

ARTÍCULO

NANOMORFOLOGÍA DE ESCAMAS CÓRNEAS DE SERPIENTES DIPSADINAE (SQAMATA: COLUBRIDAE)

Nanomorphology of horny scales of dipsadinae snakes (squamata: colubridae)

Calamante, C. C. * ¹ , Tedesco, M. E. ¹ y Alvarez Correa, M. N. ¹

RESUMEN: Este estudio se enfoca en el análisis de la nanoestructura de las escamas córneas en cuatro especies de serpientes de la subfamilia Dipsadinae de Argentina, examinando las características microscópicas de la superficie de las escamas cefálicas y del cuerpo, mediante microscopía electrónica de barrido (MEB). Los resultados revelan una configuración de morfotipos celulares en la bisagra de la escama y en sus zonas basales común a todas las escamas y especies analizadas; la variabilidad celular se observó en la región apical de las escamas, donde se identificaron distintos morfotipos celulares en los diversos taxones. Esta variabilidad estructural, como así también la presencia de microornamentaciones (microquillas, crestas, o estructuras elevadas), señalan diferencias microestructurales intergenéricas que podrían estar relacionadas tanto con factores filogenéticos como funcionales, específicos de cada tipo de escama en respuesta al ambiente donde habitan las especies.

PALABRAS CLAVE: Adaptaciones morfológicas, Dipsadinae, Escama córnea, Microestructura, Serpiente, Ultraestructura.

ABSTRACT: This study focuses on the analysis of the nanostructure of the horny scales in four species of snakes of the subfamily Dipsadinae from Argentina, examining the microscopic characteristics of the surface of the cephalic and body scales by scanning electron microscopy (SEM). The results reveal a configuration of cellular morphotypes in the scale hinge and basal areas common to all scales and species analysed; cellular variability was observed in the apical region of the

¹ Laboratorio de Herpetología. FaCENA-UNNE. Av. Libertad 5470 (3400). Corrientes, Argentina.

* Autor de correspondencia: Cinthia C. Calamante. E-mail: cinthia.calamante@comunidad.unne.edu.ar

Como citar este artículo: Calamante, C. C., Tedesco, M. E. & Alvarez Correa, M. N. (2024). Nanomorfología de escamas córneas de serpientes dipsadinae (squamata: colubridae). *Revista FACENA* 34(1), 105-120. Doi: <https://doi.org/10.30972/fac.3417464>

Recibido/Received: 08/11/2023. Revisión: 14/11/2023. Aceptado/Accepted: 10/04/2024.

Editor asociado: Federico Marangoni .

Publicado en línea: 20/05/2024. ISSN 1851-507X en línea.

scales, where different cellular morphotypes were identified in the various taxa. This structural variability, as well as the presence of microornamentations (microtufts, ridges, or raised structures), point to intergeneric microstructural differences that could be related to both phylogenetic and functional factors, specific to each type of scale in response to the environment where the species inhabit.

KEYWORDS: Morphological adaptations, Dipsadinae, Horny scale, Microstructure, Snake, Ultrastructure.

INTRODUCCIÓN

La epidermis de los Squamata se caracteriza por una compleja histología, consecuencia de una sucesión de capas celulares diferenciadas a partir del estrato germinativo. La capa más externa que oficia de interfaz entre el animal y el ambiente se denomina “*oberhaütchen*” y consiste en una delgada lámina de células queratinizadas con β queratina. Numerosos autores indican que esta lámina presenta una gran variabilidad de patrones microestructurales y avalan su utilidad como herramienta taxonómica y filogenética (Stewart and Daniel 1973; Hoge and Romano Hoge 1980; Price 1982; Chiasson and Lowe 1989; Price and Kelly 1989).

En serpientes la microestructura de las escamas ha sido sugerida como herramienta en taxonomía, Leydig 1868 (en Price 1982), idea que retoma Picado (1931) en su contribución sobre los microornamentos de diez crotalinos observados bajo microscopio óptico, donde afirmó que los patrones microestructurales pueden asociarse a caracteres especie-específicos constantes en los diferentes estadios de la ontogenia y regiones del cuerpo.

Las células de la *oberhaütchen*, de formas y uniones celulares muy variadas, tienen la particularidad de estar microscópicamente esculpidas dando lugar a diferentes relieves de diversa complejidad llamados por algunos autores “*ultraestructura*” (Ruibal, 1968); “*microarquitectura*” (Peterson, 1984 a y b); “*microdermatoglifos*” (Price and Kelly, 1989), que son visibles bajo microscopio electrónico de barrido (MEB). En la actualidad, las microestructuras de las escamas son consideradas un carácter informativo filogenéticamente capaz de ser incorporado junto a otros caracteres utilizados tradicionalmente en la identificación de los saurios y serpientes (e. g., número y disposición de las escamas) y los

caracteres derivados de la osteología y anatomía blanda (e. g., morfología de los hemipenes y la musculatura). Si bien algunos estudios sugirieron importancia funcional a las microestructuras, las correlaciones entre sus patrones y el hábitat de los escamados no son concluyentes (Price, 1982).

En la familia Colubridae (Natricinae) las microestructuras de las escamas fueron útiles para dilucidar el estatus taxonómico de diversas especies neárticas pertenecientes a los géneros *Nerodia*; *Thamnophis*; *Liodytes* y *Regina* y en los géneros neotropicales *Mastigodryas* (Colubrinae) y *Leptodeira* (Dipsadinae) (Price, 1983; Chiasson and Lowe, 1989; Hernández y Rada de Martínez, 1992; Rada de Martínez y Hernández, 1999).

Las células de la capa oberhäutchen presentan formas y uniones celulares variadas con esculturaciones y relieves complejos llamados “ultraestructura” (Ruibal, 1968); “microarquitectura” (Peterson, 1984 a y b); “microdermatoglifos” (Price and Kelly, 1989), que son visibles bajo microscopio electrónico de barrido (MEB).

El propósito de este estudio es conocer y describir los caracteres nanoestructurales de la superficie de las escamas epidérmicas (oberhäutchen) en diferentes especies de serpientes pertenecientes a la familia Colubridae (subfamilia Dipsadinae), con el fin de revalidar su valor taxonómico y/o ecológico, puesto que, un mejor conocimiento de la micromorfología de las escamas favorecería su diagnóstico taxonómico y caracterización de los diferentes clados que las componen en todos los niveles.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se estudiaron cuatro especies de la subfamilia Dipsadinae. Los especímenes analizados provienen de la Colección Herpetológica Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes (UNNEC). Los taxa fueron seleccionados considerando el hábitat que frecuentan y se clasificaron en: acuáticas; arborícolas; semifosoriales y terrestres.

Se estudiaron escamas provenientes de la región cefálica, dorsal y ventral del cuerpo extraídas empleando una lupa estereoscópica Olympus SZX9. Las muestras provienen de veintinueve ejemplares adultos (Apéndice I) de *Dryophylax chaquensis* (Bergna & Alvarez, 1993) (terrestre), *Hydrops caesurus* (Scrocchi, Ferreira, Giraud, Ávila & Motte, 2005) (acuática),

Philodryas aestiva (Duméril, Bibron & Duméril, 1854) (arborícola) y *Phimophis vittatus* (Boulenger, 1896) (semifosorial). Las escamas fueron analizadas y fotografiadas con Microscopio Electrónico de Barrido (MEB) Jeol 5800 LV perteneciente al Servicio de Microscopía Electrónica dependiente de la SGCYT-UNNE. Previo a su montaje el material fue tratado con xilol al 100%, para remover suciedades e impurezas. El montaje se realizó pegando directamente las escamas sobre una cinta doble faz fijada a discos de aluminio y posteriormente recibieron una vaporización de sales de oro-paladio en una cámara de vacío, para su observación al MEB.

En este trabajo se sigue la terminología propuesta por Price (1981, 1982) para definir los patrones nanoestructurales y a Arrigo *et al.* (2019) quienes utilizan el término “nanoestructura” para referirse a la micromorfología de las escamas.

RESULTADOS

La nanoestructura de la superficie de las escamas varió en las distintas regiones del cuerpo, los patrones morfológicos observados en las escamas cefálicas difirieron con respecto a los de las escamas dorsales y ventrales del tronco, entre las que también se encontraron grandes diferencias nanoestructurales.

Las fotomicrografías de la oberhäutchen mostraron estructuras microanatómicas comunes a todas las escamas de las cuatro especies. En este sentido se encontró una regionalización de la superficie dorsal de las mismas, marcada por un gradiente basal-apical de distintos morfotipos celulares tales como: verrugoso ubicado en la zona de la bisagra de la escama, caracterizado por células originalmente subpoligonales yuxtapuestas con micoornamentaciones en forma de protuberancias que les confieren un aspecto verrugoso (Fig. 1a). Desde la zona de la bisagra de la escama, a lo largo del recorrido hacia la zona basal, se observó una clara transformación de estas células, dando lugar a un nuevo morfotipo lamelar imbricado, representado por células cuyo ancho es al menos diez veces mayor a su longitud y su borde apical (denticulado o liso) se sobrepone sobre el borde basal de la célula más próxima (Fig. 1a). En la mayoría de

las especies analizadas, se observó entre la región basal y la apical de las escamas, microdermatoglifos de características intermedias a los patrones basales y apicales. En estas zonas de transición microdermatoglíficas (MTZ) las células variaron en forma, márgenes y características de su superficie. En la misma se pudo visualizar un gradiente topográfico de transición desde la base hacia el ápice de la escama (Fig.1b). Además, se hallaron diferencias nanoestructurales entre la zona de los órganos de las escamas y la región de la quilla protuberante y sus zonas adyacentes (Fig. 1c). En la superficie de algunas escamas se pudieron observar algunas marcas de las células de la capa clara de la generación anterior (Fig. 1d).

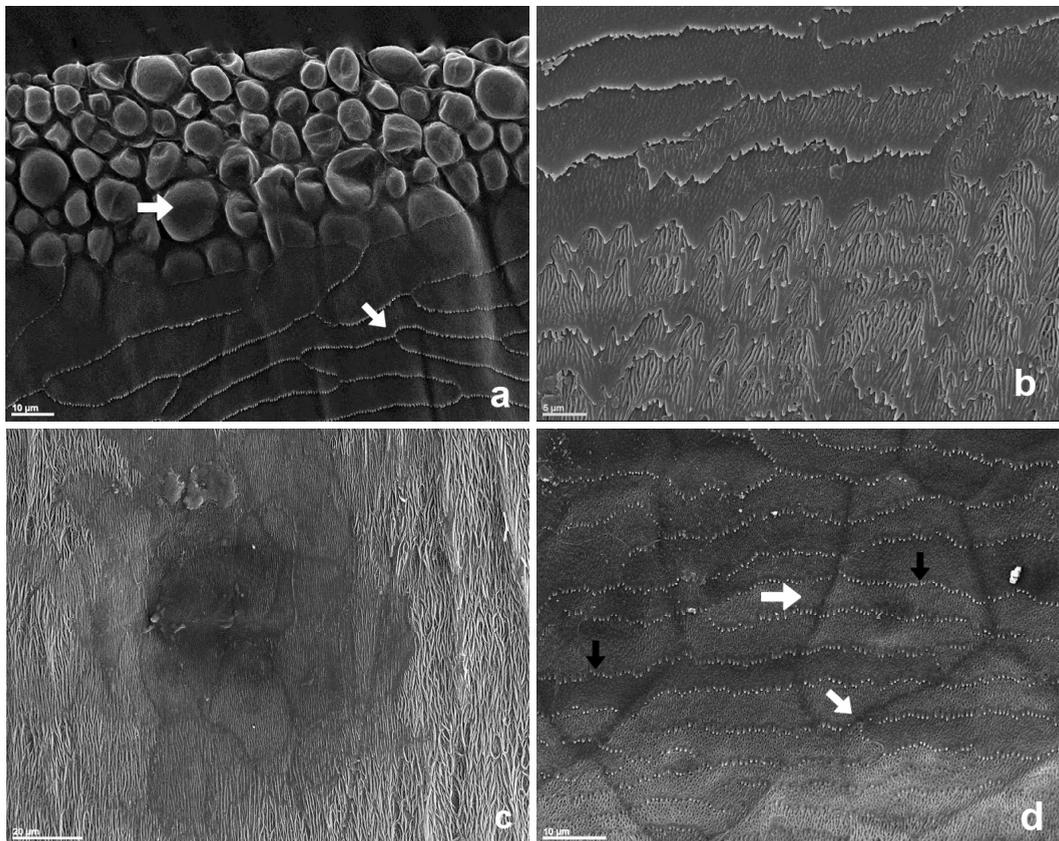


Fig. 1. a) Patrón verrugoso de la zona de bisagra de la escama, seguido del patrón lamelar imbricado en la zona basal de la misma, ambos señalados por flechas blancas, observados en escamas dorsales del cuerpo de *H. caesurus* (1000x). b) Zona de transición (MTZ) observado en escama cefálica dorsal de *P. aestiva* (2000x). c) Órgano apical en escama dorsal del cuerpo de *D. chaquensis* (800x). d) marcas dejadas por las células de la generación anterior (flechas blancas) observadas en la región basal de una escama cefálica de *D. chaquensis* (1500x). Las flechas negras señalan los márgenes de las células actuales.

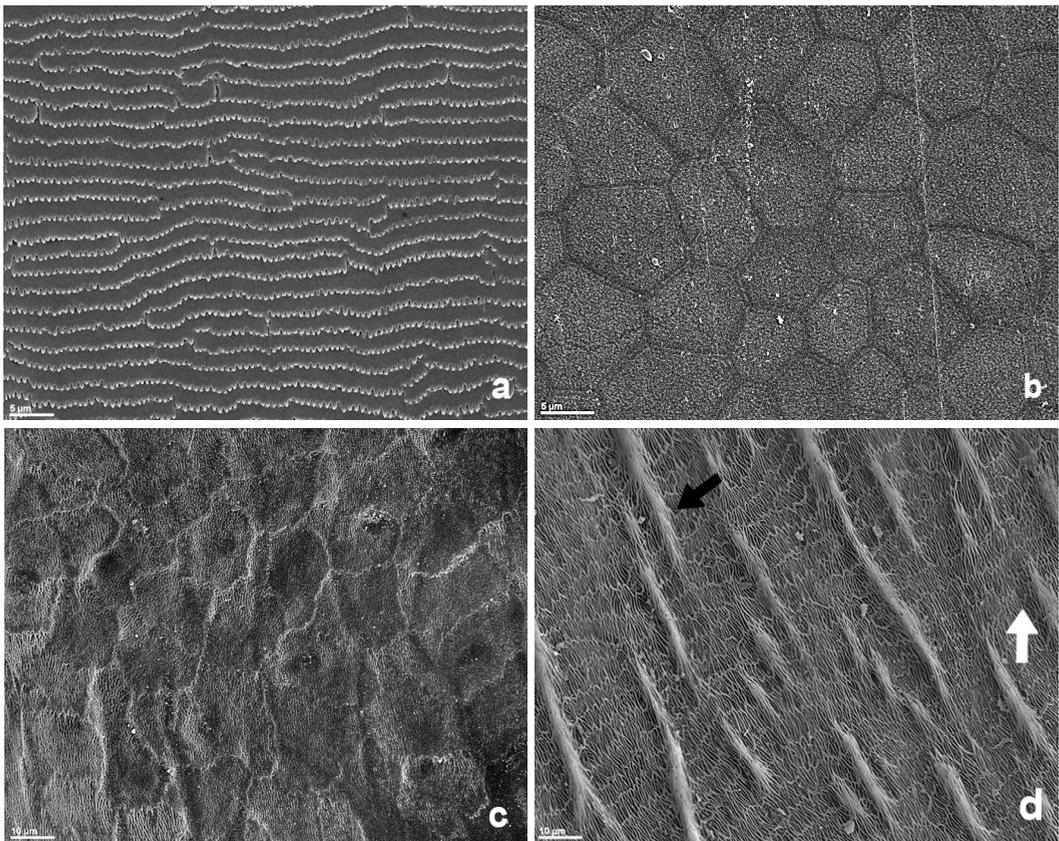


Fig. 2. a) Patrón lamelar imbricado en la zona basal de una escama cefálica de *P. vittatus* (2000x). b) Patrón poligonal yuxtapuesto en escama cefálica de *H. caesurus* (2500x). c) Patrón subpoligonal yuxtapuesto en órgano apical de escama dorsal de *P. aestiva* (1000x). d) Patrón equinuloreticulado con microcrestas (flecha negra) en escamas dorsales de *D. chaquensis* (1500x), la flecha blanca indica el sentido basal-apical).

Al examinar con diferentes magnificaciones (entre 1000x y 5000x) la región apical de las escamas (cefálicas dorsales, y dorsales y ventrales del cuerpo) se observaron en las distintas especies estudiadas diferentes morfotipos:

- Lamelar imbricado: con células lamelares de margen posterior libre, donde presentan proyecciones cortas y redondeadas a modo de papilas, como el hallado en las escamas cefálicas de *Phimophis vittatus* (Fig. 2a).
- Poligonal yuxtapuesto: consistente en células poligonales planas con márgenes yuxtapuestos, esculpidas con nanofositas que cubren toda su superficie, como las halladas en las escamas cefálicas de *Hydrops caesurus* (Fig. 2b).

- Subpoligonal yuxtapuesto: presenta células subpoligonales planas de márgenes yuxtapuestos observadas en el órgano apical de las escamas dorsales en *Philodryas aestiva* (Fig. 2c).
- Equinuloreticulado: definido por células lamelares irregulares, con espinas irregulares resultantes del crecimiento progresivo de los bordes aserrados de las células que forman estructuras como microcrestas de diferentes longitudes y distribución irregular, orientadas en el sentido antero-posterior de las escamas dorsales de *Dryophylax chaquensis* (Fig. 2d).
- Equinulocanalicado: las "equínulas" moldeadas en la MTZ (zona de transición) se unen formando prominentes microquillas de disposición regular, paralelas unas a otras, observado en las escamas dorsales de *P. aestiva* (Fig. 3 a y b).
- Equinolamelado: representado por células lamelares imbricadas cuyo margen libre presenta proyecciones largas de extremos redondeados, que cubren a la célula subsiguiente en toda su longitud, como lo observado en las escamas dorsales de *P. vittatus* (Fig. 3c).
- Crestado: representado por crestas lineales y entrecruzadas entre las cuales los límites celulares de la oberhäutchen se tornan indistinguibles (Fig. 3d), este patrón fue observado en las escamas cefálicas de *D. chaquensis*.
- Equinado: presente en las escamas ventrales del cuerpo de todas las especies analizadas, en las que se observó una estructura superficial regular, compuesta por células lamelares con denticulaciones largas paralelas orientadas hacia la parte posterior y cuyo extremo puntiagudo llega a insertarse en la base de la denticulación de la célula subsiguiente, también presentan poros ubicados entre las denticulaciones adyacentes (Fig. 3e).

Las micro ornamentaciones halladas en la superficie de las escamas dorsales del cuerpo de *P. aestiva* y *D. chaquensis*, microquillas (Fig. 3b) y microcrestas (Fig. 2d) respectivamente, se formaron mediante el alargamiento y elevación de algunas denticulaciones o papilas que definen el borde apical de las células de la oberhäutchen.

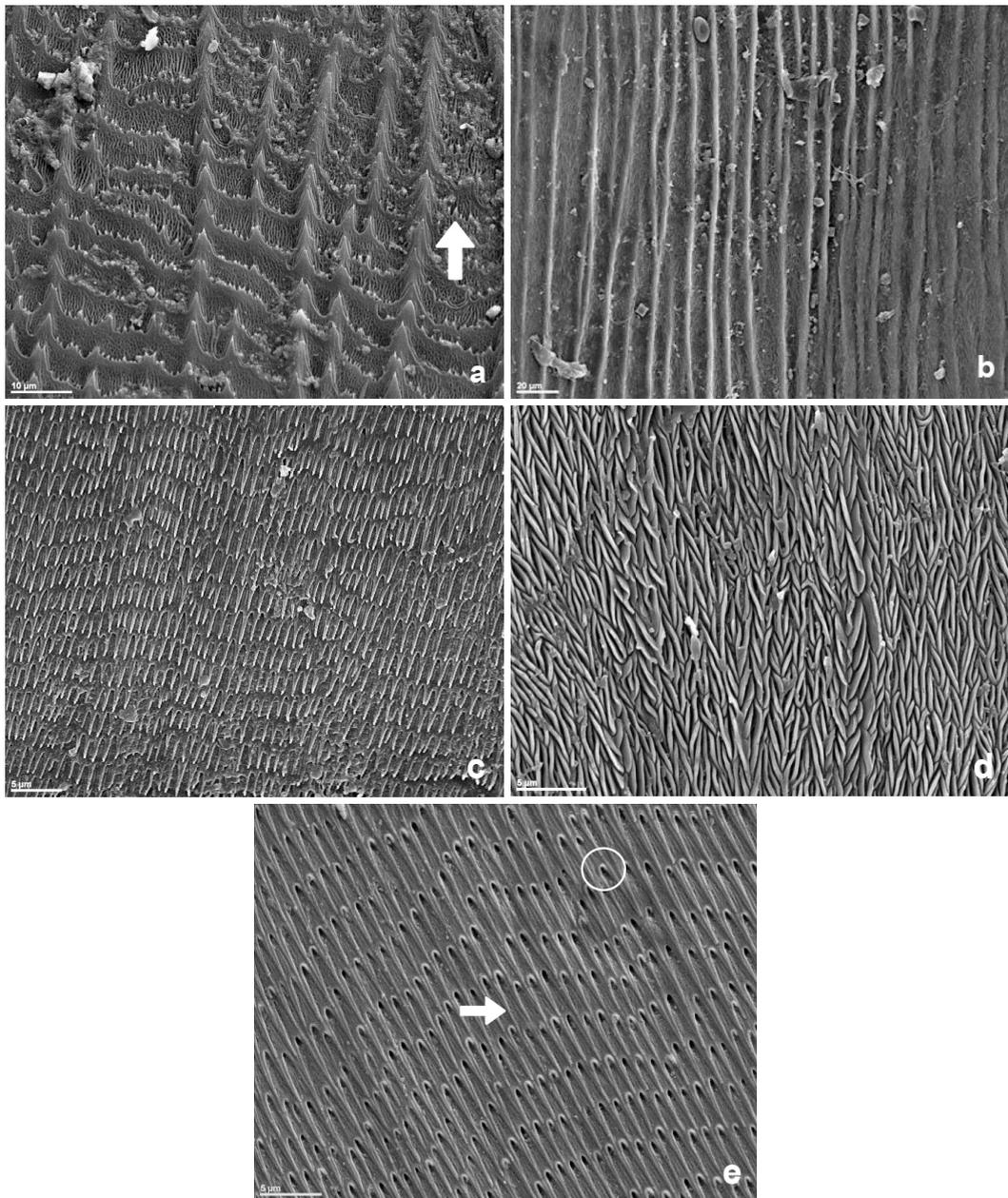


Fig. 3. a) Formación de equinulas que darán origen a microquillas (1500x). La flecha blanca indica el sentido basal- apical de la escama. b) Patrón equinulocanalículado con microquillas (500x), a y b presentes en escamas dorsales de *P. aestiva*. c) Patrón equinolamelado en escamas dorsales de *P. vittatus* (2500x). d) Patrón crestado en escamas cefálicas de *D. chaquensis* (2000x). e) Patrón equinado en escamas ventrales del cuerpo (3000x), la flecha blanca señala una denticulación y el círculo un poro entre dos denticulaciones adyacentes.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN

En este estudio se observaron tres morfotipos celulares primarios: células lamelares, poligonales y subpoligonales (Price and Kelly, 1989; Tsai *et al.*, 2018, 2020).

Similar a lo propuesto por otros autores (Price, 1982; Peterson and Bezy, 1985; Schmidt and Gorb, 2012; Tsai *et al.*, 2020), los morfotipos celulares de las especies aquí estudiadas no mantienen una uniformidad sobre toda la superficie de la escama, sino que ocurren gradientes topográficos en los cuales se unen gradualmente diferentes morfologías de micro dermatoglifos, delimitando de esta forma una zona de transición morfológica entre la región basal y la apical de la escama. La bisagra de la escama y la región basal (área solapada por la escama precedente), exhiben morfotipos menos complejos que los del extremo expuesto de la escama, tal como lo señalan Schmidt and Gorb (2012), quienes además sostienen que estas variaciones morfológicas se deben a las diferentes presiones selectivas que ejerce el ambiente sobre las escamas.

Price (1982) y Price and Kelly (1989) observaron el morfotipo verrugoso en la bisagra de la escama de *Eristicophis macmahoni* (arenícola), *Agkistrodon himalayanus* (acuática) y en *Pareas Hamptoni* (arborícola) siendo este patrón común a todas las especies de los diferentes tipos de hábitats por ellos estudiadas. Dichos autores observaron modificaciones graduales de las células de la zona de la bisagra hacia la región basal de las escamas que dan lugar al patrón lamelar imbricado característico de esta región. Esto fue observado en *Lioheterodon madagascarinsis* (semiacuáticas), *Atractaspis corpulenta* (semifosoriales) y *Helicops trivittata* (acuáticas). Patrones similares fueron mencionados por Miller *et al.* (2015). En este estudio se observó la existencia del patrón verrugoso en la zona bisagra de la escama, independientemente de la región del cuerpo analizada, y su gradual transformación en un patrón lamelar imbricado hacia la región basal de las escamas, fue observada en todas las especies aquí examinadas.

Price and Kelly (1989) describieron la zona de transición (MTZs) entre la región basal y la apical de las escamas de *Ithycyphus miniatus* (arborícola) donde el alargamiento del borde de las células lamelares de la región basal, a modo de papilas, las convierte gradualmente en células equinadas, fenómeno común en Alethinophidios basales como los Boideos. Este patrón fue observado también en el contexto de este análisis en *P. aestiva*, *H. caesurus* y *D. chaquensis*. Price and Kelly (1989) señalaron la ausencia de esta zona de transición celular (MTZs) en *Deinagkistrodon acutus* (terrestre) y *Colloselasma rhodostema* (Arborícola), en coincidencia con lo observado por nosotros en *P. vittatus*.

En la región apical de las escamas, el patrón nanoestructural definido por Hernández y Rada de Martínez (1992) en escamas dorsales de cuatro especies del género *Mastigodryas* (terrestres) es comparable al “equinulocaniculado” descrito en este análisis en la región apical de las escamas dorsales de *P. aestiva* (arborícola), representado por bandas longitudinales constituidas por numerosos picos superpuestos dirigidos hacia el ápice de la escama.

Rada de Martínez y Hernández (1999) describieron el patrón nanoestructural encontrado sobre la foseta apical (órgano de la escama) de *Leptodeira anulata anulata* (arborícola) y lo homologaron con el patrón “surcado” descrito por Stewart and Daniel (1975) en *Crotalus viridis* (terrestre). En este estudio consideramos comparable este patrón descrito en la foseta apical de *L. anulata anulata* con el patrón crestado presente en la superficie apical de las escamas cefálicas de *D. chaquensis* (terrestre) y observamos que en la foseta apical de las escamas de *P. aestiva* (arborícola) existe un patrón subpoligonal yuxtapuesto.

Rocha-Barbosa and Moraes e Silva (2009) en su análisis de la microestructura de escamas de serpientes Xenodontinae de distintos hábitats, destacaron la propuesta de Gower (2003) quien afirmó, sobre las escamas de las serpientes uropéltidas, que una microornamentación más “suave” puede conceder una ventaja para la vida subterránea.

En concordancia con estas afirmaciones, en nuestro análisis, no se observaron microornamentaciones en las especies de hábitos semifosoriales ni semiacuáticas, en contraste con las microcrestas y microquillas encontradas en las especies de hábitos terrestres y arborícolas. En relación con los resultados obtenidos por estos autores, nuestras observaciones sugieren una importancia funcional de la nanoestructura, que contribuye a la idea de adaptación de las especies a sus preferencias de hábitats.

En este estudio y del mismo modo que lo señalan Schmidt and Gorb (2012) y Tsai *et al.* (2020), la nanoestructura fue diferente en las escamas cefálicas y las del cuerpo, como así también se advirtieron diferencias entre los patrones de las escamas dorsales y las ventrales del cuerpo, siendo la superficie de las escamas dorsales de relieves más pronunciados que las ventrales más lisas.

El estudio de la nanomorfología de las escamas de las serpientes ofrece potencialmente múltiples aplicaciones en el campo de la biología legal, como por ejemplo su uso en la identificación de especies en diversas situaciones, incluyendo tráfico y decomisos de pieles, investigaciones forenses, análisis de especímenes muertos en rutas e incluso en el examen de heces de depredadores, enriquece nuestros conocimientos sobre la historia de vida de otros grupos de vertebrados (Tsai *et al.*, 2020). Además, el estudio de la nanomorfología de las escamas puede colaborar con el desarrollo de biomateriales de múltiples aplicaciones y favorece además el desarrollo de la biociencia que imita las características morfológicas de los animales para diseñar y generar materiales innovadores de inspiración biológica con propiedades novedosas como lo señala Abdel-Aal (2018).

Las investigaciones sobre nanoestructura de serpientes de áreas específicas son escasas, de este modo, nuestro análisis descriptivo contribuye significativamente al conocimiento de la nanomorfología de las escamas de serpientes y proporciona información útil sobre su diversidad morfológica, la ecomorfología, como así también de las relaciones taxonómicas de las serpientes argentinas, ya que entendemos que la diversidad y complejidad de los microdermatoglifos

tienen un valor taxonómico y filogenético (Hoge and Souza-Santos, 1953; Dowling *et al.*, 1972; Hoge and Romano Hoge, 1980; Price, 1982; Price and Kelly, 1989; Arrigo *et al.*, 2019; Tsai *et al.*, 2020). Así también, el estudio de la diversidad de microdermatoglifos presenta importancia ecológica y funcional a posibles adaptaciones a la locomoción (Gans and Baic, 1977; Rocha-Barbosa and Moraes e Silva, 2009; Allam and Abo-Ellen, 2012; Klein and Gorb, 2012; Schmidth and Gorb, 2012; Krey and Farajallah, 2013; Allam *et al.*, 2017; Wang *et al.*, 2020).

AGRADECIMIENTOS

A la Secretaría General de Ciencia y Técnica de la Universidad Nacional del Nordeste por los fondos otorgados para la ejecución del PI 20F003. Al Licenciado Miguel Regnet por su colaboración en la revisión de los datos de Colección del material biológico utilizado.

CONTRIBUCIONES DE AUTORES

Calamante, C.: Conceptualización, Metodología, Análisis formal, Investigación, Curación de datos y Escritura - Borrador original, Revisión y edición.

Tedesco, M. E: Conceptualización, Adquisición de fondos y Escritura - Revisión y edición, Administración del proyecto.

Alvarez Correa, M.: Análisis formal, Investigación y Escritura - Borrador original, Revisión y edición.

BIBLIOGRAFÍA

- Abdel-Aal H.A. 2018. Surface structure and tribology of legless squamate reptiles. *Journal of the Mechanical Behavior of Biomedical Materials* 79:354–398.
- Allam A.A; R.E. Abo-Eleneen. 2012. Scales microstructure of snakes from the Egyptian area. *Zoological Science*, 29: 770–775.

- Allam A. A.; R. E. Abo-Eleneen; S. I. Othman. 2017. Microstructure of scales in selected lizard species. *Saudi Journal Biology Science*, 26(1): 129–136
- Arrigo M. I.; L. M. D. O. Vilaca; A. Fofonjka; A. N. Srikanthan; A. Debry; et al. 2019. Phylogenetic mapping of scale nanostructure diversity in snakes. *BMC Evolutionary Biology*, 19: 91
- Arroyo O.; L. Cerdas. 1985. Microestructura de las escamas dorsales de nueve especies de serpientes costarricenses (Viperidae). *Revista de Biología Tropical*. Vol. 34 N°.1, p.123-126.
- Chiasson R. B. and C. H. Lowe. 1989. Ultrastructural scale patterns in *Nerodia* and *Thamnophis*. *Journal Herpetology*, 23: 109–118
- Dowling H. G.; I. Gilboa; D. E. Gennaro and J. F. Gennaro. 1972. Microdermatoglyphics: a new tool for reptile taxonomy. *Herpetological Review*. 4:200.
- Gans C. and D. Baic. 1977. Regional specialization of reptilian scale surfaces: relation of texture and biologic role. *Science* 195: 1348–1350
- Gower D.J. 2003. Scale microornamentation of uropeltid snakes. *Journal of Morphology*, 258: 249–268
- Hernández M.; D. Rada de Martínez. 1992. Contribución al conocimiento del género *Mastigodryas* (Serpentes, Colubridae) en Venezuela. *Acta Biológica Venezolana*. 13(3-4): 67–81
- Hoge A.R. and P. Souza-Santos. 1953. Submicroscopic structure of “stratum corneum” of snakes. *Science* 118: 410–411
- Hoge A. R and S. A. Romano Hoge. 1980. Notes on Micro and ultrastructure of “Oberhäutchen” in Viperioidea. *Memory Institut Butantan*. 44/45: 81–118.
- Klein M. C. G. and S. N. Gorb. 2012. Epidermis architecture and material properties of the skin of four snake species. *Journal Royal Society Interface*, 9(76): 3140–3155

- Krey K. and A. Farajallah. 2013. Skin histology and microtopography of Papuan white snake (*Micropechis ikaheka*) in relation to their zoogeographical distribution. *HAYATI Journal of Biosciences*, 20(1): 7-14
- Miller B. T.; J.L. Miller; A. Drumwright Newby. 2015. Surface morphology of dorsal scales of Red Cornsnakes (*Pantherophis guttatus*) and Gray Ratsnakes (*Pantherophis spiloides*) from Middle Tennessee. *Journal of the Tennessee Academy of Science*.
- Peterson J.A. 1984a. The microstructure of the scale surface in iguanid lizards. *Journal Herpetology*, 18:437- 467.
- Peterson J.A. 1984b. The scale microarchitecture of *Sphenodon punctatus*. *Journal Herpetology*, 18:40- 47.
- Peterson J.A. and R. L. Bezy. 1985. The microstructure and evolution of scale surfaces in Xantusiid lizards. *Herpetological Review*, 41: 298- 324.
- Picado T. C. 1931. Epidermal microornaments of the Crotalinae. *Bulletin of the Antiven Institute of America*, 4:104- 105.
- Price R. M. 1981. Analysis of the ecological and taxonomic correspondence of dorsal snake scale microdermatoglyphics. Ph.D. dissertation, New York University, 164 pp.
- Price R. M. 1982. Dorsal snake scale microdermatoglyphics: ecological indicator or taxonomic tool? *Journal of Herpetology*, 16: 294- 306
- Price R. 1983. Microdermatoglyphics: the *Liodytes regia* problem. *Journal of Herpetology*, 17:292.
- Price, R.; P. Kelly. 1989. Microdermatoglyphics: basal patterns and transition zones. *Journal of Herpetology*, 23: 244- 261
- Rada de Martínez D.; M. Hernández. 1999. Contribución al conocimiento del género *Leptodeira* (Serpentes, Colubridae) in Venezuela. *Acta Biológica Venezolana*, 19(3): 11-18.
- Rocha-Barbosa O.; R. Moraes-e-Silva. 2009. Analysis of the microstructure

- of Xenodontinae snake scales associated with different habitat occupation strategies. *Brazilian Journal of Biology*, 69: 919- 923
- Ruibal M. 1968. The ultrastructure of the surface of lizard scales. *Copeia* 1968: 698-704
- Schmidt C. V. and S. N. Gorb. 2012. Snake scale microstructure: phylogenetic significance and functional adaptations. *Zoologica*, 157:1-106. ISBN 978-3-510- 55044.
- Stewart G. R.; R. S. Daniel. 1973. Scanning electron microscopy of scales from different body regions of three lizard species. *Journal of Morphology*, 139(4): 377- 388
- Stewart G. R.; R. S. Daniel. 1975 Microornamentation of lizard scales: some variations and taxonomic correlations. *Herpetological* 31: 117- 130
- Tsai T. S.; J. J. Mao; Y. Y. Chan; Y. J. Lee; Z. Y. Fan; et. al. 2018. Species Identification of Fragmented or Faded Shed Snake Skins by Light Microscopy. *Zoological. SCIENCE* 35: 330- 352
- Tsai T. S.; S. H. Wang; J. J. Mao; Y. Y. Chan; Y. J. Lee; et. al. 2020. Species Identification of Shed Snake Skins by Scanning Electron Microscopy, with Verification of Intraspecific Variations and Phylogenetic Comparative Analyses of Microdermatoglyphics. *Herpetological Monographs*, 34, 178- 207
- Wang K.; Y. Zhao; H. U. Chaochao; L. I. Hong; Q. U. Yanfu; et. al. 2020. Adaptive Evolution of the Ventral Scale Microornamentations among Three Snake Species. *Asian Herpetological Research*, 11(4): 365- 372.

APÉNDICE I

Philodryas aestiva (UNNEC 12959 - 9081 - 948 - 10225 - 9081 - 9906 - 9905)

Dryophylax chaquensis (UNNEC 5335 - 6898 - 12445 - 339 - 9991 - 5636 - 5635 - 7127).

Hydrops caesurus (UNNEC 09948 - 10402 - 10403 - 07591 - 07590 - 07593 - 07589 - 07592)

Phimophis vittatus (UNNEC 4582 - 7525 - 11086 - 4576 - 185 - 10618).