parsimoniosos que muestran las relaciones más probables entre las especies analizadas. Si bien se evidencian grupos parafiléticos, se destaca un clado bastante bien apoyado, cuyos taxones integrantes presentan características musculares particulares que los hacen altamente especializados en cuanto a la evolución de su sistema alimenticio, tanto morfológica como funcionalmente.

Palabras clave: filogenia, musculatura craneal, Xenodontinae, neotropicales.

**ABSTRACT.** The comparative anatomy of the cranial muscles of 34 species of neotropical Xenodontinae is analyzed. Twenty two variable characters are chosen, used in a phylogenetic analysis. Two species of Natricinae are used as out-group. 139 trees are found that show the most probable relationships among the species analyzed. Although paraphyletic groups are evident, a prominent well supported clade is observed. The taxa of this clade present particular myological characteristics, that make their alimentary system very specialized, both morphologically and functionally.

Key words: phylogeny, cranial muscles, Xenodontinae, neotropical.

### INTRODUCCIÓN

Entre los colúbridos, las Xenodontinae constituyen un grupo muy heterogéneo y ampliamente distribuido. Desde el punto de vista anatómico son pocos los trabajos que enfocan el estudio de esta subfamilia en forma comparada y abarcando un número grande de especies. Osteológicamente, las xenodontinas se caracterizan por el marcado mejoramiento del sistema máximo-palatino, que se vería reflejado en los músculos mandibulares asociados. A pesar de ello, es poca la atención que se ha puesto sobre el sistema muscular de ofidios en general. La mayoría de los trabajos son meramente descriptivos (Haas, 1952; Albright & Nelson, 1959; Kochva, 1962; Weaver, 1965;

Romano & Hoge, 1972; McDowell, 1986). De la misma manera, trabajos de anatomía comparada entre diferentes taxones son escasos (Cowan & Hick, 1951; Cundall, 1986; Zaher, 1997).

En relación a la utilización de la musculatura craneal como fuente de caracteres utilizables en análisis de filogenia, las opiniones son encontradas ya que para algunos autores es un sistema con gran plasticidad y variabilidad (Russell, 1988), mientras que para otros existiría una marcada homogeneidad (Rieppel, 1980; Abdala & Moro, 1996), haciéndose notorias las variaciones sólo en taxones de niveles superiores a familia.

Más allá de estas discrepancias, hipótesis de parentesco a partir de datos de musculatura craneal fueron planteadas por Liem *et al.* (1971), Varkey (1979), Ferrarezzi (1993) y Zaher (1994).

El presente trabajo tiene como objetivos, primero, aportar datos de la anatomía muscular craneal de numerosas especies de Xenodontinae neotropicales, poco o nada conocidos hasta ahora; y segundo, analizar las relaciones de parentesco entre las especies seleccionadas sobre la base de estos datos. Se tratará de verificar además el grado de variabilidad u homogeneidad del sistema muscular craneal, a nivel tanto intraspecífico como intragenerico.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Se analizaron 66 ejemplares de 34 especies de Xenodontinae (Apéndice) de las colecciones herpetológicas de la Fundación Miguel Lillo (FML), del Museo de Zoología de la Universidade de São Paulo (MZUSP), colección Félix de Azara de Corrientes (CFA), de la Universidad del Nordeste (CHC.UNNE), del Centro de Investigaciones Ecológicas Subtropicales de Misiones (CIES-HR) y del Instituto Butantán de Brasil (IBH).

La musculatura craneal se disectó siguiendo técnicas tradicionales de observación macroscópica. En algunos casos se utilizó una tinción con solución de yodo (Bock & Shear, 1972) para una mejor visualización de determinados músculos. Algunos ejemplares fueron sometidos a una tinción diferencial para cartílago y hueso (Wassersug, 1976, modificada por Fabrezi y Lavilla, com. pers.), para una mejor determinación de sitios de origen e inserción. Los músculos se clasificaron de acuerdo a Albright & Nelson (1959), y la terminología utilizada es de Haas (1952). Las observaciones se efectuaron con lupa binocular y las gráficas se realizaron con cámara clara.

Para el análisis cladístico se utilizó el programa PIWE (Goloboff, 1993). El mismo encuentra los árboles más parsimoniosos bajo pesos implicados. La estrategia de búsqueda utilizada fue: *mult\*15* y *max\**. Para enraizar

los árboles se utilizaron dos especies de Natricinae, cuyos datos se tomaron de Varkey (1979). Sólo los cambios no ambiguos son considerados como sinapomorfías para los grupos (Tabla 2). Se calculó el *bremmer support* a fin de obtener el apoyo de los nodos.

## RESULTADOS

### Musculatura trigeminal: a) *Adductores externus*

- *Adductor externus superficialis* (figs. 1 y 2): en la mayoría de las especies analizadas se origina sobre la superficie lateroanterior del parietal y el borde posterior de la parte proximal del postorbital; en algunas especies sólo se origina sobre el parietal. Es un músculo plano y aproximadamente rectangular; cubre la mitad dorsoposterior de la glándula de Harder. El cuerpo muscular llega aproximadamente hasta la parte media de los aductores subyacentes y se prolonga desde allí en una aponeurosis delgada que va a insertarse en la superficie externa del hueso compuesto, a la altura de la inserción del *adductor externus profundus*. En algunas especies se observa una banda anterior de fibras diferenciadas del resto que se curva alrededor del ángulo de la boca, adhiriéndose en forma laxa al tejido del mismo (*mundplatt*).

- *Levator anguli oris* (fig. 2): presente sólo en *Sibynomorphus turgidus*. Se origina en el borde posterior de la mitad distal del postorbital. Es aproximadamente rectangular; cubre la mitad anterior de la glándula de Harder; se adosa al borde anterior del *adductor externus superficialis*. El *levator anguli oris* se inserta en la superficie mesial de la *mundplatt*.

- *Adductor externus medialis* (figs. 1 y 2): de origen variable en las distintas especies analizadas: sobre la superficie lateroanterior del parietal, superficie dorsal externa del supraoccipital y el ligamento supratemporal-cuadrado; o sobre el parietal y el mencionado ligamento; o sobre el supraoccipital y dicho ligamento. El *adductor externus medialis* es aproximadamente flabeliforme, plano y amplio en el origen y muy estrecho en el extremo

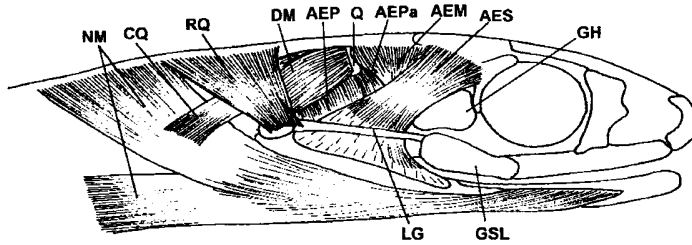


Fig. 1: Músculos craneales de *Liophis guentheri* (vista lateral). Abreviaturas: AEM, *adductor externus medialis*; AEP, *adductor externus profundus*; AEPa, *adductor externus profundus, pars anterior*; AES, *adductor externus superficialis*; CQ, *cervicoquadrarus*; DM, *depressor mandibulae*; GH, glándula de Harder; GSL, glándula supralabial; LG, ligamento cuadrado-maxilar; NM, *neuromandibularis*; Q, cuadrado; RQ, *retractor quadrati*.

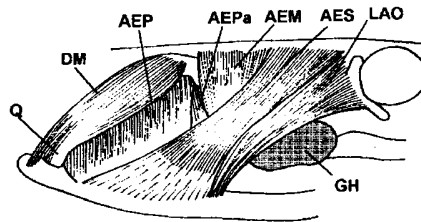


Fig. 2: Detalle de los músculos craneales de *Sibynomorphus turgidus*, mostrando el músculo *levator anguli oris*. Abrev.: AEM, *adductor externus medialis*; AEP, *adductor externus profundus*; AEPa, *adductor externus profundus, pars anterior*; AES, *adductor externus superficialis*; DM, *depressor mandibulae*; GH, glándula de Harder; LAO, *levator anguli oris*; Q, cuadrado.

de inserción. Cubre aproximadamente la mitad anterior del supratemporal; por su cara posterior se adosa al *adductor externus profundus* o al *adductor externus profundus, pars anterior* cuando está presente; por su cara anterior se adhiere a la *mundplatt*. Se inserta en la superficie dorsal del hueso compuesto, mesial a la inserción del *adductor externus profundus*.

- *Adductor externus medialis, profundus* (fig. 3A): cuando presente, se origina en la superficie lateral media del parietal. Es irregular y plano, más ancho en sus partes media y de inserción; se ubica por delante y mesial al *adductor externus medialis* y mesial al *adductor externus profundus*; cubre la mitad anterior del supratemporal. Se inserta en la superficie dorsomesial del hueso compuesto, entre el dentario y la cresta mandibular, externamente a la inserción del *pseudotemporalis* y mesial a la del *adductor posterior*.

- *Adductor externus profundus, pars anterior* (figs. 1, 2 y 3A): cuando presente, se origina en la superficie anteroventral del ex-

tremo proximal del cuadrado. Es aproximadamente prismático y grueso; se adosa a la superficie anterior del *adductor externus profundus*, ubicándose ligeramente mesial al mismo. Se inserta sobre la superficie dorsolateral del extremo anterior del hueso compuesto.

- *Adductor externus profundus* (figs. 1, 2 y 3A): se origina sobre la cresta longitudinal del cuadrado en toda su extensión, abarcando el borde ventral del extremo proximal del mismo. Es plano y aproximadamente triangular; cubre completamente al *adductor posterior* subyacente, del que está claramente separado por la rama mandibular del nervio trigémino (V3). El *adductor externus profundus* se inserta en la superficie externa del hueso compuesto, entre la articulación con el cuadrado y el foramen suprangular. No existen variaciones significativas entre las especies analizadas.

- *Adductor posterior* (figs. 3B y 3C): dividido en un número variable de capas en las diferentes especies analizadas.

1- Dividido en tres capas:

a) superficial: de origen amplio en la mayoría de las especies analizadas, sobre toda la cresta longitudinal del cuadrado, en algunas sólo abarca dos tercios o la mitad de la longitud del mismo. Aproximadamente trapezoidal y plana, de menor tamaño que el *adductor posterior* medio. El extremo anterior de inserción cubre al foramen de Meckel. Se observa una inervación notoria de ramas secundarias del V3. El *adductor posterior* superficial se inserta en la superficie mesial del reborde externo de la fosa mandibular (hueso compuesto) en toda su longitud.

b) medio: se origina sobre la cara anteromesial del cuadrado, mesial al origen de la capa superficial. El *adductor posterior* medio es aproximadamente triangular, plano y delgado, con su extremo anterior cruzado por el V3. Se inserta en la fosa mandibular abarcando casi toda la extensión de la misma.

c) profundo: se origina en la superficie anteromesial del cuadrado en toda su longitud. Es aproximadamente triangular, plano y delgado; es la capa de mayor tamaño del *adductor posterior*. Se inserta en la superficie mesial de la cresta mandibular; en algunas especies analizadas las fibras anteriores forman una banda angosta que pasa externamente a la cresta mandibular por su parte anterior, y se insertan en el extremo anterior de la fosa mandibular.

2 - Dividido en dos capas: Las características de origen, inserción y morfología general coinciden con las de las capas superficial y profunda antes descritas.

3 - Dividido en cuatro capas: Las capas superficial, media y profunda coinciden en sus características con las descritas anteriormente. La cuarta capa se observa por debajo de la capa profunda del *adductor posterior*. Se origina sobre la cara mesial del extremo distal del cuadrado y se inserta en la cara mesial de la parte posterior de la cresta mandibular. Es aproximadamente triangular y de menor tamaño que las capas restantes.

• *Pseudotemporalis* (fig. 3A): en la mayoría de las especies analizadas se origina en la superficie lateroanterior del parietal, mesial al origen del *adductor externus superficialis* y

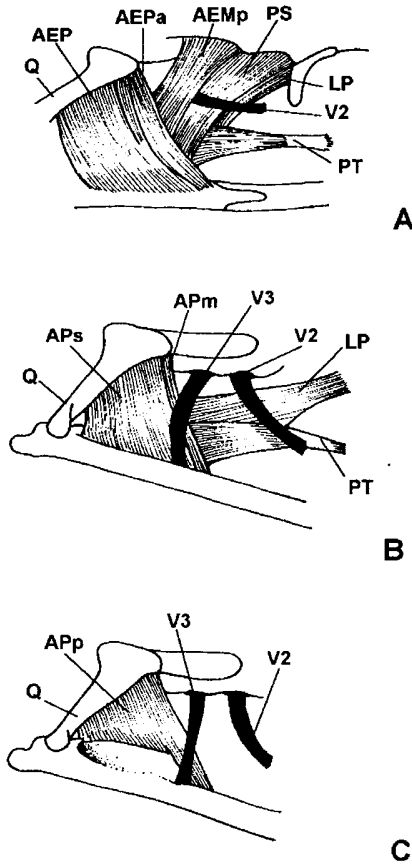
por detrás del postorbital; en algunas especies las fibras posteriores se originan sobre el borde posterior del supratemporal. El *pseudotemporalis* es plano y alargado, ligeramente más ancho en los extremos; se adhiere a la *mundplatt* por su borde anterior; está cruzado en su parte media por la rama maxilar del trigémino; cubre parcialmente los músculos *levator pterygoidei* y *pterygoideus*. El *pseudotemporalis* se inserta en la superficie dorsal del hueso compuesto, entre el dentario y la parte anterior de la cresta mandibular, mesial a la inserción del *adductor externus profundus* y del *adductor externus profundus, pars anterior*, y posterior a la del *adductor externus medialis*.

• *Pterygoideus* (figs. 3A, 3B y 4): en algunas especies se origina mediante un tendón corto y conspicuo sobre el borde externo del extremo anterior del ectopterigoides; en otras especies algunas fibras se originan directamente sobre el ectopterigoides. El *pterygoideus* es piriforme y alargado, con la mitad posterior abultada; cubre completamente al *pterygoideus accesorio*. El tendón de origen se extiende sobre la superficie externa y ventral del músculo, hasta aproximadamente la parte media del mismo. El *pterygoideus* se inserta en la superficie ventromesial del proceso retroarticular.

• *Pterygoideus accesorio* (fig. 4): se origina en la superficie ventral de la mitad posterior del pterigoides. Las fibras externas se prolongan sobre el borde externo del hueso hasta contactar, en la mayoría de las especies analizadas, con el extremo posterior del ectopterigoides. El *pterygoideus accesorio* se inserta en la superficie ventromesial del proceso retroarticular.

b) *Constrictores dorsalis*

• *Levator pterygoidei* (figs. 3A y 3B): se origina en la superficie lateroanterior del parietal y la superficie posterior del proceso postorbital del mismo. En algunas especies analizadas el músculo presenta una clara separación en dos grupos de fibras: las posteriores y profundas se originan en la superficie lateral del parietal, mientras que las superficiales se originan sobre el proceso postorbital del mismo, formando un tendón que cruza sobre las



**Fig. 3:** Detalle de los músculos aductores de Xenodontinae en general. A) capa superficial; B) capa media; C) capa profunda. Abrev.: AEMp, *adductor externus medialis profundo*; AEP, *adductor externus profundus*; AEPa, *adductor externus profundus, pars anterior*; APm, *adductor posterior medio*; APp, *adductor posterior profundo*; APs, *adductor posterior superficial*; LP, *levator pterygoidei*; PS, *pseudotemporalis*; PT, *pterygoideus*; Q, cuadrado; V2, rama maxilar del nervio trigémino; V3, rama mandibular del nervio trigémino.

superficiales. El *levator pterygoidei* es grueso y angosto en el origen, ancho y aplanado en las regiones media y de inserción. Se inserta en la superficie dorsal del pterigoides, con la parte anterior hacia el borde mesial del hueso por delante de la unión pterigoides-ectopterigoides, y la parte posterior sobre el borde externo y posterior del pterigoides.

- *Protractor pterygoidei* (fig. 4): en algunas especies se origina en la superficie posterior externa del basisfenoides; en otras, el ori-

gen incluye parte del proótico. En ambos casos se ubica por delante y mesial al origen del *retractor pterygoidei*, y posterior y mesial al origen del *retractor vomeris*. El *protractor pterygoidei* es plano y fusiforme, ligeramente más angosto en el extremo de inserción. Se adosa a la superficie dorsal de la mitad posterior del pterigoides y a la superficie ventral del *protractor pterygoidei, pars dorsalis* (cuando éste existe). El *protractor pterygoidei* se inserta en la superficie dorsal del extremo posterior del pterigoides.

- *Protractor pterygoidei, pars dorsalis* (fig. 4): de origen variable en las diferentes especies analizadas: sobre la superficie posterior externa del basisfenoides a la altura del foramen de Vidian posterior; o con parte de las fibras sobre la superficie ventral del proótico; o únicamente sobre el proótico. En todos los casos el músculo se ubica por detrás del origen del *retractor pterygoidei* y por detrás y externamente al origen del *protractor pterygoidei*. El *protractor pterygoidei, pars dorsalis* es largo y angosto; se ubica paralelo y dorsal al *protractor pterygoidei*. El *protractor pterygoidei, pars dorsalis* se inserta en la superficie dorsal del extremo posterior del pterigoides.

- *Retractor pterygoidei* (fig. 4): de origen variable en las diferentes especies analizadas: sobre la superficie posterior externa del basisfenoides; o sobre el basisfenoides y parte del parietal; o únicamente sobre la superficie ventrolateral del proótico; o únicamente sobre la superficie ventrolateral del parietal. En todos los casos el origen se ubica por detrás del origen del *retractor vomeris*, por delante del *protractor pterygoidei* y del *protractor pterygoidei, pars dorsalis*, y externamente al foramen de Vidian anterior. El *retractor pterygoidei* es plano, aproximadamente trapecoidal, más ancho en el extremo de inserción y engrosado en el de origen. En la mayoría de las especies analizadas se inserta en la superficie mesial del palatino, prolongándose mediante una aponeurosis delgada sobre el borde posterior del proceso prevomeriano de dicho hueso; en algunas especies se inserta además sobre el borde mesial del extremo anterior del pterigoides.

- *Retractor vomeris* (fig. 4): se origina en la superficie media externa de los basisfenoides, a la altura del foramen de Vidian anterior, excepto en dos de las especies analizadas, donde parte de las fibras se origina sobre la superficie ventrolateral del parietal. En todos los casos el origen se ubica por detrás del retractor pterygoidei. El *retractor vomeris* es aproximadamente piriforme, con la parte posterior abultada. La región de origen bordea el proceso suborbital del basisfenoides. El músculo se prolonga hacia delante en un tendón de aproximadamente una vez y media la longitud total del cuerpo muscular, que corre paralelo y externo al parasfenoides. El *retractor vomeris* se inserta en el borde posterior de la fenestra del proceso posterior del prevómer, a través del mencionado tendón.

- *Protractor quadrati* (fig. 4): se origina en la fascia sobre los músculos cervicales ventrales, unido al músculo del lado opuesto; hacia delante se prolonga en una aponeurosis delgada que se origina sobre la superficie posterior del basioccipital, a la altura de los tubérculos basioccipitales. El *protractor quadrati* es plano y muy delgado, flabeliforme en el extremo de origen. En algunas de las especies analizadas el músculo se inserta sobre la superficie dorsal del proceso retroarticular; en otras, se inserta además sobre la superficie posterior del extremo distal del cuadrado.

#### Musculatura Facial

- *Depressor mandibulae* (figs. 1 y 2): se origina sobre la cara externa del extremo proximal del cuadrado con algunas fibras posteriores sobre el borde posterior del supratemporal y sobre el ligamento supratemporal-cuadrado. El *depressor mandibulae* es plano y fusiforme, más ancho en el origen; cubre al cuadrado por sus caras externas y posterior; rodea el tendón de inserción del *cervico quadratus*. El *depressor mandibulae* está cubierto parcialmente por el *retractor quadrati*. Se inserta en la superficie dorsal del proceso retroarticular. No presenta variaciones significativas entre las especies analizadas.

- *Retractor quadrati* (fig. 1): entre las especies analizadas se observan tres morfologías diferentes:

a) completamente dividido: se diferencian

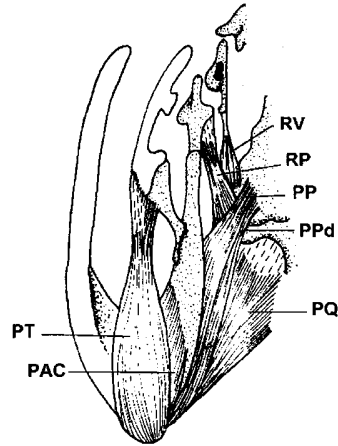


Fig. 4: Músculos craneales de *Liophis miliaris* (vista ventral). Abrev.: PAC, *pterygoideus accesorio*; PP, *protractor pterygoidei*; PPd, *protractor pterygoidei, pars dorsalis*; PQ, *protractor quadrati*; PT, *pterygoideus*; RP, *retractor pterygoidei*; RV, *retractor vomeris*.

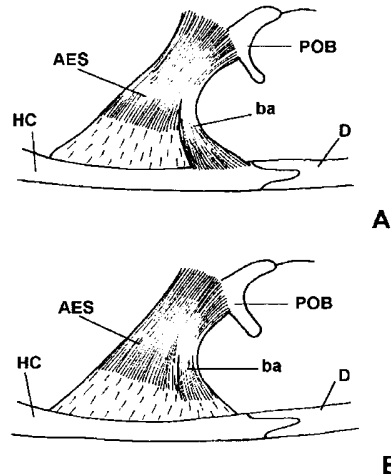


Fig. 5: Músculo *adductor externus superficialis* (carácter 0). A) banda anterior de fibras diferenciadas, en contacto con la mandíbula; B) banda anterior de fibras diferenciadas, sin contacto con la mandíbula. Abrev.: AES, *adductor externus superficialis*; ba, banda anterior; D, dentario; HC, hueso compuesto; POB, postorbital.

una parte anterior y una posterior. El *retractor quadrati* anterior se origina en la fascia dorsal sobre los *spinalis capitis*, a la altura de las primeras vértebras cervicales. Este músculo es plano y aproximadamente rectangular, más ancho en el origen. Las fibras distales se reúnen en un tendón largo y conspicuo, a través del cual el músculo se inserta sobre la superfi-

cie externa del extremo posterior del maxilar. El *retractor quadrati* posterior se origina en la fascia dorsal sobre los *spinalis capitis*, por detrás del *retractor quadrati* anterior. El *retractor quadrati* posterior es plano y aproximadamente rectangular, más ancho en el origen; contacta con el borde anterior del *neuromandibularis*. El *retractor quadrati* posterior se inserta sobre la superficie externa del extremo distal del cuadrado. Tanto el *retractor quadrati* anterior como el posterior cubren parcialmente al *cervico quadratus* y al *depressor mandibulae*.

b) parcialmente dividido: la división sólo es notoria en el extremo de inserción. El *retractor quadrati* se origina en la fascia dorsal sobre los *spinalis capitis*, a la altura de las primeras vértebras cervicales. Es un músculo plano y delgado, aproximadamente trapezoidal, más ancho en el origen; cubre parcialmente al *depressor mandibulae*. Hacia el extremo distal se divide en dos grupos de fibras; las anteriores se insertan sobre el extremo posterior del ligamento cuadrado-maxilar, y las posteriores sobre la superficie externa del extremo distal del cuadrado.

c) único (indiviso): similar al *retractor quadrati* parcialmente dividido en cuanto a su origen y características. No presenta grupos de fibras diferenciadas. El *retractor quadrati* se inserta en la superficie externa del extremo distal del cuadrado.

#### Musculatura cervical

• *Neuromandibularis* (fig. 1): se diferencian tres porciones:

a) costal: se origina sobre la superficie lateral de las primeras costillas, con las fibras agrupadas en haces claramente diferenciados.

b) vertebral: se origina en la fascia dorsal sobre los *spinalis capitis*, por detrás del *retractor quadrati*.

c) hioidea: se origina sobre los bordes laterales del basihial.

Los tres grupos de fibras se unen en un solo cuerpo muscular a la altura del ángulo de la mandíbula. Aproximadamente trapezoidal y plano; los músculos de cada lado contactan entre sí en la línea media ventral. En la mayoría de las especies analizadas el *neuromandibularis* se inserta mediante una aponeurosis

notoria sobre la superficie externa del extremo anterior del hueso compuesto y el dentario, hasta casi el extremo anterior de la mandíbula; en algunas especies se inserta sólo sobre el extremo posterior del dentario.

• *Cervico quadratus* (fig. 1): se origina sobre los músculos cervicales laterales y la piel de dicha región. Es un músculo plano, ancho en el origen y muy angosto en la inserción. Se inserta mediante un tendón largo y conspicuo sobre el borde posterior del extremo proximal del cuadrado, entre las fibras del *depressor mandibulae*.

Sobre la base de las características observadas, se definieron 22 caracteres musculares craneales que fueron considerados aditivos (excepto los caracteres 15 y 16), con los cuales se elaboró la matriz correspondiente (Tabla 1).

Carácter 0 (fig. 5): Banda anterior del *adductor externus superficialis*: (0) no diferenciada; (1) diferenciada, sin contacto directo con la mandíbula; (2) diferenciada, con contacto directo con la mandíbula.

Carácter 1: Origen del *adductor externus superficialis*: (0) parietal y postorbital; (1) parietal.

Carácter 2: *Levator anguli oris*: (0) ausente; (1) presente.

Carácter 3 (fig. 6): Origen del *adductor externus medialis*: (0) parietal y ligamento supratemporal-cuadrado; (1) parietal, ligamento supratemporal-cuadrado y supraoccipital; (2) ligamento supratemporal-cuadrado y supraoccipital.

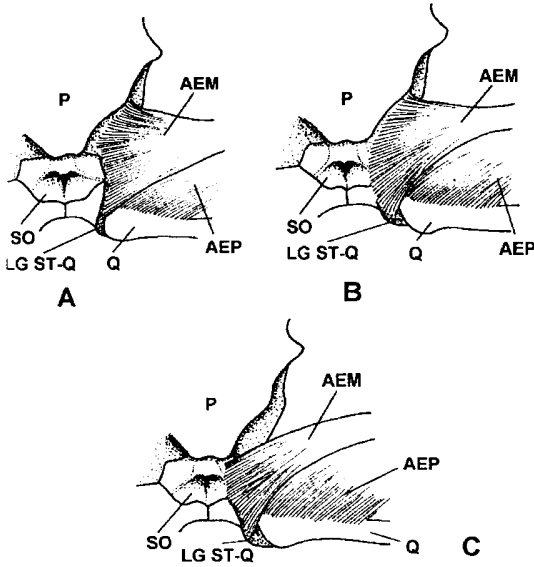
Carácter 4: *Adductor externus medialis* profundo: (0) ausente; (1) presente.

Carácter 5: *Adductor externus profundus, pars anterior*: (0) ausente o poco diferenciado; (1) bien diferenciado.

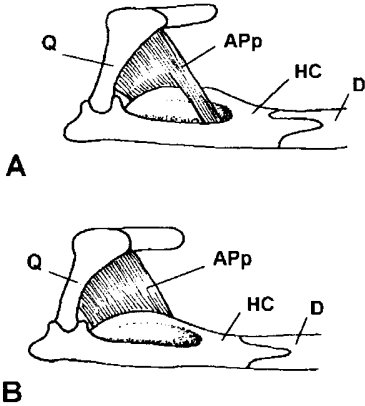
Carácter 6: Divisiones del *adductor posterior*: (0) dos capas; (1) tres capas; (2) cuatro capas.

Carácter 7: Origen del *adductor posterior superficial*: (0) amplio; (1) reducido.

Carácter 8 (fig. 7): Inserción del *adductor posterior* profundo: (0) cara mesial de la cresta mandibular; (1) con fibras en la cara externa de la cresta mandibular.



**Fig. 6:** Origen del músculo *adductor externus medialis* (carácter 3). A) sobre parietal y ligamento supratemporal-cuadrado; B) sobre parietal, ligamento supratemporal-cuadrado y supraoccipital; C) sobre ligamento supratemporal-cuadrado y supraoccipital. Abrev.: AEM, *adductor externus medialis*; AEP, *adductor externus profundus*; LG ST-Q, ligamento supratemporal-cuadrado; P, parietal; Q, cuadrado; SO, supraoccipital.



**Fig. 7:** Inserción del músculo *adductor posterior* profundo (carácter 8). A) con fibras en la cara externa de la cresta mandibular; B) cara mesial de la cresta mandibular. Abrev.: APp, *adductor posterior* profundo; D, dentario; HC, hueso compuesto; Q, cuadrado.

Carácter 9: Origen del *pseudotemporalis*: (0) parietal; (1) parietal y supratemporal.

Carácter 10: Origen del *pterygoideus*: (0) mediante tendón; (1) mediante tendón y fibras.

Carácter 11: *Pterygoideus accessorio*: (0) contacta con el ectopterigoides; (1) no contacta con el ectopterigoides.

Carácter 12 (fig. 8): Origen del *levator pterygoidei*: (0) sin diferenciación de fibras; (1) con dos grupos de fibras diferenciadas.

Carácter 13: Origen del *protractor pterygoidei*: (0) basisfenoides; (1) basisfenoides y proótico.

Carácter 14: *Protractor pterygoidei, pars dorsalis*: (0) ausente; (1) presente.

Carácter 15: Origen del *protractor pterygoidei, pars dorsalis*: (0) basisfenoides; (1) basisfenoides y proótico; (2) proótico.

Carácter 16: Origen del *retractor pterygoidei*: (0) basisfenoides; (1) basisfenoides y parietal; (2) parietal; (3) proótico.

Carácter 17: Inserción del *retractor pterygoidei*: (0) palatino; (1) palatino y pterigoides.

Carácter 18: Origen del *retractor vomeris*: (0) basisfenoides; (1) basisfenoides y parietal.

Carácter 19: Inserción del *protractor quadrati*: (0) proceso retroarticular; (1) proceso retroarticular y cuadrado.

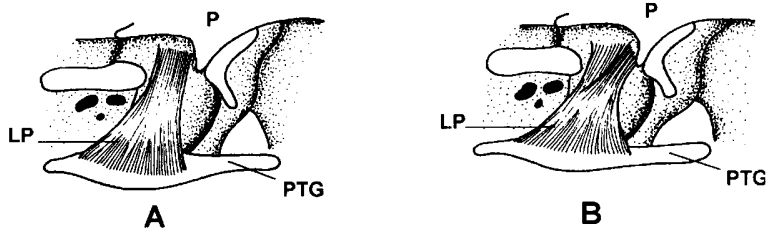
Carácter 20 (fig. 9): *Retractor quadrati*: (0) único; (1) parcialmente dividido; (2) completamente dividido.

Carácter 21: Inserción del *neuromandibularis*: (0) hueso compuesto y dentario; (1) dentario.

## DISCUSIÓN

El análisis filogenético dio como resultado 139 árboles igualmente parsimoniosos, con un  $fit = 118.4$  y una longitud de 101 pasos. El consenso estricto (fig. 10) muestra a Xenodontinae (*sensu lato*) como un grupo monofilético (nodo 68), claramente separado de Natricinae, caracterizado por tres sinapomorfías: origen del *adductor externus medialis* sobre parietal, ligamento supratemporal-cuadrado y supraoccipital (3.2); *adductor posterior* dividido en al menos tres capas (6.1); y origen del *retractor pterygoidei* sobre basisfenoides y parietal (16.1), esta última sólo en algunos de los 139 árboles. El carácter 6 (divisiones del *adductor posterior*) sufre una re-





**Fig. 8:** Origen del músculo *levator pterygoidei* (carácter 12). A) sin diferenciación de fibras; B) con dos grupos de fibras diferenciadas. Abrev.: LP, *levator pterygoidei*; P, parietal; PTG, pterigoides.

versión en *Philodryas mattogrossensis*, *Oxyrhopus rhombifer* y *Liophis meridionalis*, ya que el *adductor posterior* en estas especies presenta sólo 2 capas musculares como en los Natricinae. En *L. guentheri* + *L. miliaris*, *Xenodon guentheri* y *Lystrophis semicinctus*, este carácter pasa del estado 1 al estado 2 (tres capas a cuatro capas). Esta subdivisión del *adductor posterior*, no reportada para otros grupos de ofidios, es adquirida en forma independiente en los taxones mencionados y podría estar relacionada al mejoramiento del sistema de aprehensión de la presa.

Es interesante destacar aquí la distribución del carácter 19 (inserción del *protractor quadrati*), ya que pasa del estado 0 (inserción en el proceso retroarticular) al 1 (inserción en el proceso retroarticular y en el cuadrado) en cuatro oportunidades en forma independiente: nodo 44 (*Leptodeira annulata* + *Sibynomorphus turgidus*), nodo 42 (*Liophis guentheri* + *L. miliaris*), nodo 38 (*L. meridionalis* + (*Waglerophis merremii* + *Hydrodynastes gigas*)), y nodo 58 (*Xenodon guentheri* + *Lystrophis*). Nuevamente se podría inferir una tendencia al mejoramiento del sistema de aprehensión, puesto que un doble sitio de inserción en el músculo mencionado favorecería la protracción del conjunto mandibular en su totalidad.

Como grupo basal para Xenodontinae aparece *Pseudotomodon trigonatus*; el resto de las xenodontinas (nodo 67) comparten como característica común la inserción del *neuro-mandibularis* sobre hueso compuesto y dentario. Dentro de este clado se separa un grupo bastante irresuelto (nodo 53, fig. 10) que incluye diferentes especies: *Oxyrhopus rhombi-*

*fer*, *Helicops leopardinus*, *Leptodeira annulata*, *Sibynomorphus turgidus*, *Tachymenis peruviana*, *Philodryas psammophideus*, *Ph. baroni* y *Ph. burmeisteri*, caracterizadas todas por presentar el origen del *protractor pterygoidei* sobre basisfenoides y proótico. Tradicionalmente estas especies se han agrupado en diferentes tribus, algunas de las cuales no están muy bien definidas.

También dentro del clado Xenodontinae se destaca un gran grupo (nodo 65, fig. 10) integrado por todas las especies de *Liophis* y *Lystrophis* analizadas, las dos especies de *Xenodon*, *Philodryas mattogrossensis*, *Erythrolamprus aesculapi*, *Psomophis gennimaculatus*, *Waglerophis merremii* e *Hydrodynastes gigas*. Se caracteriza por la presencia de *adductor externus profundus, pars anterior* bien diferenciado. Este carácter sufre una reversión en *Liophis atraverter* + *P. gennimaculatus*, en *W. merremii* + *H. gigas*, y en *E. aesculapi*. Dentro del grupo mencionado se destaca el clado (nodo 63, fig. 10) integrado por las especies antes mencionadas, excepto *L. frenatus* y *Ph. mattogrossensis* (nodo 63, fig. 10), caracterizado por la presencia de *protractor pterygoidei, pars dorsalis*, exclusivo para este grupo. Los taxones incluidos, con excepción de *P. gennimaculatus* e *H. gigas*, han sido considerados dentro de la tribu Xenodontini, definida por Dowling (1975) por la presencia de hemipenes bilobados. La presencia de *protractor pterygoidei, pars dorsalis* como una nueva sinapomorfía para Xenodontini fue propuesta por Moro (1999, en prensa). Esta hipótesis de agrupamiento ha sido apoyada por diferentes autores sobre la base de distintas características. Los resultados de Cadle

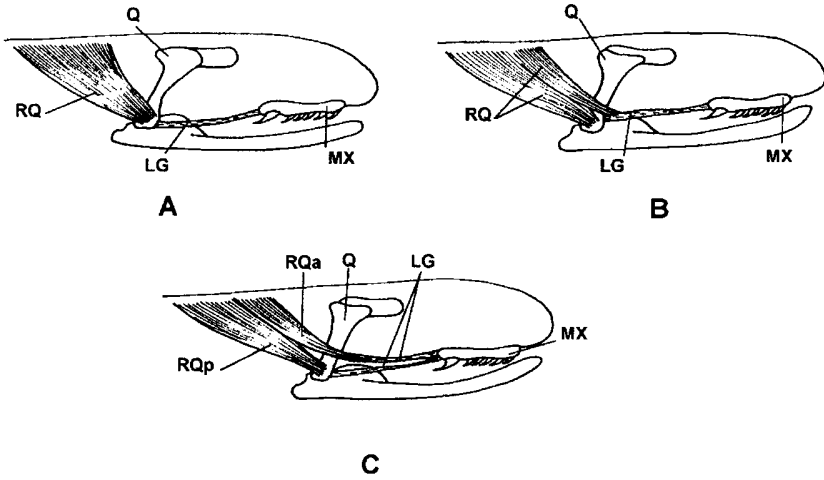


Fig. 9: Músculo *retractor quadrati* (carácter 20). A) único; B) parcialmente dividido; C) completamente dividido. Abrev.: LG, ligamento cuadrado-maxilar; MX, maxilar; Q, cuadrado; RQ, *retractor quadrati*; RQa, *retractor quadrati anterior*; RQp, *retractor quadrati posterior*.

(1984) basados en datos inmunológicos son consistentes en lo referente a este clado, si bien aclara que los mismos son insuficientes para dilucidar en forma precisa las relaciones entre los grupos involucrados. El resultado del presente trabajo puede también considerarse congruente con la hipótesis de Myers (1986) de que *Hydrodynastes* + Xenodontini integrarían un mismo grupo monofilético, basado en características de comportamiento (ensanchamiento de la región del cuello al ser molestados) exhibidas por varios taxones de Xenodontini. Ya Neill (1964) relacionó a *Hydrodynastes* (= *Ciclagras* y *Dugandia*) con *Xenodon*, basado en caracteres tanto morfológicos como de comportamiento. Sin embargo, Cadle (1984) predice la imposibilidad de una relación tan estrecha entre *Hydrodynastes* con el resto de Xenodontini, puesto que de acuerdo a comparaciones inmunológicas este género se relacionaría mucho más cercanamente a otros linajes de colúbridos sudamericanos que a la mencionada tribu.

Dentro del clado de Xenodontini (*sensu lato*) se destacan dos nodos principales. Por una parte el conformado por *Liophis ceii*, *L. meridionalis*, *Waglerophis merremii* e *Hydrodynastes gigas* (nodo 39, fig. 10), caracterizado por el origen del *pseudotempora-*

*lis* sobre parietal y supratemporal (carácter compartido con cuatro especies de *Lystrophis*); y el origen del *levator pterygoidei* con dos grupos de fibras diferenciadas (exclusivo de estos taxones). En este clado aparecen estrechamente relacionadas *W. merremii* e *H. gigas*, que comparten como características el *adductor externus profundus, pars anterior* poco diferenciado o ausente, y el *retractor quadrati* dividido parcial o completamente. Esta característica particular del *retractor quadrati* aparece además como sinapomorfía del clado que agrupa a *Xenodon*, *Lystrophis* y *Liophis anomalus* (nodo 60, fig. 10). Romano & Hoge (1972) mencionan que entre los xenodontinos, la musculatura de *Lystrophis* es la que más se asemeja a lo observado en *Xenodon*; utilizan además, caracteres morfológicos del cérvico-maxilar y cérvico-mandibular (*retractor quadrati anterior* y posterior respectivamente) para separar *W. merremii* de *Xenodon*. Dixon (1980) interpreta las relaciones de estos géneros desde el punto de vista de la osteología craneal, entre otras características, postulando a *Liophis* como el grupo de anatomía más "generalizada". *Waglerophis*, *Lystrophis* y *Xenodon* presentan características más especializadas, tendientes principalmente a desarrollar una mejor capacidad ali-

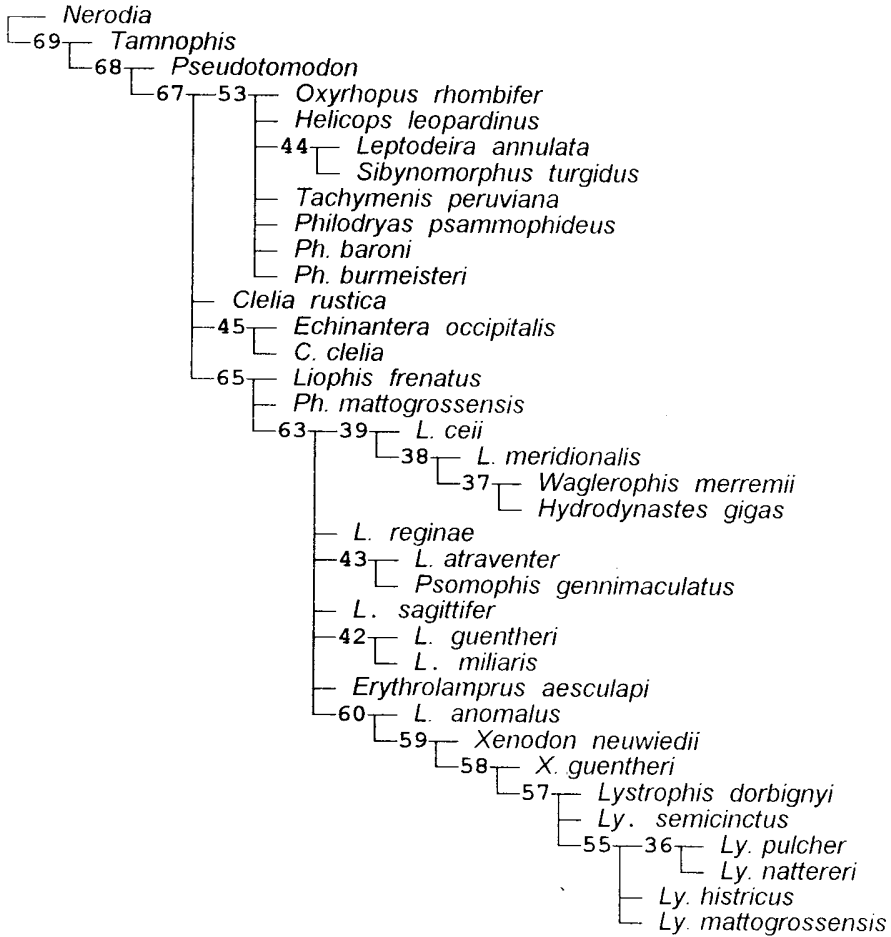


Fig. 10: Cladograma de consenso estricto obtenido, donde se muestran las relaciones de parentesco más probables entre los 36 taxones analizados.

menticia. Para Dixon (op. cit.) *Lystrophis* sería el más especializado de los grupos mencionados, género que aparece como grupo terminal en todos los cladogramas obtenidos en el presente estudio. Las modificaciones osteológicas observadas por Dixon (op. cit.) comprenden principalmente el acortamiento y la capacidad de rotación de los maxilares. La necesidad de un sistema muscular adecuado a tales funciones se pone de manifiesto en la división sufrida por el *retractor quadrati* – parcial o completa – que aporta un sistema funcional complementario para la cinésis del maxilar. De acuerdo a Anthony & Serra (1955) el cervico-maxilar (= *retractor qua-*

*drati* anterior) estaría afectado únicamente a la retracción del maxilar. Proponen su origen a partir de un desdoblamiento del cervico-mandibular (= *retractor quadrati* posterior o *retractor quadrati* propiamente dicho). De esta manera, el maxilar rota al mismo tiempo que se producen los movimientos de protracción del paladar y toma una posición vertical. El retorno del maxilar a la posición inicial se da tanto en forma indirecta a través de la acción del ectopterigoides, como en forma directa a través de un músculo retractor que le es propio.

A pesar de que *Waglerophis merremii* e *Hydrodynastes gigas* comparten con *Lystro-*

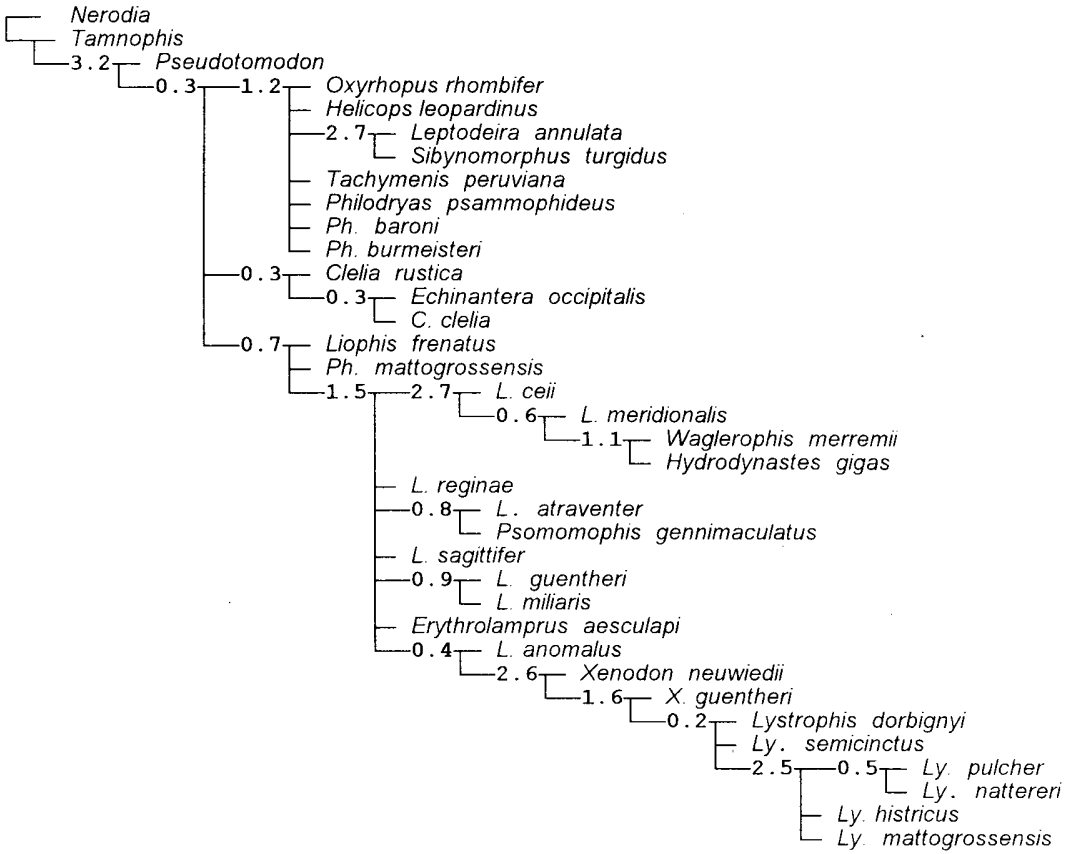


Fig. 11: Cladograma que muestra el apoyo en cada uno de los nodos, utilizando *bremmer support*.

*phis* y *Xenodon* características tales como *retractor quadrati* dividido e inserción similar del *protarctor quadrati*, se encuentran en un clado diferente a éstos. Como se mencionó más arriba, existen hipótesis acerca de la estrecha relación entre estos taxones. Es probable que en un análisis futuro considerando diferentes tipos de caracteres en conjunto, se pueda llegar a aclarar esta cuestión.

Entre los últimos grupos mencionados, *Lystrophis* aparece claramente monofilético, caracterizado por el origen del *pterygoideus* mediante tendón y fibras (10.1) y el origen reducido del *pterygoideus accesorio* (11.1). Dentro de este clado se destaca un grupo integrado por *L. pulcher*, *L. nattereri*, *L. histricus* y *L. mattogrossensis*, caracterizado por el ori-

gen del *adductor externus superficialis* sobre el parietal (carácter 1). Este mismo estado se presenta como un paralelismo en *Sibynomorphus turgidus*.

Sobre la base de los resultados obtenidos, se destaca una notoria falta de resolución de las relaciones de la mayor parte de los grupos de xenodontinos analizados. En el contexto de los datos considerados, muchos de los grupos aparecen como parafiléticos. Algunos autores coinciden en admitir la existencia de varios linajes diferentes entre los Xenodontinae, la mayoría de los cuales carecen de una caracterización consistente (Cadle, 1982, 1984; Schwaner & Dessauer, 1982). En muchos casos, el grado de diferenciación entre estos linajes es notorio, mientras que en otros no lo

TABLA 1

	1		2		01
	01234	56789	01234	56789	
<i>Nerodia</i>	20020	00000	-0000	-0000	01
<i>Tamnophis</i>	10020	00000	-0000	-0000	01
<i>Lystrophis dorbignyi</i>	10000	11100	11001	20101	20
<i>Ly. pulcher</i>	11000	11001	11001	23001	20
<i>Ly. semicinctus</i>	10000	12110	11001	20101	20
<i>Ly. histricus</i>	11000	11101	11001	20101	20
<i>Ly. mattogrossensis</i>	11000	11101	11001	20101	10
<i>Ly. nattereri</i>	11000	11001	10001	20101	20
<i>Waglerophis</i>	00010	01001	01101	20101	20
<i>Xenodon guentheri</i>	10000	12100	00001	00101	21
<i>X. newiedii</i>	10000	11000	00001	20000	11
<i>Tachymenis</i>	10010	01000	00010	-0000	00
<i>Pseudotomodon</i>	10010	01000	10000	-1100	01
<i>Philodryas baroni</i>	10010	01110	00010	-1000	00
<i>Ph. burmeisteri</i>	10010	01110	00010	-1000	00
<i>Ph. psammophideus</i>	10010	01100	00010	-1000	00
<i>Ph. mattogrossensis</i>	20010	10000	00000	-1000	00
<i>Liophis anomalus</i>	20010	11000	00001	10000	20
<i>L. frenatus</i>	10010	11000	10000	-0000	00
<i>L. ceii</i>	20011	11001	10101	11000	00
<i>L. sagittifer</i>	20011	11010	10001	11000	00
<i>L. guentheri</i>	20011	12010	10011	11001	00
<i>L. atraventer</i>	20011	01110	10001	01000	00
<i>L. meridionalis</i>	20010	10011	10101	11001	01
<i>L. reginae</i>	10010	11010	10001	01000	10
<i>L. miliaris</i>	10011	12110	10011	01001	01
<i>Psomophis</i>	10011	01100	00001	01000	11
<i>Leptodeira</i>	00011	01000	10010	-2011	00
<i>Hydrodynastes</i>	10010	01001	10101	11001	10
<i>Echinantera</i>	00010	01000	01000	-0000	0-
<i>Erythrolamprus</i>	00010	01000	00001	11000	00
<i>Helicops</i>	00010	01010	00010	-1000	00
<i>Oxyrhopus</i>	10010	00000	11010	-1000	00
<i>Clelia clelia</i>	10010	01000	01000	-2000	00
<i>C. rustica</i>	10010	01000	10000	-2000	00
<i>Sibynomorphus</i>	11110	01000	01010	-1011	-0

**Tabla 1:** Matriz de caracteres para 36 taxones analizados. Los caracteres no comparables se indican con el símbolo -.

es. A pesar de esto y como queda expresado en el análisis filogenético presentado, el grupo de taxones que comprende a Xenodontini (*sensu lato*) puede ser definido de manera bastante precisa, sobre la base de características bien sustentadas, consideradas como "más especializadas" en relación a lo observado en el resto de Xenodontinae analizados. A pesar de esta afirmación, el apoyo obtenido para los diferentes nodos resulta bastante bajo (fig. 11).

Un análisis de las divisiones principales de Serpentes, muestra que las mismas se basan claramente en una progresiva sofisticación del sistema alimenticio (Rieppel, 1988a). El grado de perfeccionamiento alcanzado por los Macrostromata en general incluye características

principalmente osteológicas del aparato mandibular, que se correlacionan con características especializadas de los músculos asociados: alargamiento de fibras y disposición de las mismas en forma paralela (Rieppel, 1980, 1984; Cundall & Green, 1982; Cundall, 1986); y tendencia a la compartimentalización de los músculos mandibulares (Rieppel, 1988b), sin estar acompañada por el desarrollo de un sistema tendinoso asociado (*bodena-poneurosis*) como se observa en lagartos. En muchos casos, sin embargo, las variaciones en los sistemas óseo y muscular no necesariamente se correlacionan entre sí en forma directa (Cundall, 1986; Abdala & Moro, 1996). La evolución del aparato masticador en ofidios para adecuarse a los requerimientos de movilidad que los diferentes tipos de alimentación le imponen, estaría dada en algunos casos, por variaciones independientes en los sistemas mencionados.

En términos evolutivos, las relaciones de parentesco entre los grandes grupos de ofidios indicarían que la filogenia y diversificación está regida por cambios estructurales de los sistemas involucrados en la alimentación (Rieppel, 1988a). Esta misma tendencia podría considerarse a menor escala en la evolución dentro de Colubridae en general y de Xenodontinae en particular. En este caso, el grupo considerado como Xenodontini (nodo 69, fig. 10), representa la máxima especialización dentro de la subfamilia, con la adquisición de novedades musculares particulares que los separan claramente del resto de taxones analizados.

Pero más allá de las variaciones mencionadas, es posible aún reconocer, por lo menos para Xenodontinae y siempre en el marco de los caracteres analizados, la existencia de un plan básico estructural de la musculatura craneal. Si bien las variaciones de este patrón anatómico son evidentes en mayor o menor medida, muchas de ellas se refieren a modificaciones en el tamaño relativo de las partes que lo constituyen. Se puede mencionar al músculo *pterygoideus* como un claro ejemplo de constancia morfológica entre las diferentes especies, ya que su variabilidad es mínima. Este músculo sería el principal efector de los movimientos mediales de la barra palatopteri-

goidea y de la protracción de la mandíbula durante la deglución (Cundall, 1986). De acuerdo a este autor, el patrón de actividad del músculo es uniforme en diversas especies. Esto apoyaría la idea de que, más allá de diferencias anatómicas, el mecanismo encargado de la deglución es altamente conservativo en colubroideos en general.

Lo mencionado anteriormente coincide con lo postulado por McDowell (1986), para quien lo que parecieran grandes diferencias en el patrón de los organismos, es sólo el resultado de la acumulación de diferencias proporcionalmente pequeñas. Esto se hace más notorio cuando se trata de taxones muy cercanamente relacionados.

#### AGRADECIMIENTOS

A los responsables de las colecciones y museos que facilitaron gentilmente, en forma de préstamo o donación, parte del material utilizado. A Pablo Goloboff por la lectura crítica del manuscrito y su sugerencia de ideas. Parte de este trabajo fue financiado por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).

#### LITERATURA CITADA

- ABDALA, V. & S. MORO. 1996. Cranial musculature of South American Gekkonidae. *J. Morphol.* 229: 59-70.
- ALBRIGHT, R. G. & E. NELSON. 1959. Cranial kinetics of the generalized colubrid snake *Elaphe obsoleta quadrivittata* I: Descriptive morphology. *J. Morphol.* 105: 193-239.
- ANTHONY, J. & R. SERRA. 1955. Anatomie de l'appareil de la morsure chez *Xenodon merremii* B, serpente aglyphe de l'Amerique Tropicale. *Arq. Do Mus. Nac. Rio de Janeiro*, Brasil 42 (1): 21-47.
- BOCK, W. & CH. SHEAR. 1972. A staining method for gross dissection of vertebrate muscles. *Anat. Anz.* 130: 222-227.
- CADLE, J. 1982. Evolutionary relationships among advanced snakes. Ph. D. Dissertation, University of California, Berkeley.
- CADLE, J. 1984. Molecular systematics of neotropical Xenodontinae snakes. I. South American Xenodontines. *Herpetologica* 40 (1): 8-20.
- COWAN, I. & W. HICK. 1951. A comparative study of the morphology of the head region in three species of *Tamnophis* (Reptilia, Ophidia). *Trans. Roy. Soc. Canada* 45: 19-60.
- CUNDALL, D. 1986. Variations of the cephalic muscles in the colubrid snake genera *Entechinus*, *Ophedryx* and *Symphimus*. *J. Morphol.* 187: 1-21.
- CUNDALL, D. & H. GREENE. 1982. Evolution of the feeding apparatus in alethinophidian snakes. *Am. Zool.* 22: 924.
- DIXON, J. 1980. The neotropical colubrid snake genus *Liophis*. The generic concept. *Milw. Pub. Mus.* 31: 1-40.
- DOWLING, H. 1975. A provisional classification of snakes. *Yearb. Herpetol.* 1: 167-170.
- DOWLING, H. & W. DUELLMAN. 1978. Systematic herpetology: a synopsis of families and higher categories. HISS Publications, New York.
- FERRAREZZI, H. 1993. Sistemática filogenética de *Elapomorphus*, *Phalotris* e *Apostolepis* (Serpentes: Colubridae: Xenodontinae). Tesis de Magister, 277 pp.
- GOLOBOFF, P. 1993. PIWE: parsimony and implied weights. MS-DOS program and documentation distributed by the author.
- HAAS, G. 1952. The head muscles of the genus *Causus* (Ophidia, Solenoglypha) and some remarks on some other snakes. *Proc. Zool. Soc. London* 122: 573-592.
- KOCHVA, E. 1962. On the lateral jaw musculature of the Solenoglypha, with remarks on some other snakes. *J. Morphol.* 110: 227-284.
- LIEM, K., H. MARX & G. RABB. 1971. The viperid snake *Azemiops*: Its comparative cephalic anatomy and phylogenetic position in relation to Viperinae and Crotalinae. *Fieldiana Zool.* 59: 65-126.
- MCDOWELL, S. 1986. The architecture of the corner of the mouth of colubrid snakes. *J. Herpetol.* 20: 357-407.

- MORO, S. 1999. La tribu Xenodontini (Serpentes: Colubridae): Musculatura craneal como base para su análisis filogenético. *Boll. Mus. Sci. Nat. Torino* (en prensa).
- MYERS, CH. 1986. An enigmatic new snake from the Peruvian Andes, with notes on the Xenodontini (Colubridae: Xenodontinae). *Am. Mus. Nov.* 2853: 1-12.
- NEILL, W. 1964. The phylogenetic position of *Dugandia bicincta* (Serpentes: Colubridae). *Herpetologica* 20 (3): 194-197.
- RIEPPPEL, O. 1980. The evolution of the ophidian feeding system. *Zool. Jb. Anat.* 103: 551-564.
- RIEPPPEL, O. 1984. Miniaturization of the lizard skull: Its functional and evolutionary implications: 503-520. *En: M. W. J. FERGUSON* (ed.), The structure, development and evolution of Reptiles. Academic Press, London.
- RIEPPPEL, O. 1988a. A review of the origin of snakes: 37-130. *En: HECHT, M. K. WALLACE, B. & G. T. PRANCE* (eds.), Evolutionary biology. New York, Plenum Publ.
- RIEPPPEL, O. 1988b. The development of the trigeminal jaw adductor musculature in the grass snake *Natrix natrix*. *J. Zool.* 216 (4): 743-770.
- ROMANO, S. A. & A. R. HOGE. 1972. Nota sobre *Xenodon* e *Ophis* (Serpentes: Colubridae). *Mem. Inst. Butantan* 36: 209-214.
- RUSELL, A. P. 1988. Limb muscles in relation to lizard systematics: A reappraisal: 119-281. *En: R. ESTES & E. PREGILL* (eds.), Phylogenetic Relationships of the Lizard Families. Stanford, California: Stanford University Press.
- SCHWANER, T. & H. DESSAUER. 1982. Comparative immunodiffusion survey of snake transferrins focused on the relationships of the natricines. *Copeia* (1982): 541-549.
- VARKEY, A. 1979. Comparative cranial myology of North American natricien snakes. *Milw. Pub. Mus.* 4: 1-75.
- WASSERSUG, R. 1976. A procedure for differential staining of cartilage and bone in whole formalin fixed vertebrates. *Stain. Tech.* 51: 131-134.
- WEAVER, W. 1965. The cranial anatomy of the hog-nosed snakes (*Heterodon*). *Bull. Florida State Mus.* 9 (7): 275-304.
- ZAHHER, H. 1994. Comments on the evolution of the jaw adductor musculature of snakes. *Zool. J. Linn. Soc.* 111: 339-384.
- ZAHHER, H. 1997. Description of the cephalic muscles and gland morphology of *Clelia plumbea* and three presumably related species (Serpentes, Xenodontinae). *Papéis Avulsos Zool.*, São Paulo 40 (2): 17-63.

#### APÉNDICE MATERIAL ANALIZADO

- *Clelia clelia*: FML 02336 – San Miguel de Tucumán, Dto. Capital, Tucumán; FML 00522 – Estero Pirané, Formosa; FML 00898 – Ruta 9, Monte Bello, Dto. Río Hondo, Santiago del Estero.
- *Clelia rustica*: FML 02004 – Marcos Paz, Dto. Yerba Buena, Tucumán; FML 00746 – Yerba Buena, Dto. Tafí Viejo, Tucumán.
- *Echinantera occipitalis*: FML 02026 – Tafí Viejo, Dto. Tafí Viejo, Tucumán; FML 02242 – San Miguel de Tucumán, Dto. Capital, Tucumán.
- *Erythrolamprus aesculapi*: FML 01563 – sin datos, Brasil; CIES-HR 0134 – Parque Nacional Iguazú, Misiones.
- *Helicops leopardinus*: FML 00408 – destacamento Potrero N° 6, Formosa; FML 01626 – Puerto Pilcomayo, Dto. Pilcomayo, Formosa.
- *Hydrodynastes gigas*: FML 01853 – nacida de hembra procedente de Estancia Los Suspiros, Santa Fe; FML 01214 – nacida en herpetario de la FML.
- *Leptodeira annulata*: FML 00659 – Ing. Juárez, Dto. Bermejo, Formosa; FML 01914 – Chaco.
- *Liophis anomalus*: FML 01418 – Partido La Candelaria, Dto. Cerrillos, Catamarca; CHC.UNNE 233 – Ensenadita, Corrientes.
- *Liophis atraventer*: MZUSP 4480 – Boracéia, São Paulo, Brasil.
- *Liophis ceii*: FML 00568 – Hualinchay, Dto. Trancas, Tucumán; FML 00796 – Tucumán.

- mán.
- *Liophis frenatus*: CHC.UNNE 4 – Isla Yaciretá.
  - *Liophis guentheri*: FML 02446 – Los Colorados, Dto. Anta, Salta; FML 02301 – Fca. Pozo Largo, Dto. Anta, Salta.
  - *Liophis meridionalis*: CFA 242 – Barrio Las Lomas, Dto. Capital, Corrientes; CFA 642 – Loma Alta, Dto. Mburucuyá, Corrientes; CHC.UNNE 00187 – Laguna Brava, Corrientes.
  - *Liophis miliaris*: CFA 719 – Barrio Las Lomas, Dto. Capital, Corrientes; CFA 261 – Barrio Las Lomas, Dto. Capital, Corrientes; CHC.UNNE 00814 – Saladas, Corrientes; CHC.UNNE 00815 – Saladas, Corrientes; CHC.UNNE 00247 – Col. Las Mercedes, Chaco.
  - *Liophis reginae*: IBH 4276 – Canindé, Rio Gurupi, Paraná, Brasil; un ejemplar sin datos.
  - *Liophis sagittifer*: FML 01832 – Club Los Tarcos, Dto. Capital, Tucumán; FML 01364 – Dto. Capital, Tucumán.
  - *Lystrophis dorbingyi*: FML 02400 – alrededores de Corrientes, Dto. Capital, Corrientes; IBH 8300 – Brasil.
  - *Lystrophis histricus*: IBH 8185 – Passo Fundo, Brasil.
  - *Lystrophis mattogrossensis*: IBH 25618 – Taunay, distrito do Município de Aquidauana, Mato Grosso do Sul, Brasil.
  - *Lystrophis nattereri*: IBH 3202 – Fortaleza, Brasil.
  - *Lystrophis pulcher*: FML 00993 – Rodeo Grande, Dto. Trancas, Tucumán; FML 02221 – Los Colorados, Ruta Prov. 415, entre J. V. González y Rivadavia, Dto. Anta, Salta.
  - *Lystrophis semicinctus*: FML 00471 – Belén, Dto. Belén, Catamarca; FML 01545 – Tinogasta, Dto. Tinogasta, Catamarca.
  - *Oxyrhopus rhombifer*: FML 02638 – San José de Caspinchango, al lado de Tte. Berdina, Dto. Monteros, Tucumán; FML 00817 – Yuto, Dto. Ledesma, Jujuy; FML 02365 – San Miguel de Tucumán, Dto. Capital, Tucumán.
  - *Philodryas baroni*: FML 02257 – alrededores de Nueva Esperanza, Dto. Pellegrini, Santiago del Estero; FML 02299 – Fca. Pozo Largo, 8 Km al S de J. V. González y 12 Km al E de Fca. San Javier, Dto. Anta, Salta; FML 02256 – alrededores de Nueva Esperanza, Dto. Pellegrini, Santiago del Estero.
  - *Philodryas burmeisteri*: FML 01772 – Palo Blanco (1900 mts.), Dto. Tinogasta, Catamarca; FML 01792 – Medanitos (1600 mts.), Dto. Tinogasta, Catamarca.
  - *Philodryas mattogrossensis*: FML 02300 – Fca. Pozo Largo 8 Km al S de J. V. González y 12 Km al E de Fca. San Javier, Dto. Anta, Salta.
  - *Philodryas psammophideus*: FML 02220 – El Barrial, Dto. Famatina, La Rioja; FML 02323 – sin datos.
  - *Pseudotomodon trigonatus*: FML 01634 – Base de la Sierra de Famatina, Dto. Chilecito, La Rioja.
  - *Psomophis genimaculatus*: FML 02614 – entrada al Parque Nacional Lomas de Arena, Provincia Andrés Báñez, Dto. Santa Cruz, Bolivia.
  - *Sibynomorphus turgidus*: FML 01305 – Las Mesadas, El Cadillal, Dto. Burreyacu, Tucumán; FML 02369 – San Andrés, Dto. Cruz Alta, Tucumán.
  - *Tachymenis peruviana*: FML 02398 – Km 124, Ruta Prov. 307, Dto. Tafí del Valle, Tucumán.
  - *Waglerophis merremii*: FML 01384 – Tucumán, FML 01989 – El Cadillal, Tucumán.
  - *Xenodon guentheri*: MHNCI 6082 – União da Vitória, Paraná, Brasil; MHNCI 1185 – União da Vitória, Paraná, Brasil.
  - *Xenodon neuwiedii*: MHNCI 942 – União da Vitória, Paraná, Brasil; MHNCI 4975 – Guaratuba, Limeira, Sierra da Prata, Paraná, Brasil; FML 01837 – Estado da Paraná, Brasil.



TABLA 2

NODO	SINAPOMORFÍAS
Nodo 36	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Origen del adductor posterior superficial: reducido → amplio</li> </ul>
Nodo 37	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Adductor externus profundus, pars anterior: bien diferenciado → ausente o poco diferenciado</li> <li>• Retractor quadrati: único → parcialmente dividido</li> </ul>
Nodo 38	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Inserción del protractor quadrati: proceso retroarticular → proceso retroarticular y cuadrado</li> </ul>
Nodo 39	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Origen del pseudotemporalis: parietal → parietal y supratemporal</li> <li>• Origen del levator pterygoidei: sin diferenciación de fibras → con dos grupos de fibras diferenciadas</li> </ul>
Nodo 42	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Divisiones del adductor posterior: tres capas → cuatro capas</li> <li>• Origen del protractor pterygoidei: basisfenoides → basisfenoides y proótico</li> <li>• Inserción del protractor quadrati: proceso retroarticular → proceso retroarticular y cuadrado</li> </ul>
Nodo 43	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Adductor externus medialis profundo: ausente → presente</li> <li>• Adductor externus profundus, pars anterior: bien diferenciado → ausente o poco diferenciado</li> <li>• Origen del adductor posterior superficial: amplio → reducido</li> <li>• Origen del protractor pterygoidei, pars dorsalis: basisfenoides y proótico → basisfenoides</li> </ul>
Nodo 44	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Origen del retractor vomeris: basisfenoides → basisfenoides y parietal</li> <li>• Inserción del protractor quadrati: proceso retroarticular → proceso retroarticular y cuadrado</li> </ul>
Nodo 45	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Pterygoideus accesorio: contacta con ectopterigoides → no contacta con ectopterigoides (en todos los árboles)</li> <li>• Origen del pterygoideus: mediante tendón y fibras → mediante tendón (en algunos árboles)</li> </ul>
Nodo 53	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Origen del protractor pterygoidei: basisfenoides → basisfenoides y proótico</li> </ul>
Nodo 55	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Origen del adductor externus superficialis: parietal y postorbital → parietal</li> <li>• Origen del pseudotemporalis: parietal → parietal y supratemporal</li> </ul>
Nodo 57	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Origen del pterygoideus: mediante tendón → mediante tendón y fibras</li> <li>• Pterygoideus accesorio: contacta con ectopterigoides → no contacta con ectopterigoides</li> </ul>
Nodo 58	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Origen del adductor posterior superficial: amplio → reducido</li> <li>• Inserción del retractor pterygoidei: palatino → palatino y pterigoides</li> <li>• Inserción del protractor quadrati: proceso retroarticular → proceso retroarticular y cuadrado</li> </ul>
Nodo 59	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Origen del adductor externus medialis: parietal, ligamento supratemporal-cuadrado y supraoccipital → parietal y ligamento supratemporal-cuadrado</li> <li>• Origen del protractor pterygoidei, pars dorsalis: basisfenoides y proótico → proótico</li> </ul>
Nodo 60	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Retractor quadrati: único → parcialmente dividido/completamente dividido (en todos los árboles)</li> <li>• Origen del retractor pterygoidei: basisfenoides y parietal → basisfenoides (en algunos árboles)</li> </ul>
Nodo 63	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Protractor pterygoidei, pars dorsalis: ausente → presente</li> </ul>
Nodo 65	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Adductor externus profundus, pars anterior: ausente o poco diferenciado → bien diferenciado</li> </ul>
Nodo 67	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Inserción del neuromandibularis: dentario → hueso compuesto y dentario</li> </ul>
Nodo 68	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Origen del adductor externus medialis: ligamento supratemporal-cuadrado y supraoccipital → parietal, ligamento supratemporal-cuadrado y supraoccipital (en todos los árboles)</li> <li>• Divisiones del adductor posterior: dos capas → tres capas (en todos los árboles)</li> <li>• Origen del retractor pterygoidei: basisfenoides → basisfenoides y parietal (en algunos árboles)</li> </ul>
Nodo 69	<ul style="list-style-type: none"> <li>• Banda anterior del adductor externus superficialis: diferenciada, con contacto directo con la mandíbula → diferenciada, sin contacto directo con la mandíbula</li> </ul>

Tabla 2: Listado de las sinapomorfías para cada uno de los nodos.