

# Biología y Sociedad



# LAS SERPIENTES VENENOSAS DEL NORESTE DE MÉXICO II

## CASCABEL DIAMANTADA OCCIDENTAL (*CROTALUS ATROX*)



/// DANIEL MONTOYA-FERRER<sup>1</sup>, ERIC ABDEL RIVAS-MERCADO<sup>2</sup>,  
SERGIO BARCENAS-ARRIAGA<sup>3</sup>, MANUEL DE LUNA<sup>4</sup>, ROBERTO GARCÍA-  
BARRIOS<sup>5</sup> Y DAVID LAZCANO-VILLARREAL<sup>6</sup> UNIVERSIDAD AUTÓNOMA  
DE NUEVO LEÓN, FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS<sup>1,5,6</sup>,  
FACULTAD DE MEDICINA<sup>2</sup>, FACULTAD DE CIENCIAS FORESTALES<sup>4</sup>  
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO, INSTITUTO DE  
BIOTECNOLOGÍA<sup>3</sup>

Autor de correspondencia: scolopendra94@gmail.com

## RESUMEN

Este artículo compila información sobre diferentes aspectos de la biología de la cascabel diamantada occidental (*Crotalus atrox*), un crótalo norteamericano que puede encontrarse en EE. UU. y México. Específicamente, este artículo trata sobre su descripción morfológica, historia taxonómica, hábitat, comportamiento, dieta, reproducción, veneno y conservación.

## ABSTRACT

This article compiles information on different aspects of the biology of the western diamondback rattlesnake (*Crotalus atrox*), a pit viper native to USA and Mexico. Specifically, this article deals with its morphological description, taxonomic history, habitat, behavior, diet, reproduction, venom and conservation.



**Palabras clave:** Víbora serrana, víbora de cascabel, rabo seco, vipéridos, crótalos

**Key words:** Viperid, pit viper.

## INTRODUCCIÓN

La familia Viperidae se encuentra compuesta por serpientes venenosas de dentición de tipo solenoglifa (con dientes inyectoras delanteros móviles) las cuales son comúnmente llamadas “víboras” (“vipers” en idioma inglés). En América se presenta solo la subfamilia Crotalinae la cual presenta la característica de tener un par de fosas termorreceptoras (llamadas fosas loreales), que se encuentran entre la narina y el ojo (Fig. 1) y tienen la función de detectar el calor emanado por su presa, las víboras de esta subfamilia son llamadas “crótalos” (“pit vipers” en idioma inglés) (Campbell y Lamar, 2004). En el noreste de México (Coahuila, Nuevo León y Tamaulipas), esta subfamilia se encuentra representada por cuatro géneros: *Agkistrodon* que incluye al cantil de Taylor y a la cabeza de cobre de bandas amplias, *Bothrops* que incluye a la nauyaca, y *Crotalus* y *Sistrurus* que son las cascabeles (Lemos-Espinal y Smith, 2016; Nevárez-de-los-Reyes et al. 2016; Terán-Juárez et al. 2016). El género *Crotalus* difiere de *Agkistrodon* y *Bothrops* en que presenta un cascabel (o botón) en la cola (Fig. 2) y de *Sistrurus* debido a que presenta muchas escamas pequeñas en la cima de la cabeza, mientras que en *Sistrurus* solo hay nueve escamas grandes (Campbell y Lamar, 2004).

Los géneros *Crotalus* y *Sistrurus* presentan un característico cascabel el cual consiste en la acumulación de piel mudada del botón que se encuentra al final de la cola (Fig. 2); es utilizado como herramienta de

advertencia ante amenazas percibidas por la serpiente. La advertencia consiste en vibrar dicha ornamentación de forma extremadamente rápida causando un sonido fuerte y reconocible. El cascabel es de naturaleza frágil, por lo que no es raro que se fragmente o se pierda. Cada vez que la serpiente muda de piel se añade un segmento al cascabel, añadiendo varios segmentos al año; es por esta razón que la creencia de que el número de cascabeles determina la edad de la serpiente es errónea (Bradley et al., 2016).



**Figura 1.** Aspecto lateral de la cabeza de una nauyaca (*Bothrops asper*); puede apreciarse la foseta termorreceptora entre la narina y el ojo, característica de la subfamilia Crotalinae.



**Figura 2.** Aspecto lateral de la cola de una cascabel diamantada occidental (*Crotalus atrox*); puede apreciarse el cascabel y la cola blanquinegra.

En México se distribuyen 45 especies de *Crotalus*, haciéndolo el país con mayor diversidad de especies de este género. Particularmente, la porción noreste de México alberga 9 especies: la cascabel diamantada del oeste *Crotalus atrox* (Fig. 3), la cascabel moteada de las rocas *Crotalus lepidus*, la cascabel cola-negra *Crotalus molossus*, la cascabel tamaulipeca de las rocas *Crotalus morulus*, la cascabel cola-negra oriental *Crotalus ornatus*, la cascabel de manchas gemelas *Crotalus pricei*, la cascabel verde de Mojave *Crotalus scutulatus*, la cascabel tropical totonaca *Crotalus totonacus* y la cascabel de las praderas *Crotalus viridis* (Lazcano et al. 2019; Lemos-Espinal y Smith, 2016; Nevárez-de-los-Reyes et al. 2016; Terán-Juárez et al. 2016), estas se encuentran presentes en prácticamente todos los ecosistemas de la región, algunas especies incluso incursionan a zonas rurales y periurbanas, donde frecuentemente se involucran con actividades antropogénicas, lo cual puede derivar en eventos o accidentes que pueden ser perjudiciales tanto para la serpiente, como para el humano.

De todas las cascabeles de México, *Crotalus atrox* es la especie más larga; es fácilmente distinguible de *C. lepidus*, *C. morulus* y *C. pricei* por el patrón de su cuerpo el cual es diamantado (Fig. 3), a diferencia de estas tres cascabeles que presentan un patrón bandeado o manchado. Difiere de *C. molossus*, *C. ornatus* y *C. totonacus* en el patrón de su cola, el cual es bandeado: blanco y negro (Fig. 2), a diferencia de estas otras especies que presentan una cola usualmente negra y sin patrón (pueden distinguirse



**Figura 3.** Cascabel diamantada occidental (*Crotalus atrox*) tomando una postura defensiva

algunas bandas difuminadas en algunos ejemplares). *Crotalus viridis* generalmente tiene un color gris verdoso y las bandas de su cola son del mismo color que su cuerpo, en vez de blanquinegro. *Crotalus atrox* es más similar a *C. scutulatus*, de la cual puede ser fácilmente diferenciada por las escamas presentes entre las escamas supraoculares, numerosas en el caso de *C. atrox* (Fig. 4) y apenas 2 o 3 en el caso de *C. scutulatus* (Fig. 5).

Muy similar a todas las especies del género *Crotalus*, el nombre común que se le da en México a *C. atrox* es "víbora de cascabel", "serpiente de cascabel" o simplemente "cascabel", aunque también se le llama "víbora serrana" o "rabo seco" (SEMARNAT, 2018).

## DESCRIPCIÓN DE LA ESPECIE

*Crotalus atrox* es una de las serpientes más grandes del noreste de México, siendo solo superada por la arroyera negra *Drymarchon melanurus*, la ratonera tigre *Spilotes pullatus*, la nauyaca *Bothrops asper* y la mazacuata *Boa imperator*. Si bien la longitud promedio es de 120 cm, existen reportes de ejemplares que superan los 230 cm (Lemos-Espinal et al 2015; SEMARNAT, 2018).

La coloración dorsolateral es usualmente gris con manchas oscuras, presentando un patrón vertebral con un gran y marcado rombo o "diamante" de color claro, bordeado por ejes oscuros (Fig. 3). Si bien se mantiene este patrón y color base normal, es posible que se presenten variaciones de acuerdo con las poblaciones y tamaño del ejemplar (Spencer, 2008). La cola es siempre bicolor, blanquinegra y en la mayoría de los casos, las bandas negras son subiguales en tamaño a las bandas blancas (Fig. 2).

Una banda de color gris oscuro, con bordes anteriores y posteriores delineados por blanco, enmascaran de forma diagonal los laterales de la cabeza, camuflando parcialmente los grandes y claros ojos (Tennant, 2006) (Fig. 6).

La escamación de esta especie es la siguiente: Posee 12-18 escamas supralabiales, 14-20 escamas infralabiales, 23-29 filas de escamas a la mitad del cuerpo, 168-193 escamas ventrales en machos y 174-196 en hembras, 21-32 escamas subcaudales en machos y 16-24 en hembras.



**Figura 4.** Aspecto dorsal de la cabeza de una cascabel diamantada occidental (*Crotalus atrox*).



**Figura 5.** Aspecto dorsal de la cabeza de una cascabel verde de Mojave (*Crotalus scutulatus*).

## HISTORIA TAXONÓMICA

Fue originalmente descrita por Baird y Girard en 1853. *Crotalus atrox* ha sufrido pocos cambios taxonómicos, dentro de los cuales destaca una confusión entre los años 1822 y 1935 en el que no solo *C. atrox*, sino también *C. viridis*, eran referidas como *Crotalus confluentus* (Campbell & Lamar, 2004). Amaral en 1929 propuso a *Crotalus tortuguensis* como sinonimia, posteriormente, esta sería considerada como una subespecie, *C. atrox tortuguensis* y luego de nuevo como una sinonimia de *C. atrox*. Aunque Zaher et al. (2019) encontraron suficiente diferencia genética entre las poblaciones de *C. atrox* del continente y de Isla Tortuga para catalogarlas como especies distintas, esto no ha sido ampliamente aceptado y algunas autoridades taxonómicas no reconocen a *C. tortuguensis* como una especie válida.

## DISTRIBUCIÓN

*Crotalus atrox* es una de las cascabeles con mayor rango de distribución (Castoe et al. 2006). Se le encuentra desde el noreste de Baja California a través de Sonora y norte de Sinaloa, sobre casi todo Chihuahua excepto por la Sierra Madre Occidental. A través de Coahuila, Nuevo León y Tamaulipas, y en la parte noreste de Durango y Zacatecas. También en Querétaro, Guanajuato e Hidalgo, el extremo norte de Veracruz y casi todo San Luis Potosí excepto por la parte más sureña. En Estados Unidos se distribuye desde Arkansas y norte-centro de Oklahoma, extendiéndose hacia el oeste, hasta el sur de California, y hacia el suroeste a través de partes de Arizona, Nuevo México y por supuesto, gran parte de Texas (Lemos-Espinal et al. 2015). Existen registros que localizan a la especie con incluso un rango más occidental en los estados de Aguascalientes (Quintero-Díaz & Carbajal-Márques, 2017) y Jalisco (Villalobos-Juárez & Sigala-Rodríguez, 2019); el registro más al sur de esta especie se encuentra en el estado de Oaxaca

## HÁBITAT

*Crotalus atrox* puede ser encontrada en prácticamente todos los hábitats terrestres que están dentro de su rango de distribución. Su rango altitudinal va desde el nivel del mar hasta los 2,500 metros (Lemos-Espinal et al. 2015). Proliferan especialmente en las zonas que presentan el tipo de vegetación de matorral espinoso tamaulipeco. Debido a su afinidad por los roedores (sean estos nativos o introducidos) es común encontrarlas en áreas rurales y zonas periurbanas. Cabe mencionar que esta especie comparte hábitats con otras cascabeles de nichos más específicos tales como elevaciones rocosas (*C. lepidus*, *C. molossus* y *C. ornatus*) y praderas (*Sistrurus tergeminus*); sin embargo, la especie con la que más comparte hábitat: matorrales bajos, praderas y pastizales halófilos, es *C. scutulatus* (Tennant, 2006).



**Figura 6.** Aspecto lateral de la cabeza de una cascabel diamantada occidental (*Crotalus atrox*).

## COMPORTAMIENTO

Se trata de una especie de hábitos crepusculares y nocturnos, variando sus picos de actividad de acuerdo con la temporada. Para los meses de Mayo y Junio, las actividades de caza se dividen en la mañana y en la noche, mientras que las altas temperaturas de Julio y Agosto limitan estas actividades a las altas horas de la noche (Fig. 7). En algunas zonas norteñas de su rango de distribución, esta especie dedica los meses de invierno a brumar en madrigueras comunales que pueden albergar decenas de individuos de esta y otras especies. En las regiones sureñas de su rango, dentro de la cual entra la región noreste de México, este comportamiento no ha sido registrado. En cambio, se presentan picos de actividad en meses invernales en días donde la temperatura aumenta lo suficiente (Tennant, 2006).

Esta serpiente es considerada una serpiente altamente alerta y defensiva, que responde rápidamente a cualquier amenaza ya sea de día o de noche. El comportamiento típico consiste en enroscarse y levantar el cuerpo varios centímetros formando una "S", agitando vigorosamente el cascabel, preparada para morder al atacante (Fig. 3), generalmente retrocediendo en la búsqueda de un refugio (Lemos-Espinal *et al.* 2015).

## DIETA

Se han documentado numerosas presas para esta especie (Campbell & Lamar, 2004), de entre las cuales se encuentran roedores (géneros *Dipodomys*, *Microtus*, *Neotoma*, *Perognathus*, *Peromyscus*, *Rattus*, *Mus*, *Sigmodon*, *Spermophilus*, etc), lagomorfos (géneros *Lepus* y *Sylvilagus*), aves (géneros *Eremophila*, *Amphispiza*, *Pipilo*, etc.) y lagartijas (géneros *Aspidoscelis*, *Phrynosoma*, *Sceloporus*, *Coleonyx*, etc.).

## REPRODUCCIÓN

Hembras y machos suelen alcanzar la madurez sexual al rebasar los 70-75 cm lo que ocurre entre los 2 y 4 años dependiendo en gran medida de la disponibilidad de alimento (Taylor y Denardo, 2005). Las temporadas de actividad reproductiva son similares entre las poblaciones del este y oeste norteamericano, observándose cópulas tanto a finales de invierno y durante la primavera en los meses de febrero, marzo y abril, como en otoño, durante los meses de septiembre y octubre (Taylor y Denardo, 2005). Las hembras comienzan la vitelogénesis en primavera y ovulan al iniciar el verano para dar a luz a finales de éste, se han observado camadas desde mediados de julio hasta mediados de septiembre (Landreth, 1973; Taylor y Denardo, 2005). Las camadas pueden variar desde 2 a 7 neonatos (Taylor y Denardo, 2005). A pesar del peligro que representa, esta especie es comúnmente mantenida en cautiverio por particulares quienes a menudo buscan criar variedades con fenotipos aberrantes (Fig. 8) o "morphs", como se les llama en la herpetocultura; hasta ahora los genes causantes de estas mutaciones de patrón en *C. atrox* son todos recesivos (Bartlett & Wray, 2005).

## VENENO

*Crotalus atrox* es una de las serpientes de cascabel que causa el mayor número de mordeduras en el Sur de Estados Unidos y Norte de México (Gold *et al.*, 2004). Su veneno está compuesto por diferentes familias de proteínas: metaloproteinasas (49.7%), serinoproteinasas (19.8%), L-amoniácido oxiadas (8%), fosfolipasas A<sub>2</sub> (7.3%), desintegrinas (6.2%), proteínas secretoras ricas en cisteína (4.3%) y péptidos vasoactivos (3%); sin embargo, hasta la fecha no se han registrado componentes neurotóxicos como ocurre en otras serpientes de cascabel, por ejemplo *Crotalus scutulatus*, *Crotalus tigris*, *Crotalus lepidus* y *Crotalus simus* (Calvete *et al.*, 2009; Calvete *et al.*, 2012). Cabe mencionar que

la composición del veneno de *C. atrox* puede variar entre individuos, por región geográfica, ontogenia y temporada del año (Rex y Mackessy, 2019).

Los envenenamientos causados por *C. atrox*, se caracterizan por inducir citotoxicidad, miotoxicidad, hemotoxicidad y hemorragias en las personas mordidas. Las principales responsables de estos daños son las metaloproteasas, serinoproteasas y fosfolipasas A<sub>2</sub> (Calvete *et al.*, 2009).

Una persona mordida por *C. atrox*, debe acudir inmediatamente a un hospital para recibir atención médica y que puedan administrarle los antivenenos. Dichos antivenenos están constituidos por inmunoglobulinas (o parte de ellas) obtenidas a partir de un animal previamente hiperinmunizado (en México se utilizan caballos), siendo el único tratamiento validado científicamente. Su función es muy básica, las inmunoglobulinas se unen a las toxinas de los venenos y detienen su actividad dañina (Gutiérrez, 2018). Nunca se debe recurrir a tratamientos tradicionales como hacer cortes en la zona de la mordedura, succionar, aplicar

hielo, choques eléctricos, torniquetes, entre otros; ya que se ha demostrado su ineficacia (Gil-Alarcón *et al.*, 2011).

## CONSERVACIÓN

El conflicto entre humanos y serpientes (en especial serpientes venenosas), se define como cualquier acción de una de las partes que tiene un efecto adverso en la otra (Conover, 2001). Los efectos de este conflicto pueden ser lesiones o incluso la muerte por ataques de humanos a serpientes o serpientes a humanos (Karanth *et al.* 2018). Otra vía de disminución por muerte a esta y otras especies de reptiles, son los atropellos con vehículos (Saint-Andrieux *et al.* 2020) de esta última forma de conflicto ha sido plenamente observada durante los recorridos que son parte de la actual colaboración con el Instituto de Biotecnología, UNAM, como parte del esfuerzo para re-caracterización del veneno de esta especie. Esta serpiente se encuentra incluida en la categoría de "Protección Especial" en la NOM-059-SEMARNAT-2010.



**Figura 7.** Cascabel diamantada occidental (*Crotalus atrox*) encontrada durante la noche.



**Figura 8.** Patrones aberrantes de la cascabel diamantada occidental (*Crotalus atrox*) que comúnmente se crían en cautiverio. A) Bubblegum (morfo de diseñador, combinación de Albino Tiranosina - y Hypermelanistic). B) Hypermelanistic (morfo simple, con mucha expresión de melanina). C) Patternless (morfo simple, sin patrón en cuerpo ni cola); foto de Patrick Talmon de Elite Venom Reptiles. D) Albino Tiranosina - (morfo simple, sin expresión de melanina).



## LITERATURA CITADA

- Amaral, A. 1929. Studies of nearctic ophidia IV. On *Crotalus tortugensis* Vandenburg and Slevin, 1921, *Crotalus atrox elegans* Schmidt, 1922, and *Crotalus atrox lucasensis* (Vandenburg, 1920). Bull. Antivenin Inst. America 2 (4): 85-86.
- Baird, S. F. y Girard C. 1853. Catalogue of North American Reptiles in the Museum of the Smithsonian Institution. Part 1.-Serpents. Smithsonian Inst., Washington, xvi + pp. 172.
- Barlett, R.D. y Wray, K. 2005. Vipers: a guide for advanced hobbyist (Complete Pet Owner's Manual). Barron's Educational Series, New York, USA
- Calvete, J.J., Fasoli, E., Sanz, L., Boschetti, E. y Righetti, P.G. 2009. Exploring the Venom Proteome of the Western Diamondback Rattlesnake, *Crotalus atrox*, via Snake Venomics and Combinatorial Peptide Ligand Library Approaches. J. Proteome Res., 8, 3055-3067.
- Calvete, J.J., Pérez, A., Lomonte, B., Sánchez, E.E. y Sanz, L. 2012. Snake venomics of *Crotalus tigris*: The minimalist toxin arsenal of the deadliest nearctic rattlesnake venom. Evolutionary clues for generating a pan-specific antivenom against crotalid type II venoms. J. Proteome Res. 11, 1382-1390.
- Campbell, J.A. y Lamar, W.W. 2004. The venomous reptiles of the western hemisphere Volume 1. Comstock Publishing Associates. 274-290.
- Cardwell, M. 2020. The Mohave Rattlesnake – and how it became an urban legend. ECO Publishing, USA.
- Castoe, T. A., Spencer, C.L. y Parkinson, C. L. 2006. Phylogeographic structure and historical demography of the western diamondback rattlesnake (*Crotalus atrox*): A perspective on North American desert biogeography. Molecular Phylogenetics and Evolution 42 (2007) 193-212.
- Conover, M. R., 2001. Resolving Human-Wildlife Conflicts: The Science of Wildlife Damage Management. CRC Press, Florida, USA.
- Gil-Alarcón, G., Sánchez-Villegas, M.C. y Reynoso, V.H., 2011. Tratamiento prehospitalario del accidente ofídico: revisión, actualización y problemática actual. Gaceta Médica de México 147(3), 195-208.
- Gold, B.S., Barish, R.A. y Dart, R.C. 2004. North American snake envenomation: diagnosis, treatment, and management. Emerg. Med. Clin. N. Am. 22, 423-443.
- Gutiérrez, J.M. 2018. Preclinical assessment of the neutralizing efficacy of antivenoms in Latin America and the Caribbean: A review. Toxicon 146, 138-150.
- Karant, K. K., Gupta, S. y Vanamamalai, A., 2018. Compensation payments, procedures and policies towards human-wildlife conflict management: Insights from India. Biological Conservation, 227: 383-389.
- Landreth, H. F., 1973. Orientation and Behavior of the Rattlesnake, *Crotalus atrox*. Copeia, 1: 26-31.
- Lazcano, D., Nevárez-de-los-Reyes, M., García-Padilla, E., Johnson, J. D., Mata-Silva, V., DeSantis, D.L. y Wilson, L.D. 2019. The herpetofauna of Coahuila, Mexico: composition, distribution, and conservation status. Amphibian & Reptile Conservation 13(2): 31-94.
- Lemos-Espinal, J.A. Smith H.M, Dixon, J. R. y Cruz, A. 2015. Amphibians and reptiles of the state of Sonora, Chihuahua and Coahuila, México. CONABIO. México 463-464.
- Lemos-Espinal, J.A. y Smith, G.R. 2016. Amphibians and reptiles of the state of Coahuila, Mexico, with comparison with adjoining states. ZooKeys 593: 117-137.
- Nevárez-de-los-Reyes, M., Lazcano-Villareal, D., García-Padilla, E., Mata-Silva, V., Johnson, J.D. y Wilson, L.D. 2016. The herpetofauna of Nuevo León, Mexico: composition, distribution, and conservation. Mesoamerican Herpetology 3(3): 558-636.
- Quintero-Díaz, G.E. y Carbajal-Márquez, R.A. 2017. The Western Diamond-backed, *Crotalus atrox* Baird and Girard, 1853 (Squamata:Viperidae): a new state record for Aguascalientes, México. Herpetology Notes. Vol. 10: 251-253.
- Rex, C.J. y Mackessy, S.P. 2019. Venom composition of adult Western Diamondback Rattlesnakes (*Crotalus atrox*) maintained under controlled diet and environmental conditions shows only minor changes. Toxicon 164, 51-60.
- Saint-Andrieux, C., Calenge, C. y Bonenfant, C. 2020. Comparison of environmental, biological and anthropogenic causes of wildlife-vehicle collisions among three large herbivore species. Population Ecology, 62: 64-79.
- SEMARNAT, 2018. Programa de Acción para la Conservación de las Especies: Serpientes de Cascabel (*Crotalus* spp.). Semarnat/Conanp, México.
- Spencer, C.L. 2008. Geographic Variation in Western Diamond-

Backed Rattlesnakes (*Crotalus atrox*) Morphology. Pp 69. Hayes, W. K., Beaman, K.R., Carwell, M. D. y Busch, S. P. The Biology of Rattlesnakes. Loma Linda University Press. Loma Lina, California.

Taylor E. N. y Denardo, D. F. 2005. Sexual size dimorphism and growth plasticity in snakes: an experiment on the western diamond-backed rattlesnake (*Crotalus atrox*). Journal of experimental zoology 303A: 598-607.

Tennant, A. 2006. Lone Star Field Guide to Texas Snakes. Tercera edición. Taylor Trade Publishing. Lanham, Maryland- 239-242

Terán-Juárez, S.A., García-Padilla, E., Mata-Silva, V., Johnson, J.D. y Wilson, L.D. 2016. The herpetofauna of Tamaulipas, Mexico: composition, distribution, and conservation status. Mesoamerican Herpetology 3(1): 60

Villalobos-Juárez, I. y Sigala-Rodríguez, J. 2019. Geographic Distribution: *Crotalus atrox* (Western Diamond-backed Rattlesnake) Mexico: Jalisco: Municipality of Ojuelos Herpetological Review 50 (2): 330.

Zaher, H., Murphy, R.W., Arredondo, J.C., Graboski, R., Machado-Filho, P.R., Mahlow, K., Montingelli, G.G., Bottallo-Quadros, A., Orlov, N.L., Wilkinson, M., Zhang, Y.P. y Grazziotin, F.G. 2019. Large-scale molecular phylogeny, morphology, divergence-time estimation, and the fossil record of advanced caenophidian snakes (Squamata: Serpentes). Plos One 14(5).

