

HISTORIA GEOLÓGICA DE LAS SERPIENTES

Irene Goyenechea M.G.¹ y Jesús M. Castillo-Cerón²

Centro de Investigaciones Biológicas. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo. A. P. 1-69 Plaza Juárez, C.P. 42001, Pachuca Hidalgo, México

¹ Sistemática Molecular. E-mail: ireneg@uaeh.reduaeh.mx

² Museo de Paleontología, A.P. 1-397, C.P. 42001, Pachuca, Hidalgo. E-mail: castij@uaeh.reduaeh.mx

Resumen: La historia geológica de las serpientes no es muy conocida, ya que la información que se tiene se encuentra muy dispersa. En este trabajo se realiza un breve resumen sobre la historia de los ofidios desde su aparición en el registro fósil. Además, se proporciona un cuadro que resume los géneros de serpientes fósiles de América del Norte y otro que incluye a las especies de serpientes fósiles registradas en México.

Abstract: The geological history of snakes is among the poorest understood because the information concerning them is dispersed. In this study, we present a brief summary on the history of the snakes from its origin. Also, we include a table showing the fossil snake genera for North America and for the fossil snake species in Mexico.

Palabras clave: Serpientes, Fósiles, México, Paleoherpetofauna

Key words: Snakes, Fossils, Mexico, Paleoherpetofauna

Las serpientes, comparadas con otros grupos de vertebrados como mamíferos y dinosaurios están pobremente representadas en el registro fósil, ya que generalmente lo único de lo que se dispone para este taxón en el registro fósil, son las vértebras, por lo que, el 95% de las serpientes fósiles se han descrito con base en ellas (Holman, 1979, 1995, 2000). Las vértebras proporcionan información filogenética, y también acerca del tipo de locomoción del organismo, que puede ser excavadora, arborícola o terrestre.

ORIGEN DE LAS SERPIENTES

Las serpientes son un grupo de organismos que ha evolucionado y ampliado las tendencias vistas en relación a la de sus parientes más cercanos, las lagartijas. Estas tendencias incluyen la de un cuerpo alargado y la de la reducción o carencia de las extremidades, así como el aumento del cráneo y número de vértebras.

Pero el origen de las serpientes a partir de los saurios es todavía algo confuso. Existen dos argumentos clásicos sobre la evolución de las serpientes, a partir de saurios de talla pequeña de hábitos excavadores (Underwood, 1967; Rage, 1987; Rieppel, 1988), o que tuvieron un origen acuático (Cope, 1869; Nopcsa, 1923).

Las serpientes y lagartijas de hábitos hipogeos tienen mucho en común. Poseen un cuerpo de forma alargada y reducción de los miembros.

Además, han perdido el tímpano y la cavidad media del oído, así como han llevado un proceso de degeneración del ojo, con la simplificación de las células de la retina y la reducción de los músculos extrínseco e intrínseco. Scanlon y Lee (2000) contradicen la idea de que las serpientes tuvieran un origen excavador (Walls, 1940; Bellaris y Underwood, 1951; Underwood, 1976; Rieppel, 1988, entre otros), por el contrario, mencionan que las serpientes hipogeas adquirieron sus adaptaciones excavadoras después del aparato mandibular, en un ancestro terrestre o acuático con actividad en la superficie terrestre.

La idea que se tiene sobre un origen acuático de serpientes, ha sido revivida recientemente, ya que Caldwell y Lee (1997), mencionan a *Pachyrhachis problematicus*, como el registro de la serpiente más primitiva, la cual posee extremidades posteriores. Esta nueva especie es muy parecida a *Ophiomorphus colberti*, registrada por Haas (1979, 1980) como un varano primitivo, por lo que, Caldwell y Lee (1997) colocan a *Pachyrhachis* como una sinonimia de *Ophiomorphus*.

Independientemente de lo anterior, las serpientes derivaron de los saurios hace aproximadamente 125 millones de años (Rage, 1984; Carrol, 1988), las cuales se han dividido de manera tradicional en tres infraordenes: Scolecophidia "serpientes ciegas", Henophidia "serpientes primitivas" y Caenophidia "serpientes Avanzadas" (Parker y Grandison, 1977). Los scolecophidios son considerados

generalmente como el grupo con los linajes basales del árbol filogenético de las serpientes. Estos conforman tres familias de hábitos hipogeos: Anomalepididae, Typhlopidae y Leptotyphlopidae (Zug et al., 2001), aunque existen desacuerdos en que si forman o no un grupo monofilético (Underwood, 1967; Groombridge, 1979a; Rieppel, 1988). Los Henophidios o boidos comprenden un gran número de taxones con una morfología muy amplia. Éstos están compuestos por tres (Zug et al., 2001) o cuatro superfamilias (Carroll, 1988), de las cuales una es fósil. También existe un desacuerdo en si son o no monofiléticos (Underwood, 1967; Groombridge, 1979b; Dessauer et al., 1987). La mayoría de las serpientes son Caenophidios, y están conformadas por las familias: Acrochordidae –que para Carroll (1988), es una superfamilia de henophidios–, Viperidae, Atractaspidae, Colubridae y Elapidae (Zug et al., 2001). Se asume que son un grupo monofilético (Underwood, 1967; Dessauer et al., 1987; Cadle, 1987, 1988; Zug et al., 2001).

HISTORIA GEOLÓGICA

Zug (1993), Rage (1987), Rieppel (1988), Caldwell y Lee (1997), y Holman (2000), consideran con base en el registro fósil, que las serpientes aparecen por primera vez a partir del Cretácico Temprano (Cuadro 1), siendo ya más comunes en el Cretácico Tardío. El registro más antiguo que se conoce de un ofidio es el de *Pachyophis woodwardi* del Cretácico Temprano de Herzegovina (Haas, 1979, 1980), y le sigue *Pachyrhachis problematicus* de Israel (Caldwell y Lee, 1997). En América del Norte, el conocimiento de serpientes es a partir del Cretácico Medio con la presencia de *Coniophis precedens* (Gilmore, 1938; Carroll, 1988); cabe hacer notar que *P. woodwardi* presenta algunos caracteres que difieren de los ofidios, mientras que *C. precedens*, aunque solo se conoce por una vértebra torácica, no presenta ningún tipo de carácter primitivo, y al parecer ha desarrollado ya todas las características típicas de una vértebra de serpiente moderna. Considerando lo anterior, y como menciona Young (1985), la primer serpiente moderna aparece en el Cretácico Tardío, y el grupo no parece haber alcanzado cierta abundancia hasta el Oligoceno (Carroll, 1988).

Cuadro 1. Escala del tiempo geológico (tomado de Holman, 1995); m. a. = millones de años.

Era	Periodo	Época	Años (inicio)
Cenozoico	Cuaternario	Holoceno	11,000 años
		Pleistoceno	1.9 m.a.
	Terciario	Plioceno	5 m.a.
		Mioceno	24 m.a.
		Oligoceno	38 m.a.
		Eoceno	58.5 m.a.
		Paleoceno	66.5 m.a.
Mesozoico	Cretácico		144 m.a.
	Jurásico		213 m.a.
	Triásico		248 m.a.

Una de las serpientes más antiguas es *Lapparentophis*, un henophidio del Cretácico Medio-Tardío, del norte de África. Existen otras dos especies del mismo linaje con una antigüedad similar: *Simoliophis* de Europa, y *Pouitella*, las cuales no tienen más relación filogenética que el ser serpientes primitivas (Zug, 1993; Carroll, 1988). Al parecer, los dos primeros géneros están relacionados con los henophidios, y el tercero no tiene ninguna afinidad actual, y ellos o sus descendientes no ocurren hoy en día.

En el Cretácico Tardío de América del Norte y Sur, Europa, Asia, África y Australia, existen representantes de dos grupos recientes: boidos y anilidos. Asimismo, se conocen dos boidos grandes: *Gigantophis* y *Madtoia* que equivalen en tamaño a los más grandes boidos actuales. También del Cretácico se conoce a *Dinilysia* que era una serpiente grande, aproximadamente de igual tamaño y apariencia que la actual *Boa constrictor* (Zug, 1993). Este es uno de los hallazgos de fósiles de serpientes más raro, pues consiste en el cráneo casi completo y parte de la columna vertebral. Con base en este organismo, se han podido hacer estudios cladísticos de este grupo de serpientes (Scanlon y Lee, 2000).

Ya en el Cenozoico, Holman (1979) considera que en el Paleoceno, el conocimiento de las serpientes es deficiente, ya que sólo se han registrado dos géneros, *Helaras* y *Pterosphenus* de Alabama, Arkansas, Florida, Georgia, Nuevo México y Texas (Gilmore, 1938; Holman, 2000). Una de las razones que se dan acerca del escaso registro de ofidios en el Paleoceno es, debido en parte, a la gran diversificación que se dio de la mastofauna a principios de esta época. En el Eoceno se vuelve a encontrar el grupo de boas madtsoinas, las cuales ya se presentaban en el Cretácico, aunque no se conocen registros durante el Paleoceno. A partir del Eoceno y mediados del Pleistoceno, se presentan registros de estas madtsoinas, en particular se tiene la presencia de *Wonambi* de Australia, en donde muy posiblemente coincidieron con los primeros homínidos (Kluge, 1993; Scanlon y Lee, 2000).

La fauna de serpientes del Eoceno consiste en gran parte de henophidios. Varios grupos desaparecieron al final de esta época, incluyendo *Dunnophis* (de Wyoming) los Aniliidae, Palaeophidae y la mayoría de los Boinae, lo cual dejó una fauna muy empobrecida que consistía básicamente de pequeños boidos erylidos que estuvieron presentes en el Oligoceno y Mioceno temprano (Holman, 1979; Kluge, 1993). Por su parte Gilmore (1938), menciona para el Eoceno de América del Norte la presencia de *Palaeophis* (de Alabama, Georgia, Missouri y Nueva Jersey) y *Cheilophis huerfanoensis* (de Colorado). Algunas especies fósiles estaban relacionadas con especies modernas, por ejemplo, *Lichamura brevispondilus* del Eoceno medio (de California y Wyoming) es la especie hermana de *Lichamura trivirgata* y aparece el género *Eunectes* del Mioceno medio y Pleistoceno de Colombia, y que se encuentra aún en la actualidad.

En el Oligoceno sólo se registran tres géneros: *Ogmophis* (de Georgia y Wyoming), *Calamagras* (de Colorado) y *Neurodromicus*, los dos primeros asignados a la familia Boidae (Gilmore, 1938; Kluge, 1993). Durante el Mioceno Temprano aparecieron otros boidos y la mayoría de estos géneros y especies desaparecieron para el final de la época (Holman, 1979, 2000; Zug, 1993). Este fue un lapso de gran empobrecimiento de la

ofidiofauna, pues sólo se conocen cuatro géneros de henophidios pequeños (Holman, 1979). Las serpientes venenosas (elápidos y vipéridos) aparecen por primera vez en el registro fósil de América del Norte durante el Mioceno; los vipéridos en el Mioceno Temprano y los elápidos en el Mioceno Medio. Anteriormente se encontró un miembro de la familia Viperidae en el Mioceno Temprano de Francia. A pesar de estos registros, no es común el registro fósil de las serpientes venenosas.

El evento más importante que ocurrió en la fauna de serpientes del Terciario, específicamente del Mioceno, en América del Norte, fue el rápido reemplazamiento de la fauna de boidos y henophidios por una fauna de colúbridos; sin embargo, esto fue precedido por la extinción de varias serpientes henophidias, incluyendo algunos grandes boidos al final del Eoceno (Holman, 1979).

También en el Mioceno, se muestra una radiación menor entre los boidos erylidos (Holman, 1979) y por primera vez aparece un acrocórido en el Mioceno Medio, aunque se conocen dos fósiles más antiguos del Paleoceno y Eoceno de una familia relacionada pero extinta (Zug, 1993). Ya para el Mioceno Tardío, los géneros de culebras sobrepasan a los de boidos, aparecen por primera vez los xenodontinos, y los elápidos se vuelven más abundantes (Holman, 1979, 2000).

En el Mioceno Tardío y Plioceno temprano aparecen los primeros vipéridos que pueden identificarse a nivel genérico, e.g. *Agkistrodon contortrix* (Holman, 2000). Durante el Plioceno, se tiene el registro más antiguo del género *Crotalus* y se tiene también el registro del género *Palaeoelaphe*, por lo tanto, la evidencia paleontológica indica que los Peropoda aparecieron antes que los solenoglifos (Gilmore, 1938), lo que está de acuerdo con la sistemática moderna de los ofidios (Zug et al., 2001). Holman (1979) menciona que en el Plioceno Medio no se registra ningún boido, lo que puede ser un artefacto, pues se presenta una especie de un pequeño erylido en el Plioceno Tardío. Durante ésta época, la fauna de serpientes tiene un aspecto muy moderno, ya que se han registrado muchos de los géneros actuales (Holman, 1979; Scanlon y Lee, 2000).

Ya en el Pleistoceno, todos los restos de serpientes fósiles registrados, son identificados con géneros actuales con excepción de *Bothrodon*, un vipérido de Paraguay (Gilmore, 1938). En contraste con el Terciario, el Cuaternario tuvo una fauna de serpientes muy estable en América de Norte (Holman, 1981, 2000).

La Historia Geológica de las serpientes ha sido bien estudiada tanto en el viejo como en el nuevo mundo; sin embargo, son muy escasos los trabajos de herpetofauna en general y de serpientes en particular realizados con fauna fósil de México. Por este motivo, en el Cuadro 2, se ilustran los géneros de serpientes para el Cenozoico de América del Norte, incluyendo México, y en el Cuadro 3, se muestran las serpientes fósiles registradas en México.

Resumiendo la información que se tiene con relación a las serpientes fósiles de México, sólo se tienen registros de éstas en seis estados de la república, que se encuentran en distintas latitudes y todos corresponden al Plioceno y Pleistoceno. Las familias representadas en México son Boidae, Colubridae y Viperidae.

Agradecimientos.- Nuestro agradecimiento a M. Montellano y V.H. Reynoso por la revisión crítica al manuscrito.

LITERATURA CITADA

- Álvarez, T. y P. Huerta. 1975. Restos óseos de anfibios y reptiles en Talapacoya IV México. Boletín Instituto Nacional de Antropología e Historia. México. 11:37-42.
- Barrios, R. H. 1985. Estudio analítico del registro paleovertebradológico de México. Tesis de Licenciatura. Fac. Ciencias, UNAM, México D.F.
- Bellaris, A. y G. Underwood. 1951. The origin of the snakes. Biological Review. 26: 193-237.
- Brattstrom, B. H. 1953a. The Amphibians and Reptiles from La Brea. Transactions of the San Diego Society of Natural History 9:356-392.
- Brattstrom, B. H. 1953b. Record of Pleistocene Reptiles and Amphibians from Florida. Quarterly Journal Florida Academy of Sciences 16:243-248.
- Brattstrom, B. H. 1954. Amphibians and Reptiles from Gypsum Cave, Nevada. Bulletin South California Academy of Sciences 53:8-12.
- Brattstrom, B. H. 1955. Records of some Pliocene and Pleistocene Reptiles and Amphibians from Mexico Bulletin South California Academy of Sciences 54: 1-4.
- Brattstrom, B. H. 1958. New Records of Cenozoic Amphibians and Reptiles from California. Bulletin South California Academy of Sciences 57:5-13.
- Brattstrom, B. H. 1964. Amphibians and Reptiles from Cave deposits in South-Central New Mexico. Bulletin South California Academy of Sciences 63:93-103.
- Brattstrom, B. H. 1976. A Pleistocene Herpetofauna from Smith Creek Cave, Nevada Bulletin South California Academy of Sciences 75:283-284.
- Cadle, J. E. 1987. Geographic distribution: problems in phylogeny and zoogeography. Pp. 77-105. In: R. A. Seigel, J. T. Collins y S. S. Novak (Eds.), Snakes: ecology and evolutionary biology. New York, McMillan Publishers Company.
- Cadle, J. E. 1988. Phylogenetic relationships among advanced snakes: a molecular perspective. University of California Publications Zoology 119:1-77.
- Caldwell, M. W. y M. S. Lee. 1997. A snake with legs from the marine Cretaceous of the Middle East. Nature 386:705-709.
- Carroll, R. L. 1988. Vertebrate Paleontology and Evolution. W. H. Freeman, New York.
- Cope, E. D. 1869. On the reptilian orders Pythonomorpha and Streptosauria. Proceedings of the Boston Society of Natural History 12:250-267.

- Dessauer, H. V., J. E. Cadle y R. Lawson. 1987. Patterns of snake evolution suggested by their proteins. *Fieldiana, Zoology, New Series* 34:1-34.
- Gehlbach, F. B. 1965. Amphibians and Reptiles from the Pliocene and Pleistocene of North America: A Chronological Summary and Selected Bibliography. *Texas Journal of Science* 17: 56-70.
- Gilmore, C. W. 1938. Fossil snakes of North America. Geological Society of America. Special Paper 9: 1-95.
- Groombridge, B. C. 1979a. A previously unreported throat muscle in Scolecophidia (Reptilia: Serpentes), with comments on other scolecophidian throat muscles. *Journal of Natural History* 13:661-680.
- Groombridge, B. C. 1979b. Variation in morphology of the superficial palate of the henophidian snakes and some possible systematic implications. *Journal of Natural History* 13:447-475.
- Haas, G. 1979. On a snakelike reptile from the Lower Cretaceous of Ein Jabrud, near Jerusalem. *Bulletin de Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris*, 4th ser. 1:51-64.
- Haas, G. 1980. Remarks on a new ophiomorph reptile from the Lower Cenomanian of Ein Jabrud, Israel. *In: L.L. Jacobs (Ed.), Aspects of Vertebrate History*. Flagstaff. Mus. of North. Arizona Press.
- Holman, J. A. 1964. Pleistocene amphibians and Reptiles from Texas. *Herpetologica* 20:73-83.
- Holman, J. A. 1979. A review of North American Tertiary Snakes. *Publications of the Museum of Michigan State University* 1: 200-260.
- Holman, J. A. 1981. A Review of North American Pleistocene Snakes *Publications of the Museum of Michigan State University. Paleontological Series* 1:261-306.
- Holman, J. A. 1995. A late medial Miocene Herpetofauna from Northeastern Nebraska. *Herpetological Natural History* 3:143-150.
- Holman, J. A. 2000. Fossil snakes of North America. *Origin, Evolution, Distribution, Paleoecology*. Indiana University Press.
- Kluge, A. G. 1993. *Calabaria* and the phylogeny of ericine snakes, *Zoological Journal of the Linnean Society* 107:293-351.
- Langebartel, D. A. 1953. The Reptiles and Amphibians. Pp 93-108 *In: T. R. Hatt (Ed.), Faunal and Archeological Researches in Yucatan Caves*. Cranbrook Institute. Science Bulletin 33.
- Miller, E. W. 1980. The Late Pliocene Las Tunas local fauna from Southermost Baja California, Mexico. *Journal of Paleontology* 54:762-805.
- Nopcsa, F. 1923. *Eidolosaurus* und *Pachyophis*. Zwei neue Neocom-Reptilien. *Palaeontogeographica* 65:97-154.
- Parker, H. W. y A. C. G. Grandison, 1977. *Snakes –A Natural History* (2nd ed.) British Museum & Cornell Univ. Press, London and Ithaca, New York.
- Rage, J. C. 1984. Serpentes. Teil 11 *In: P. Wellhofer (Ed.), Handbuch der Paläoherpetologie*. Fischer Stuttgart.
- Rage, J. C. 1987. Fossil history. Pp. 51-76. *In: R. A. Seigel, J. T. Collins y S. S. Novak (Eds.), Snakes: Ecology and evolutionary biology*. New York, McMillan Publishers Company.
- Rieppel, O. A. 1988. A review on the origin of the snakes. Pp. 37-130. *In: M. K. Hecht, B. Wallace y G. T. Prance (eds.), Evolutionary Biology*. 22 Plenum New York.
- Richmond, N. D. 1964. Fossil amphibians and reptiles of Frankstown Cave, Pennsylvania. *Annals of the Carnegie Museum* 36:225-228.
- Scanlon, J. D. y M. S. Lee. 2000. The Pleistocene serpent *Wonambi* and the early evolution of snakes. *Nature* 403:416-420.

- Underwood, G. 1967. A contribution to the classification of snakes. British Museum of Natural History London Publication 653:1-179.
- Underwood, G. 1976. Morphology of the Reptiles. *In*: A. Bellaris y C. B. Cox (Eds.), Academic Press. London.
- Van Devender, T. R. y J. Mead. 1978. Early Holocene and Late Pleistocene amphibians and reptiles in Sonora Desert packrat middens. *Copeia* 1978:464-475.
- Walls., G. L. 1940. Ophtalmological implications for the early history of snakes. *Copeia* 1940:1-8.
- Whistler, D. P. y J. W. Wright. 1989. A late miocene rear-fanged colubrid snake from California with comments on the phylogeny of North American snakes. *Herpetologica* 45: 350-367.
- Young, J. Z. 1985. La evolución de los reptiles. Pp. 323-357 *In*: La vida de los vertebrados. Ediciones Omega, España.
- Zug, G. R. 1993. Origin and Evolution of Reptiles. Pp. 97-119. *In*: G. R. Zug. Herpetology. An Introductory Biology of Amphibians and Reptiles. Academic Press Inc. USA.
- Zug, G. R., L. J. Vitt, J. P. Caldwell. 2001. Herpetology: Introductory Biological of Amphibians and Reptiles. 2ed. Academic Press. San Diego.

Cuadro 2. Géneros de serpientes registradas para el Cenozoico de América del Norte, incluyendo México. 1) Alvarez y Huerta, 1975. 2) Brattstrom, 1953a. 3) Brattstrom, 1953b. 4) Brattstrom, 1954. 5) Brattstrom, 1955. 6) Brattstrom, 1958. 7) Brattstrom, 1964. 8) Brattstrom, 1976. 9) Gehlbach, 1965. 10) Gilmore, 1938. 11) Holman, 1964. 12) Holman, 1979. 13) Holman, 1981. 14) Holman, 1995. 15) Langebartel, 1953. 16) Miller, 1980. 17) Richmond, 1964. 18) Van Devender y Mead, 1978. 19) Whistler y Wright, 1989.

Taxa	Pleistoceno	Plioceno	Mioceno	Cenozoico en Gral.	Fuente
<i>Agkistrodon</i>	+	+	+		3,9,11,12,13
<i>Ameiseophis</i>			+		12
<i>Anilloides</i>			+		12
<i>Aphelophis</i>				+	10
<i>Arizona</i>	+				9,11,13,18
<i>Boa</i>	+				15,16
<i>Boavus</i>				+	10
<i>Calamagras</i>			+	+	10,12
<i>Carchophis</i>	+				9,13,17
<i>Charina</i>			+		6,12
<i>Cheilophis</i>				+	10
<i>Chionactis</i>	+				13,18
<i>Coluber</i>	+	+	+	+	2,3,5,6,7,8,9,10,12,13
<i>Coniophis</i>				+	10
<i>Crotalus</i>	+	+	+	+	2,3,4,5,6,7,8,9,10,11,12,13,15,16,17,18
<i>Dakotaophis</i>			+		12
<i>Diadophis</i>	+	+	+		9,12,13,17
<i>Dinophis</i>				+	10
<i>Dryinoides</i>			+		12
<i>Drymarchon</i>	+			+	3,9,10,13,15
<i>Drymobius</i>	+				15
<i>Elaphe</i>	+	+	+		3,7,9,12,13,14,15
<i>Farancia</i>	+			+	10,13
<i>Ficimia</i>	+				13
<i>Geringophis</i>			+		12,14
<i>Haldae</i>	+				9
<i>Helegras</i>				+	10
<i>Heterodon</i>	+	+			9,11,12,13,17
<i>Hypsiglena</i>	+				8,13,18
<i>Lampropeltis</i>	+		+		2,3,4,5,6,7,8,9,11,12,13,17,18
<i>Leptotyphlops</i>	+				18
<i>Lestophis</i>				+	10
<i>Lichanura</i>	+				18
<i>Linnophis</i>				+	10
<i>Lithophis</i>				+	10
<i>Lyodites</i>	+				9
<i>Masticophis</i>	+				4,7,8,9,11,13,15,18
<i>Micrurus</i>	+		+		9,12,13
<i>Natrix</i>	+	+	+	+	3,5,9,10,11,12,14
<i>Nebraskophis</i>			+		12
<i>Nerodia</i>	+	+	+		12,13
<i>Neonatrix</i>			+		12
<i>Neurodromicus</i>				+	10
<i>Ogmophis</i>		+	+	+	10,12
<i>Opheodrys</i>	+				9,13,15
<i>Palaeboa</i>				+	10
<i>Palaeoelaphe</i>			+	+	9,10
<i>Palaeophis</i>				+	10
<i>Paleofarancia</i>		+	+		9,12
<i>Paleoheterodon</i>		+	+		12,14
<i>Paracoluber</i>			+	+	12
<i>Paraoxybelis</i>	+		+		12
<i>Paraoxybelis</i>			+		12
<i>Phyllorhynchus</i>	+				13,18

Cuadro 2. Continuación

Taxa	Pleistoceno	Plioceno	Mioceno	Cenozoico en Gral.	Fuente
<i>Pituophis</i>	+	+		+	2,3,4,7,8,9,10,12,13,16,18
<i>Protychophis</i>			+		19
<i>Protagras</i>				+	10
<i>Pseudozemphora</i>			+		12
<i>Pseudoepicrates</i>			+		12
<i>Pterosphenus</i>				+	10
<i>Pterygoboa</i>			+		12
<i>Regina</i>	+				13
<i>Rhadinaea</i>	+				9,13
<i>Rhinocheilus</i>	+	+			12,13,18
<i>Salvadora</i>	+				12,13,14
<i>Sistrurus</i>	+	+			9,12,13
<i>Sonora</i>	+				13,18
<i>Spilotes</i>	+				15
<i>Stilosoma</i>	+	+	+		9,12,13
<i>Storeira</i>	+				9,13,17
<i>Talerophis</i>	+				15
<i>Tantilla</i>	+				9,13
<i>Texasophis</i>			+		12
<i>Thamnophis</i>	+	+	+	+	1,3,5,9,10,11,12,13,17
<i>Tregophis</i>			+		12
<i>Trimorphodon</i>	+				13,18
<i>Tropidoclonion</i>	+				13
<i>Virginia</i>	+				13

Cuadro 3. Serpientes fósiles registradas en México; BCS = Baja California Sur

Especie	Estado	Referencia	Edad
<i>Boa</i> cf. <i>Constrictor</i>	Yucatán	Langebartel (1953)	Pleistoceno
<i>Boa</i> sp.	BCS	Miller (1980)	Plioceno
<i>Crotalus scutulatus</i>	Edo. México	Brattstrom (1954)	Pleistoceno
<i>Crotalus</i> sp.	BCS	Miller (1980)	Plioceno
<i>Drynarchon</i> cf. <i>corais</i>	Yucatán	Langebartel (1953)	Pleistoceno
<i>Drymobius</i> cf. <i>margaritiferus</i>	Yucatán	Langebartel (1953)	Pleistoceno
<i>Elaphe</i> cf. <i>flavirufa</i>	Yucatán	Langebartel (1953)	Pleistoceno
<i>Lampropeltis intermedius</i>	Michoacán	Brattstrom (1955)	Pleistoceno
<i>Masticophis mentovarius</i>	Yucatán	Langebartel (1953)	Pleistoceno
<i>Pituophis</i> sp.	BCS	Miller (1980)	Plioceno
<i>Spilotes</i> cf. <i>pulatus</i>	Yucatán	Langebartel (1953)	Pleistoceno
<i>Thamnophis macrostena</i>	Edo. México	Álvarez y la Huerta (1975)	Pleistoceno
<i>Thamnophis scalaris</i>	Edo. México	Álvarez y la Huerta (1975)	Pleistoceno
<i>Thamnophis</i> sp.	Edo. México	Álvarez y la Huerta (1975)	Pleistoceno
<i>Thamnophis</i> sp.	Jalisco	Smith (1980, citado en Barrios, 1985)	Pleistoceno
<i>Trimorphodon tau</i>	Jalisco	Smith (1980, citado en Barrios, 1985)	Pleistoceno