

El registro más antiguo del género *Bothrops* (Serpentes, Viperidae), proveniente del Pleistoceno inferior a medio de Argentina

Carlos Agustín SCANFERLA¹ & Santiago Javier NENDA²

¹Laboratorio de Anatomía Comparada y Evolución de los Vertebrados. Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia". Av. Angel Gallardo 470 (1405) Capital Federal.

E-mail: agustin_scanferla@yahoo.com.ar. ²División Herpetología. Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia". Av. Angel Gallardo 470 (1405) Capital Federal.
E-mail: santiagojnenda@yahoo.com.ar

Abstract: The oldest record of the genus *Bothrops* (Serpentes-Viperidae), from the Early to Middle Pleistocene of Argentina. The genus *Bothrops* has 32 living species distributed in the Neotropic. However, the fossil record of this serpent restricts to a specimen of *B. alternatus* found in the archaeological site Cueva Tixi (Upper Pleistocene-Holocene), Buenos Aires Province. Here we add a new record of *Bothrops* sp. excavated from sediments attributed to the Ensenada Formation (Early to Middle Pleistocene), exposed at José Hernandez locality, La Plata, Buenos Aires. The fossil is found 1,5 m. below the boundary between Matuyama and Brunhes polarity zones, thus corresponding to the Jaramillo Subchron (*i.e.*, 0,915-1,01 million years before present). The specimen consists of an incomplete right compound bone, that exhibits features of *Bothrops* (*e.g.*, mandibular fossae transversally and longitudinally wide; prearticular crest with a notable development compared with the surangular crest). The new specimen suggests that *Bothrops* entered South America more than 1 million years ago, an evidence that is in agreement with DNA information.

Key words: *Bothrops*, Pleistocene, Argentina, Cladogenesis, Distribution.

Los Colubroidea, el grupo monofilético de las serpientes más avanzadas, está representado en America del Sur en la actualidad por las familias Elapidae, Colubridae y Viperidae. Con respecto a esta última familia, en años recientes se han incrementado los trabajos con respecto a la sistemática y evolución biogeográfica de los representantes sudamericanos (*Crotalus*, *Lachesis*, *Bothriopsis*, *Bothriechis*, y *Bothrops*), siendo notable el progreso con respecto a la sistemática del grupo (*e.g.*, Gutberlet & Harvey, 2002; Parkinson, 1999; Salomão *et al.*, 1999; Wüster *et al.*, 2002). Sin embargo, se han generado nuevos interrogantes con respecto a los procesos cladogenéticos que desencadenaron la gran diversidad de vipéridos neotropicales, procesos que cabe esperar se reflejen en el registro fósil, por demás escaso para todos los Viperidae en América Central y América del Sur.

El género *Bothrops* Wagler, 1824, se encuentra conformado por aproximadamente 36 especies distribuidas principalmente en toda América del Sur, exceptuando *B. asper* que se distribuye en América Central y México (Campbell & Lamar, 1989; Salomão *et al.*, 1999). Las especies

referidas al género *Bothrops* poseen un amplio rango de hábitats, tanto húmedos como xéricos, llegando incluso a estar presentes en la Patagonia extraandina hasta el Norte de la provincia de Santa Cruz (Argentina). En nuestro país habitan 7 especies (*B. cotiara*, *B. moojeni*, *B. jararacussu*, *B. jararaca*, *B. neuwiedii*, *B. alternatus* y *B. ammodytoides*), registrándose estas dos últimas en la provincia de Buenos Aires (Williams & Francini, 1991; Giraudo & Scrocchi, 2002).

El registro más antiguo de la familia Viperidae fue recientemente comunicado por Albino & Montalvo (2005) consistente en material vertebral, exhumado en la formación Cerro Azul (Mioceno superior) proveniente de La Pampa, Argentina. También en la Argentina fueron exhumados restos de Viperidae indeterminados proveniente de la "Formación" San Andrés (Pleistoceno temprano; Albino, 1995), así como también restos óseos de *Bothrops alternatus* en capas del Pleistoceno tardío-Holoceno del sitio arqueológico de Cueva Tixi, y que representa el único registro fósil para esta especie (Albino, 1999). Existe también una vértebra del Plioceno

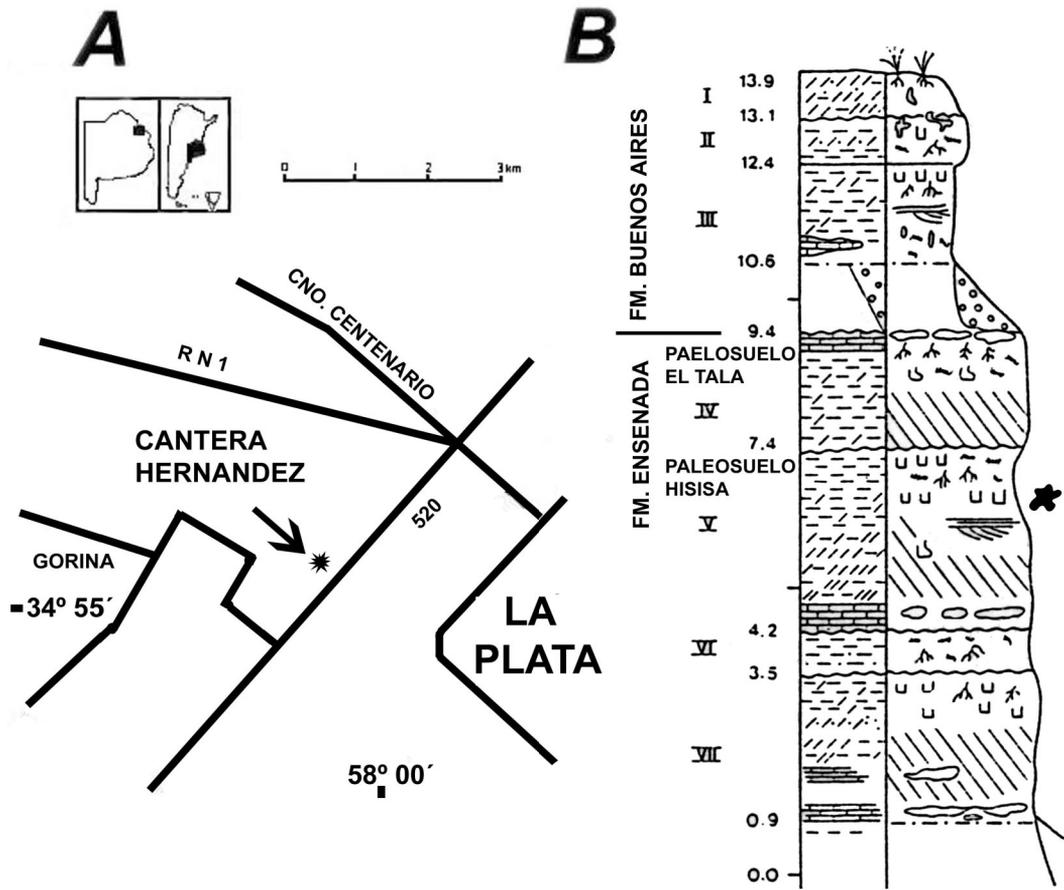


Fig. 1. A, localización geográfica de la cantera de Hernández, Noroeste de la ciudad de La Plata, provincia de Buenos Aires, Argentina. B, Perfil magnetoestratigráfico de la secuencia expuesta en las canteras de Hernández, modificado de Tonni *et al.* (1999). El asterisco (*) indica el nivel donde fue hallado el ejemplar MLP 89-XII-7-1.

superior (MLP 87-II-25-4) asignada por Albino y Montalvo como *aff. Bothrops*, hallada en la localidad de Monte Hermoso, provincia de Buenos Aires. Fuera de la Argentina el único registro lo constituye una vértebra asignada a la familia Viperidae, dado a conocer por Hoffstetter (1968) para el Pleistoceno superior de Ñuapua, Bolivia. En esta contribución describimos un nuevo espécimen del género *Bothrops* que amplía el registro fósil de este taxón.

MATERIALES Y ESTRATIGRAFIA

El ejemplar consta de un hueso compuesto (*i.e.*, articular+surangular+prearticular) incompleto hallado en una cantera sita en la localidad de José Hernández, partido de La Plata, provincia de Buenos Aires (Fig. 1A). Dicho material fue

exhumado en la sección superior de la Formación Ensenada (Pleistoceno inferior a medio), más precisamente del "nivel V" correspondiente al perfil magnetoestratigráfico confeccionado por Tonni *et al.* (1999; ver Fig. 1B). Este nivel se compone de un sedimento arcillo-arenoso y su parte superior se encuentra formada por el paleosuelo Hisisa, sobre el cual se registró el límite entre las zonas de polaridad Matuyama-Brunhes (Tonni *et al.*, 1999). El nuevo ejemplar de *Bothrops sp.* fue hallado 1,5 m aproximadamente por debajo de dicho límite, correspondiente a la zona donde se registró el Subcrón Jaramillo (0,915-1,01 MA), por lo que se sugiere una edad levemente superior a 1 millón de años para el material motivo de esta contribución.

Abreviaturas: MLP, Museo de La Plata. MACN, Museo Argentino de Ciencias Naturales.

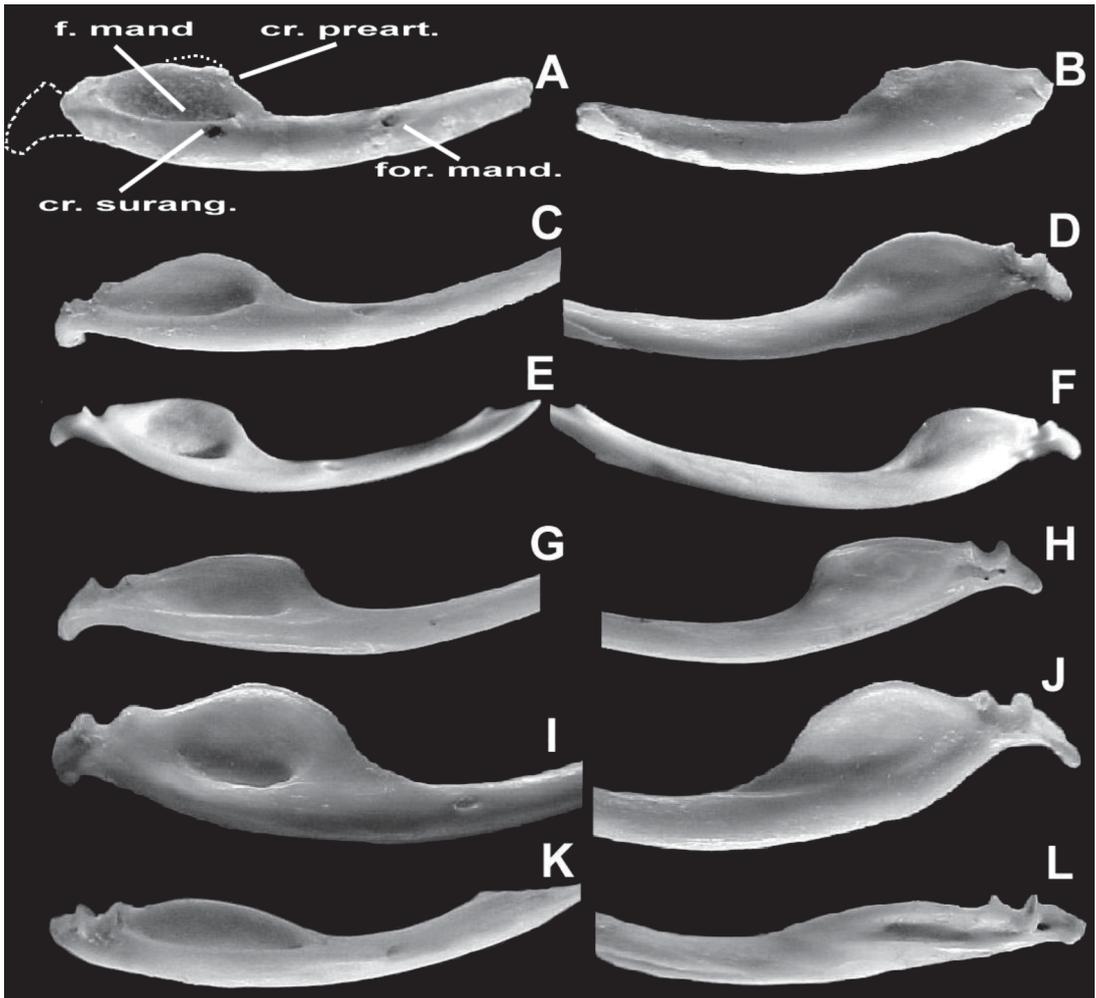


Fig. 2. Huesos compuestos (no a escala). A,B *Bothrops* sp. (MLP 89-XII-7-1), A vista labial, B vista lingual; C,D *B. alternatus*, C vista labial, D vista lingual; E,F *B. ammodytoides*, E vista labial, F vista lingual; G,H *B. neuwiedi*, G vista labial, H vista lingual; I,J *Crotalus durissus terrificus*, I vista labial, J vista lingual; K,L *Liophis miliaris* (Colubridae), K vista labial, L vista lingual. Abreviaturas: c. preart.: cresta prearticular; c. surang.: cresta surangular; for. mand.: foramen mandibular; f. mand.: fosa mandibular.

PALEONTOLOGIA SISTEMATICA

Familia Viperidae Bonaparte, 1831
Subfamilia Crotalinae Bonaparte, 1831
Género *Bothrops* Wagler, 1824

Bothrops sp.

Material referido. MLP 89-XII-7-1 (Fig. 2 A-B), consistente en un hueso compuesto derecho incompleto, que carece de la cavidad glenoidea, del proceso retroarticular y del extremo anterior que articula con el dentario y el esplenial-angular.

Descripcion. El hueso compuesto presenta la conformación grácil y elongada típica de los Viperidae, con la región más rostral preservada de aspecto tubular y extendida, y una zona posterior que contiene a la fosa mandibular. A diferencia de los Colubridae (Fig. 2 K-L) donde la fosa mandibular es muy amplia en sentido transversal y longitudinal, aquella del nuevo espécimen de *Bothrops* es transversalmente comprimida, rasgo característico entre los Viperidae. Sin embargo, la fosa mandibular de las especies de *Bothrops* (y el ejemplar MLP 89-XII-7-1) no alcanza la drástica reducción que presentan otros

vipéridos sudamericanos (*i.e.*, *Crotalus durissus* y *Lachesis muta*), en los cuales se observa una mayor compresión transversal y una reducción mayor en su sector caudal.

En el ejemplar MLP 89-XII-7-1 la cresta surangular de la fosa mandibular se encuentra fuertemente reducida, formando un borde muy cercano al margen ventral mandibular. La cresta prearticular posee un notable desarrollo en comparación con la cresta surangular, aunque no presenta el grado de desarrollo que se observa en *Crotalus durissus* (Fig. 2 I-J).

La región anterior del hueso compuesto posee sección transversal circular. La parte conservada de dicha región posee una importante longitud en comparación con los colúbridos, en los cuales se observan las superficies articulares para el angular y el dentario muy cercanas al extremo rostral de la fosa mandibular (*e.g.* *Liophis miliaris*, Fig. 2K-L). Uno de los rasgos que sustentan la referencia del espécimen MLP 89-XII-7-1 al género *Bothrops* es que el foramen mandibular (Fig. 2A) se abre en una posición más rostral que el extremo anterior de la cresta prearticular (Moro, 1996). En tal sentido, el ejemplar MLP 89-XII-7-1 así como las especies vivientes del género *Bothrops*, se distinguen de *Crotalus durissus* y *Lachesis muta* en la cual el foramen mandibular se encuentra justo por delante del extremo anterior de la cresta prearticular (Fig. 2I).

DISCUSION

El ejemplar MLP 89-XII-7-1 es asignado a la familia Viperidae por poseer el siguiente conjunto de caracteres: 1) región rostral del hueso compuesto de morfología tubular y elongada; y 2) cresta surangular fuertemente reducida. A su vez se infiere la asignación al género *Bothrops*, diferenciándose de los géneros *Crotalus* y *Lachesis* por el siguiente conjunto de caracteres: 3) un menor grado de reducción de la cresta surangular; 4) fosa mandibular con un mayor tamaño transversal y longitudinal; y 5) foramen mandibular ubicado más anteriormente al extremo anterior de la cresta prearticular.

Los colubroideos de América del Sur presentan un amplio biocron que se remonta, al menos, al Mioceno Inferior (Albino, 1996). Sin embargo, no se han documentado hasta el momento restos de especies vivientes en rocas más antiguas que el Pleistoceno Superior-Holoceno. Se desconoce, además, la edad mínima en que se produjo la cladogénesis de dichas especies.

Con respecto a la evolución de los Viperidae, los datos obtenidos a partir del registro dado a conocer por Albino & Montalvo (2005) y análisis

de ADN mitocondrial (Wüster *et al.*, 2002) sugieren que el primer vipérido que ingresó a América del Sur probablemente lo hizo durante el Mioceno (entre 23 y 10 millones de años atrás), utilizando el puente terrestre que se habría formado entre América Central y del Sur (Iturralde-Vinent & MacPhee, 1999); dicho ancestro ("*Protobothrops*" de Wüster *et al.*, 2002) habría dado origen a todas las especies de *Bothrops*. Este escenario es concordante con el ingreso (corroborado por abundante registro fósil) de ciertos linajes de mamíferos (carnívoros prociónidos y roedores sigmodontinos) no registrados con anterioridad al Mioceno, además de la información aportada por datos moleculares del ingreso a América del Sur de salamandras y colúbridos xenodontinos (Cadle, 1985; Hanken & Wake, 1982). El registro fósil más antiguo de la familia Viperidae en América del Sur se remonta al Mioceno superior de Argentina (Albino & Montalvo, 2005). El hallazgo de un resto fósil asignable a uno de los géneros de Viperidae del clado sudamericano (*Bothrops*) en el extremo sur de América del Sur sugiere que los procesos cladogénéticos que desembocaron en la aparición del género *Bothrops* se habrían producido con anterioridad a 1 millón de años, siendo esto concordante con el registro fósil y la información aportada por el ADN mitocondrial.

Actualmente las poblaciones de las especies de *Bothrops* en la provincia de Buenos Aires presentan una distribución particular, estando presentes en zonas costeras del Río Paraná, en el litoral marítimo y extremo sur de la provincia, y en los sistemas serranos de Tandilia y Ventania. Los registros de *B. alternatus* de los partidos de La Plata y Magdalena probablemente están constituidos por individuos que, si bien se hallan habitualmente en el área costera, son ejemplares que llegan a las costas del Río de la Plata vía el Río Paraná por medio de embalsados. Además, estas "poblaciones" (se desconoce si los ejemplares colectados y/o observados se encuentran habitando permanentemente el área) no se han hallado más allá de la zona costera, no existiendo registros de material colectado fuera de estas zonas. A esto se agrega la existencia de un ejemplar asignado a *B. neuwiedi* (MACN 1468) colectado en la localidad de Sierra de la Ventana (Andrés Sehinkman, *com. pers.*) el cual representa el primer registro para la provincia de Buenos Aires. A pesar de los cercanos registros, en la actualidad ninguna especie del género *Bothrops* habita la región en la que se exhumó el ejemplar MLP 89-XII-7-1, constituyendo así la primera evidencia fósil que indica que las áreas donde se distribuyen actualmente en Buenos Aires las espe-

cies de *Bothrops* podrían representar refugios resultantes de la retracción en las distribuciones debidas a las fluctuaciones climáticas acontecidas durante el Pleistoceno, como lo sugiriera Avelino Barrio (1961: 215): "... sus actuales áreas de distribución representan relictos fragmentarios de una pretérita ocupación subtotal del territorio provincial ...". Esta hipótesis también encuentra sustento en la singular distribución geográfica actual e incluso en diferencias en la lepidosis así como inmunohistoquímicas entre las poblaciones de *B. alternatus* en Sierra de la Ventana con respecto a otras poblaciones de Argentina (Barrio & Miranda, 1966).

Los sedimentos portadores de fauna Ensenadense en la localidad de J. Hernández fueron depositados en condiciones semiáridas a áridas, aunque con algunos pulsos más húmedos intercalados (Tonni *et al.*, 1999). El nivel V donde fue colectado el ejemplar MLP 89-XII-7-1 corresponde a un paleosuelo depositado durante un pulso más húmedo y con una probable cobertura de pastos, lo que sumado a la fauna colectada en dicho nivel (mamíferos xenartros de las subfamilias Scelidotheriinae y Sclerocalyptinae) sugieren un ambiente de áreas abiertas. El ejemplar MLP 89-XII-7-1 es concordante con el escenario ambiental sugerido, ya que las especies de *Bothrops* que se distribuyen en la provincia de Buenos Aires poseen dichos requerimientos ambientales (Giraud, 2001; Campbell & Lamar, 1989).

AGRADECIMIENTOS

Deseamos agradecer a Fernando Novas, Silvia Moro y Francisco Prevosti por la lectura crítica del manuscrito. A Rosendo Pascual y Marcelo Reguero (MLP), y Gustavo Carrizo (MACN) por facilitarnos el acceso a las colecciones de dichas instituciones.

BIBLIOGRAFÍA

- Albino, A. M. 1995. Descripción del más antiguo Viperidae (Serpentes) de América del Sur. *Stud. Geol. Salmanticensis* 31: 11-20.
- 1996. Snakes from the Miocene of Patagonia (Argentina). Part II: the Colubroidea. *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* 200: 353-360.
- 1999. Serpientes del sitio arqueológico Cueva Tixi (Pleistoceno tardío-Holoceno), provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ameghiniana* 36: 269-273.
- Albino, A. M. & C. I. Montalvo. 2005. The oldest viper snake of South America, and a critical review of the South American record. *XXI Jorn. Arg. Paleont. Vert., Neuquén*. Resúmenes: 2.
- Barrio, A. 1961. Distribución del género *Bothrops* (Ophidia-Crotalidae) en la provincia de Buenos Aires. *Physis* 22: 211-215.
- Barrio, A. & M. A. Miranda. 1966. Las diferentes poblaciones de *Bothrops alternatus* Dumeril y Bibron (Ophidia, Crotalidae) de la Argentina, consideradas desde el punto de vista morfológico y antigénico. *Mem. Inst. Butantan* 33: 887-892.
- Cadle, J. E. 1985. The neotropical colubrid snake fauna (Serpentes: Colubridae): lineage components and biogeography. *Syst. Zool.* 34: 1-20.
- Campbell, J. A. & W. W. Lamar. 1989. *The venomous reptiles of Latin America*. Cornell University Press, Ithaca, New York, 425 pp.
- Giraud, A. R. 2001. *Serpientes de la selva Paranaense y del Chaco húmedo*. L.O.L.A., Buenos Aires, 328 pp.
- Giraud, A. R. & G. Scrocchi. 2002. Argentinian snakes: an annotated checklist. *Smithsonian Herp. Inf. Service* 132: 1-53.
- Gutberlet, R. L. Jr. & M. B. Harvey. 2002. Phylogenetic relationships of New world pitvipers as inferred from anatomical evidence. En: G. W. Schuett, M. Höggren, & H. W. Greene (eds.), *Biology of the vipers*, Carmel IN: Biological Sciences Press.
- Hanken, J. & D. B. Wake. 1982. Genetic differentiation among plethodontid salamanders (genus *Bolitoglossa*) in Central and South America: implications for the South American invasion. *Herpetologica* 38: 272-287.
- Hoffstetter, R. 1968. Ñuapua, un gisement de vertébrés pleistocènes dans le Chaco Bolivien. *Bull. Mus. Nat. d'Hist. Naturell., Paris* (Zool.) 40: 823-836.
- Iturralde-Vinent, M. A. & R. D. E. Mac Phee. 1999. Paleogeography of the Caribbean region: implications for cenozoic biogeography. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 238: 1-95.
- Moro, S. A. 1996. Osteología craneal y musculatura mandibular de tres especies de *Bothrops* (Serpentes: Crotalidae). *Acta zool. Lilloana* 43: 293-316.
- Parkinson, C. L. 1999. Molecular systematics and biogeographical history of pitvipers as determined by mitochondrial ribosomal DNA sequences. *Copeia* 1999: 576-586.
- Salomão, M. da G., W. Wüster, S. Thorpe & BBBSP. 1999. MtDNA phylogeny of Neotropical pitvipers of the genus *Bothrops* (Squamata: Serpentes: Viperidae). *Kaupia* 8: 127-134.
- Tonni, E. P., P. Nabel, A. L. Cione, M. Etchichury, R. Tófaló, G. Scillato Yané, J. San Cristóbal, A. Carlini & D. Vargas. 1999. The Ensenada and Buenos Aires formations (Pleistocene) in a quarry near La Plata, Argentina. *J. South. Amer. Earth Sci.* 12: 273-291.
- Williams, J. & F. Francini. 1991. A checklist of the Argentine snakes. *Boll. Mus. reg. Sci. Nat. Torino* 9 (1): 55-90.
- Wüster, W., M. G. Salomão, J. A. Quijada-Mascareñas, R. S. Thorpe & BBBSP. 2002. Origins and evolution of the South American pitviper fauna: evidence from mitochondrial DNA sequence analysis: 111-128. En: G.W. Schuett, M. Höggren, M.E. Douglas & H.W. Greene (eds.), *Biology of the Vipers*. Eagle Mountain Publishing, Eagle Mountain, Utah.