



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Caracterización de los fósiles referidos  
al género *Crocodylus* en México y un  
análisis de los patrones biogeográficos  
del género

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE  
B I Ó L O G A  
P R E S E N T A :  
LIZBETH GARCÍA PÉREZ

DIRECTOR DE TESIS: DR. VÍCTOR HUGO REYNOSO ROSALES



2004



FACULTAD DE CIENCIAS  
SECCION ESCOLAR



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

**ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ**  
**Jefe de la División de Estudios Profesionales de la**  
**Facultad de Ciencias**  
**Presente**

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:  
"Caracterización de los fósiles referidos al género  
Crocodylus en México y un análisis de los patrones  
biogeográficos del género.  
realizado por

Lizbeth García Pérez  
con número de cuenta 09622559-4 , quien cubrió los créditos de la carrera de:

Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis

Propietario Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales

Propietario Dra. Gabriela Parra Olea

Propietario M. en C. Georgina Santos Barrera

Suplente M. en C. Jesús Alvarado Ortega

Suplente Biól. Itzia Eréndira Nieto López

Consejo Departamental de Biología FACULTAD DE CIENCIAS

M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez



UNIDAD DE ENSEÑANZA  
DE BIOLOGÍA

## INDICE

Agradecimientos	
RESUMEN.....	1
INTRODUCCIÓN.....	2
Objetivos Generales.....	6
Objetivos Particulares.....	6
Justificación.....	7
ANTECEDENTES	
Morfología y distribución de cada especie del género <i>Crocodylus</i> .....	8
Registro paleontológico de <i>Crocodylus</i> .....	15
Estudios filogenéticos del género <i>Crocodylus</i> .....	17
Hipótesis biogeográficas reconstruidas para <i>Crocodylus</i> .....	23
MÉTODO	
Identificación de caracteres craneales para diferenciar entre las especies mexicanas de <i>Crocodylus</i> .....	25
Morfometría.....	25
Pruebas estadísticas aplicadas al análisis cuantitativo.....	32
Determinación del material fósil con base en organismos actuales.....	33
Mediciones de material fósil.....	34
Reconstrucción filogenética del género <i>Crocodylus</i> con base en ADN mitocondrial.....	35
Análisis biogeográficos.....	36



## RESULTADOS

Caracterización de <i>C. moreletii</i> y <i>C. acutus</i> a partir de datos morfométricos de su osteología craneal .....	37
Redeterminación del material fósil	
Material reportado por Miller (1980).....	47
Material fósil reportado por Rodríguez y Guzmán Gutierrez(1991).....	48
Material fósil del Museo de Paleontología de Guadalajara.....	49
Reconstrucción filogenética del género <i>Crocodylus</i> basada en ADN mitocondrial .....	50
Hipótesis biogeográficas para el género <i>Crocodylus</i> creadas con filogenias basadas en diferentes tipos de caracteres .....	52

## DISCUSIÓN

Huesos que diferencian a las especies mexicanas de <i>Crocodylus</i> .....	59
Determinación de los fósiles mexicanos de <i>Crocodylus</i> al nivel de especie y el análisis de sus localidades de colecta .....	61
Análisis de las hipótesis biogeográficas realizadas para todas las especies del género <i>Crocodylus</i> .....	65

CONCLUSIONES.....	73
-------------------	----

REFERENCIAS.....	75
------------------	----

## **Agradecimientos**

A la Dra. Ma. del Carmen Perrillat, al Dr. William Millar, al Biol. Oscar Carranza al Ing. Rodríguez Huerta y al Biól. Rubén Guzmán por el préstamo de los ejemplares fósiles revisados en este proyecto.

A la M. en C. Fabiola Guzmán, al Biól. Gabriel Barrios, al Antr. Fís. Juan Alberto Román por el préstamo de cráneos de ejemplares recientes, los cuales sirvieron como material de comparación. En particular a MVZ Luis Sigler por su material prestado y por su apoyo constante en la realización de esta tesis.

Al Dr. Víctor Hugo Reynoso Rosales por dirigir esta tesis y estar conmigo durante todo el tiempo que duró el proyecto.

A los sinodales, Dra. Gabriela Parra, M. en C. Georgina Santos, M. en C. Jesús Alvarado y la Biól. Itzia Nieto y por su tiempo y los comentarios críticos realizados al escrito, pero particularmente por el apoyo que me han brindado durante todo este tiempo y a los comentarios del Dr. Gustavo Casas.

Al M. en C. Víctor Aguirre, Oscar Salvatore, y a los Bióls. Adriana Gómez y Roberto García, Eugenia Zarza, Armando Escobedo y Carlina Peña, por sus comentarios, críticas y sugerencias que contribuyeron a esclarecer muchas ideas, pero principalmente por el apoyo incondicional que siempre recibí.

Al Instituto de Biología, UNAM y al Instituto Nacional de Antropología e Historia, Coahuila, por apoyarme económicamente en las salidas que tuve que realizar para este proyecto.

## **Dedico esta tesis...**

A mi madre por enseñarme el gusto por equivocarme, ya que, los triunfos los comparto con los que me quieren pero los errores, esos son míos y de ellos aprendo yo.

A Alfredo y a mi padre por su inmenso amor que me acompaña y alienta siempre, no obstante la distancia.

A toda mi familia por su cariño incondicional, apoyo constante y por la gran confianza que depositan en mí, pero muy particularmente a mi hermano por enseñarme a luchar por lo que ambicionó.

A Aida Téllez y a Oscar Polaco por mostrarme e inculcarme el amor por los diferentes mundos que encierra la biología.

A Pedro y Tonatiuh por sus comentarios poco sutiles, pero directos y sé que afectuosos.

A mis amigos incondicionales Olga Rafael y Lucio por su cariño, solidaridad y por tantas historias juntos, pero particularmente a Lucio por hacerme tía.

A mis amigas Citlali, Andrea y Paola por esas tardes en las que compartimos tantas historias.

A Carlina por su cariño y solidaridad siempre demostrados, por el apoyo constante, por su confianza alentadora y por todo el tiempo compartido.

## RESUMEN

Para determinar a nivel específico los fósiles mexicanos referidos al género *Crocodylus* y poder usarlos como calibradores de hipótesis biogeográficas, se midió el largo y ancho total de los huesos craneales y mandibulares recientes de *C. acutus* y de *C. moreletii* a diferentes niveles ontogenéticos, encontrándose que sólo los huesos: premaxilar, maxilar, yugal, cuadradoyugal y dentario, tienen diferencias entre las dos especies. También se midieron otros caracteres del dentario: la longitud sinfisial, el ángulo intramandibular y la desviación del 11o diente con respecto a la línea media del dentario. Estas medidas se graficaron y con la prueba estadística de comparación de pendientes se seleccionaron los caracteres que diferencian significativamente a las especies.

Del material fósil reportado en la literatura se seleccionaron tres por ser los únicos que cuentan con elementos diagnósticos. Sus medidas se graficaron junto con las medidas del material reciente determinando que son más parecidas a *C. acutus* y refiriéndose a este taxón.

Para reconstruir la historia biogeográfica para el género *Crocodylus* y entender el origen de este taxón en México, se realizó una filogenia con secuencias de DNA mitocondrial que se comparó con hipótesis filogenéticas basadas en morfología, endonucleasas de restricción y congruencia taxonómica de evidencia disponible en la literatura. Con las filogenias se realizaron cladogramas de área, buscando congruencia geográfica con la distribución actual.

La hipótesis de ADN mitocondrial propone a *C. cataphractus* (África) en la base del árbol, derivando después el linaje de *C. niloticus* y *C. palustris* (África y Oeste de Asia) después *C. siamensis* con *C. porosus* (Centro de Asia y Este de Asia), *C. johnstoni* (Australia) y *C. rhombifer* (Cuba) como grupo hermano de *C. acutus* y *C. intermedius* (América y Río Orinoco) y de *C. moreletii* y *C. mindorensis* (Golfo de México e islas Filipinas). Estas relaciones filogenéticas proponen que el origen del género fue en África, Asia, Australia y por último América. La filogenia morfológica también propone que el origen del género fue en África y que las especies americanas son monofiléticas, sin embargo, no resuelve la historia para cada especie. La hipótesis con endonucleasas tampoco resuelve la historia del grupo, pero propone a las especies americanas en dos clados diferentes. La hipótesis construida con toda la evidencia propone que las áreas relacionadas son África con Asia y Asia con América.

A pesar de que *C. acutus* es una especie muy derivada, según la mayoría de las filogenias, la determinación de los fósiles comprueban que ya habitaba el país desde el Plioceno y que su distribución fue más amplia hacia el centro de lo que se conoce en la actualidad. La filogenia molecular plantea que los cocodrilos de Australia son los más relacionados con el linaje americano, lo cual implica un paso transpacífico por una población ancestral a todo el linaje, además de proponer que la llegada de los cocodrilos fue por Centroamérica.

## INTRODUCCIÓN

Los cocodrilos junto con las aves son los últimos linajes vivientes de la subclase Archosauria, en la cual también se encuentran los pterosaurios y dinosaurios (Benton, 1988). El registro fósil más antiguo de los cocodrilos es de aproximadamente 200 millones de años (Brochu, 2003; Carroll, 1988; Clark, 1994;). Los más primitivos pertenecen al suborden Protosuchia, linaje que radió principalmente durante el Triásico Superior, posteriormente, en el Jurásico-Cretácico Temprano aparece el suborden Mesosuchia, grupo del cual deriva el suborden Eusuchia (Brochu, 2003; Carroll, 1988). Todas las especies actuales de cocodrilos, además de otras formas ahora extintas derivaron de los Eusuchia a finales del Cretácico (Brochu, 1999; 2000; 2003; Carroll, 1988; Clark, 1994).

Los cocodrilos se han mantenido en la Tierra durante mucho tiempo, esto se ha atribuido a su condición generalista (Brochu, 1999; Grenard, 1991), la cual, facilita la sobrevivencia cuando se presentan cambios en el entorno, y se ha propuesto que es causada por una baja tasa de mutación en los genomas (Li y Graur, 1999; Field *et al.*, 1988; Law *et al.*, 1977; Olsen *et al.*, 1994). Taplin y Grigg (1989) sugieren que esta es la razón principal, de que el suborden Eusuchia presente pocos caracteres distintivos y poca diversidad taxonómica.

El orden Crocodylia cuenta con tan sólo tres familias: Crocodylidae, Alligatoridae y Gavialidae. La familia Crocodylidae consta de dos géneros *Osteolaemus* con una especie y *Crocodylus*, el género de interés en este trabajo, con 12 especies (Grenard, 1991).

A pesar de que *Crocodylus* cuenta con pocas especies, es un género muy controversial en cuanto a las relaciones filogenéticas que guardan sus especies. Existen distintas hipótesis acerca de las relaciones entre las especies del género (Brochu, 2000; Densmore y White, 1991; Gatesy *et al.*, 1993; Poe, 1996). Las diferentes hipótesis surgen porque en cada una

de ellas se utilizaron caracteres diferentes como son morfológicos externos e internos, moleculares (DNA, proteínas, Longitud de los Polimorfismos de los Fragmentos de Restricción (RFLP por sus siglas en ingles), conductuales, etc., además de utilizarse diferentes métodos para el análisis y para el resumen de resultados (e.g. máxima parsimonia, verosimilitud, etc.). Debido a la escasa diferencia que presentan los cocodrilos en su anatomía, hace que los caracteres morfológicos resulten escasos y subjetivos, por lo que Taplin y Grigg (1989) proponen que se usen datos moleculares.

Las filogenias que incluyen fósiles tienen un problema adicional ya que se trabaja con ejemplares fragmentados, y los únicos caracteres que se pueden utilizar son los óseos. Grande (1985) propone que se utilicen los fósiles para reconstruir hipótesis filogenéticas y biogeográficas, pero condiciona que, los fósiles deben tener una buena determinación. Pues, la falta de determinación de muchos ejemplares y las determinaciones incorrectas, han promovido el estancamiento en el conocimiento pleno de los grupos (Brochu, 2004; Newell, 1959; Rosen, 1985).

En el caso del género *Crocodylus*, las vagas descripciones que se han hecho de los fósiles son consecuencia directa de su grado de fragmentación (Brochu, 1997). Es difícil saber a que especie pertenece un ejemplar, tanto por su mala preservación, como por la similitud que presentan las especies del género entre sí (Densmore y Owen, 1989; Grenard, 1991; Taplin y Grigg, 1989; Sigler ms no pl.).

En México, las determinaciones de los fósiles de *Crocodylus* también son inciertas al grado de que sólo se conoce un ejemplar determinado al nivel de especie como *C. moreletii* por Miller (1980). Miller y Carranza (1988) reportaron dientes, osteodermos y fragmentos postcraneales indeterminados, Smith (1980) y Castillo Cerón (1994; 2000) reportaron dientes y osteodermos fragmentados que seguramente no podrán ser determinado de forma

precisa ya que actualmente no se cuenta con la información necesaria. Rodríguez y Guzmán-Gutiérrez (1991) reportaron dientes y fragmentos mandibulares muy pequeños cuyo valor taxonómico es incierto. Mead (2003) reportó dos dientes a los cuales determina tan solo como *Crocodylus sp*, aunque el autor comenta que por la zona donde se encontraron pudieron pertenecer a *C. acutus*, reconoce que es difícil determinar dientes a nivel de especie.

La falta de estudios detallados sobre la variabilidad que existe entre los elementos óseos de los *Crocodylus*, impide que exista una determinación confiable a nivel de especie. Existen muchos caracteres de este grupo que aun no han sido analizados (Brochu, 1999). A pesar de que los cocodrilos han sido de interés por muchas generaciones, aun falta mucho por conocer acerca de su variación inter- e intra-específica. Si los fósiles fueran determinados satisfactoriamente, podrían ser utilizados como argumentos o como calibradores de las hipótesis históricas del grupo (Brochu, 2000; 2003; Densmore y Owen, 1989; Forey, 1992; Grande, 1985; Poe, 1996; Taplin y Grigg, 1989).

Los fósiles han sido considerados por los neontólogos como argumentos poco valiosos para la construcción de hipótesis filogenéticas y biogeográficas (Mayrs y Giller, 1988; Reynoso, 1998). Debido a que el material es incompleto y por efecto de los datos faltantes, ocasiona poca resolución de los árboles. Sin embargo, la información que proporcionan los fósiles en términos de edad mínima, distribución y grupo taxonómico, no pueden ignorarse, aun cuando contradiga hipótesis generadas por cladogramas con grupos recientes (Reynoso, 1998).

*Crocodylus* es un género que se distribuye en casi todas las zonas tropicales y subtropicales del planeta (Behler y Behler, 1998). Cada especie ocupa zonas alopátridas, adyacentes entre sí o con simpatria restringida de cuanto más dos especies. Las áreas que



ocupa cada especie están tan delimitadas, que con conocer el área de colecta es suficiente para saber de que especie se trata (Álvarez del Toro, 1974).

Grenard (1991) ha denotado que en reptiles es raro encontrar un género con tan pocas especies y con una distribución tan amplia como es el caso del género *Crocodylus* que cuenta con tan sólo 12 especies. Esto ha motivado que los investigadores se interesen en estudiar la biogeografía histórica del grupo. Una de las preguntas más interesantes de responder es, ¿cómo llegaron los *Crocodylus* a América y que eventos históricos están involucrados en los patrones de distribución?

Con base en análisis filogenéticos, se ha sugerido que *Crocodylus* se originó en África y después arribó a América por una dispersión a través del Atlántico (Brochu, 1997). Esta hipótesis, aunque probable, requiere demostrar la presencia de fósiles del género en las partes de Sudamérica más cercanas a África.

Muchos autores han sostenido esta hipótesis pero basándose en argumentos diferentes, tal es el caso de Desmore (1983), quien se basó en argumentos moleculares. En este trabajo se ignora por completo la información de distribución histórica de los fósiles al momento de establecer la hipótesis. A pesar de que Brochu (1997) los usa en sus filogenias, ignora la distribución que proporcionan en su análisis biogeográfico. Los fósiles son datos generalmente olvidados por los biogeógrafos ya que muchos autores no confían en la información que aportan (Grande, 1985; Reynoso, 1998).

Este tema ha sido controversial no sólo en cocodrilos, sino en todos los organismos. Croizat (1964) considera que los datos que aportan los fósiles a estudios sistemáticos y biogeográficos son pocos y equívocos; sin embargo, Grande (1985) al revisar la importancia de fósiles en trabajos sistemáticos y biogeográficos encontró que “proveen taxones adicionales que pueden agregar nuevos datos morfológicos y ontogenéticos a los ya



recopilados por las especies actuales, proveen taxones adicionales que incrementan los rangos biogeográficos conocidos, ayudan a establecer una edad mínima para el taxón, y pueden ser examinadas para crear patrones biogeográficos no reconocidos en grupos recientes” (Grande 1985:235). Además, este autor argumenta que al trabajar únicamente con taxones actuales se hacen conjeturas hacia el pasado, que de no ser avaladas por los fósiles carecerían de veracidad y sustento objetivo. Inicialmente los cladistas sugirieron omitir la información de los fósiles (Cracraft, 1979; Forey, 1992), lo que implicaría evadir pruebas que refuten las reconstrucciones, sesgando la información y evitando la construcción de hipótesis robustas y falseables (Brochu, 1997; Padian *et al*, 1994; Reynoso, 1998).

## **OBJETIVOS**

### **Objetivos generales**

Determinar los fósiles de cocodrilos hasta el nivel de especie con base en la caracterización de cráneos de *Crocodylus acutus* y *C. moreletii* actuales, y usar dichos fósiles como calibradores de hipótesis biogeográficas basadas en filogenias.

### **Objetivos particulares**

- Crear un método confiable para determinar a las especies fósiles del género *Crocodylus* basada en morfometría craneal de series ontogenéticas de las especies actuales mexicanas.
- Determinar el material fósil del género *Crocodylus* reportado en México con base en el análisis de sus rasgos morfométricos.
- Reconstruir la filogenia del género *Crocodylus* con base en DNA mitocondrial.

- Discutir la historia biogeográfica del género *Crocodylus* basado en la nueva filogenia y algunas reportadas anteriormente.
- Proponer una hipótesis sobre la llegada de *Crocodylus* a México considerando la evidencia fósil.

## **JUSTIFICACIÓN**

Los principales problemas de la determinación de los fósiles de cocodrilos terciarios y cuaternarios son: a) que las especies de *Crocodylus* son muy similares entre si y la ausencia de información detallada para diferenciar de manera cuantitativa a las especies actuales, y b) lo fragmentario del material fósil, debido a esto es importante generar un método que facilite la determinación específica de los fósiles, particularmente para las especies mexicanas. Poder determinar correctamente los fósiles de cocodrilos fósiles es importante en la reconstrucción de hipótesis biogeográficas del grupo.

## ANTECEDENTES

### Morfología y distribución de cada especie del género *Crocodylus*

El género *Crocodylus* se caracteriza porque el cuarto diente mandibular es particularmente grande y que es alojado en una escotadura maxilar expuesta dorsalmente con el hocico cerrado, la alternancia de los dientes inferiores con los superiores y la fórmula dentaria de 17 a 19/15 en cada rama mandibular y maxilar (Ross, 1989; Rue, 1994). El prefrontal no hace contacto con el maxilar y el cuadradoyugal presenta una espina con la que se une al cuadrado. Los palatinos se encuentran entre las fosas terigoideas y se extienden en una línea recta de la parte posterior a la anterior del cráneo, además los espleniales no forman parte de la sínfisis mandibular. Tienen huesos palpebrales o supraorbitales, además de protuberancias longitudinales frente a los ojos que le da forma cóncava a la cabeza, en vista lateral. Los osteodermos occipitales varían de cuatro a dos, las series de escudos cervicales son sólo dos y las series transversales de escudos dorsales varían de 15 a 17. Las crestas caudales dobles van de 17 a 20 y las crestas caudales sencillas de 16 a 22. Externamente el paladar es generalmente amarillo aunque con diferentes matices, el iris también varía de matiz pero siempre es de color amarillo. Cuando presentan manchas en el vientre, están en los costados (Behler y Behler, 1998; Guzmán, 1973).

Las diferencias entre las especies de *Crocodylus* se basan en longitudes totales, cambios de proporciones, formulas dentarias o en diferencias de color de estructuras que usualmente no se fosilizan como son la piel o los ojos (Rue, 1994), pero son pocas las características que distinguen plenamente a las especies del género.

A continuación se enlistan las especies que componen al género *Crocodylus*, sus características más importantes y sus áreas de distribución:

*Crocodylus cataphractus*. Se caracteriza por tener empalmados los osteodermos occipitales con la armadura dorsal y por la presencia de tres o cuatro hileras occipitales conformadas por tan sólo dos osteodermos (Grenard, 1991). Normalmente mide alrededor de 2.5 metros pero se han reportado ejemplares de hasta 4.2 metros. Tiene una formula dentaria de 13-14 maxilar y 15-16 mandibular (Alderton, 1998). Habita en la zona tropical del Oeste y Centro de África, cubriendo Angola, Benin, Burdina Faso, Camerún, Republica Central de África, Chat, Costa de Marfil, Republica Democrática de Congo, Guinea Ecuatorial, Gabón, Gambia, Ghana, Guinea, Guinea Bissau, Liberia, Malí, Mauritania, Nigeria, Senegal, Sierra Leona, Tanzania, República Unida de Togo y Zambia. La colonia más grande reportada es la del lago Tanganita. Esta especie tolera moderadamente la salinidad aunque no se le encuentra comúnmente en los mares (Behler y Behler, 1998).

*C. intermedius*. Tiene una nariz delgada, convexa y un arreglo simétrico de la armadura dorsal que diferencia a esta especie de las otras americanas. Los adultos miden 5 metros en general y tienen la formula dentaria de 14 maxilares y 15 mandibulares (Alderton, 1998). Se encuentra solamente en el río Orinoco y sus afluentes (Grenard, 1991; Behler y Behler, 1998).

*C. johnstoni*. Tiene una nariz delgada y cónica. Es generalmente de color café con el vientre claro, además de presentar bandas oscuras en la cola y manchas en el cuerpo (Grenard, 1991). Es una especie muy pequeña, normalmente mide 2.0 metros. El ejemplar más grande reportado es de 2.5 metros (Alderton, 1998). Habita en el noroeste de Australia y Queensland principalmente en el río McKinley, debido a su preferencia dulceacuícola (Behler y Behler, 1998).

*C. mindorensis*. Tiene una nariz ancha y un dorso grande además de escamas en la garganta no presentes en ninguna otra especie del Pacífico (Grenard, 1991). Los machos no

sobrepasan los 3 metros y presentan una formula dentaria de 13–14 maxilares y 15 mandibulares (Alderton, 1998). Está restringida a las Islas Filipinas de Luzón, Mindoro, Masbate, Mindanao, Samar, Negros, Busuanga y Jolo en el Archipiélago Sulu. Habita preferentemente en agua dulce (Behler y Behler, 1998).

*C. niloticus*. Presenta un cráneo largo y delgado. Los adultos son uniformemente oscuros en el cuerpo. Tiene bandas claras y oscuras en la cola y todo el abdomen es de color claro (Grenard, 1991). Generalmente esta especie mide alrededor de los 4 metros y tienen una formula dentaria de 13-14 maxilar y 14-15 mandibular (Alderton, 1998). Se distribuye en Angola, Benin, Botswana, Bursina Faso, Burundi, Camerún, Republica Central de África, Chad, Congo, Egipto, Etiopía, Guinea Ecuatorial, Gabón, Gambia, Ghana, Guinea, Guinea Bussau, Costa de Marfil, Denia, Liberia, Madagascar, Malawi, Malí, Mozambique, Mauritania, Namibia, Níger, Nigeria, Rwanda, Senegal, Sierra Leona, Somalia, Togo, Uganda, Zaire, Zambia y Zimbabwe. Se distribuyen en ríos o lagos pequeños (Behler y Behler, 1998).

*C. novaeguineae*. Alcanza una longitud máxima de 3.5 metros en machos y máximo de 2.7 metros en hembras pero generalmente son más pequeños. El hocico es relativamente estrecho. La coloración del cuerpo es de pardusca a gris, con bandas oscuras en el cuerpo y la cola que son más evidente en animales más jóvenes (Alderton, 1998). Habita únicamente en las islas de Nueva Guinea, Papua, Irán y Java. Debido al aislamiento geográfico se han reconocido dos poblaciones (Behler y Behler, 1998).

*C. palustris*. Se caracteriza por tener la nariz más ancha y pesada, además de un aro de escudos alargados en la garganta. Mide aproximadamente 4 metros y tiene una formula dentaria de 14 maxilares y 15 mandibulares. Es de color café con bandas transversales

oscuras en el cuerpo y cola (Alderton, 1998). Vive en el norte de India, Indonesia, este de Irán, Pakistán, Nepal, Bangla Desh, el Archipiélago Sunda y el sur de Sri Lanka. Habita en cuerpos de agua dulce (Behler y Behler, 1998).

*C. porosus*. Esta especie tiene una cabeza relativamente grande y pesada con un par de crestas corriendo oblicuamente desde las orbitas hasta el centro de la nariz (Grenard, 1991). Las escamas laterales son ovaladas, mientras que las ventrales son rectangulares y más pequeñas. Las hembras no pasan de 3 metros, pero los machos pueden rebasar los 5 metros. Tiene una fórmula dentaria de 13-14 maxilares y 15 mandibulares. (Alderton, 1998). Esta especie frecuenta las playas de Australia, Bangla Desh, Brunei, Myanmar, Camboya, China, India incluyendo las Islas Andaman, Indonesia, Malasia, Palaú (Islas Carolina), Nueva Papua, Guinea, Filipinas, Singapur, Sri Lanka, Islas Salomón y Vietnam. Su vida y alimentación dependen básicamente del mar y pueden llegar a desplazarse varios kilómetros por esta vía (Behler y Behler, 1998).

*C. rhombifer*. El cráneo de esta especie es marcadamente corto y la elevación de la nariz comienza desde los ojos y llega al nostrilo externo. Presenta elevaciones delgadas en la caja craneana (Grenard, 1991). Miden generalmente 3.5 metros, pero se tienen reportes de hasta 5 metros. Tienen una fórmula dentaria de 13-14 maxilar y 15 mandibular (Alderton, 1998). Vive en los pantanos de Zapata e Isla de la Juventud en Cuba y no presenta en ningún momento actividad en el mar (Behler y Behler, 1998).

*C. siamensis*. Se caracteriza por tener más escamas transversales en la garganta que ninguna otra especie y una nariz muy ancha. Los machos alcanzan hasta los 4 metros y presentan una fórmula dentaria de 13-14 maxilares y 15 mandibulares (Alderton, 1998). Se

encuentra en Tailandia, Laos, Kampuchea, Vietnam, Malasia, Camboya y algunas islas de Indonesia. Se distribuye en ríos o lagos preferentemente (Behler y Behler, 1998).

Las especies mexicanas son las de especial interés para este trabajo, a continuación se presenta los caracteres que se pueden utilizar tanto para distinguir poblaciones actuales su distribución dentro de la Republica Mexicana.

*C. moreletii*. Los adultos no son mayores de 3.5 metros de longitud y tienen cuatro escudos en las series cervicales, de 16 a 22 escudos en la décima serie ventral, y de 16 a 22 crestas caudales sencillas (Sigler ms. no publ.). En esta especie la coloración dorsal es variable y va de amarillo verdoso a castaño oscuro. Los costados son de color más claro. A veces presenta manchas pardas que cubren casi completamente al animal que nunca son aisladas. En los jóvenes se pueden formar bandas blancas o amarillas. La mandíbula no presenta manchas en los adultos. El iris es verde amarillento (Alderton, 1998; Ross. 1989). Los adultos presentan elevaciones longitudinales frente a los ojos. Las proporciones largo-ancho del maxilar corresponden a 3:1 (Sigler ms no publ.). La sutura premaxilo-maxilar en el paladar forma con la sutura intermaxilar un ángulo de 90° aproximadamente (Guzmán, 1973).

Se puede encontrar en la costa del Golfo de México, desde el norte y centro de Tamaulipas hasta la península de Yucatán, Belice y la región Petén de Guatemala. En México ha sido reportado para los estados de Campeche, Chiapas, Oaxaca, Quintana Roo, Tabasco, Tamaulipas, Veracruz, Yucatán, y se sabe que llega a vivir en los ríos de San Luís Potosí. Recientemente introducido a algunos estados del Pacífico como Sinaloa y Colima con fines comerciales (Figura 1). Se le encuentra en arroyos, ciénegas, lagunas dentro de los bosques y selvas, ríos de corriente lenta y rara vez caudalosa. No existen reportes de su

presencia en aguas salobres. Es común tanto en aguas claras como turbias, pero siempre con abundante vegetación (COMACROM, 2000).



**Figura 1. Distribución de *Crocodylus moreletii* en México (COMACROM, 2000).**

*C. acutus*. Los adultos llegan a medir hasta 6 metros de largo total. Las series transversales de escamas ventrales van de 27 a 31. Presenta escudos en las series cervicales 4-1/2-1/2-2/3-2. Las crestas caudales sencillas varían de 16 a 19. Los escudos en la décima serie ventral van de 14 a 20 y los escudos occipitales de 2 a 4 (Sigler ms. no publ.). La coloración dorsal es verde grisácea o verde olivo, y en algunos casos amarilla con manchas pardas aisladas. En jóvenes las manchas forman bandas transversales, más numerosas en la cola. Los individuos viejos tienen un color gris mate con el vientre claro, que puede presentar manchas, sobre todo en las zonas cercanas a los costados. El iris en jóvenes es verde, pero en adultos adopta un tono amarillento (Alderton, 1998; Ross, 1989). Los adultos presentan un perfil convexo en la parte media del cráneo debido a una elevación longitudinal que va de la parte media de la mandíbula superior al frente de los ojos



(Alderton, 1998). El hocico tiene una proporción maxilar del largo contra ancho de 3.2:1 (Sigler ms no publ.). La sutura premaxilo-maxilar en el paladar forma un ángulo de 45° aproximadamente con la sutura maxilar (Guzmán, 1973).

Se distribuye en las costas del Pacífico desde México hasta Perú y por el Atlántico, en el sur de Florida, Islas Caimán, Cuba, República Dominicana, Haití, Jamaica, Hispaniola, Isla de Pinos, Margarita, Martinica, Trinidad y Colombia y Venezuela en el continente.

En México ha sido reportado para los estados de Sinaloa, Nayarit, Jalisco, Colima, Michoacán, Guerrero, Oaxaca, Chiapas, Yucatán, Quintana Roo y las islas Marías (Figura 2). Vive en lagunas costeras, esteros, marismas, canales, manglares e incluso en costas y mar abierto. Posiblemente se le puede encontrar en pantanos habitando la parte interior del país y en los ríos de la Depresión Central a más de 100 kilómetros del Océano Pacífico. (COMACROM, 2000).



**Figura 2. Distribución de *Crocodylus acutus* en México (COMACROM, 2000).**

La distribución de esta especie está delimitada hacia el norte por su baja tolerancia a las bajas temperaturas, ya que se ha comprobado que no soporta menos de 18°. El límite de la distribución de *C. acutus* está localizado en la Bajonea, Sinaloa, a pesar que se encontró un ejemplar en el Río Mayo, Sonora. Casas y Reyna (1994) argumenta que debido a los requerimientos metabólicos de la especie, no es posible que existan poblaciones habitando normalmente en este río, ya que las temperaturas reportadas han sido de hasta 7° C en el mes de enero.

### **Registro paleontológico de *Crocodylus***

Se han reportado fósiles del género *Crocodylus* en todo el mundo, generalmente dientes, osteodermos o fragmentos postcraneales que han servido para corroborar que la distribución cosmopolita del género se dio desde las primeras etapas de su diversificación en el Cretácico Tardío o Paleoceno (Clark, 1994). Sin embargo, no todo este material ha sido determinado al nivel de especie, debido a que los pocos caracteres osteológicos distintivos en los cocodrilos se encuentran en el cráneo y la mayoría del material fósil son huesos postcraneales.

Brochu (2000, 2003) realizó una de las revisiones más completas del material fósil reportado como *Crocodylus* en todo el mundo (Cuadro 1).

**Cuadro 1. Material fósil de *Crocodylus* reportados en todo el mundo excepto México (Brochu 2000).**

Especie	País	Edad	Referencia
<i>C. cataphractus</i>	Uganda	Mioceno	Pickford, 1994
<i>C. johnstoni</i>	Australia	Pleistoceno	Willis y Molnar, 1988
<i>C. moreletii</i>	Guatemala	Pleistoceno	Mool, 1959
<i>C. niloticus</i>	Kenia	Plioceno	Tchernov, 1986
<i>C. palaeoindicus</i>	India	Mioceno-Pleistoceno	Brochu, 2000
<i>C. palustris</i>	India	Mioceno-Plioceno	Badam, 1973
<i>C. porosus</i>	Australia	Mioceno	Molnar, 1979
<i>C. rhombifer</i>	Cuba	Pleistoceno	Varona, 1984
<i>C. siamensis</i>	Java	Pleistoceno	Müller, 1923

En México también se han realizado revisiones del material fósil asignado a *Crocodylus* (Reynoso ms no publ.). De acuerdo con estos datos (Cuadro 2) sólo el material estudiado por Miller (1980) ha sido determinado a nivel de especie, mientras que los demás fósiles sólo se han referido como *Crocodylus sp.* o *cf. Crocodylus*.

Las determinaciones del material mexicano han resultado ser superficiales, esto se atribuye a la falta de estudios especializados sobre caracteres diagnósticos en los fósiles (Brochu, 2003) y debido a la similitud que existe entre las especies mexicanas de *Crocodylus* actuales (Sigler, ms no publ.).

**Cuadro 2. Reportes de material fósil encontrado en México.**

<b>Especie</b>	<b>Edo.</b>	<b>Localidad</b>	<b>Alojamiento</b>	<b>Edad</b>	<b>Referencia</b>
<i>cf. Crocodylus</i>	Hgo	Ranchería Zietla	UAEH	Mioceno Tardío	Castillo-Cerón, 1994; 2000
<i>cf. Crocodylus</i>	Jal	Tecolotlán	IGCU	Pleistoceno	Miller y Carranza, 1988
<i>Crocodylus sp.</i>	Jal	Tecolotlán	IGCU	Cenozoico Tardío	Miller y Carranza, 1988
<i>Crocodylus moreletii</i>	BCS	Formación las Tunas	IGCU	Plioceno Tardío	Miller, 1980
<i>Crocodylus sp.</i>	Jal	Cantera Jocatepec	UMMP	Plioceno Tardío-Pleistoceno Temprano	Smith, 1980
<i>Crocodylus sp.</i>	Jal	Tecolotlán	Col. Part.	Plioceno	Rodríguez y Guzmán Gutiérrez, 1991
<i>Crocodylus sp.</i>	Son	Río de Moctezuma	Col. Part.	Pleistoceno	Mead, 2003

### **Estudios filogenéticos del género *Crocodylus***

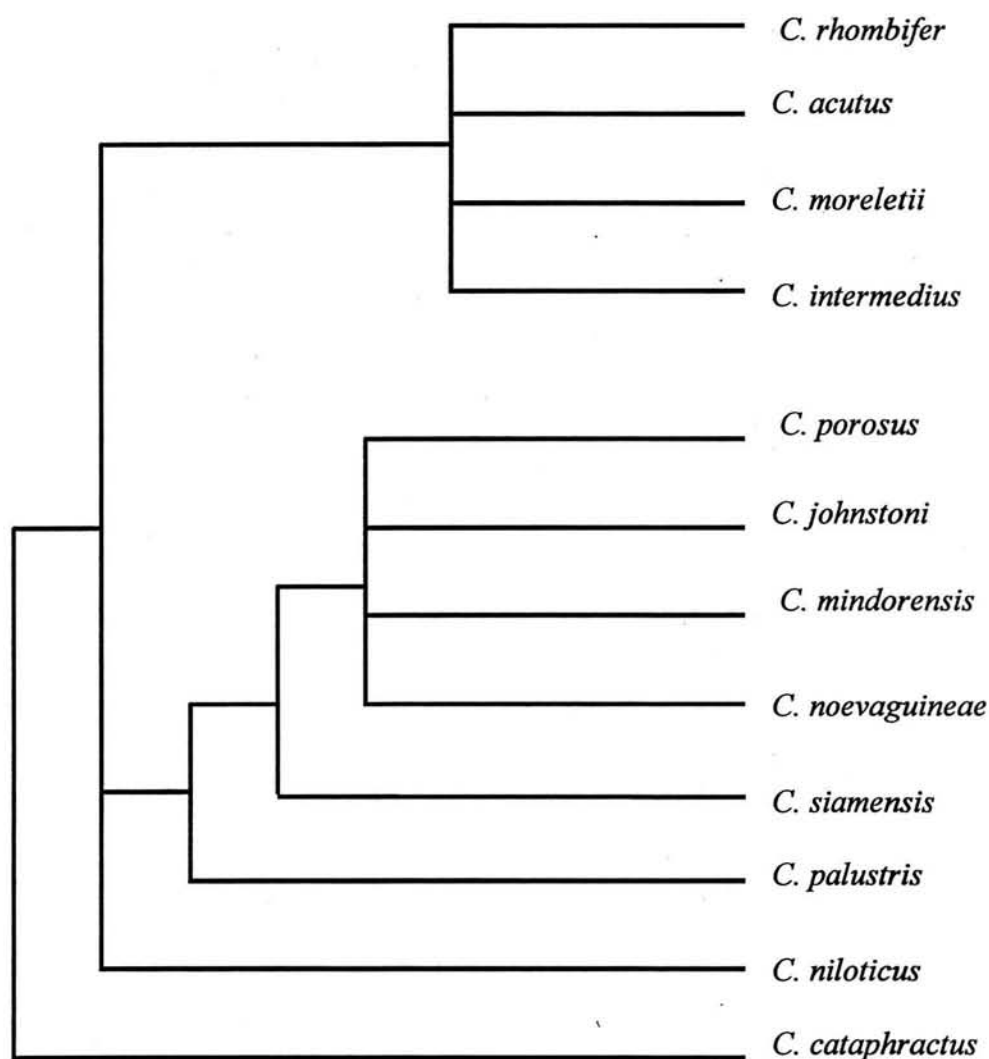
Se han propuesto a la fecha, varias hipótesis filogenéticas que tratan de explicar las relaciones entre las especies del género *Crocodylus*, pero todas son diferentes entre sí. Esta inconsistencia podría atribuirse al uso de diferentes tipos de caracteres.

Hasta hace algún tiempo, todas las filogenias se realizaban con caracteres morfológicos. Estos caracteres son fácilmente observables, permiten la diferenciación de la variación intraespecífica e interespecífica y son los únicos que pueden ser utilizados en fósiles (Reynoso, 1998). Sin embargo, son pocos los caracteres morfológicos que

diferencian a las especies del género *Crocodylus*, haciendo que las filogenias propuestas, sean poco resueltas.

Una de las últimas filogenias morfológicas propuestas para el género es la de Brochu (2000), quién adicionó datos del registro fósil presentándose las relaciones que guardan entre sí las especies del género *Crocodylus* (Figura 3). Para su análisis utilizó máxima parsimonia en una matriz de 23 especies vivientes y 44 extintas, dando un total de 67 taxones y 164 caracteres osteológicos. La filogenia se realizó con una búsqueda heurística con 10 repeticiones reportando el consenso estricto de 4311 árboles con una longitud de 472 y un índice de consistencia de 0.430. Finalmente, probó la robustez de sus resultados usando *bootstrap* con 1000 replicas. En este proyecto solo se analizaron las ramas que contienen al género *Crocodylus*, esto se decidió con base en la monofilia reportada por Brochu (2000) para el género.

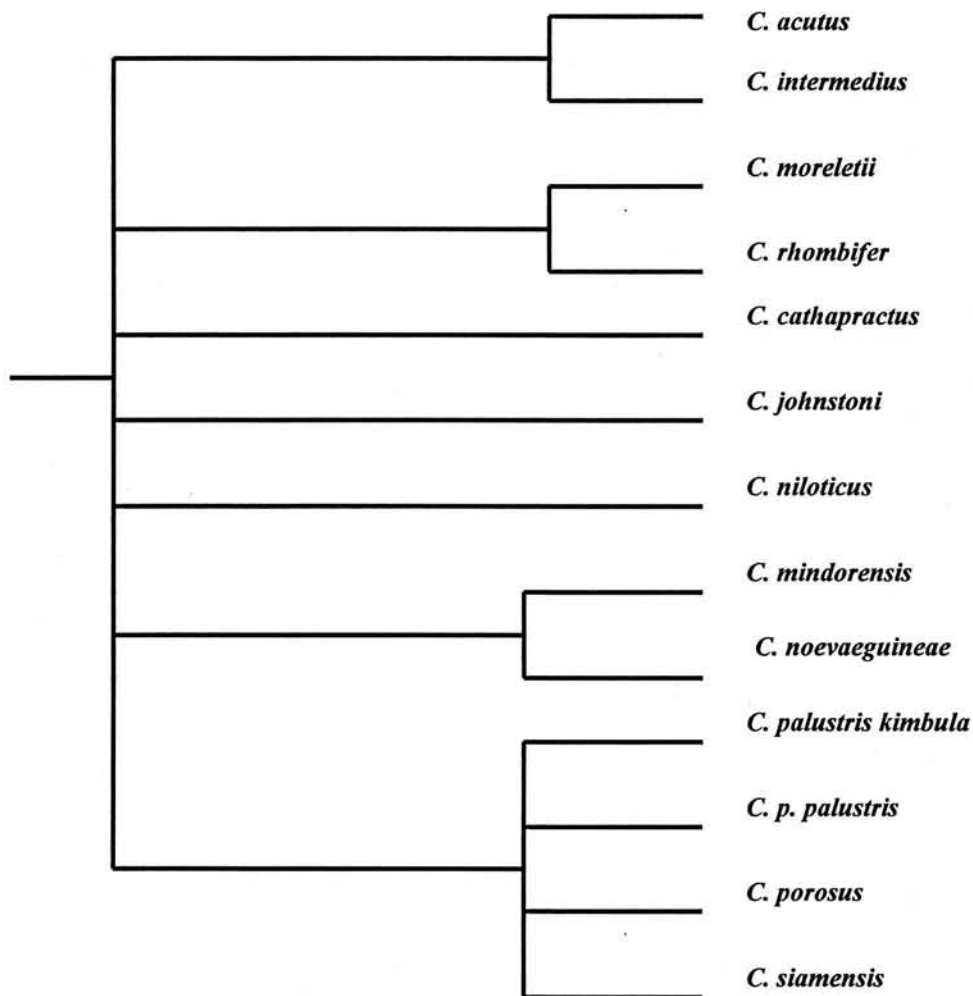
La filogenia propone a *Crocodylus cataphractus* como especie basal, hermana de una tricotomía que incluye a *C. niloticus*, el linaje de las especies asiático-australianas y el linaje de las americanas, suportado por el 57% de lo árboles en la prueba de *bootstrap*. En el clado de las especies asiático-australianas se encuentra a *C. palustris* como grupo hermano de *C. siamensis*, que es a su vez grupo hermano de la politomía donde se encuentra *C. noevaeguineae*, *C. mindorensis*, *C. johnstoni* y *C. porosus*, esta última soportada en 75% de los árboles de *bootstrap*. En el caso del linaje americano se ubica en una politomía soportada por 55% de los árboles *bootstrap*, *C. rhombifer*, *C. acutus*, *C. moreletii* y *C. intermedius*.



**Figura 3. Cladograma del género *Crocodylus* realizado con caracteres morfológicos (Brochu, 2000).**

Las filogenias con caracteres moleculares son una opción ampliamente recomendada para el género *Crocodylus* (Taplin y Grigg, 1989; Densmore y Owen, 1989), ya que al tratarse de una mayor cantidad de caracteres, se cuenta con más información de la que aporta la morfología (Lake, 1990; Christen, 1994; Field *et al.*, 1988). Una de las últimas filogenias moleculares reportadas, es el trabajo de Densmore y White (1991) realizada con endonucleasas de restricción mitocondrial y ADN ribosomal obtenido del núcleo (Figura.

4). Ellos utilizaron fragmentos de ADN ribosomal y mitocondrial cortados con enzimas de restricción.



**Figura 4. Cladograma realizado con endonucleasas de restricción (Densmore y White, 1991).**

Densmore y White (1991) realizaron la búsqueda de árboles por *branch and bound* en PAUP versión 3.0. La Figura 4 es el resultado de un consenso estricto realizado entre 12 árboles igualmente parsimoniosos con una longitud de 104 pasos y un índice de consistencia de 1.0. A pesar de que en la publicación los autores señalan haber realizado

una prueba de *bootstraps*, no presentaron los valores de soporte en ninguno de los clados del árbol.

Densmore y White en su análisis filogenético, enraizaron con *Osteolaemus* como grupo externo. En el primer clado existe una politomía que propone el origen simultáneo de siete ramas en las cuales se encuentran todas las especies del género *Crocodylus* (Figura 4). Debido a la presencia de dicha politomía el árbol aporta poca información acerca de la historia filogenética del género. Sin embargo, este árbol muestra resueltos los clados de las especies americanas siendo *C. acutus* hermano de *C. intermedius* y *C. moreletii* de *C. rhombifer*, pero no da solución con respecto a la interrelación de los dos clados.

Poe (1996) obtuvo una filogenia utilizando toda la evidencia disponible. Realizó un consenso a partir del análisis por separado de RFLP's aplicados a la subunidad 18S y 28S de ARN ribosomal, a ADN mitocondrial y la secuencia de la subunidad 12S de ADN mitocondrial, número cromosómico, morfología externa, y dentición y osteología, (Figura 5).

Este cladograma propone dos clados principales para el género. Por una parte, un ancestro común para *C. cathaphractus*, *C. niloticus*, *C. johnstoni*, *C. siamensis*, *C. rhombifer*, *C. noevaeguineae* y *C. mindorensis* y por la otra un ancestro común para *C. palustris*, *C. porosus*, *C. moreletii*, *C. acutus* y *C. intermedius*.

A los caracteres obtenidos para las subunidades 18S, 28S, los RFLP's mitocondriales y los de morfología, les dio el mismo peso, mientras que las secuencias de la subunidad 12S, la analizó bajo una gran variedad de métodos: dando diferente peso a las transiciones y transversiones, alineando las regiones ambiguas con inclusiones o exclusiones, y tomando a los *gaps* como simples eventos de inserción o supresión.



Después de haber corrido los análisis por separado Poe aplicó la prueba de Templeton para encontrar caracteres incomparables, después obtuvo los índices de inconsistencia de Mickevich y Farris, y Miyamoto (Kluge, 1993) entre los grupos de caracteres y con los índices de inconsistencia pudo darles diferente pesos a los caracteres para estandarizar el análisis. Finalmente buscó el árbol que presentara mayor sustento comparando rama por rama entre todos los árboles individuales, eligiendo a las más consistentes.

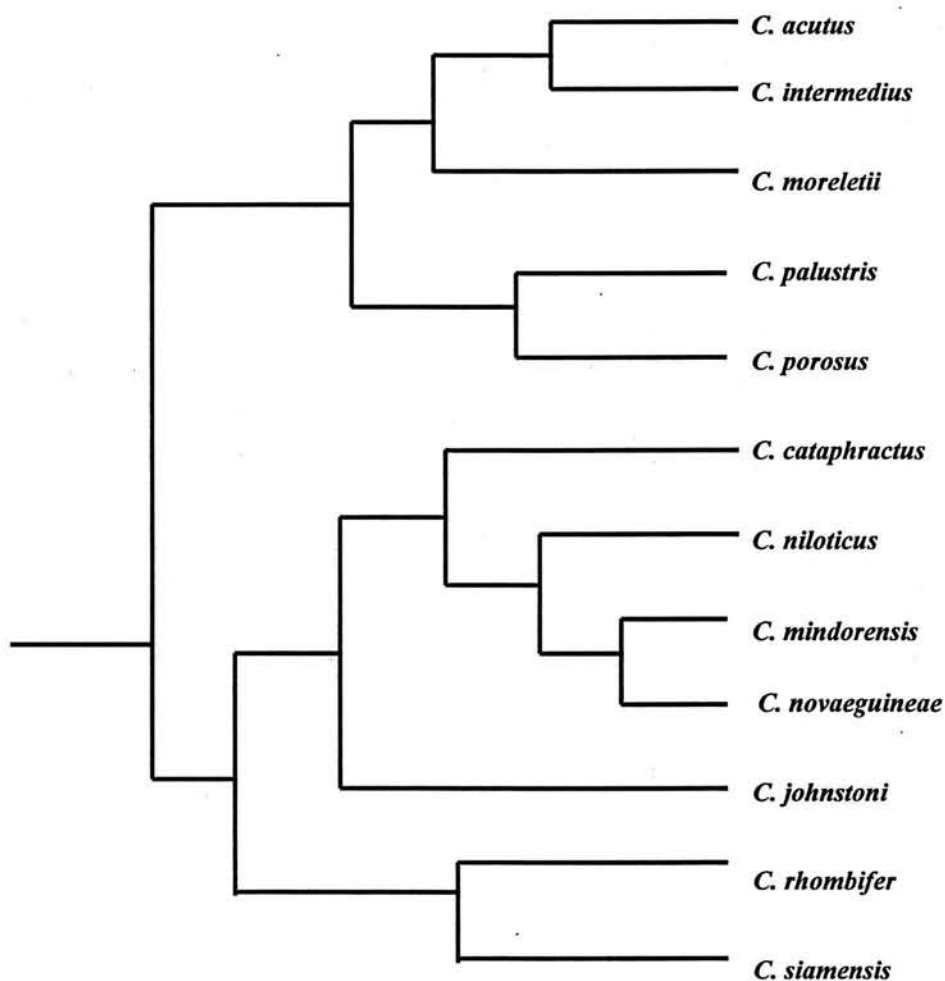


Figura 5. Cladograma realizado con toda la evidencia disponible (Poe, 1996).

Las tres hipótesis anteriores fueron construidas con diferente evidencia. La de Brochu (2000) se basa completamente en caracteres morfológicos, pero combina grupos recientes con extintos, Densmore y White (1991) utilizan únicamente moléculas pero mezclan dos tipos completamente diferentes de moléculas, y Poe (1996) mezcló varios tipos de caracteres tanto morfológicos como moleculares generando un árbol congruente. Es interesante notar que a pesar de la gran cantidad de información que existe sobre el género *Crocodylus*, no se haya llegado a un consenso sobre sus relaciones filogenéticas.

### **Hipótesis biogeográficas reconstruidas para *Crocodylus***

Un resultado hasta ahora ignorado en los trabajos de sistemática de *Crocodylus* es la parte de la biogeografía. Muchos trabajos biogeográficos actuales no toman en cuenta el aspecto de la distribución histórica del grupo, concluyendo con información incompleta (Casas, 1997). Sin embargo, mas grave es aún que se hayan realizado trabajos biogeográficos basados meramente en distribuciones sin tomar en cuenta las relaciones filogenéticas (e.g. Casas, 1997; Guzmán, 1973).

Densmore (1983) propuso para *Crocodylus* una dispersión transoceánica en el Post-Plioceno, por medio de una forma ancestral tolerante al agua marina. Taplin y Grigg (1989) al estudiar diversos fósiles de cocodrilos que incluyeron *Eusuchia* primitivos y *Crocodylus*, lograron reconocer impresiones donde actualmente se encuentran las glándulas de sal. Esto sugiere que las glándulas de sal son un carácter ancestral y que en general los cocodrilos de agua dulce se originaron de una línea adaptada al agua salada argumentando que la tolerancia a la salinidad les permitió desplazarse por aguas marinas. Desgraciadamente la

lejanía taxonómica del género *Crocodylus* con esas formas, impiden generalizar dicha hipótesis.

Brochu (1997) propone con base en la filogenia que realizó con especies actuales y fósiles que el origen del género *Crocodylus* fue en África y que las especies del nuevo mundo son el resultado de una dispersión en el Mio-Plioceno.

Para México los trabajos acerca de la historia biogeográfica de los *Crocodylus* son particularmente escasos. Casas (1997) propuso a *C. acutus* como la especie más reciente debido a la carencia de fósiles. Sugiere que el ancestro de *C. acutus* se originó en algún lugar de Centroamérica y que tenía la posibilidad de recorrer grandes distancias ya que el paso por aguas oceánicas no debió haber sido un obstáculo. Propone dos hipótesis para explicar la llegada de *C. acutus* a México: 1) que la especie ya existía en las costas del Pacífico antes del cierre del portal marino de Centroamérica en el Plio-Pleistoceno o 2) que se trató de una invasión reciente a través de las costas de Panamá atribuyéndolo a la dispersión activa que presenta la especie. Sin embargo, no existe registro fósil en ninguna parte de Centroamérica que sea referido a *C. acutus*.

Otro trabajo donde toca la llegada de los cocodrilos a México, es la tesis de Licenciatura de Guzmán (1973), donde se distingue la presencia de dos linajes diferentes de cocodrilos americanos: los de hocico alargado y los de hocico chato (longirrostrinos y brevirrostrinos). En este trabajo se menciona el paso de norte a sur de los longirrostrinos y de sur a norte de los brevirrostrinos, pero no se presentan evidencias que soporte ninguna de sus dos ideas.

## MÉTODO

### Identificación de caracteres craneales para diferenciar entre las especies mexicanas de *Crocodylus*

Para encontrar las diferencias que existen entre las especies actuales de *Crocodylus acutus* y *C. moreletii* se midieron los huesos craneales y mandibulares en una serie ontogenética por especie. Las series ontogenéticas se formaron con especímenes de tamaños equiparables por especie, considerando que siete estadios cubren satisfactoriamente la ontogenia de los cocodrilos. Las medidas se tomaron con base en largos y anchos totales y fueron respetadas en los siete cráneos medidos para cada especie.

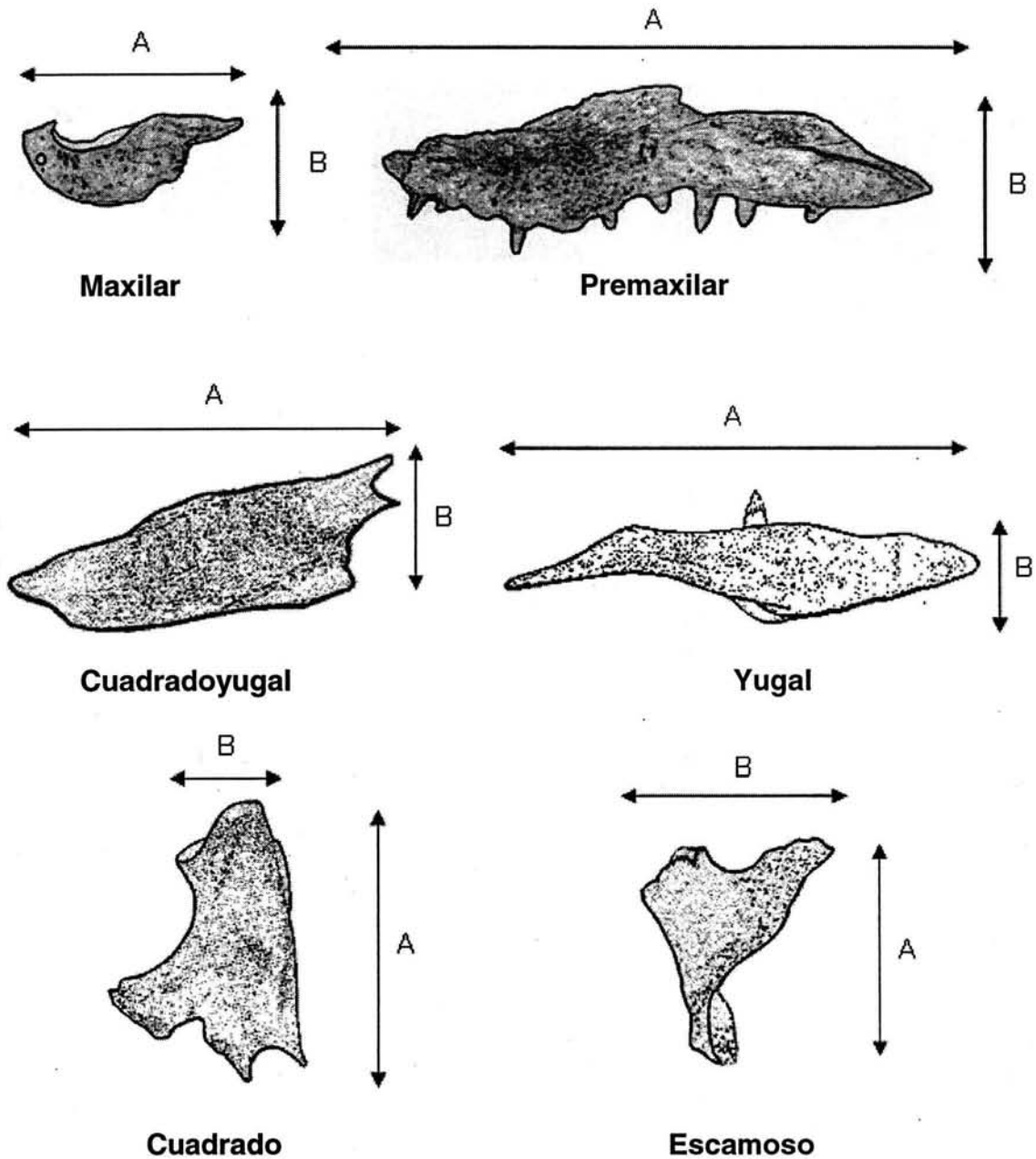
Así mismo, se utilizó como material de comparación cuatro ejemplares de *C. moreletii* (números de catalogo: 3628, 5287, 5286, 3629) del Laboratorio de Arqueozoología, Instituto Nacional de Antropología e Historia, Ciudad de México. Un ejemplar de *C. moreletii* (número de catalogo 10-252497) perteneciente al Museo de Sitio “Templo Mayor”, INAH. Dos ejemplares de *C. moreletii* pertenecientes a la colección particular del Biol. Gabriel Barrios. Seis ejemplares de *C. acutus* procedentes de la colección particular del MVZ Luis Sigler, Zoológico Miguel Álvarez del Toro, Tuxtla Gtz., Chiapas. Un ejemplar de *C. acutus* perteneciente al acervo óseo de la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles del Instituto de Biología, UNAM.

**Morfometría.** Las medidas de largos y anchos totales fueron tomadas en el premaxilar, maxilar, yugal, cuadrado, cuadradoyugal, escamoso, parietal, frontal, prefrontal, lacrimal, postorbital, palatino, terigoides, ectoterigoides, supraoccipital, paraoccipital, basioccipital, esplénial, dentario, angular, surangular y articular (Figura 6). También se midieron otros caracteres que se encuentran en el dentario: la longitud de la sínfisis (Figura 7), la

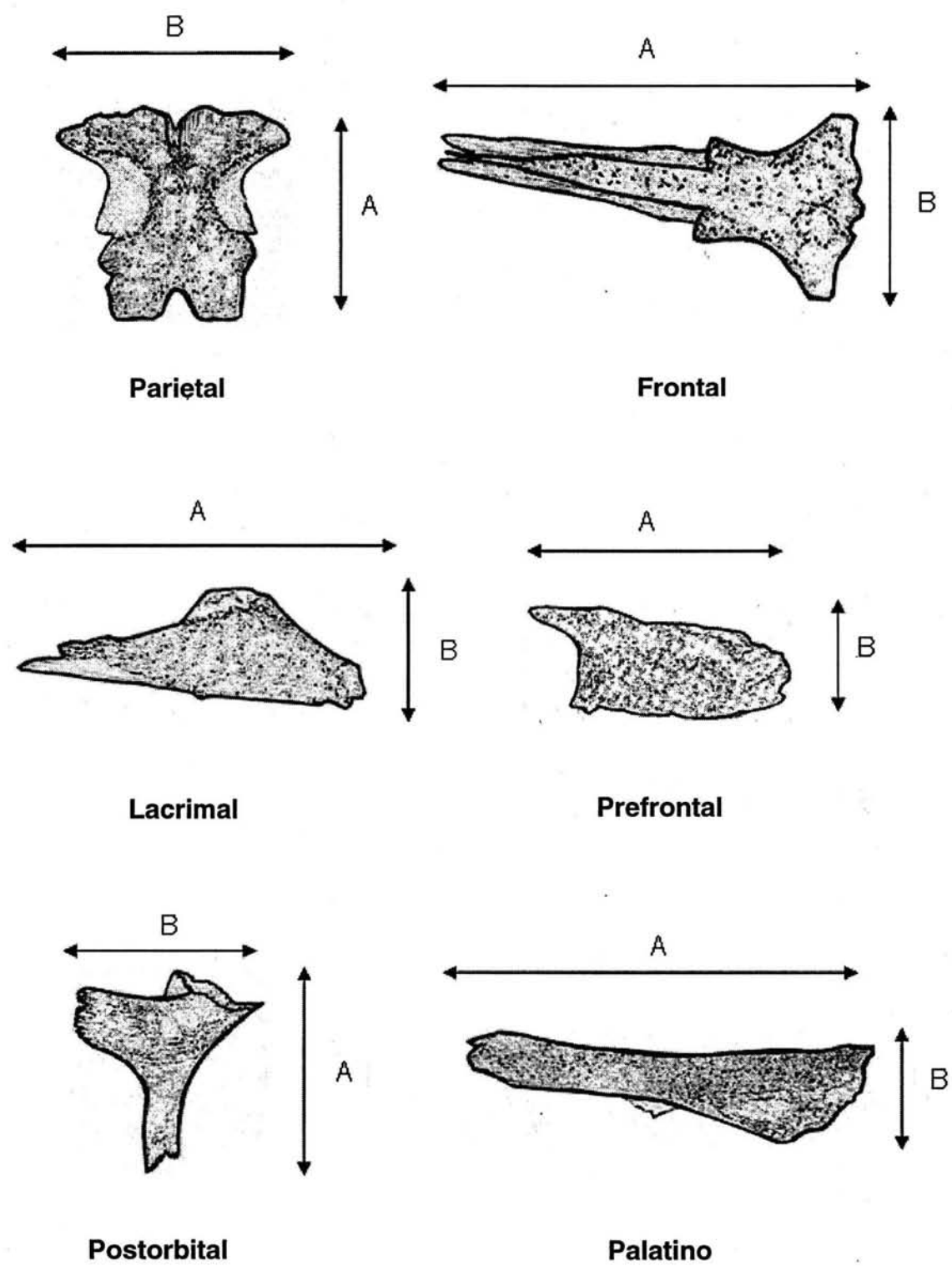
desviación del 11° diente con respecto a la línea media del dentario (Figura 8) y el ángulo intramandibular (Figura 9).

La longitud total de la sínfisis se midió del borde anterior de los dentarios al borde posterior siguiendo la sutura de las dos ramas mandibulares (Figura 7). Para cuantificar la desviación del 11o diente con respecto a la línea media del dentario se trazó una recta sobre el dentario desde el centro del alveolo del cuarto diente hasta el centro del último, midiéndose la distancia del centro del 11o alveolo a la recta de manera perpendicular (Figura 8). El ángulo intramandibular se midió tomando como vértice el extremo anterior de la sínfisis mandibular y como aristas una línea trazada desde la sínfisis y que sigue la trayectoria interna del dentario (Figura 9). Los valores de ángulos fueron divididos a la mitad debido a que en el registro fósil rara vez se encuentran las dos ramas mandibulares unidas.

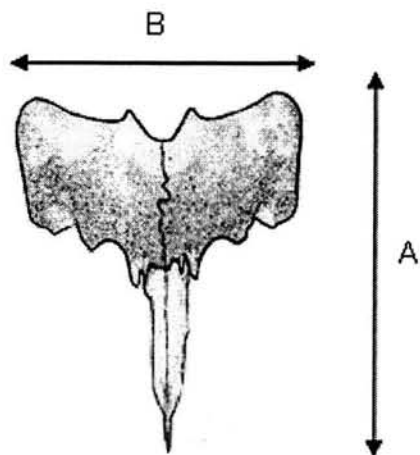
Todo el material fue medido con vernier y los datos fueron medidos, analizados y graficados utilizando la escala de milímetros.



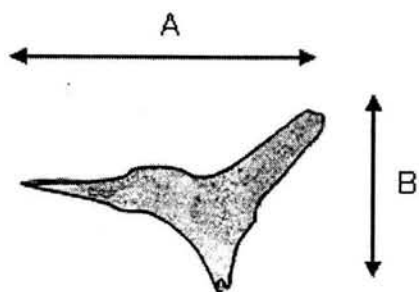
**Figura 6.** Se presentan todos los huesos craneales y mandibulares analizados. A = largo total, B = ancho total. En el maxilar, el ancho total se midió sin considerar los dientes; para el yugal sin considerar el proceso postorbital, y para el cuadradoyugal se midió a la altura media del hueso. Las medidas fueron tomadas en la vista que se presentan en la figura.



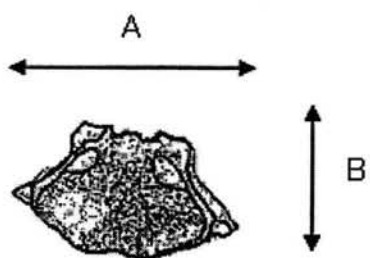
**Figura 6 (continuación).**



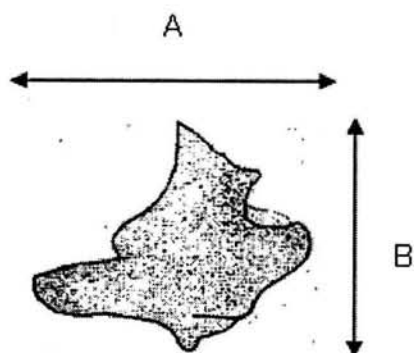
**Terigoides**



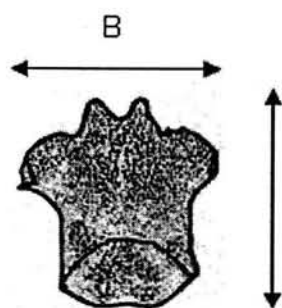
**Ectoterigoides**



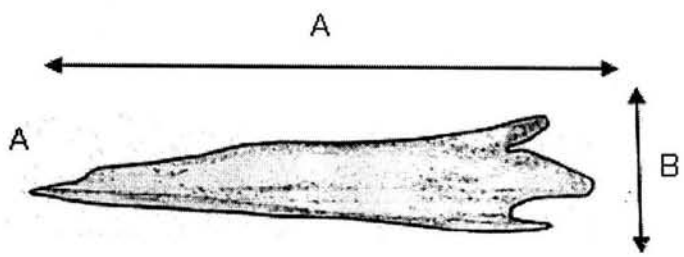
**Supraoccipital**



**Paraoccipital**



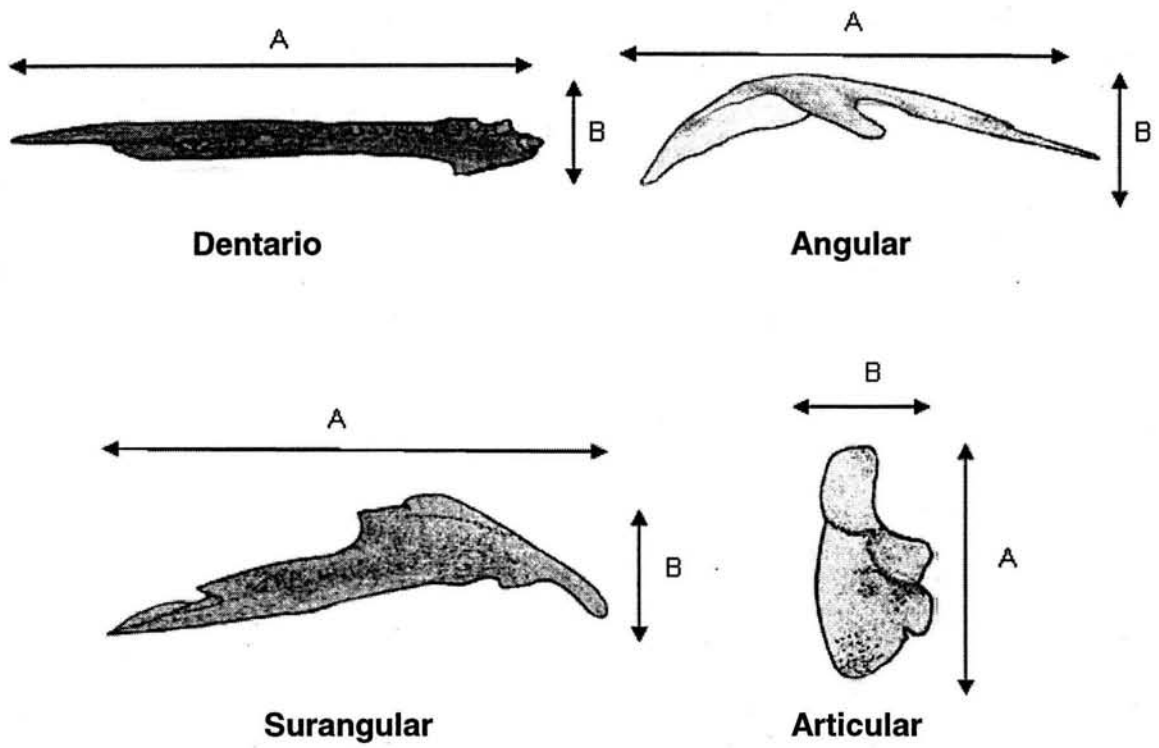
**Basioccipital**



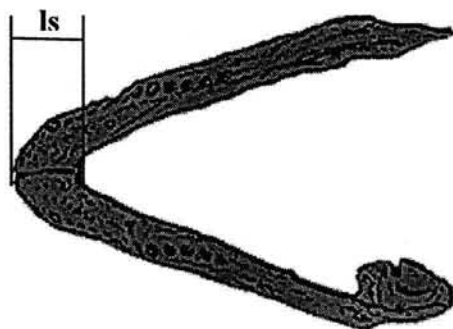
**Esplenio**

**Figura 6 (continuación).**

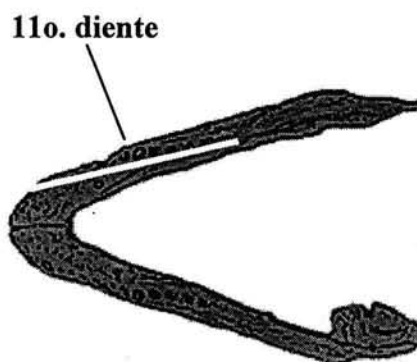




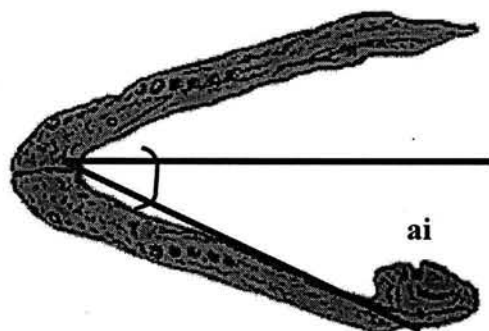
**Figura 6 (continuación).**



**Figura 7. Toma de medidas en la longitud sinfisial (ls).**



**Figura 8. Toma de medidas en la desviación del 11o diente con respecto a la línea media del dentario.**



**Figura 9. Toma de medidas en el ángulo intramandibular (ai).**

**Pruebas estadísticas aplicadas al análisis cuantitativo.** Se graficaron los valores de ancho contra largo de los huesos anteriormente descritos, utilizando siete cráneos por especie siguiendo una serie ontogenética, de tal manera que toda la serie de *C. acutus* quedase representada por una línea de tendencia central y la de *C. moreletii* por otra línea. El ángulo intramandibular y la desviación del 11o diente con respecto a la línea media del dentario se graficaron a su vez, con el largo total del dentario, mientras que la longitud de la sínfisis se graficó contra el ancho del dentario.

Se buscaron diferencias entre las rectas generadas por *C. acutus* y *C. moreletii*. Para ello se aplicó la prueba de comparación entre pendientes (Zar, 1999), ya que se está trabajando con las regresiones lineales y no los puntos. Esta prueba permite que se pueda trabajar con cinco datos como mínimo (Zar, 1999), lo que permitió que se usará en este trabajo a pesar de solo contar con siete datos.

La prueba consiste en buscar el modelo de la recta perfecta por medio del método de mínimos cuadrados contra la cual se compararon los datos. Al aplicar el método de mínimos cuadrados se buscó reducir al máximo el valor de la discrepancia (S) entre los valores observados y los propuestos por el modelo (Box *et. al.*, 1999). Una vez obtenidos los mínimos cuadrados de cada grupo de datos se obtuvo la estimación mínimo cuadrática de cada una de las especies (b) con la expresión:

$$b = \Sigma xy / \Sigma x^2.$$

El valor de b proporciona la pendiente de las rectas que representan a cada especie. Una vez obtenida la estimación mínimo cuadrática (b) se pudo comparar cada uno de los valores de la serie ontogenética con su correspondiente, de acuerdo al modelo de la recta. Al resultado de los valores observados menos los esperados se les conoce como residuos (r) (Box *et. al.*, 1999). Para este trabajo se obtuvo la suma de cuadrados de los residuos en

función de S ( $S_R$ ) donde  $S_R$  es el valor varianza de los residuos, y en nuestros datos nos proporciona las discrepancias de todos los datos con respecto a las rectas de cada especie. Después se prosiguió a obtener una estimación de la varianza del error experimental  $\sigma^2$  (Box *et. al*, 1999; Zar, 1999), por medio de:

$$\sigma^2 = \Sigma(S_R) / n-2$$

Los grados de libertad ( $v$ ) de la prueba estadística, para este proyecto se obtuvieron con  $2(n-2)$ . Posteriormente se obtuvieron las diferencias entre las pendientes [ $S(S_{b_1+b_2})$ ]:

$$S(S_{b_1+b_2}) = \sigma^2 / r(b_1+b_2)$$

Por último se obtuvo el valor de  $t$  calculada.

$$t_c = b_1 - b_2 / S_{b_1 - b_2}$$

La  $t$  calculada se comparó con las tablas de  $t$ -Student (Zar, 1999) para verificar si existen diferencias significativas entre las rectas que representan a cada una de las especies con respecto a cada uno de los huesos craneales.

### **Determinación del material fósil con base en organismos actuales**

Las medidas que presentaron diferencias significativas entre las especies recientes y que podían ser medidos en los fósiles, se graficaron con los fósiles para poder determinar a que especie eran mas parecidos. Los fósiles utilizados fueron tres ejemplares: 1) Dos fragmentos de la mandíbula izquierda, el primero va desde el 3o diente hasta el 11o diente y el segundo es un fragmento posterior y cuenta con partes del dentario, angular y del surangular. Este material fue reportado por Miller (1980) como *C. moreletii*, del Blancano Temprano, Plioceno Tardío – Pleistoceno Temprano, en la Formación las Tunas, BCS; 2) Un fragmento de dentario que va de la parte media de la sínfisis hasta el 8o diente del cocodrilo reportado por Rodríguez y Guzmán Gutiérrez (1991) como *Crocodylus*,

encontrado en la cuenca de Tecolotlán, Jalisco, localidad fechada como Plioceno; 3) Dos fragmentos del dentario izquierdo, el primero es un fragmento muy pequeño y no se distinguen cuales son los dientes que lo componen, el segundo va del 8o al 13o diente. Material nunca publicado referido como cocodrilo en la exposición permanente del Museo de Paleontología de Guadalajara, colectado por el Ing. Solórzano, encontrado en la cuenca de Tecolotlán, Jalisco de edad Plioceno.

**Mediciones de material fósil.** Debido a que en los fósiles no se pudieron tomar medidas de largo total debido a la fragmentación del material, se tomaron medidas especiales de largos parciales para cada ejemplar fósil, mismas que también fueron tomadas en el material de comparación.

***Fósil de Miller (1980).*** Se midió el largo desde el centro del alvéolo del 4o diente al centro del alvéolo del 11o diente. Se comenzó a medir a partir del 4o diente debido a que la primera parte del dentario es curva y esto distorsiona los datos. El ancho se midió en el punto medio de la distancia del 4o al 11o. La línea se trazó del 4o al 13o diente y la desviación del 11o diente se midió con base en la separación de este diente con respecto a la recta. El ángulo intramandibular se midió sobre fotografía, tomando como vértice el borde interno de la sínfisis, como primer arista el borde interno del dentario y como segunda la línea media entre las dos ramas mandibulares.

***Fósil de Rodríguez y Guzmán Gutiérrez (1991).*** Se midió el largo total a partir del centro del alvéolo del 4o diente y hasta el alvéolo del 8o diente. La medición tan sólo llegó al 8o diente debido a la fragmentación del fósil. El ancho se midió en el punto medio de la

distancia del 4o al 8o diente. En este fósil también se midió el ángulo intramandibular y se hizo de igual manera que con el fósil de Miller (1980).

***Fósil del Museo de Paleontología de Guadalajara.*** Se midió el largo total del alvéolo del 8o al del 13o diente, y el ancho correspondió al punto medio de dicha distancia. En este fósil sí se pudo medir la desviación relativa del 11o diente. La línea de comparación sobre el dentario se trazó del alvéolo del 8o al del 13o diente midiéndose la separación del centro del alveolo del 11o diente con respecto a esta recta. Debido a la fragmentación del fósil, no se pudieron obtener datos del ángulo de apertura entre los dentarios, ni de la longitud de la sínfisis dentaria.

#### **Reconstrucción filogenética del género *Crocodylus* con base en ADN mitocondrial**

Se realizó un árbol filogenético basado en caracteres moleculares de la secuencia control del ADN mitocondrial, tomadas del *Gen Bank* donde se encuentran disponibles. Esta molécula fue secuenciada por Densmore en 2002, en casi todas las especies de *Crocodylus* excepto para *C. noevaguinea*. Sin embargo, a pesar de la falta de dicha especie se decidió continuar con el análisis.

Las secuencias se obtuvieron en formato FASTA para que fueran reconocidas por el programa de alineación Clustal X que permite alineación múltiple. Esta opción no alinea las secuencias tomando como base a otra, sino que alinea carácter por carácter tomando como patrón al nucleótido más común para todas las especies. Este método sigue la premisa de que el carácter más conservado en la mayoría de las especies es el más antiguo, y con base en ello se abren *gaps*, para representar las supresiones que hallan ocurrido en el ADN a

través del tiempo. Las secuencias se alinearon con las opciones que Clustal X brinda por defecto, sin realizar alineación manual arbitraria.

La matriz de datos se construyó con las 11 secuencias encontradas para el género *Crocodylus* y tres más que funcionaron como grupo externo (*Gavialis gangeticus*, *Tomistoma schlegelli* y *Osteolaemus tetraspis tetraspis*). Las secuencias tienen una longitud aproximada de 1265 pares de bases.

El árbol fue obtenido por medio de PAUP (versión 3.1.1) para Macintosh advirtiéndole que A, C, G y T funcionan como estados de un mismo carácter, y N como valores nulos en los lugares donde se abrieron *gaps*. Se realizó una búsqueda con *Branch and bound* pidiéndole que buscara los árboles más cortos. Se aplicó *bootstraps* paramétrico con 100 replicas, para conocer el porcentaje de árboles que presentan la misma topología y poder saber cuales son los clados más estables y los más confiables. También se realizó el análisis de Bremer para conocer el número de pasos extras con los cuales se consigue colapsar a cada uno de los clados, este método se aplica en los árboles de consenso estricto. *Bootstrap* aporta el número de pasos totales con los cuales se puede colapsar al árbol en cada una de sus ramas y al restarle a estos valores la longitud del árbol más parsimonioso, se obtiene el valor de soporte para cada uno de los clados (Bremer, 1994).

### **Análisis biogeográfico**

Para reconstruir la historia biogeográfica con base en las relaciones filogenéticas, y dilucidar la procedencia del género *Crocodylus* en México se hicieron cladogramas de área particulares y se acomodaron sobre planisferios, situando a las especies en sus respectivas áreas de distribución actual. Se aplicó el mismo método a los cladogramas realizados anteriormente por otros autores: el de caracteres morfológicos (Brochu, 2000), el de

caracteres moleculares (Densmore y White, 1991 y el cladograma realizado por (Poe, 1996) con toda la información disponible. Esto debido a que, al plasmar cladogramas sobre mapas y dirigir las ramas hacia las zonas de distribución actual, sin modificar en lo absoluto la topología del árbol, se obtienen las relaciones que guardan las áreas de distribución actuales entre sí (Behler y Behler, 1998). Esta estrategia conjunta la información de las relaciones entre los taxa con las relaciones entre sus áreas de distribución.

## RESULTADOS

### **Caracterización de *C. moreletii* y *C. acutus* a partir de datos morfométricos de su osteología craneal**

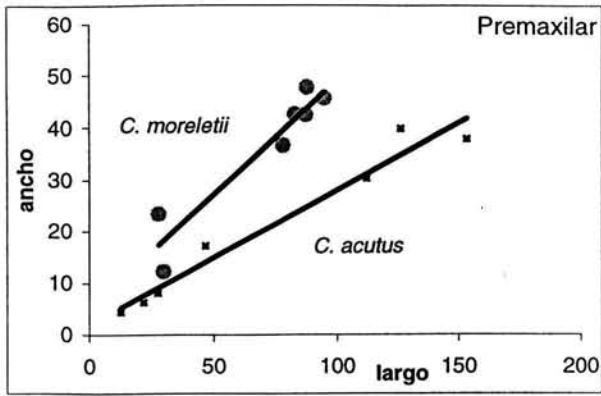
Los huesos donde se observaron diferencias significativas entre las medidas ancho vs largo de las especies de *C. acutus* y *C. moreletii* son: premaxilar, maxilar, yugal, cuadradoyugal y dentario (Cuadro 3; Figura 10). Los huesos que no presentan diferencias son: cuadrado, escamoso, parietal, frontal, prefrontal, lacrimal, postorbital, palatino, terigoides, ectoterigoides, paraoccipital, supraoccipital, basioccipital, esplenio, angular, surangular y articular (Cuadro 4; Figura 11). En el caso de los caracteres de la mandíbula se observó que tanto la longitud sinfisial, la desviación del 11o diente y el ángulo intramandibular presentan diferencias entre las especies (Cuadro 5; Figura 12).

En los cuadros se presentan los valores de las correlaciones de cada hueso y para cada especie, y en las figuras se presentan los valores de la prueba de *t*-Student obtenidos para comparar las pendientes de las rectas.

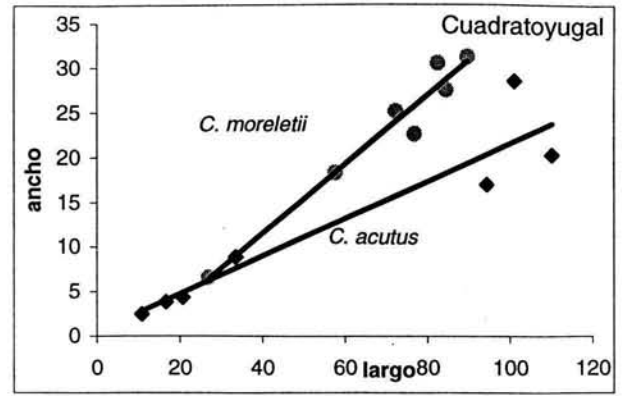


**Cuadro 3. Valores de las correlaciones realizadas con largos-anchos de los huesos que diferencian a *C. acutus* de *C. moreletii*. R=Índice de Correlación, R<sup>2</sup>=Dispersión de los puntos con respecto a la recta,  $\sigma^2$ =varianza, p=probabilidad de que la Ho sea verdadera, ecuación=ecuación de la recta.**

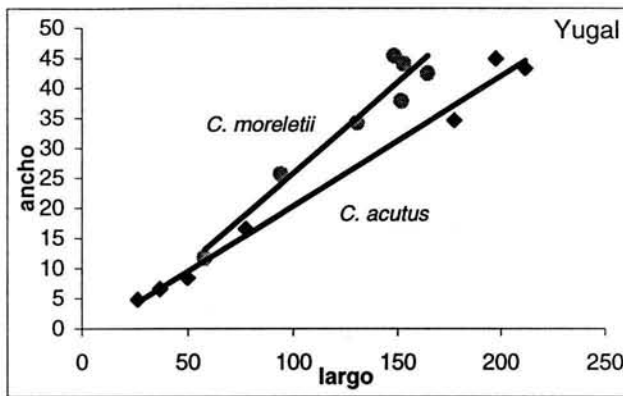
<i>C. acutus</i>	R	R <sup>2</sup>	$\sigma^2$	p	ecuación
<b>Premaxilar</b>	0.979	0.960	0.012	0.0001	y=0.2582x+2.0771
<b>Maxilar</b>	0.971	0.943	0.026	0.0003	y=0.1753x+3.221
<b>Yugal</b>	0.994	0.988	0.009	0.0003	y=0.2165x-1.3009
<b>Cuadradoyugal</b>	0.994	0.988	0.009	0.0000	y=0.2165x-1.3009
<b>Dentario</b>	0.994	0.988	0.009	0.0000	y=0.2165x-1.3009
<i>C. moreletii</i>	R	R <sup>2</sup>	$\sigma^2$	p	ecuación
<b>Premaxilar</b>	0.950	0.903	0.009	0.001	y=0.4379x+5.2674
<b>Maxilar</b>	0.985	0.971	0.007	0.0000	y=0.4481x-13.428
<b>Yugal</b>	0.967	0.936	0.010	0.0004	y=0.3025x-4.4267
<b>Cuadradoyugal</b>	0.967	0.936	0.010	0.0004	y=0.3025x-4.4267
<b>Dentario</b>	0.967	0.936	0.010	0.0004	y=0.3025x-4.4267



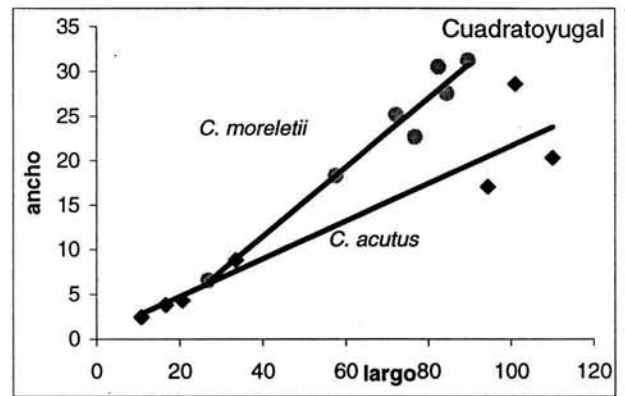
tc = 9.58    v = 10  
 $t\alpha = 4.587$     p = 0.0005



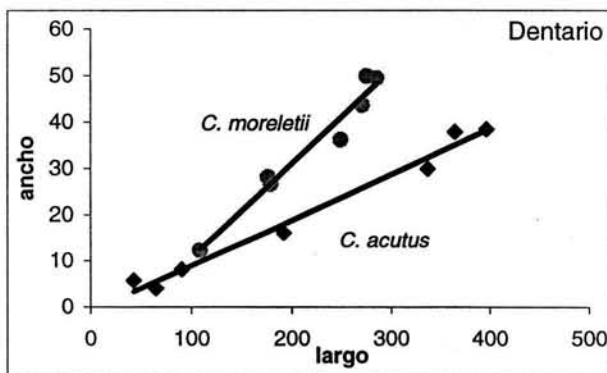
tc = 9.94    v = 10  
 $t\alpha = 4.587$     p = 0.0005



tc = 4.81    v = 10  
 $t\alpha = 4.587$     p = 0.0005



tc = 4.94    v = 10  
 $t\alpha = 4.587$     p = 0.0005



tc = 10.43    v = 10  
 $t\alpha = 4.587$     p = 0.001

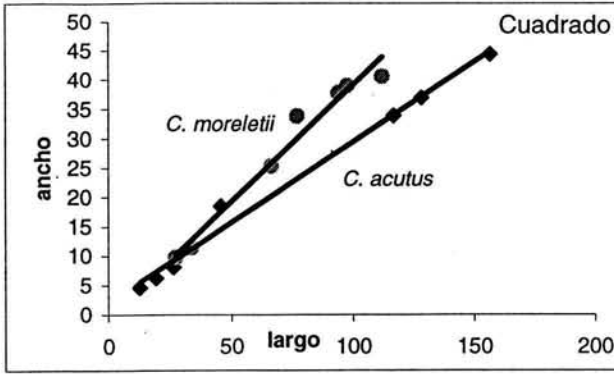
Figura 10. Gráficas de los huesos que diferencian satisfactoriamente a las especies mexicanas de *Crocodylus*. premaxilar, maxilar, yugal, cuadratoyugal, y dentario. Los datos fueron graficados en unidades de milímetros. tc=t calculada,  $t\alpha$ =t de tablas, v=grados de libertad y p= probabilidad de que la Ho sea verdadera.

**Cuadro 4. Valores de las correlaciones realizadas con largos-anchos de los huesos que no diferencian a *C. acutus* y *C. moreletii*.**

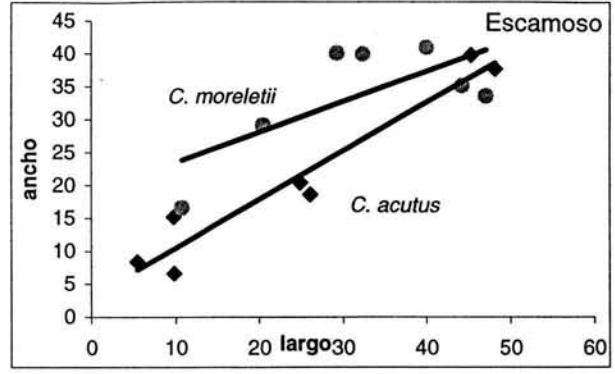
<i>C. acutus</i>	R	R <sup>2</sup>	σ <sup>2</sup>	p	ecuación
<b>Cuadrado</b>	0.994	0.988	0.007	0.000	y=0.274x+2.0319
<b>Escamoso</b>	0.967	0.935	0.004	0.000	y=0.7341x+3.1411
<b>Parietal</b>	0.982	0.965	0.004	0.000	y=0.8336x-1.8777
<b>Frontal</b>	0.922	0.851	0.013	0.003	y=0.5765x-7.4873
<b>Lacrimonal</b>	0.977	0.955	0.006	0.000	y=0.2692x+2.5435
<b>Prefrontal</b>	0.971	0.942	0.006	0.003	y=0.4356x+2.9796
<b>Postorbital</b>	0.988	0.977	0.002	0.000	y=0.7478x-4.8588
<b>Palatino</b>	0.966	0.934	0.019	0.000	y=0.149x+1.2853
<b>Terigoides</b>	0.984	0.968	0.011	0.000	y=0.7897x+0.6532
<b>Supraoccipital</b>	0.983	0.798	0.003	0.006	y=0.14979x-5.3746
<b>Basioccipital</b>	0.993	0.986	0.002	0.000	y=0.9948x+2.137
<b>Esplenio</b>	0.956	0.915	0.027	0.000	y=0.2721x-1.6382
<b>Ectoterioides</b>	0.990	0.980	0.009	0.000	y=0.5663x-0.298
<b>Surangular</b>	0.998	0.996	0.008	0.000	y=0.6688x-3.8809
<b>Paraoccipital</b>	0.990	0.981	0.000	0.000	y=0.8616x+0.1203
<b>Angular</b>	0.958	0.918	0.000	0.000	y=0.6053x+0.3284
<b>Articular</b>	0.979	0.958	0.000	0.000	y=0.6911x+4.5681

**Cuadro 4. (continuación).**

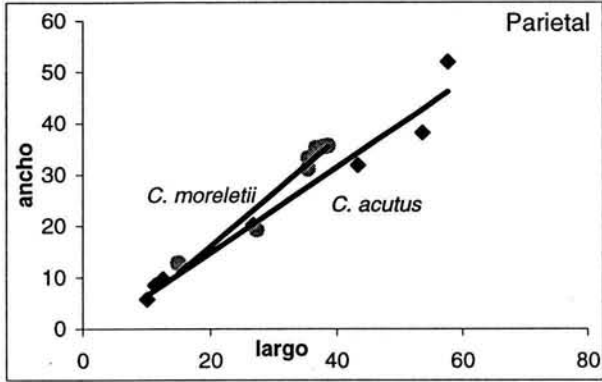
<i>C. moreletii</i>	R	R <sup>2</sup>	$\sigma^2$	p	ecuación
<b>Cuadrado</b>	0.985	0.971	0.006	0.000	y=0.397x-0.5191
<b>Escamoso</b>	0.900	0.791	0.010	0.079	y=0.4591x-18.831
<b>Parietal</b>	0.971	0.942	0.002	0.000	y=1.0418x-4.7331
<b>Frontal</b>	0.920	0.847	0.008	0.003	y=0.6259x-5.4943
<b>Lacrimonal</b>	0.913	0.834	0.006	0.004	y=0.373x+5.0393
<b>Prefrontal</b>	0.971	0.942	0.006	0.003	y=0.4356x+2.9796
<b>Postorbital</b>	0.907	0.824	0.003	0.004	y=0.8828x-8.9607
<b>Palatino</b>	0.927	0.861	0.010	0.002	y=0.2055x-5.2022
<b>Terigoides</b>	0.907	0.984	0.007	0.004	y=1.0886x+7.3046
<b>Supraoccipital</b>	0.847	0.718	0.004	0.015	y=0.6265x-0.8112
<b>Basioccipital</b>	0.817	0.668	0.006	0.024	y=0.6831x+9.4873
<b>Esplenio</b>	0.919	0.845	0.009	0.003	y=0.4503x-2.452
<b>Ectoteriogides</b>	0.869	0.755	0.020	0.011	y=0.4082x+13.759
<b>Surangular</b>	0.927	0.860	0.016	0.002	y=0.5633x+6.6231
<b>Paraoccipital</b>	0.977	0.955	0.004	0.000	y=0.7241x+6.1021
<b>Angular</b>	0.958	0.917	0.019	0.000	y=0.6496x-3.3007
<b>Articular</b>	0.858	0.737	0.008	0.013	y=0.6066x+10.458



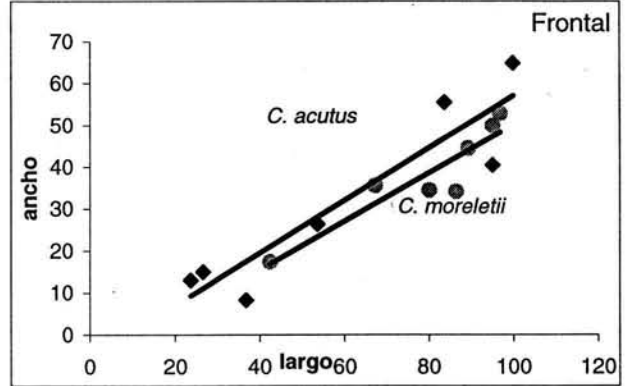
tc = -5.15      v = 8  
 tα = 0.262      p = 0.4



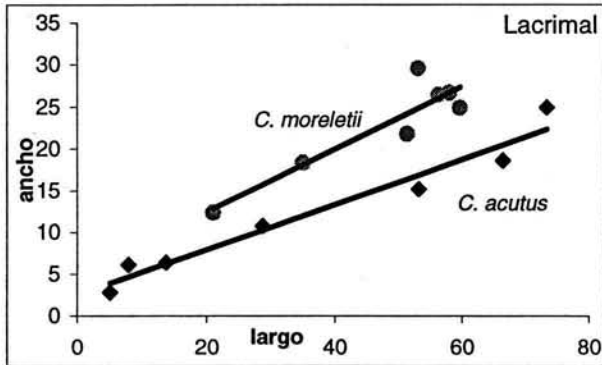
tc = -3.01      v = 10  
 tα = 0.262      p = 0.4



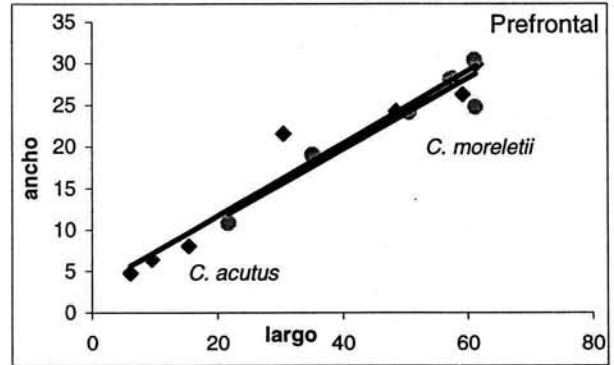
tc = 2.51      v = 10  
 tα = 0.262      p = 0.4



tc = -1.77      v = 10  
 tα = 0.262      p = 0.4

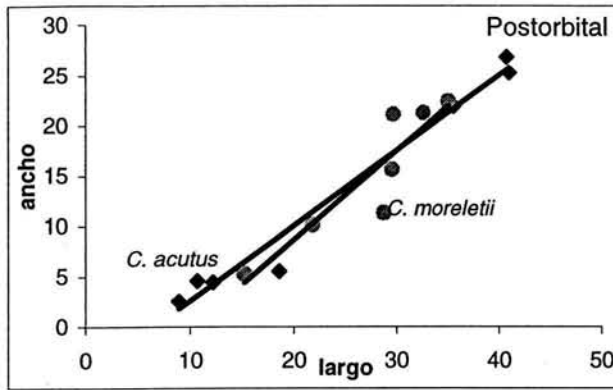


tc = 4.25      v = 10  
 tα = 4.144      p = 0.001

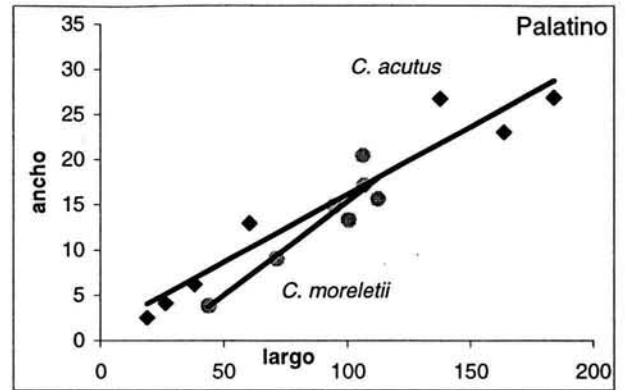


tc = 0.27      v = 10  
 tα = 0.262      p = 0.4

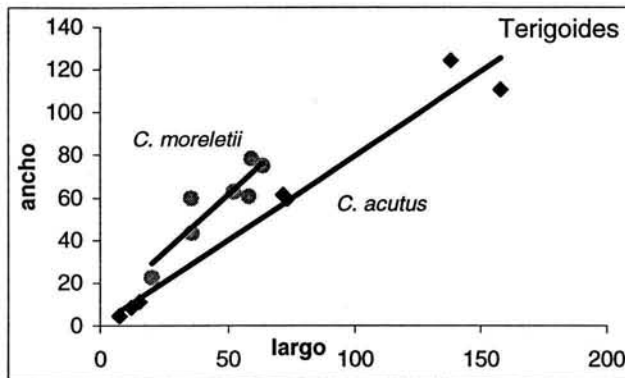
**Figura 11.** Gráficas de los huesos que no aportan información para la diferenciación de los *Crocodylus* mexicanos: cuadrado, escamoso, parietal, frontal, lacrimal, prefrontal, postorbital, palatino, terigoides, supraoccipital, basioccital, esplenio, ectoterigoides, surangular, paraoccipital, angular, y articular. La unidad de medición fueron milímetros.



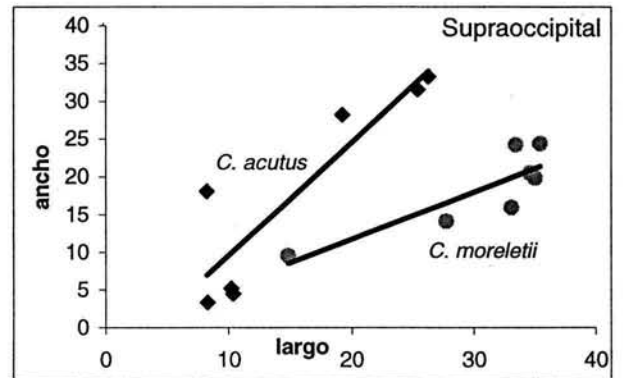
tc = 0.34      v = 10  
 t $\alpha$  = 0.262      p = 0.4



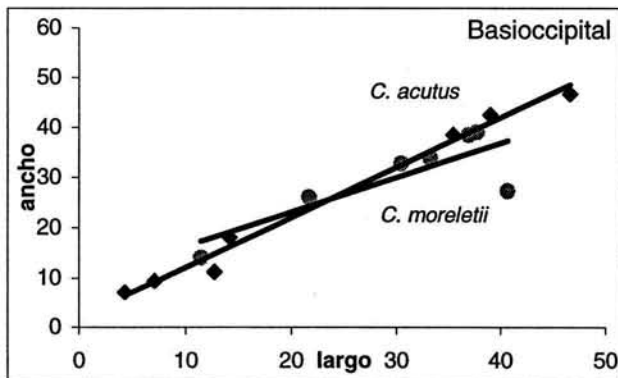
tc = -0.82      v = 10  
 t $\alpha$  = 0.262      p = 0.4



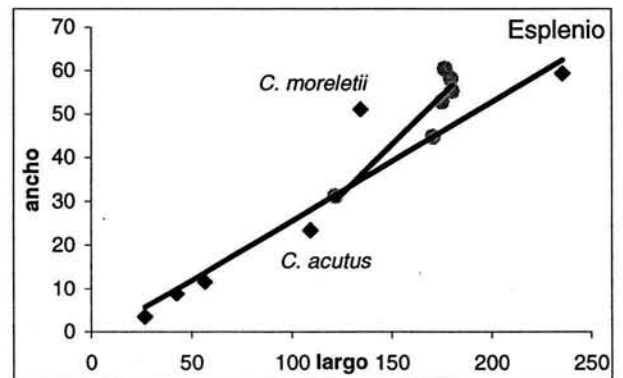
tc = -1.75      v = 10  
 t $\alpha$  = 1.812      p = 0.05



tc = -2.67      v = 10  
 t $\alpha$  = 0.262      p = 0.4

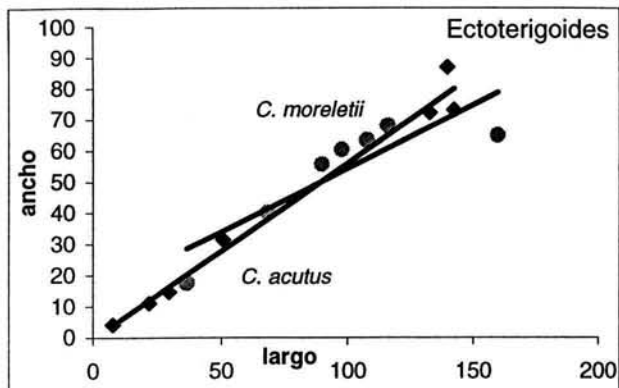


tc = 1.00      v = 10  
 t $\alpha$  = 1.372      p = 0.4

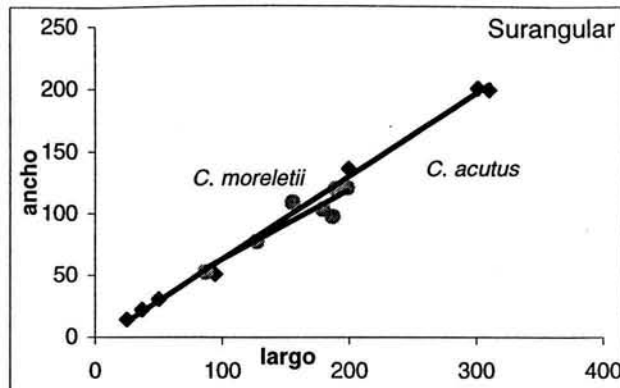


tc = 2.96      v = 10  
 t $\alpha$  = 2.896      p = 0.01

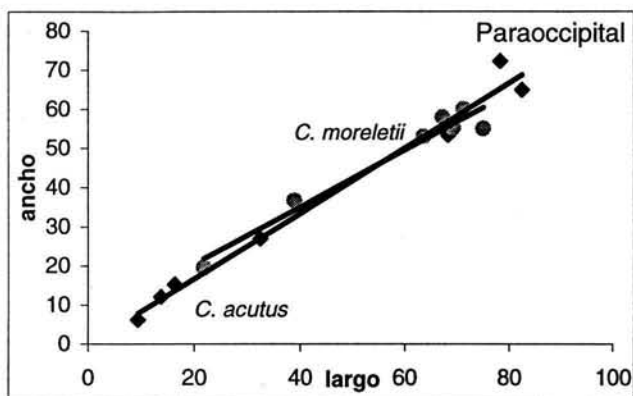
Figura 11 (continuación).



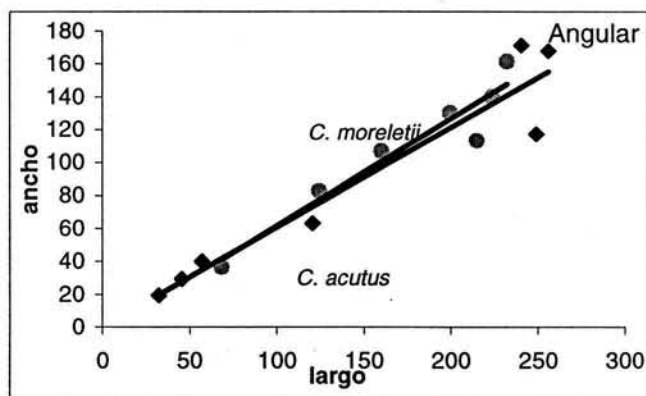
$tc = -0.62$        $v = 10$   
 $t\alpha = 0.262$        $p = 0.4$



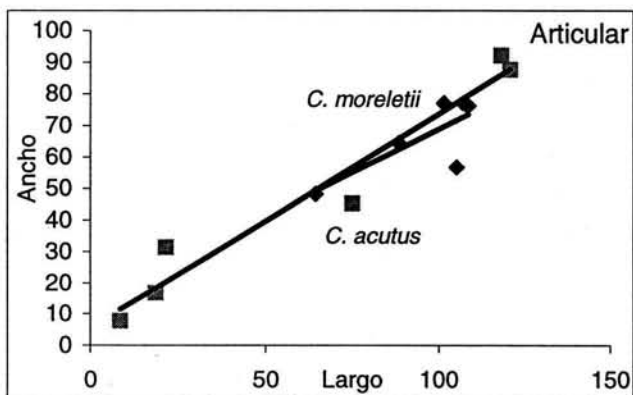
$tc = -20.6$        $v = 10$   
 $t\alpha = 0.262$        $p = 0.4$



$tc = -23.82$        $v = 10$   
 $t\alpha = 0.262$        $p = 0.4$



$tc = -1.46$        $v = 10$   
 $t\alpha = 0.262$        $p = 0.4$



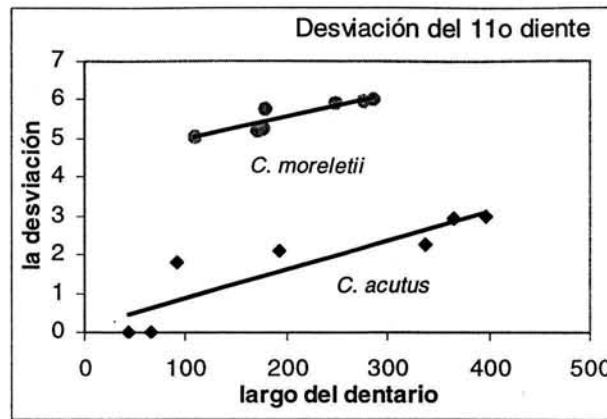
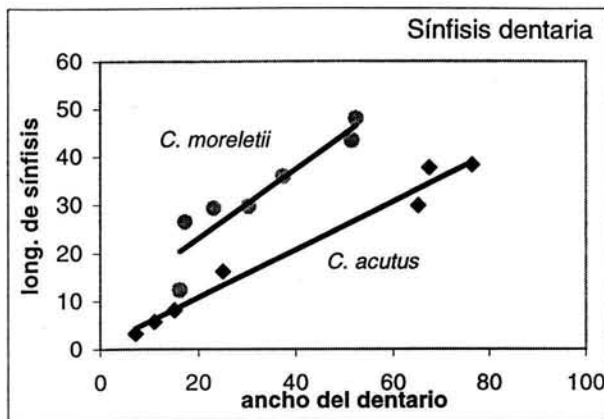
$tc = -0.89$        $v = 10$   
 $t\alpha = 0.262$        $p = 0.4$

Figura 11 (continuación).

**Cuadro 5. Valores de las correlaciones realizadas con los caracteres del dentario.**

<i>C. acutus</i>	R	R <sup>2</sup>	σ <sup>2</sup>	P	ecuación
Sínfisis dentaria	0.988	0.976	0.005	0.000	y=0.4995x+0.8521
Desviación del 11° diente con respecto a la línea media del dentario	0.886	0.786	0.076	0.007	y=0.0073x+0.1688
Ángulo intramandibular	0.087	0.076	0.765	0.852	y=0.0004x+12.766
<i>C. moreletii</i>	R	R <sup>2</sup>	σ <sup>2</sup>	P	ecuación
Sínfisis dentaria	0.925	0.856	0.006	0.002	y=0.7242x+8.6819
Desviación del 11° diente con respecto a la línea media del dentario	0.898	0.808	0.031	0.005	y=0.0058x+4.3898
Ángulo intramandibular	0.148	0.021	0.704	0.751	y=0.00017x+23.506



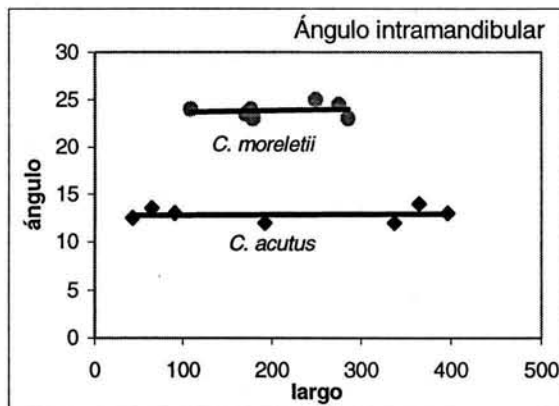


tc = 9.36  
t $\alpha$  = 4.587

v = 10  
p = 0.0005

tc = 5.84  
t $\alpha$  = 4.587

v = 10  
p = 0.0005

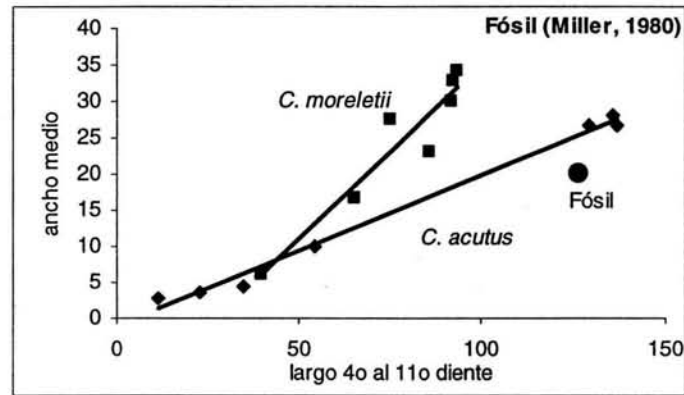


**Figura 12. Gráficas de los caracteres del dentario: sínfnfis dentaria, desviación del 11° diente con respecto al dentario y ángulo entre dentarios.**

El carácter ángulo intramandibular se analizó de manera distinta, ya que no existe correlación entre las dos variables, lo cual indica que el ángulo se mantiene sin importar el tamaño que tenga el dentario y por consiguiente todo el individuo. Los ángulos son tan diferentes entre las dos especies que se pueden usar con suma confianza en su diferenciación. Tampoco se realizó la prueba de *t*-Student con estos datos, debido a que no se cuenta con pendientes, sin embargo, es clara la diferencia.

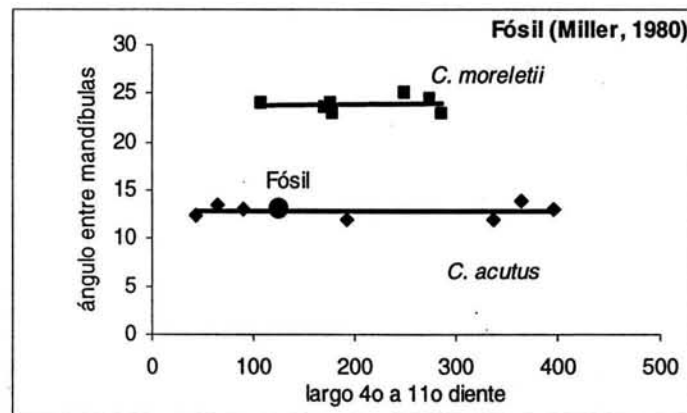
## Redeterminación del material fósil

**Material fósil reportado por Miller (1980).** El largo del 4o al 11o diente fue de 126.36 milímetros y el ancho medio de dicha distancia fue de 20.80 milímetros (Figura 13). El punto del fósil cae más cerca de la línea de *C. acutus*.



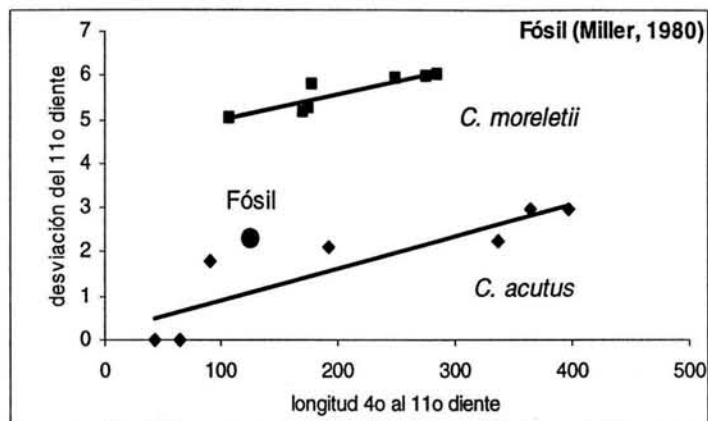
**Figura 13.** Valores del fósil reportado por Miller (1980) y su comparación con los valores de las series ontogénicas de *C. acutus* y *C. moreletii*.

El valor del ángulo intramandibular fue de 13° (Figura 14). En esta gráfica el punto del fósil cae justo sobre la recta de *C. acutus*.



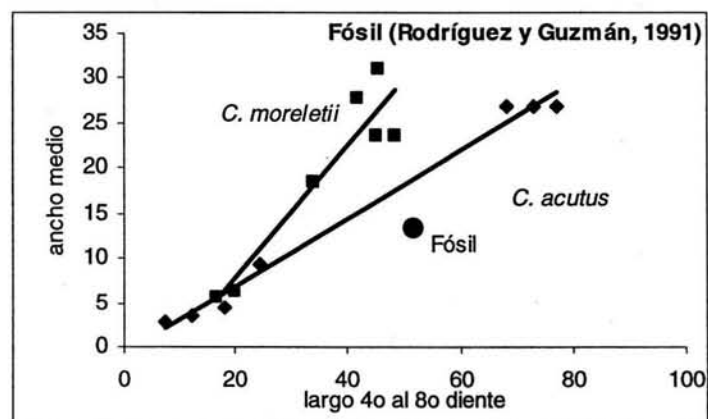
**Figura 14.** Valores del ángulo de apertura entre los dentarios pertenecientes al fósil y comparados con los valores de las especies mexicanas de *Crocodylus*.

El ejemplar presenta una desviación del 11o diente con respecto a la línea media del dentario de 2.29 milímetros (Figura 15). En esta gráfica el punto del fósil también está más cerca de la línea de *C. acutus*.



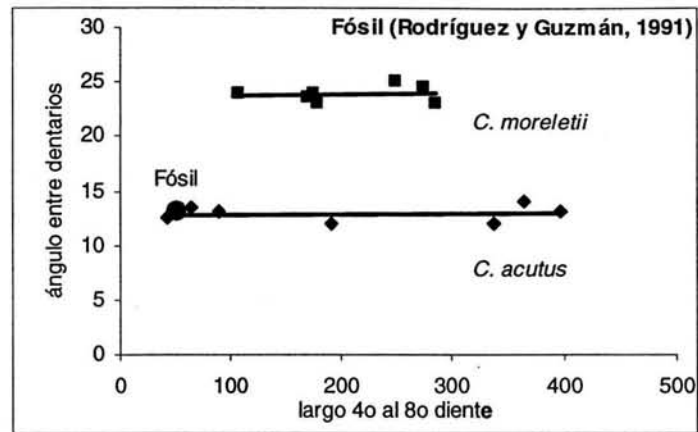
**Figura 15.** Valores de la separación del 11o diente con respecto a recta trazada sobre el dentario en el fósil y los valores de *C. acutus* y *C. moreletii*.

Material fósil reportado por Rodríguez y Guzmán Gutiérrez (1991). El largo medido del 4o al 8o diente fue de 51.68 milímetros, mientras que el ancho fue de 13.34 milímetros (Figura 16). El punto del fósil cae más cerca de la recta de *C. acutus*.



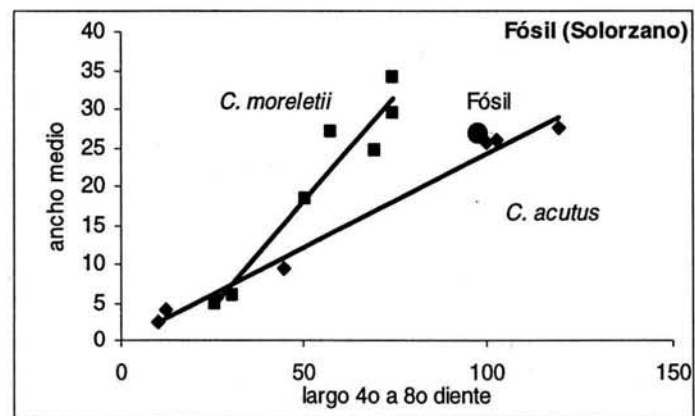
**Figura 16.** Valores de largo-ancho del fósil reportado por Rodríguez y Guzmán Gutiérrez (1991) y su comparación con las rectas de *C. acutus* y *C. moreletii*.

El ángulo de apertura entre la mandíbula fue de 13°, (Figura 17) cayendo justo sobre la línea de *C. acutus*.



**Figura 17.** Ángulo de apertura entre los dentarios del fósil reportado por Rodríguez y Guzmán Gutiérrez (1991) y lo compara con *C. acutus* y *C. moreletii*.

**Material fósil del Museo de Paleontología de Guadalajara.** El largo del 4o al 8o diente fue de 97.78 milímetros y el ancho de 26.74 milímetros (Figura 18). El punto del fósil cae en la línea de *C. acutus*.



**Figura 18.** Valores de largo-ancho del fósil colectado por el Ing. Solórzano y actualmente se encuentra en el Museo de Paleontología de Guadalajara. El fósil fue comparado los valores de *C. acutus* y *C. moreletii*.

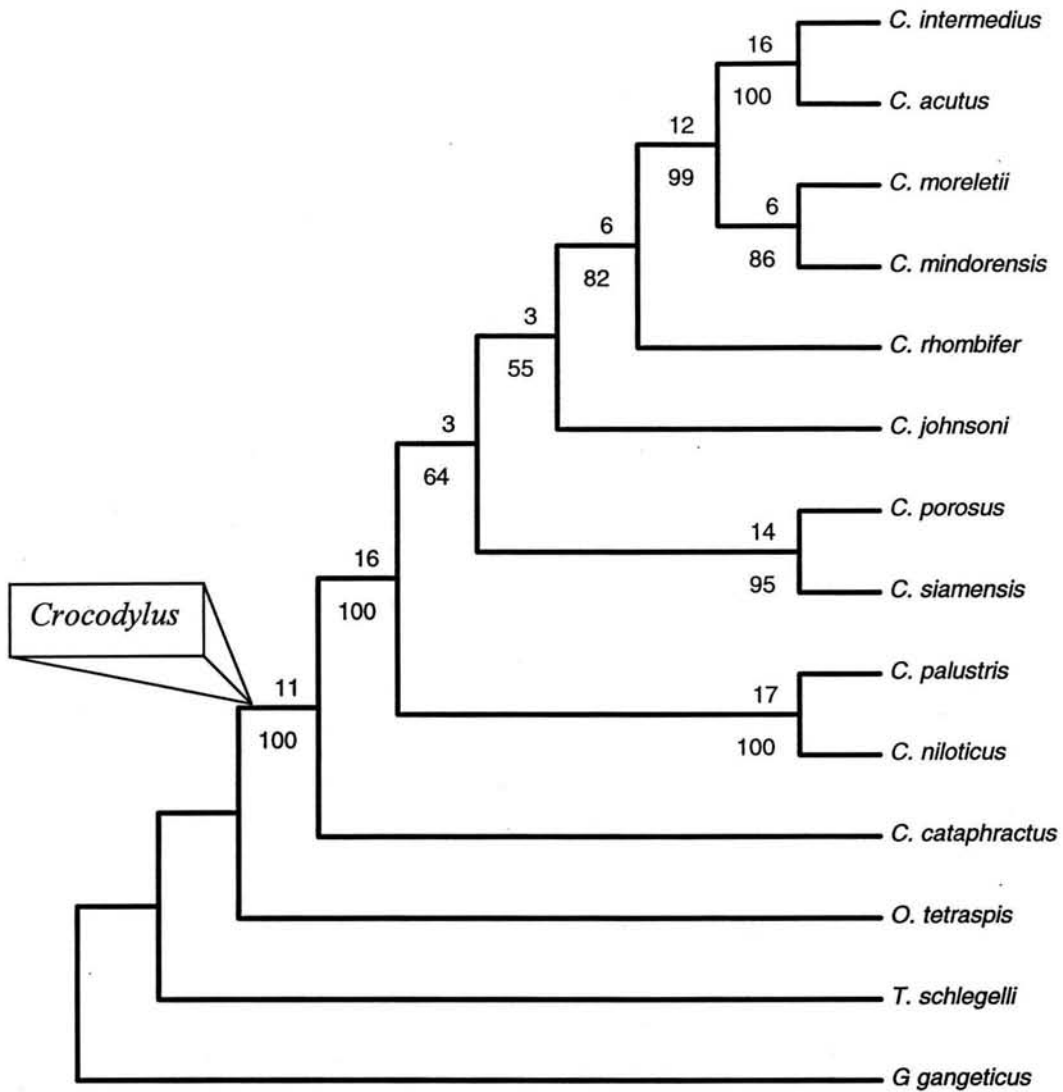
## Reconstrucción filogenético del género *Crocodylus* basada en ADN mitocondrial

Se obtuvo un solo árbol con secuencias de ADN mitocondrial (Figura 19) con una longitud de 691 pasos (lo cual indica el número de pasos que sustentan las relaciones genealógicas entre las especies), con un índice de consistencia de 0.593 (indicando el grado de homoplasia relativa para un carácter) y un índice de retención de 0.548 (que indica el grado de homoplasia observada en un carácter en función de toda la homoplasia posible).

El cladograma propone que *C. cataphractus* es la especie más basal del género y grupo hermano de todas las demás especies de *Crocodylus*, de este nodo se bifurcan por un lado el linaje donde se encuentran *C. niloticus* y *C. palustris* y por el otro el linaje que contiene a todas las demás especies. Después se separan el linaje donde se encuentra a *C. siamensis* y *C. porosus*, seguido del clado que contiene a *C. johnstoni* y después las especies americanas y *C. mindorensis* comenzando con *C. rhombifer* que es grupo hermano de dos clados, el primero donde se encuentra *C. acutus* y *C. intermedius* y el segundo con *C. moreletii* y *C. mindorensis*.

Los valores de soporte de Bremer y los de *bootstrap* indican que la mayoría de las ramas están muy bien soportadas mostrando valores de Bremer entre 11 a 17 y aparecen entre el 95 y 100 % de los árboles generados por *bootstrap*. El clado *C. moreletii*-*C. mindorensis* y el clado que contiene a *C. rhombifer*, *C. moreletii*, *C. mindorensis*, *C. acutus* y *C. intermedius* presentan valores de *bootstrap* altos (86 y 82% respectivamente), pero sus valores de Bremer son relativamente bajos (6).

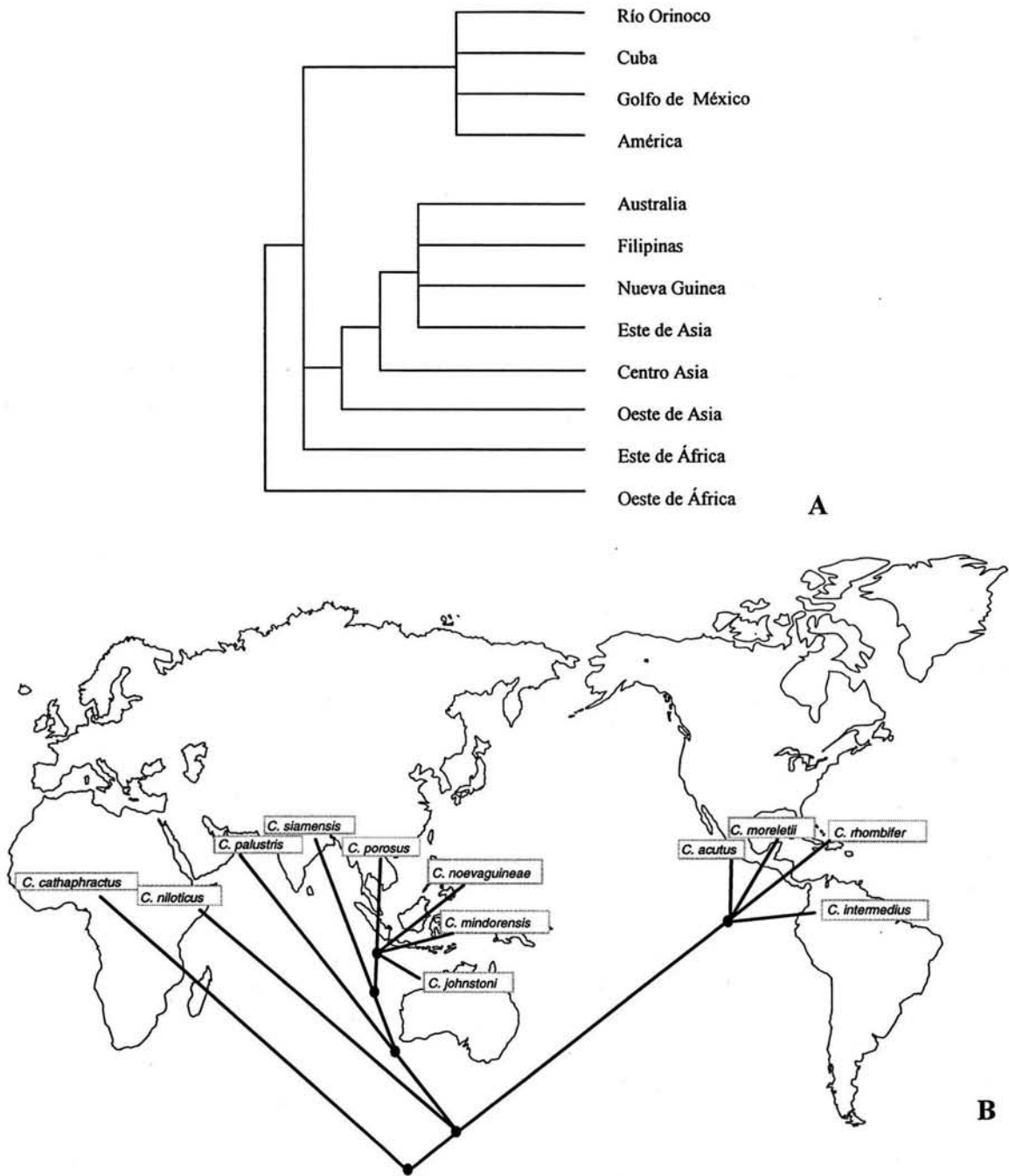
Los clados que componen a *C. porosus* + *C. siamensis* mas su ancestro y todos sus descendientes, así como el clado con *C. johnstoni* mas su ancestro y todos sus descendientes muestran soporte bajo.



**Figura 19.** Cladograma generado con ADN mitocondrial secuenciadas por Densmore. En cada rama se encuentran los valores de soporte de Bremer (arriba; lo cual indica el número de pasos extras por clado, para que este se colapse) y los de *bootstrap* (abajo; indica el número de árboles que mantienen cierta topología, a pesar de la modificación de la matriz).

## **Hipótesis Biogeográficas para el género *Crocodylus* creadas con filogenias basadas en diferentes tipos de caracteres**

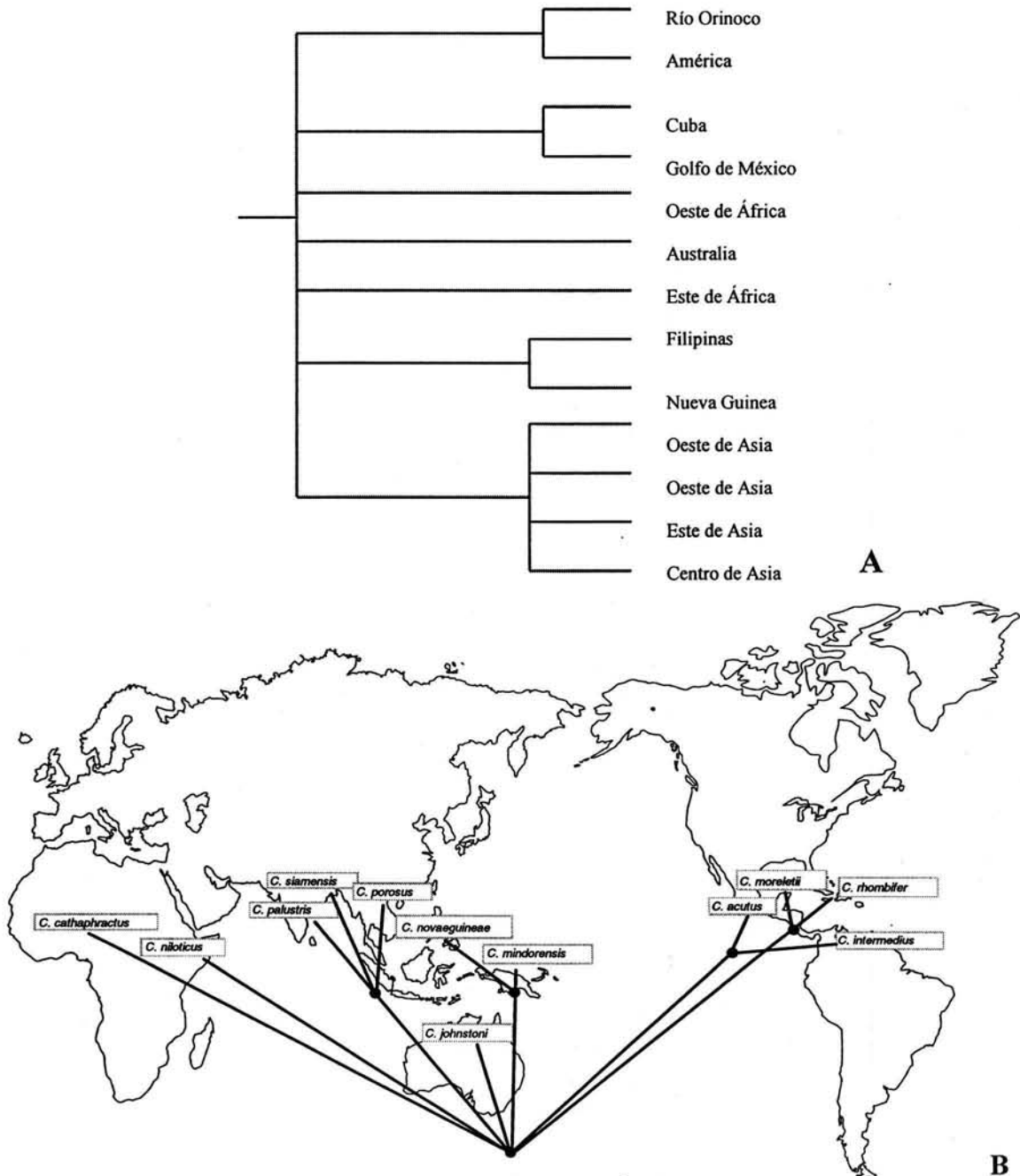
**Cladograma de área basado en morfología.** Al plasmar el cladograma de Brochu (2000) sobre el mapa de distribuciones actuales (Figura 20), se encontró que no aporta mucha información para la reconstrucción de una hipótesis biogeográfica que explique el origen de *Crocodylus* en América. La hipótesis biogeográfica propone que el origen del género fue en África ya que esta área es la única que se comparte entre las especies de la politomía y el grupo basal *C. cathaphractus*, indicando que el ancestro debió haber sido africano. El área geográfica que ocupó el ancestro de las especies que conforman la politomía no puede ser dilucidado ya que estas especies se distribuyen en los continentes Africano, Asiático y Americano. Esta filogenia no aporta información entre las áreas de distribución ni inter, ni intracontinentalmente.



**Figura 20. Cladograma de área tradicional (A) y traslapado sobre las áreas de distribución actual (B). Basado en la filogenia de Brochu (2000).**



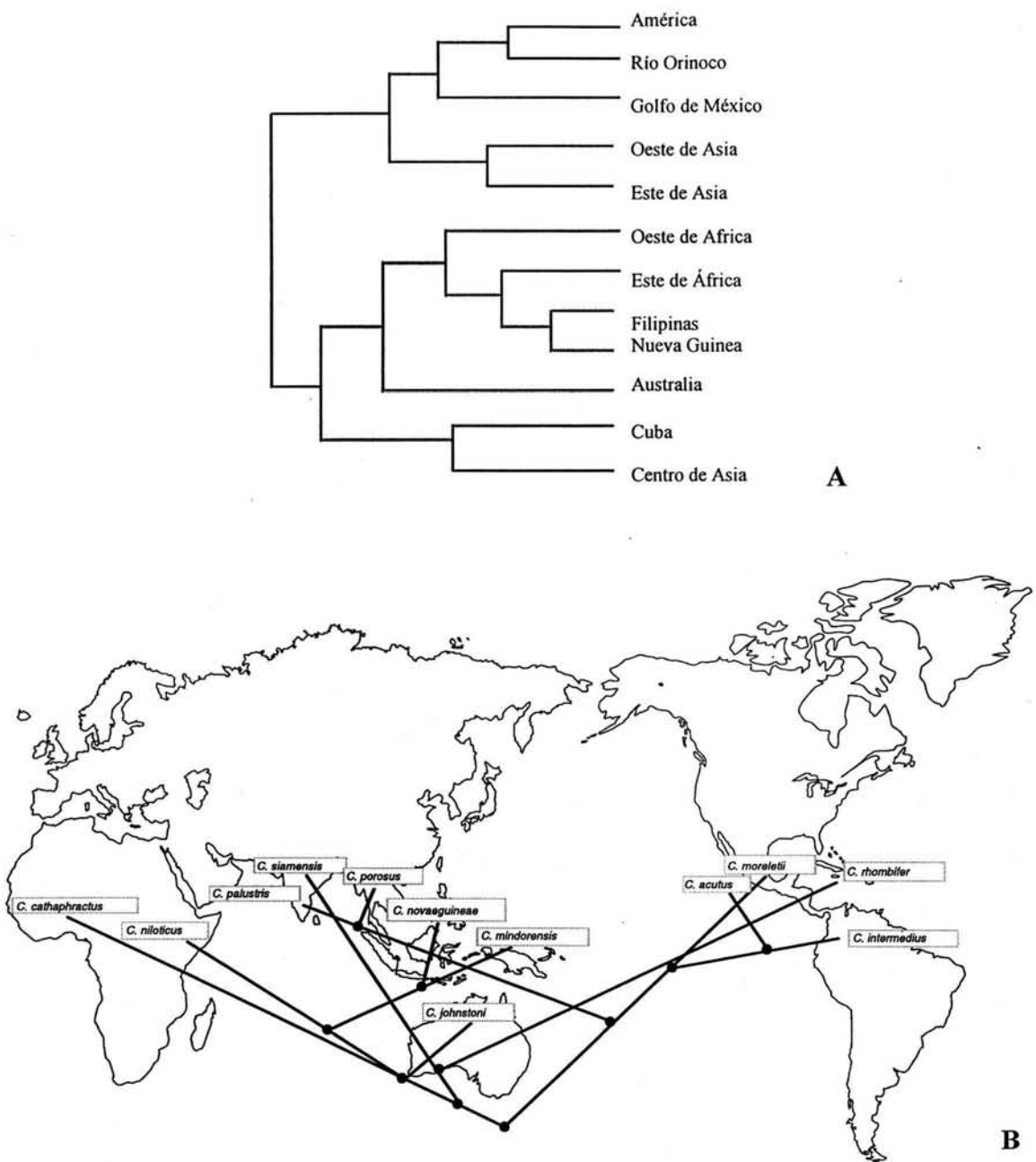
**Cladograma de área realizado con datos moleculares.** La hipótesis biogeográfica a partir del cladograma de Densmore y White (1991) no tiene resolución con respecto al área de origen de *Crocodylus* ya que todos los linajes se agrupan en una politomía basal donde las áreas africana, asiática y sus islas sureñas, australiana y americana confluyen (Figura 21).



**Figura 21. Cladograma de área tradicional (A) y traslapado sobre las áreas de distribución actual (B). Basado en la filogenia de Densmore y White (1991).**

A pesar de la politomía este cladograma plantea relaciones resueltas entre algunas especies, por ejemplo para las americanas, ya que sitúa en clados diferentes a los cocodrilos longirrostrinos (*C. acutus* y *C. intermedius*) de los brevirrostrinos (*C. moreletii* y *C. rhombifer*), además de colocar dentro del mismo clado a *C. mindorensis* y *C. novaeguineae* mostrando congruencia geográfica.

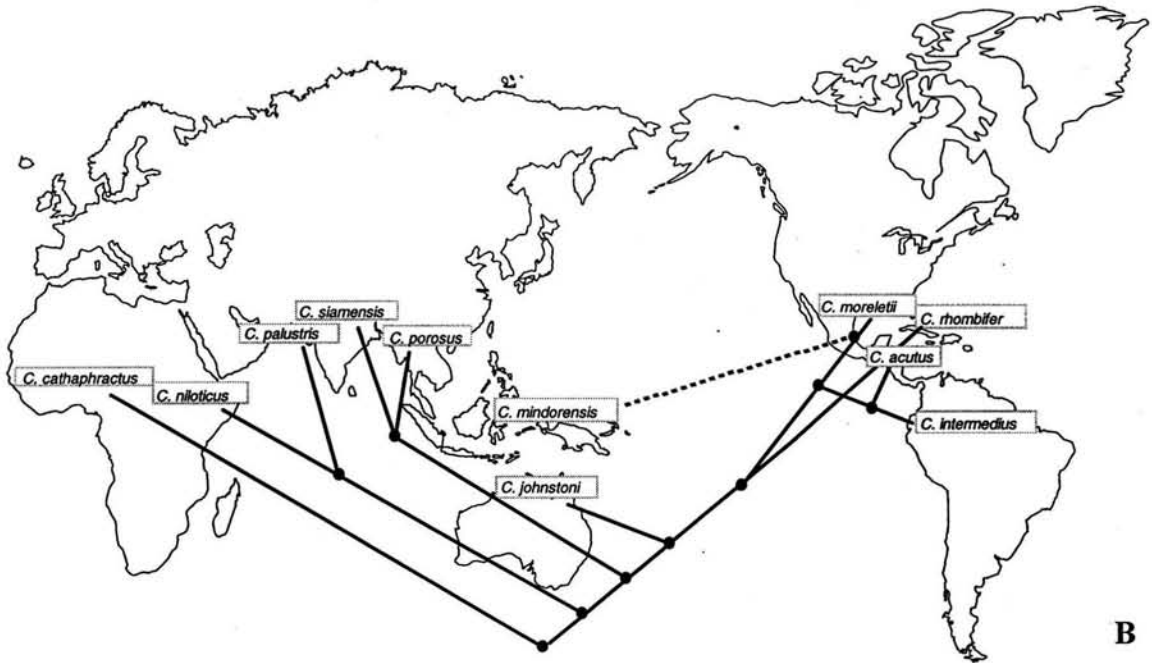
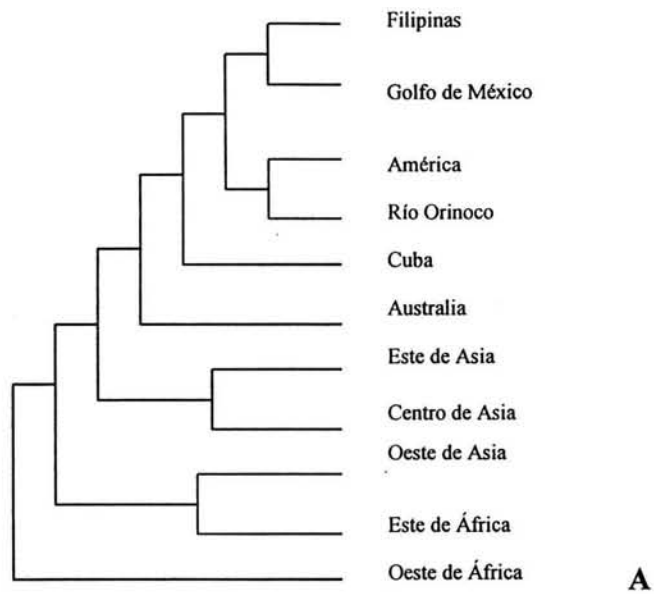
**Cladograma de área basado toda la evidencia disponible.** La hipótesis biogeográfica construida con el cladograma de Poe (1996) propone que África y Asia son áreas relacionadas entre sí, así como Asia y América, sin embargo, no se observa ninguna relación entre los taxa de África y América lo cual se contrapone a la posibilidad de una hipótesis transatlántica (Figura 22).



**Figura 22. Cladograma de área tradicional (A) y traslapado sobre las áreas de distribución (B). Basado en la filogenia de Poe (1996).**

**Cladograma de área realizado con secuencias de ADN mitocondrial.** El Cladograma molecular (Figura 23) plantea una hipótesis resuelta entre las áreas de distribución de las especies actuales. Esta hipótesis propone a *C. cataphractus* como grupo basal y a *C. niloticus* (río Nilo) como grupo hermano de *C. palustris* (oeste de Asia). Dicha relación propone que África y Asia son zonas estrechamente relacionadas. El siguiente clado propone una relación entre *C. siamensis* (distribuida en Asia central) y *C. porosus* (Asia oriental y Australia) lo cual es congruente con la distribución actual. Posteriormente aparece *C. johnstoni* como grupo hermano de todas las especies americanas + *C. mindorensis*, esto implica que para la llegada de los cocodrilos a América tuvo que haber un cruce a través del Pacífico de alguna población ancestral a este linaje.

En América, *C. rhombifer* (especie cubana) es la especie más basal y aparece como grupo hermano de dos clados, el primero *C. acutus* (Pacífico mexicano) y *C. intermedius* (río Orinoco) y en el segundo clado se encuentran *C. moreletii* (Golfo de México) e incongruentemente *C. mindorensis* de las Islas Filipinas. Dicha relación espacial, (basada en la filogenia), sugiere que el ancestro de *C. rhombifer* llegó a Centroamérica y las poblaciones ancestrales de cada linaje cubrieron el territorio hacia el norte y hacia el sur. Sin embargo, el último clado propone un posterior retorno hacia las islas filipinas donde se encuentra actualmente *C. mindorensis*.



**Figura 23. Cladograma de área (A) y traslapado sobre las áreas de distribución actuales (B). Basado en la filogenia realizada con secuencias de la región control de mitocondria.**

## DISCUSIÓN

### Huesos que diferencian a las especies mexicanas de *Crocodylus*

Los valores de correlación demostraron cuales son los huesos que mantienen las proporciones largo-ancho características en el cráneo de las especies mexicanas de *Crocodylus*. En esta prueba, los huesos que diferencian a las especies presentaron valores de  $p$  (proporción de que la hipótesis nula sea correcta) menores a 0.05, lo cual indica que las variables largo-ancho están muy relacionadas entre sí.

Por medio de la prueba estadística de comparación de pendientes y las gráficas de regresión lineal, se seleccionaron los huesos que diferencian significativamente a *Crocodylus acutus* de *C. moreletii*, por medio de la proporción largo-ancho, estos son: premaxilar, maxilar, yugal, cuadradoyugal y dentario, mientras que los demás huesos no aportan información. Los huesos con diferencias significativas en sus proporciones, se seleccionaron cuando los valores de  $p > 0.05$ , estos datos indican que las rectas y pendientes que representan a cada una de las especies son diferentes entre sí. Este trabajo es un aporte relevante ya que no se tiene conocimiento de trabajos previos en donde se hayan analizado de forma minuciosa los caracteres craneales de los cocodrilos, a pesar de ser estos los únicos caracteres a los que se tiene acceso en el registro fósil.

Evolutivamente, el que el maxilar, premaxilar y dentario formen parte del hocico, indica que la modificación que sufrieron las especies mexicanas de *Crocodylus* durante la evolución de los linajes, fue meramente cambio de proporciones por alargamiento o acortamiento del hocico, ya que durante la toma de medidas, no se detectó pérdida, ganancia o fusión de huesos.

Al mapear estos caracteres en la filogenia de DNA mitocondrial se propone que el carácter “hocico corto” es derivado. En el cladograma (Figura 19) aparece *C. johnstoni*

como grupo hermano de las especies americanas, siendo esta una especie de hocico alargado (Behler y Behler, 1998), por lo tanto el carácter “hocico largo” es el ancestral. Esto nos indica que la dirección de cambio que tuvo este carácter durante el proceso de especiación fue hacia el acortamiento del hocico.

Otros caracteres que también presentaron valores altos tanto en la correlación como en la prueba de comparación de pendientes fueron: la longitud sinfisial y la desviación del 11o diente con respecto a la línea media del dentario. Se obtuvieron valores de  $p > 0.05$  en la correlación de las variables y  $p > 0.05$  de diferencia entre las pendientes de las rectas.

El carácter ángulo intramandibular resultó muy interesante debido a que sin importar cuanto aumente en tamaño el dentario, el ángulo siempre será el mismo. Este carácter es muy eficiente en la diferenciación de las especies, pues no presenta cambios por la edad, de esta manera, no importará en que nivel ontogenético se encuentre el individuo podrá ser determinado a nivel de especie. Debido a la falta de valores de pendiente en las rectas, no se realizó prueba para compararlas. Sin embargo, el que *C. acutus* presente valores del ángulo intramandibular de aproximadamente  $13^\circ$ , mientras que *C. moreletii* presenta valores de aproximadamente  $23^\circ$ , aporta evidencia suficiente para asegurar que este carácter puede diferenciar a las especies mexicanas del género *Crocodylus*, ya que este carácter se mantiene a lo largo de la ontogenia.

En la determinación de los fósiles únicamente fue útil el ángulo intramandibular y la desviación del 11o diente; la longitud de la sínfisis no fue utilizada debido a la alta fragmentación que presentaban los ejemplares.

Es muy probable que cuando se modificaron evolutivamente las longitudes de los huesos se afectó también la longitud sinfisial, ya que si se reduce el tamaño de las ramas

mandibulares, también se necesita reducir el área de contacto entre ellas para mantener la caja cefálica del mismo tamaño (Figura 7).

En el caso de la desviación del 11o diente con respecto a la línea media del dentario, se puede pensar que se modificó por el reacomodo de los dientes, dado por el acortamiento del dentario en *C. moreletii*. En la mandíbula de *C. acutus* se puede observar que la longitud del dentario ocupado por los dientes es mayor y estos se encuentran acomodados en línea recta. Por el contrario en *C. moreletii* la desviación del 11o diente pudo ser debida a que al achatarse el hocico se comprimió la hilera de dientes produciéndose la desviación (Figura 8).

Con el acortamiento del hocico fue necesario ampliar el ángulo intramandibular para mantener una unión entre los dentarios sin modificar el tamaño de la caja cefálica (Figura 9) y en el análisis de morfometría se encontró que los huesos que la conforman no presentan diferencias entre las especies (Figura 11).

### **Determinación de los fósiles mexicanos de *Crocodylus* al nivel de especie y el análisis de sus localidades de colecta**

**Material reportado por Miller (1980).** Por medio del análisis morfométrico se pudo comprobar que el ejemplar fósil publicado por Miller (1980) pertenece a *C. acutus* y no ha *C. moreletii* como había propuesto el autor. En la Figura 13 donde se graficó largo contra ancho del dentario se encontró que el fósil se encuentra mas cercano a la recta de *C. acutus*. La posición del fósil en la gráfica nos indica que el fósil es un ejemplar largo y muy delgado, más aun que los ejemplares de *C. acutus*. En la gráfica de la desviación del 11o diente con respecto al dentario (Figura 14) se observa una mayor cercanía de los valores del fósil con *C. acutus*. De acuerdo con el carácter ángulo intramandibular (Figura 15) es



imposible no relacionar al fósil con *C. acutus*, ya que su punto cae perfectamente sobre la recta.

Este fósil propone que la existencia del taxón en México se remonta al Plioceno y que habitaba en la región del Cabo, sin embargo, en la actualidad no se tienen registros de cocodrilos en ninguna parte de Baja California (Alberton, 1998; Behler y Behler, 1991; Casas, 1994; Ernest, 1999; Grenard, 1991; Ross, 1989). Varios autores han tratado de hacer inferencias acerca de la presencia del fósil que Miller (1980) había determinado como *C. moreletii*, tal es el caso de Brochu (2000; 2003) y Clark (2003), quienes proponen que *C. moreletii* habitaba tanto en el Pacífico como en el Golfo de México y se basan tanto en la distribución actual como en la localidad de colecta del fósil. Grismer (2000; 2002) y Mead (2003) además de apoyar dicha propuesta, argumentan que la distribución actual de *C. moreletii* ha sido restringida debido a extinciones locales en el Pacífico.

La determinación del fósil de Miller (1980) como *C. acutus* es un aporte relevante ya que al ser congruente con la distribución actual nos permite esclarecer de forma más consistente la historia biogeográfica de las especies mexicanas de *Crocodylus*.

Para explicar la presencia de este grupo en Baja California se puede apelar a eventos de dispersión o de vicarianza. La opción por vicarianza plantearía que ya había poblaciones de cocodrilos habitando la zona desde antes que se separará Baja California del Continente. El fósil fue encontrado en Cabo San Lucas, Baja California, en la localidad las Tunas y entre los estratos del Plioceno Tardío (Blancano Temprano). Actualmente se sabe que Baja California comenzó a separarse del continente por desplazamiento hacia el Oeste desde el Cenozoico Temprano, encontrándose la mayor parte del territorio sumergida, excepto algunas zonas que funcionaban como islas (Grismer, 2002; Durham y Allison, 1960; Murphy y Aguirre-León, 1983). Según reconstrucciones paleogeográficas se propone que la

región del Cabo era una de las zonas ya emergidas en el Mioceno, y la separación se dio cuando Baja California comenzó a presentar movimiento hacia el Noroeste hace aproximadamente 6 millones de años (Dorsey, 2003; Grismer, 2000; 2002; Hedges, 1996; Lyle y Ness, 1991; Murphy y Aguirre-León, 1983; Riddle, *et. al*, 2000; Shaaf *et. al* 2000). El fósil de *C. acutus* fue fechado como Plioceno Tardío, lo cual indica mucho tiempo posterior a la separación de Baja California, además de que no se tiene reportes de fósiles pertenecientes al Mioceno en la zona de Baja California por lo cual la explicación vicariancista no estaría totalmente resuelta. Sin embargo, existen muchos varios trabajos sobre comparación de biotas entre Baja California y el continente y particular con anfibios y reptiles, en los cuales se denotan patrones vicariancistas que explican una relación de la herpetofauna de la región del Cabo con el continente (Grismer, 2000; 2002; Jonson y Ward, 2002; McPeak, 2000; Riddle, 2000).

La opción por dispersión es probable debido a la presencia de glándulas de excreción salina en *C. acutus*, lo cual le facilita la dispersión activa durante muchos kilómetros por corrientes marinas (Casas, 1997). De cualquier manera, la dispersión no pudo haber sido tan compleja, ya que se han reportado poblaciones recientes de *C. acutus* hasta en la zona de Los Mochis, Sinaloa (Casas y Reyna, 1994). La distancia de Baja California al continente es de aproximadamente 200 kilómetros, distancia que pudo haber recorrido *C. acutus* ya que es un organismo que puede recorrer fácilmente 100 kilómetros en agua salobre (Casas, 1997). Tal vez un punto en contra sería las bajas temperaturas que alcanzaban hasta los 2° C. durante el Plioceno Tardío (Connor, 1986; Lear *et. al*, 2000; Peter *et. al*, 2003; Tsuchi, 2002; Dorsey, 2003), ya que los cocodrilos tienen restringida su distribución a rangos de temperatura de cuanto menos 20°C (Alberton, 1998; Behler y Behler, 1991; Casas y Reyna, 1994; Child, 1987; Grenard. 1991; Ross, 1989). Sin embargo,

la presencia de dientes de cocodrilo en el Pleistoceno de Guaymas, Sonora (Mead, 2003), implican que la temperatura era más estable o en esa época los cocodrilos presentaban mayor plasticidad fenotípica, de tal manera que pudieran tolerar dichas temperaturas. Desafortunadamente, será muy difícil determinar a nivel de especie el material fósil reportado Mead (2003) ya que son solo dientes aislados pero dada su distribución es muy probable que sea *C. acutus*. Otro punto a favor de la dispersión activa es que el fósil de Miller (1980) fue fechado como Plioceno Tardío y esto es aproximadamente 5 millones de años después de que la región del Cabo se separara del continente.

**Material reportado por Rodríguez y Guzmán Gutiérrez (1991).** El primer carácter analizado en este ejemplar fue la proporción de largo contra ancho (Figura 16). Se encontró que el punto que genera el material fósil está más cerca de la recta de *C. acutus* y su posición en la gráfica indica que la forma del dentario no se parece a *C. moreletii*, ya que es aun más largo y delgado que los elementos que conforman la serie de *C. acutus*. En el carácter ángulo del dentario (Figura 17) el punto que genera el fósil se encuentra perfectamente posicionado sobre la recta de *C. acutus*. Aun cuando para este material fósil tan sólo se pudieron observar dos caracteres, las gráficas son evidencia confiable para la identificación. Este ejemplar había sido determinado por Rodríguez y Guzmán Gutiérrez (1991) únicamente como *Crocodylus* y en este trabajo se confirma al género y se determina al nivel de especie como *C. acutus*.

La determinación de este ejemplar fósil implica que *C. acutus* tenía una distribución más amplia hacia el centro de lo que ahora se conoce, llegando hasta la zona de declive de la Sierra Madre Occidental en el Municipio de Tecolotlán, Jalisco. Además de remarcarnos que *C. acutus* habita las costas del Pacífico mexicano desde el Plioceno.

**Material alojado en el Museo de Paleontología de Guadalajara.** En este ejemplar solo se pudo analizar el carácter de la proporción de largo contra ancho, esto debido al grado de fragmentación con el cual se encontró al material. Sin embargo, este carácter fue suficiente para determinarlo como *C. acutus*, ya que los valores medidos se ubican tan cerca de la recta de *C. acutus*.

La presencia de este fósil también nos está evidenciando la amplia distribución que tuvo *C. acutus* hacia el centro de México ya que ese ejemplar es de la misma zona de Tecolotlán, Jalisco y de la misma época que el material de Rodríguez y Guzmán Gutiérrez (1991).

La falta de material fósil determinado como *C. moreletii* puede estar indicando dos opciones, esta especie es más derivada o que los fósiles no han sido encontrados. Si *C. moreletii* fuera más reciente que *C. acutus*, esto indicaría que el carácter glándulas de sal que Casas (1997) utilizó como argumento para proponer que *C. acutus* era la especie más derivada del género, no es un carácter informativo, tal como lo había propuesto Taplin y Grigg (1989) al analizar el carácter en diferentes taxones de cocodrilos.

### **Análisis de las hipótesis biogeográficas realizadas para todas las especies del género**

#### ***Crocodylus***

El cladograma de ADN mitocondrial aporta una hipótesis completamente resuelta (Figura 23), y propone como especie basal a todo el género, a *C. cathaphractus*, especie que habita en la zona tropical del Oeste y Centro de África. Este mismo clado es propuesto también por la filogenia de Brochu (2000; 2003). Biogeográficamente esto implica que la primera área donde habitaron las especies actuales de *Crocodylus* es en África. Esta hipótesis puede ser comprobada por medio del registro fósil, ya que uno de los ejemplares

más antiguos es del Mioceno de Uganda y fue determinado como *C. cathaphractus* (Pickford, 1994).

La filogenia de ADN mitocondrial, propone a *C. niloticus* y *C. palustris* como grupos hermanos, clado congruente con la distribución actual de las especies, ya que *C. niloticus*, es la especie que se distribuye en el sureste de África desde el Plioceno (Tchernov, 1986) y hasta la actualidad (Behler y Behler, 1998) y *C. palustris* vive en la India en donde se encuentra desde el Plioceno aproximadamente (Badam, 1973).

El siguiente clado contiene a *C. siamensis* y *C. porosus*, lo cual también es congruente con la distribución actual, ya que *C. siamensis* se encuentra en las islas de Indonesia al menos desde el Pleistoceno (Müller, 1923) y *C. porosus* habita en Australia desde el Mioceno (Molnar, 1979). En la filogenia con endonucleasas de restricción, encontramos a *C. palustris*, *C. siamensis* y *C. porosus* en un mismo clado, estas tres especies habitan actualmente en Asia, en otro clado aparece *C. mindorensis* y *C. noevaguineae* estas dos especies se encuentran en las islas del sur de Asia; y también en clados diferentes están las especies *C. acutus* + *C. intermedius* y *C. rhombifer* + *C. moreletii*. Estas ramas y todas las demás del cladograma de Densmore y White (1991), proceden de una politomía situada en la base del árbol. Esta filogenia, aunque sin una completa resolución, concuerda con la hipótesis de ADN mitocondrial en que las especies asiáticas son filogenéticamente muy cercanas, así como los linajes americanos. Esta parte del cladograma es muy importante ya que las relaciones filogenéticas que proponen Densmore y White son congruentes con la distribución actual.

Lo interesante del árbol de Brochu (2000) es que se diferencian claramente por grupos, en la base del árbol está *C. cathaphractus* (especie africana), después aparece una tricotomía con *C. niloticus* (africana), por un lado el linaje monofilético que contiene a

todas las especies asiático-australianas: *C. mindorensis*, *C. naevaguineae*, *C. porosus* y *C. johnstoni* y por el otro sugiriendo una marcada cercanía entre las especies del este de Asia, la de Australia y las que se distribuyen en las islas Filipinas y Nueva Guinea; finalmente el linaje también monofilético que contiene a todas las especies americanas. Las politomías nos proporcionan hipótesis no resueltas, sin embargo, nos ayudan relacionando taxones terminales, esto significa que un grupo está más cercanamente relacionado entre sí que con los demás taxones (Brooks y McLennan, 1991; Hills *et. al*, 1993; Mishler y De Luna, 1997; Morrone, 2000;). El cladograma de Brochu (2000) nos propone que las especies americanas son monofiléticas, aun cuando no resuelve las relaciones entre cada una de las especies.

El árbol de DNA mitocondrial propone un origen monofilético para las especies americanas y *C. mindorensis*, y sostiene que este linaje proviene de un ancestro común con *C. johnstoni*, lo cual implica que el linaje ancestral pasó a través del Pacífico y no del Atlántico, como se había afirmado por Densmore (1983). Dicho paso pudo haberse dado por diversos eventos. Una opción es por dispersión, se sabe que hay especies que presentan glándulas de excreción salina, lo cual les permite desplazarse varios kilómetros por agua marina, tal es el caso de *C. acutus* (Casas, 1997). Es difícil explicar el paso trans Pacífico por medio de dispersión activa, ya que no se tiene reportes de que *C. johnstoni* o *C. rhombifer* presenten actividad marina (Behler y Behler, 1998; Grenard, 1991; Alberton, 1998; Casas, 1997), sin embargo, al analizar este carácter entre los diferentes grupos de cocodrilos, se observa que aparece y desaparece sin una secuencia lógica (Taplin y Grigg, 1989). Esto implica que los cocodrilos presentan una gran plasticidad en cuanto a la expresión de dicho carácter. Por lo consiguiente, no sería del todo improbable que el ancestro de *C. johnstoni* y *C. rhombifer* fuera tolerante a la salinidad.



Debido a que no se tienen argumentos contundentes, no se puede saber cual fue el fenómeno que produjo la llegada del género *Crocodylus* a América, sin embargo, la llegada debió darse forzosamente una vez que el territorio ya era habitable, esto es que al menos hubiera manchones no inundados para que pudiese desovar (Alberton, 1998; Álvarez del Toro, 1974; Behler y Behler, 1998). En caso de que la población colonizadora de América hubiese presentado glándulas de sal o alguna otra estrategia que le permitiera desplazarse en el Océano. Su paso a través del Pacífico debió ser muy rápido, ya que habría tenido demasiados factores climáticos a su favor, ya que en el Ecuador confluyen dos corrientes marítimas superficiales, la ecuatorial del Norte y la contracorriente ecuatorial. La primera llega a Asia, a la altura de Nueva Guinea y baja recorriendo las costas Australianas y cuando choca con la corriente del sur de Ecuador es dirigida hacia el este. La contracorriente es formada por la gran velocidad que lleva la del Norte y ambas llegan a las costas de Centroamérica (Lighthouse Foundation, 2003; Skinner y Porter, 1987). Este fenómeno pudo haber acelerado la dispersión de individuos en caso que se demostrara la tolerancia a la salinidad en *C. rhombifer* o en *C. johnstoni*.

La llegada de los cocodrilos a América también se puede explicar por medio de fragmentos de terreno, Nur y Ben-Avraham (1978) propusieron la existencia de un continente ancestral llamado Pacífica. Este territorio se fragmentó como respuesta al inicio de la expansión del suelo oceánico en el Pacífico, los fragmentos siguieron trayectorias distintas y al chocar con los continentes dispersaron todo tipo de biota; este evento se llevó a cabo hace 200 millones de años (McCarthy, 2003; Pindell *et al.*, 2000). Esta hipótesis ha sido soportada por los estudios geológicos de Chamberlain y Lambert (1988) y Roure y Sosson (1986), quienes proponen la existencia de micro placas alóctonas que cruzaron el Pacífico anexándose al borde continental tanto de Norte América como de Asia Oriental,

pero la fecha aproximada que estos autores proponen para sus micro placas es Cretácico, lo cual no representa una opción viable para explicar la llegada de los cocodrilos a América.

La hipótesis de micro placas ha sido propuesta para Cuba y demás islas del Caribe, ya que según estudios geológicos hace 150Ma no existían dichas islas. Estas se formaron en el Pacífico por un proceso de subducción, donde se formaron al emerger el magma. Una vez enfriadas comenzaron a moverse hacia el este, uniendo temporalmente a Norteamérica y Sudamérica. Dicho movimiento provocó la propagación de biota alóctona en América (Hamblin, 1992; Skinner y Porter, 1987), sin embargo, estudios recientes han comprobado que Cuba se encontraba sumergida totalmente y el evento que provoco que emergiera fue el choque con las Bahamas, lo cual sucedió aproximadamente hace 40 millones de años (Iturralde-Vinent, 2003; Iturralde-Vinent y MacPhee, 1999; Marsaglia, 1995). Es difícil que el género *Crocodylus* haya habitado Cuba desde hace 40 millones de años ya que los fósiles más antiguos en todo el mundo son del Mioceno (Badam, 1973; Brochu, 2000; Molnar, 1979; Mool, 1959; Müller, 1923; Pickford, 1994; Tchernov, 1986; Varona, 1984; Willis y Molnar, 1988), los cocodrilos requieren forzosamente periodos de tiempo en tierra firme para anidar (Álvarez del Toro, 1974; Behler y Behler, 1998; Ross, 1989) y se ha comprobado que Cuba ha sufrido una gran cantidad de inundaciones totales y parciales desde que comenzó a emerger (Iturralde-Vinent, 2000). Debido a la época en la que desplazó Cuba y las subsecuentes inundaciones que ha sufrido, no es posible que haya sido el móvil que trajo al género *Crocodylus* a América.

Iturralde-Vinent (2000) encontró que la última inundación fue hace 3.5 millones de años, esto lo dedujo de mapas paleogeográficos realizados por medio de rocas carbonatadas del arco volcánico de Cuba. En ese trabajo también se analizaron rocas de Puerto Rico y Republica Dominicana, encontrando que toda la biota terrestre incluyendo a los cocodrilos



llegaron a estos países en el Mioceno Tardío. Esto indica que los cocodrilos se establecieron en Cuba después de la última inundación, de tal manera que es más posible que primero hallan estado establecidos en Centroamérica y de ahí se dispersaron al Norte (*C. acutus* y *C. moreletii*), al Sur (*C. intermedius*) y a Cuba (*C. rhombifer*) esto es congruente tanto con el registro fósil referido como *C. rhombifer* (Varona, 1984), como con los ejemplares analizados en este proyecto y determinados como *C. acutus*.

Otra opción es que los cocodrilos hallan atravesado el Pacífico por el estrecho de Bering, el cual estuvo abierto durante el Terciario hasta aproximadamente el Plioceno. Esta opción es factible ya que según el origen propuesto por Brochu (2000) el género *Crocodylus* apareció en la Tierra en el Oligoceno aproximadamente y durante esa época, el paso de Beringia se encontraba abierto. Sin embargo, esta hipótesis presenta también varios puntos en contra como la falta de registro fósil del género en el Norte de Europa, Asia o América (Brochu, 2000; 2003) y la baja temperatura de la zona. Se ha reportado que para el Oligoceno la temperatura mayor era de 10° C y se mantuvo oscilando en ese rango hasta el Mioceno, y para el Plioceno-Pleistoceno la temperatura decayó hasta por debajo de los 0° C (Brochu, 2003; Connor, 1986; Dorsey, 2003; Kocher y Stepien, 1997; Lear *et al.*, 2000; Kastner, 1999; Ogasawara, 2002; Peter, 2003; Tsuchi, 2002). Casas y Reyna (1994) reportaron que el rango de tolerancia de *C. acutus* es de 18° C y Child (1987) reportó que estar a 15° C es letal para *C. niloticus*. Esto hace difícil que los cocodrilos hallan atravesado el Pacífico por el estrecho de Bering, sin embargo, la presencia de los fósiles reportados por Mead (2003) denota la gran plasticidad y la tolerancia que presenta este grupo ante condiciones extremas y por lo tanto es difícil desechar rotundamente la hipótesis.

Debido a que ninguna hipótesis es totalmente congruente con las evidencias que se conocen a la fecha, resulta muy difícil explicar el cruce del género *Crocodylus* a través del

Pacífico, aunque los cocodrilos no son el único grupo que presenta relaciones entre estas zonas de distribución. Actualmente se han reportado diversos trabajos en los cuales se reconocen relaciones filogenéticas que implican pasos trans-Pacíficos. En estos trabajos se han analizado todo tipo de biota y en particular herpetofauna (Crother y Guyer, 1996; Hedges, 1996; Hedges *et. al*, 1994; McCarthy, 2003; Page y Lydeard, 1994).

El cladograma de ADN mitocondrial propone como especie basal para el linaje americano a *C. rhombifer*, especie cubana con registro fósil desde el Pleistoceno (Varona, 1984). Posteriormente se encuentran dos linajes más el de *C. acutus* + *C. intermedius* y el de *C. moreletii* + *C. mindorensis*, lo cual implica que *C. acutus* y *C. moreletii* a pesar de habitar territorios cercanos, no están filogenéticamente tan relacionados, esto fue reconocido también en la filogenia de Densmore y White (1991).

La filogenia con DNA mitocondrial es congruente con la distribución actual de las especies, sin embargo, presenta una deficiencia, la falta de la secuencia de *C. novaeguineae*. Esta especie se distribuye actualmente en las islas de Nueva Guinea. En la filogenia realizada por Densmore y White (1991) *C. novaeguineae* se encuentra como grupo hermano se *C. mindorensis*, mientras que, en la filogenia de DNA mitocondrial *C. mindorensis* se encuentra en el mismo clado que *C. moreletii*. Se esperaría que al incluir *C. noevaguineae* en el análisis de DNA mitocondrial se resolviera ese clado, que es difícil de explicar biogeográficamente. Otra opción es que se hayan contaminado las muestras de sangre en el momento de la extracción o secuenciación, y esto sea el resultado de secuencias mal determinadas.

La razón por la cual se decidió utilizar este marcador fue por que se ha demostrado que es muy eficiente para diferenciar grupos a nivel de especie (Bowen *et. al*, 1995; Dessauer *et. al*, 2002; Fitzsimmons, 2002; Glenn *et. al*, 2002; Grismer, 2000; Weisrock y

Janzen, 2000; Shaffer y McKnight, 1996) y particularmente para las secuencias de la región control de ADN mitocondrial han sido previamente analizadas para el género *Crocodylus* por Ray y Densmore (2002; 2003), ellos han encontrado que esta molécula funciona satisfactoriamente en la diferenciación de las especies del género ya que presenta una tasa de mutación considerablemente alta. Esto también se comprobó al encontrar un cladograma totalmente resuelto y congruente con la biogeografía de casi todas sus especies. Brochu (2004) realizó un reloj molecular utilizando diferentes moléculas secuenciadas en la familia Crocodylidae y encontró que las secuencias de ADN mitocondrial proponen un tiempo de divergencia de 12 millones de años entre *C. cathaphractus* y *C. moreletii*, lo cual es congruente ya que el fósil determinado como *C. cathaphractus* fue fechado como Mioceno. Este es otro argumento por el cual se decidió utilizar las secuencias de la región control de mitocondria para realizar la hipótesis filogenética.

## CONCLUSIONES

- Los caracteres de la osteología craneal que permiten la correcta diferenciación entre *C. acutus* y *C. moreletii* son: la proporción entre el largo-ancho de los huesos maxilar, premaxilar, cuadradoyugal, yugal y dentario, el ángulo intramandibular, la longitud de la sínfisis dentaria y el desplazamiento del 11o diente con respecto al dentario.
- Con base en el registro fósil, en la geología de Baja California y en el potencial de vagilidad que presenta *C. acutus* se concluye que el proceso biogeográfico por el cual se pudo establecer en la región del Cabo, fue dispersión activa.
- La filogenia realizada con ADN mitocondrial comprueba la monofilia del género *Crocodylus*, y al igual que la filogenia morfológica propone como la especie más antigua a *C. cataphractus*.
- La filogenia de Brochu (2000) no resuelve la historia evolutiva, ni la biogeografía, sin embargo, nos ayuda a diferenciar en grupos a las especies que habitan cada territorio.
- La filogenia de Densmore y White (1991) nos aporta una cercanía interesante entre *C. acutus* y *C. intermedius* y sitúa en otro clado a *C. moreletii* y *C. rhombifer*. Dicha asociación propone que las especies mexicanas pertenecen a clados diferentes.
- La filogenia de Poe (1996) plantea una serie de relaciones filogenéticas entre especies de África y Asia, y por otro lado relaciona a las especies de Asia con las de América, refutando la opción de una dispersión transatlántica.
- La filogenia con ADN mitocondrial propone para el origen del linaje americano un cruce a través del Pacífico por parte de una población ancestral a *C. rhombifer*, que partió de Australia hasta Centroamérica, de donde se distribuyeron poblaciones

hacia el Noreste dando origen a *C. moreletii*, hacia el Noroeste originando a *C. acutus* y hacia el sur a *C. intermedius*.

- Debido a que existen evidencias tanto a favor y en contra de todas las hipótesis que pretenden explicar la llegada *Crocodylus* a América, no es posible resolver en este momento dicha incógnita.

## Referencias

- ALVAREZ, T. M.** (1974). *Los Crocodylia de México*. Instituto Mexicano de Recursos Naturales Renovables. México. D. F. Págs. 70
- ALDERTON, D.** (1998). *Crocodiles and Alligators of the World*. Blanford. London. Págs. 190.
- BADAM, C.** (1973). skull characters of *Crocodylus bioporcatus* Cuvier. *Journal of Geological Society of Indian*, 14:40-46.
- BEHLER, J. L. y B. BEHLER** (1998). *Alligators and Crocodiles*. Voyageour Press. Stillwater, Minnesota. Págs. 72.
- BENTON, M.** (1988). *Dinosaurus: An A-Z Guide*. Derrydale Books. N. Y., USA.
- BOX, G. P., W. G. HUNTER y J. S. HUNTER** (2001). *Estadística para investigadores*. Reverté. S. A. 2 reimpresión. Págs. 675.
- BREMER, K.** (1994). Branch support and tree stability. *Cladistics*, 40:295-304.
- BROCHU, C. A.** (1997). Divergence timing and historical biogeography of *Crocodylus*: Preliminary insights from phylogenetics and the fossil record *American Society of Ichthyologists and Herpetologists*. 77<sup>th</sup> Joint Meeting:81.
- BROCHU, C. A.** (1999). Phylogenetics, taxonomy and historical biogeography of Alligatoridea. *Journal of Vertebrate Paleontology*, Memoir 6; 19(2):9-99.
- BROCHU, C. A.** (2000). Phylogenetics relationships and divergence timing of *Crocodylus* based on morphology and the fossil record. *Copeia*, 3: 657-673.
- BROCHU, C. A.** (2003). Phylogenetic approaches toward Crocodylian history. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 31:357-397.
- BROCHU, C. A.** (2004). When clocks (and communities) collide: Estimating divergence time from molecules and the fossil record. *Journal of Paleontology*, 78(1):1-6.
- BOOKS D. R. y D. A. McLENNAN** (1991). *Phylogeny, ecology and behavior*. The University of Chicago Press, Chicago. Págs. 434.
- BOWEN, B. W., F. A. ABREU-GROBOIS, G. H. BALAZS, N. KAMEZAKI, C. J. LIMPUS y R. J. FERL** (1995). Trans-Pacific migrations of the loggerhead turtle (*Caretta caretta*) demonstrated with mitochondrial DNAMarker. *Proceeding of the National Acedemy Science*, 92:3731-3734.
- CARROLL, R. L.** (1988). *Vertebrate paleontology and evolution*. W. H. Freeman Co. New York. Págs.698.

- CASAS, A. G. y T. REYNA** (1994). Climate and Distribution of *Crocodylus acutus* in the mexican pacific coast. *Biogeographica*, 70(2):69-75.
- CASAS, A. G.** (1997). Dispersión o vicarianza en la distribución de *Crocodylus* en el continente americano. Memorias. 4o Reunión regional del grupo de especialistas en cocodrilos de América y el Caribe. Págs. 44-51.
- CASTAÑEDA M, F. J.** (2000). Estatus de *Crocodylus moreletii* en el departamento de Peten, Guatemala. *ProPetén / Conservación Internacional*. Petén, Guatemala.
- CASTILLO-CERON, J. M.** (1994). *Bioestratigrafía de los sedimentos continentals del área de Zacualtipán (Mioceno tarío)*. Estado Hidalgo, México. Unpublished Master Thesis. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Págs. 83.
- CASTILLO-CERON, J. M.** (2000). Fósil Vertebrales from the Miocene of Hidalgo, México. *Journal Vertebrate of Paleontology*, 20 (3 supl): 34A.
- CHAMBERLAIN V. E. y R. S. J. LAMBERT** (1985). Cordillera : A newly defined Canadian microcontinent. *Nature*, 314:707-713.
- CHILD G.** (1987) The management of crocodiles in Zimbabwe. Págs 49-62. En: G. W. J. Webb, S. C. Manolis and P. J. Whitehead (Eds.), *Wildlife management of crocodiles and alligators*. Surrey Beatty and Sons Pty Limited in association with the Conservation Commission of the Northern Territory.
- CHRISTEN, R.** (1994). Molecular phylogeny and the origin of Metazoa. Págs. 467-474. En: Bengtson. S. (Eds.). *Early Life on Earth. Nobel Symposium No. 84*. Columbia U. P. Nueva York.
- CLARK, J. M.** (1994). Patterns of evolution in Mesozoic Crocodyliformes. Págs. 84-97. En: N. C. Fraser and H. D. Sues (Eds.) *The shadow of the dinosaurs: Early Mesozoic tetrapods*. Cambridge University Press. Cambridge, England. Págs. 435.
- COMACROM** (2000). *Proyecto para la conservación, manejo y aprovechamiento sustentable de los Crocodylia en México*. Instituto Nacional de Ecología y SEMARNAP. México. Págs. 107.
- CONNOR, E.** (1986). The role of Pleistocene Forest refugia in the evolution and biogeography of tropical biotas. *Tree*, 1:2-5.
- CRACRAFT, J.** (1979). Phylogenetic analysis, evolutionary models and paleontology. En: J. Cracraft y N. Eldredge (Eds.). *Phylogenetic analysis and paleontology*. Nueva York. Columbia University Press. Págs. 527.
- CRAW, R. C., J. GREHAN y M. HEADS** (1999). *Panbiogeography: Tracking the history of life*. Oxford Univ. Press. Oxford. Págs. 238.



- CROIZAT, L.** (1964). *Space, Time, Form: The Biological Synthesis*. Publicado por el autor; Caracas, Págs. 881.
- CROTHER, B. I. y C. GUYER** (1996). Caribbean historical biogeography: Was the dispersal-vicariance debate eliminated by an extraterrestrial bolide?. *Herpetologica*, 52:440-465.
- DENSMORE, L. D.** (1983). Biochemical and immunological systematics of the order Crocodylia. Págs. 397-465. En: M. K. Hetch, B. Wallace, and G. H. Prance. (Eds.). *Evolutionary biology*, 16. Plenum Press, New York.
- DENSMORE, L. D. y R. D. OWEN** (1989). Molecular systematics of the order Crocodylia. *American Zoology*, 29:831-841.
- DENSMORE, L. D. y P. S. WHITE** (1991). The systematics and Evolution of the Crocodylia as suggested by restriction endonuclease analysis of mitochondrial and nuclear ribosomal DNA. *Copeia*, 3: 602-615.
- DORSEY, R.** (2003). A synthesis of Late Cenozoic Stratigraphy, Tectonics and Basin Evolution in the Western Salton Trough. En: Jefferson and Lindsay (Eds.), *Paleo Book*. Págs. 289.
- DURHAM W. J. y E. C. ALLISON** (1960). The Gologic History of Baja California and Its Marine Faunas. *Systematical Zoology*, 9:47-91.
- DESSAUER, H. C., C. T. GLENN y L. D. DENSMORE** (2002). Studies on the Molecular Evolution of the Crocodylia: Footprints in the Sands of Time. *Journal of experimental zoology (Molecular Developmental and Evolution)*, 294:302-311.
- ERNEST, A. L.** (1999). Bibliography and scientific name index to amphibians and reptiles. *Bulletin of the Florida Museum of Natural History*, 39:1945-1996.
- FIELD, K., G. OLSEN, D. LANE, S. GIOVANNONI, M. GHISELIN, E. RAFF. N. PACE y R. RAFF.** (1988). Molecular phylogeny of the animal kingdom. *Science*, 239: 748-752.
- FITZSIMMONS N. N., J. C. BUCHAN, P. V. LAM, G. POLET, T. T. HUNG, N. Q. THANG y J. GRATTEN** (2002). Identification of purebred *Crocodylus siamensis* for reintroduction in Vietnam. *Journal of experimental zoology (Molecular Developmental and Evolution)*, 294:378-381.
- FOREY P. L.** (1992). Fossils and cladistic analysis. En: *Cladistics: A practical course in Systematics*. Oxford Science Publications. The Systematics Association Publication. Págs. 191.



- GATESY, J., R. DESALLE, y W. C. WHEELER.** (1993). Alignment-ambiguous nucleotide sites and the exclusion of systematic data. *Molecular Phylogenetic Evolution*, 2:152-157.
- GLENN, T. C., J. L. STATON, A. T. VU, L. M. DAVIS, J. R. ALVARADO BREMER, W. E. RHODES, L. BRISBIN y R. H. SAWYER** (2002). Low Mitochondrial DNA variation among American alligators and a Novel Non-Coding region en Crocodylians. *Journal of experimental zoology (Molecular Developmental and Evolution)*, 294:312-324.
- GRANDE, L.** (1985). The use of paleontology in systematics and biogeography, and a time control refinement for historical biogeography. *Paleobiology*, 11(2):234-243.
- GRENARD, S.** (1991). *Handbook of Alligators and Crocodiles*. Krieger Publishing Company. Malabar Florida. Págs. 210.
- GRISMER, L. L.** (2000). Evolutionary biogeography on Mexico's Baja California peninsula: A synthesis of molecules and historical geology. *Proceedings National Academy of Sciences*, 97( 26): 14017-14018.
- GRISMER, L. L.** (2002). *Amphibians and reptiles of Baja California*. University and California Press. London, England. Págs. 409.
- GUZMÁN, A. M.** (1973). *Biología e importancia económica de los cocodrilos mexicanos*. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM.
- HAMBLIN, K.** (1992). *Earth's dynamic systems*. 6a. Ed. Brigham Young University. Provo, Utah. Págs. 278.
- HEDGES, S.** (1996). Vicariance and dispersal in Caribbean biogeography. *Herpetologica*, 52(3):466-473.
- HEDGES, S., C. A. HASS y L. R. MAXSON** (1994). Reply: Towards a Biogeography of the Caribbean. *Cladistics*, 10:43-55.
- HILLIS, D. M., M. W. ALLARD y M. MIYAMOTO.** (1993). Analysis of DNA sequence data: Phylogenetic inference. Págs 456-487. En. *Biological Diversity of Macromolecules*. Academic Press, Inc.
- ITURRALDE-VINENT, M. y R. D. E. MacPHEE** (1999). *Paleogeography of the Caribe an region: Implications for Cenozoic Biogeography*. AMNH Bulletin. Págs. 238.
- ITURRALDE-VINENT, M.** (2000). Sinopsis de la Constitución Geológica de Cuba. En: J. Marmolejo y J. Proenza (Eds). *Geología y Metalogenia de Cuba, una introducción: Acta Geológica Hispánica*, 33(14):9-56.

- ITURRALDE-VINENT, M.** (2003). Ensayo sobre la paleogeografía del Cuaternario de Cuba. *Memorias del V Congreso Cubano de Geología y Minería*. Pág. 74.
- JOHNSON, R. A. y P. S. WARD** (2002). Biogeography and endemism of ants (Hymenoptera: Formicidae) in Baja California, México: a first overview. *Journal of Biogeography*, 29:1009-1026.
- KASTNER, M.** (1999). Oceanic minerals: Their origin, nature of their environment and significance. *Proceeding of the National Academy Science*, 96:3380-3387.
- KLUGE, A. G.** (1993). Cladistics: What's in a Word?. *Cladistics*, 9:183-199.
- KOCHER y STEPIEN** (1997). *Molecular Systematics of Fishes*. Academic Press. Págs. 314.
- LAKE, J. A.** (1990). Origin of the Metazoa. *Proceeding Natural Academy of Sciences*, 87: 763-766.
- LAW, R., A. BRADSHAW y P. PUTWAINN** (1977). Life-History variation in *Poa annua*. *Evolution*, 31:233-246.
- LEAR, C. H., H. ELDERFIELD y P. A. WILSON** (2000). Cenozoic Deep-Sea Temperatures and Global Ice Volumes from Mg/Ca in Benthic foraminiferal calcite. *Science*, 287:269-272.
- LI, W.-H. y GRAUR, D.** (1999). *Fundamentals of molecular evolution*. 2ed. Sinauer Associates Inc. Sunderland, Massachusetts.
- LIGHTHOUSE FOUNDATION** (2003). *Corrientes marinas superficiales*. Die Stiftung für meere und ozeane. (Formato electrónico).
- LYLE M. y NESS** (1991). The opening of the southern Gulf of California. Memoir 47, 403-425. En: Dauphin, J.P., and Simoneit, B.R.T. (Eds.). *The Gulf and Peninsular Province of the Californias*. American Association of Petroleum Geology.
- MARSAGLIA, K.** (1995). Interarc and Backarc basins. Págs. 299-329. En: Busby C. D. y R. V. Ingersoll (Eds.). *Tectonic of Sedimentary Basins*. Black Well Science. Oxford.
- McCARTHY, D.** (2003). The trans-Pacific zipper effect: disjunct sister taxa and matching geological outlines that link the Pacific margins. *Journal of Biogeography*, 30: 1545-1561.
- McPEAK, R. H.** (2000). *Amphibians and reptiles of Baja California*. Sea Challengers. monterrey, California. Págs 99.
- MEAD, J. I.** (2003). Crocodylian Remains from the Late Pleistocene of Northeastern Sonora, México. *Newsletters. Crocodile Specialist Group*, 22(1)19-21.

- MILLER, W. E.** (1980). The late Pliocene Las Tunas local fauna from southernmost Baja California, México. *Journal of Paleontology*, 54:762-805.
- MILLER, W. E. y O. CARRANZA-CASTAÑEDA** (1998). The Tecolotlán basin, Central México: A new area for late Cenozoic terrestrial vertebrates. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 14 (3supl):21A.
- MISHLER, B. D. y E. DE LUNA** (1997). Sistemática filogenética y el concepto de especie. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 60:45-57.
- MOLNAR, R.** (1979). *Crocodylus porosus* from the Pliocene Allingham formation of North Queensland. Result of the Ray C. Lemley Expeditions, *Participation in the Memorians of the Queensland Museum*, 19:357-365.
- MOOK C. C.** (1921). Skull characters of recent Crocodylia with notes on the affinities of the recent genera. *Bulletin of American Musuem of Natural History*, 44:123-268.
- MOOK C. C.** (1959). A new Pleistocene crocodylian from Guatemala., *Bulletin of American Musuem of Natural History*, 1975:1-6.
- MORRONE J. J.** (2000) *El lenguaje de la cladística*. Dirección General de Publicaciones y Fomento Editorial. UNAM. Págs. 84.
- MÜLLER, L.** (1923). *Crocodylus siamensis* Schineid und *Crocodylus ossifragus* Buboiss. *Palaeontologie Hungarica*, 1:109-114.
- MURPHY, R. W. y G. AGUIRRE-LEON** (1983). Paleobiogeography and genetic differentiation of the Baja California herpetofauna. *Occidental Papers California Academy of Sciences*, 137:1-48.
- MYERS A. A. y P. S. GILLER** (1988). Process, pattern and scale in biogeography Págs. 3-12. En: *An integrated approach to the study of animal and plant distributions*. London & New York : Chapman & Hall.
- NEWELL N. D.** (1959). The nature of the fossil record. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 103:264-285.
- NUR, A. y Z. BEN-AVRAHAM** (1978). Speculations on mountain building and the lost Pacifica continent. *Journal of Physics of Earth*, (Supplement) 26:21-37.
- OLSEN, J. G., C. WOESE y R. OVERBEEK**, (1994). The winds of (Evolutionay) change: Breathing new life into microbiology. *Journal of bacteriology*, 176 (1):1-6.
- OGASAWARA, K.** (2002). Responses of Japanese Cenozoic mollusks to Pacific gateway events. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 19:206-214.

- PADIAN, K., D. R. LINBERG y P. D. POLLY** (1994). Cladistics and the fósil record: The uses of history. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 22:63-89.
- PAGE, R. D. y C. LYDERAD** (1994). Towards a cladistic biogeography of the Caribbean. *Cladistics*, 10:21-41.
- PETER, N. R. L. E. JACKSON, S. R. y S. R. HICOCK** (2003). Late Cenozoic gology, ancient Pacific margin NATMAP project, report 6: glacial limits, Middle Pleistocene sediments, and placer gold in the Scroggie Creek basin, south Klondike placer region, Yukon Territory. *Geological Suervey of Canada*, 2003-A1:1-8.
- PICKFORD, M.** (1994). Late Cenozoic crocodiles (Reptilia:Crocodylidae) from te Western Rift, Uganda. Págs. 137-155. En: *Geology and palaeobiology of the Albertine rift valley, Uganda-Zaire*. Vol. II. Palaeobiology. CIFEG Occasional Publications, Orleans, France.
- PINDELL, J., L. KENNAN, y S. BARRETT** (2000). Geophysical corner: building quantitative plate kinematic frameworkd for regional explarationassessments; a removal-restoration project. *The American Association of Petroleum Geologists Explorer*, 21:36-39.
- POE, S.** (1996). Data set incongruente and the phylogeny of crocodylians. *Systematical Biology*, 45:393-414.
- RAY, D. A. y L. D. DENSMORE** (2002). The Crocodylian Mitochondrial Control Region: General Structure, Conserved Sequences, and Evolutionary Implications. *Molecular and Developmental Evolution*, 294:334-345.
- RAY, D. A. y L. D. DENSMORE** (2003). Repetitive Sequences in the Crocodylian Mitochondrial Control Region: Poly-A Sequences and Heteroplasmic Tandem Repeats. *Molecular and Biology Evolution*, 20(6): 1006-1013.
- REYNOSO, R. V. H.** (1998). La paleontología. *Ciencias*, 52:72-82.
- RIDDLE, R. R., HANNA, D. J., ALEXANDER, L. F. y JAEGER, J. R.** (2000). Cryptic Vicariante in the historical assembly of a Baja California Peninsular Desert biota *Proceeding National Academy of Sciences*, 97:14438-14443.
- RODRIGUEZ, M. y GUZMÁN-GUTIÉRREZ** (1991). Primer registro del género *Crocodylus* del Plioceno de Tecolotlán, Jalisco, México. III Mem. *Sociedad Mexicana de Paleontología*. A. C. 125.
- ROSS, C. A.** (1989). *Crocodyles and Alligators*. Oxford. New York. Págs. 240.
- ROSEN, D. E.** (1985). Geological ihierarchies and biogeographic congruence in the Caribbean. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 72:636-659.

- ROURE, F. y M. SOSSON** (1986). Late Jurassic collision between a composite exotic block and the North American continent: A model for the Cordillera building. *Bullet Société du Geologie Française*, 2 (6): 945-959.
- RUE L, L. III** (1994). *Alligators and Crocodiles: a portrait of the animal world*. Smithmark Publishers Inc. New York. Págs. 78.
- SCHAAF, P., H. BÖHNEL y J. A. PÉREZ-VENZOR** (2000). Pre-Miocene palaeogeography of the Los Cabos Block, Baja California Sur: geochronological and palaeomagnetic constraints. *Tectonophysics*, 318:53-69.
- SHAFFER, H. B. y McKNIGHT** (1996). The polytypic species revisited: genetic differentiation and molecular phylogenetics of the tiger salamander *Ambystoma tigrinum* (Amphibia: Caudata) complex. *Evolution*, 50(1):417-433.
- SKINNER, B. y S. PORTER** (1987). *Physical Geology*. John Wiley y Sons. Canada. Págs. 768.
- SMITH, L. M.** (1980). *The evolution and ecological history of the fish fauna of the Rio Lerma Basin, México*: Ph. D. Dissertation, University of Michigan. Págs. 191.
- TAPLIN, L. E., y G. C. GRIGG** (1989). Historical zoogeography of the eusuchian crocodylians: A physiological perspective. *American Zoology*. 29:885-901.
- TCHERNOV, E.** (1986). *Evolution of the crocodiles in East and North Africa*. Centre National de la Recherche Scientifique, Paris.
- TSUCHI, R.** (2002). Neogene evolution of surface marine climate in the Pacific and notes on related events. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 19(3):260-270.
- VARONA, L.** (1984). Los cocodrilos fósiles de Cuba (Reptilia: Crocodylidae). *Caribbean Journal of Science*, 20:13-18.
- WILLIS, P. M. A. y R. E. MOLNAR** (1988). A Pleistocene longirostrine crocodylian from Riversleigh: first fossil occurrence of *Crocodylus johnstoni* Krefft. *Memoriam of the Queensland Museum*, 28:159-163.
- WEISROCK, D. W. y F. J. JANZEN** (2000). Comparative Molecular phylogeography of North American softshell Turtles (Apalone): Implications for Regional and Wide-Scale historical evolutionary forces. *Molecular Phylogenetics and evolution*, 14(1):152-164.
- ZAR, J. H.** (1999). *Bioestatistical analysis*. Prentice Hall. Upper Saddle River, Nueva Jersey. 4 Edition. Págs. 929.