

Restos de cf. *Crocodylus* sp. en el Mioceno tardío de Chiapas, México: importancia paleobiogeográfica y paleoambiental

Late Miocene cf. Crocodylus sp. remains from Chiapas, Mexico: paleobiogeographic and paleoenvironmental relevance

GERARDO CARBOT-CHANONA

Museo de Paleontología "Eliseo Palacios Aguilera", Dirección de Paleontología, Secretaría de Medio Ambiente e Historia Natural. Calzada de Los Hombres Ilustres s/n, Parque Madero, 29000. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México. Teléfono (+52) 961600254 ext. 121. Correo electrónico: gfcrobot@gmail.com

RESUMEN

Los restos fósiles asignados a cf. *Crocodylus* sp. fueron recolectados en la localidad Puente Ixcán, municipio de Maravilla Tenejapa, Chiapas, sureste de México. El material rescatado comprende vértebras y dientes aislados. En la misma localidad han sido recuperados restos del rinoceronte *Teleoceras* cf. *T. hicksi*, *Gomphotherium* sp., fragmentos de tortugas, un Caimaninae indeterminado y un Equidae indeterminado. La presencia de *Teleoceras* cf. *T. hicksi* indica que la asociación faunística pertenece al Mioceno tardío. El reporte de *Crocodylus* en el Mioceno tardío de Chiapas apoya la hipótesis de dispersión transatlántica del género, desde África hacia el Nuevo Mundo. De igual manera, se amplía el rango de distribución de *Crocodylus* en México durante el Mioceno tardío, extendiéndose desde la parte centro-oeste del país hasta el sur. Se infiere la existencia de un gran afluente de agua en la zona de estudio, donde predominaba un ambiente tropical, debido a que es el típico hábitat de *Crocodylus*.

Palabras clave: cocodrilo, inferencia ambiental, dispersión transoceánica

INTRODUCCIÓN

Crocodylus es el género dentro del grupo-corona Crocodylia con más especies, ya que comprende casi la mitad de la diversidad de cocodrilos vivos, además de ser el más ecológicamente diverso (Oaks, 2011). *Crocodylus* junto con *Osteolaemus* y *Mecistops* conforman la familia Crocodylidae (Brochu, 2009).

El género *Crocodylus* posee la distribución actual más amplia y se encuentra en las zonas tropicales de América, África, sur y este de Asia, Papúa, Nueva Guinea y Australia (Martin, 2008; Grigg & Kirshner, 2015). Doce especies son reconocidas actualmente para el género: *Crocodylus acutus* (cocodrilo americano), *C. intermedius* (cocodrilo del Orinoco), *C. moreletii* (cocodrilo de pantano), *C. rhombifer* (cocodrilo cubano), *C. palustris* (mugger), *C. siamensis* (cocodrilo siamés), *C. mindorensis* (cocodrilo filipino), *C. novaeguineae* (cocodrilo de Nueva Guinea), *C. johnstoni* (cocodrilo de agua dulce australiano), *C. porosus* (cocodrilo de agua salada), *C. niloticus* (cocodrilo del Nilo)

ABSTRACT

Crocodile remains assigned to cf. *Crocodylus* sp. were collected in the Puente Ixcán locality, Maravilla Tenejapa municipality, Chiapas State, southern Mexico. The recovered material includes dorsal vertebrae and isolated teeth. In the same locality, the rhino *Teleoceras* cf. *T. hicksi*, *Gomphotherium* sp., fragments of turtles, an indeterminate Caiman, and an indeterminate Equidae have been recovered. The presence of *Teleoceras* cf. *T. hicksi* indicates that the faunistic association belongs to the late Miocene. The occurrence of *Crocodylus* in the late Miocene of Chiapas give support to the trans-Atlantic dispersion hypothesis of the genus from Africa to New World. Likewise, the distribution range of *Crocodylus* in Mexico in the late Miocene is broadens, extending it from the west and central to the south of the country. The existence of a big affluent of water is inferred for the area, where a tropical environment prevailed, because it is the typical habitat of *Crocodylus*.

Key words: crocodile, environmental inference, transoceanic dispersion

y *C. suchus* (cocodrilo del oeste de África) (Grigg & Kirshner, 2015). *Crocodylus raninus* era una especie válida hasta finales del siglo XX (Ross, 1990; Ross, 1992), sin embargo, estudios moleculares recientes demuestran que es la misma especie que *C. novaeguineae* (Gratten, 2003). Por su parte, la especie *C. cataphractus*, está contenida ahora en el género monoespecífico *Mecistops* (McAliley et al., 2006).

Estudios moleculares indican un bajo nivel de divergencia entre las especies modernas de *Crocodylus*, lo que sugiere que el género radió recientemente (White y Densmore, 2001). Oaks (2011) basándose en secuencias de ADN del genoma mitocondrial y nuclear, estimó que la antigüedad del ancestro común de *Crocodylus* data de entre 13.6 a 8.3 millones de años.

Los fósiles más antiguos determinados inequívocamente como *Crocodylus* se han encontrado en el Mioceno tardío. Pocas especies válidas han sido descritas para esa época, entre las que se cuentan *Crocodylus checchiai* del Mioceno superior-Plioceno inferior de la zona

fosilífera de Sahabi, Libia (Delfino, Böhme, & Rook, 2007), y posiblemente en el Mioceno superior de Valencia, España (Montoya et al., 2006); y *Crocodylus palaeindicus* del Mioceno superior-Plioceno de Siwalik, India (Falconer, 1859). Otras especies del mismo rango temporal, antes incluidas en *Crocodylus*, están ahora contenidas en otros géneros (e.g. “*Crocodylus*” *pigotti* ahora *Brochuchus pigotti* [Conrad et al., 2013]), relegadas a *nomen dubium* (e.g. *Crocodylus bambolii*) o en sinonimia con otras especies (Brochu, 2000; Delfino et al., 2007; Delfino y Rook, 2008).

En América los registros más antiguos de *Crocodylus* provienen de la Cuenca de Tecolotlán, en el estado de Jalisco (Carranza-Casteñada, 2006) y de Ranchería Zietla, en Hidalgo (Castillo, Cabral, & Carranza, 1996), ambas localidades de edad Mioceno tardío-Plioceno temprano. Registros adicionales incluyen *Crocodylus* cf. *C. moreletti* del Plioceno de Baja California (Miller, 1980); *C. acutus* del Plioceno-Pleistoceno de El Salvador (Cisneros, 2005); *Crocodylus* sp. del Plioceno-Pleistoceno de Costa Rica (Mead et al., 2006b); *C. moreletii* del Pleistoceno de Guatemala (Mook, 1959); cf. *Crocodylus acutus* del Pleistoceno tardío de Térapa, Sonora (Mead et al., 2006a); *Crocodylus* sp. del Pleistoceno tardío de Atoyac, Veracruz (Peña-Serrano & Carbot-Chanona, 2010), y *C. rhombifer* del Pleistoceno-Holoceno de Cuba, Las Bahamas e Islas Caimán (Varona, 1984; Morgan & Albury, 2013).

Los registros de *Crocodylus* en América son realmente escasos, principalmente los que datan de final del Mioceno. Por tal motivo, reportar nuevos ejemplares es de suma importancia para entender mejor la paleodistribución del género, ya que las hipótesis sobre la llegada y establecimiento en América son aún controversiales. En consecuencia, el objetivo del presente trabajo es describir y reportar de manera formal el material de cocodrilos proveniente de una localidad de edad Mioceno tardío que se ubica en el este de Chiapas, así como discutir su relevancia paleobiogeográfica e inferir el paleoambiente de la localidad donde fue hallado el material.

MATERIALES Y MÉTODOS

Material estudiado

El material reportado en este trabajo comprende cinco elementos aislados: IHNFG-4758, octava o novena vértebra dorsal; IHNFG-5222, segunda vértebra dorsal; IHNFG-5223, tercera o cuarta vértebra dorsal, IHNFG-5224, diente pre-maxilar o dentario; IHNFG-5225, tercer o cuarto diente maxilar. El material está depositado en la colección paleontológica que alberga el Museo de Paleontología “Eliseo Palacios Aguilera” de la Secretaría de Medio Ambiente e Historia Natural. El acrónimo de la colección paleontológica es IHNFG (Instituto de Historia Natural, Fósil Geográfico).

Procedencia de las muestras

Los restos fósiles de cocodrilos proceden de la localidad fosilífera Puente Ixcán, municipio de Maravilla Tenejapa, Chiapas (Figura 1). En la localidad afloran sedimentos detríticos pobremente consolidados y dispuestos en posición horizontal, que en total tienen 8 m de espesor. La litología está compuesta principalmente de arena de grano medio de color gris oscuro a gris claro, en la que se entremezclan lentes de arena gruesa y grava. Además del material de cocodrilos, se han rescatado restos de tortugas trioníquidas y dermatémidas, un Caimaninae indeterminado, un Equidae indeterminado, el mastodonte *Gomphotherium* sp. y el rinoceronte *Teleoceras* cf. *T. hicksi* (Carbot-Chanona, 2011; Brochu & Carbot-Chanona, 2015; Gómez-Pérez & Carbot-Chanona, 2016). La presencia de *Teleoceras* cf. *T. hicksi* indica una edad del Mioceno tardío para la asociación faunística (Prothero, 2005).

Recolecta, limpieza y uso de material de comparación

Todo el material fue recolectado superficialmente de manera manual. Posteriormente fue rotulado y empaquetado para su traslado al laboratorio del Museo de Paleontología “Eliseo Palacios Aguilera”. Debido a que los restos tenían sedimento adherido fue necesario limpiarlos de manera mecánica usando un *airscribe* y agujas odontológicas. Las partes

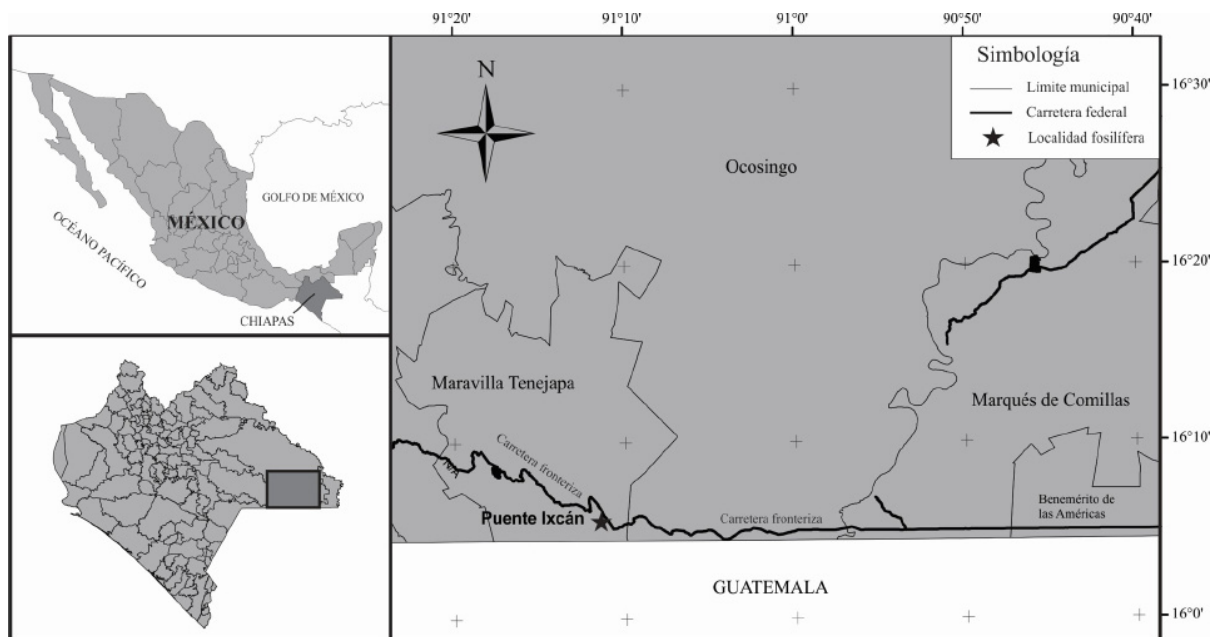


Figura 1. Ubicación de la localidad con restos de cf. *Crocodylus* sp. del Mioceno tardío de Chiapas, México.

fragmentadas se unieron usando un pegamento comercial a base de cianocrilato.

La identificación se realizó mediante comparación directa con cráneos y esqueletos de *Crocodylus acutus* (tres ejemplares), *C. moreletii* (un ejemplar) y *Caiman crocodilus* (dos ejemplares), pertenecientes a la colección osteológica del Museo del Cocodrilo del Zoológico Regional Miguel Álvarez del Toro y a la colección de referencia del Museo de Paleontología “Eliseo Palacios Aguilera”. La comparación de taxones dentro de la familia Gavialidae se hizo a través de descripciones presentadas en la literatura, así como mediante fotografías de *Piscogaviales jugaliperforatus* (SMNK 1282 PAL, del Staatliches Museum für Naturkunde, Karlsruhe, Alemania), *Gryposuchus colombianus* (IGM 250712, del Museo Geológico, Instituto Nacional de Investigaciones en Geociencias, Minería y Química, Bogotá, Colombia) y *Gavialis gangeticus* (ejemplares M-5485, del Texas Memorial Museum, Universidad de Texas; UF 118998, del Florida Museum of Natural History, Universidad de Florida, y 585 del Peabody Museum Yale University).

Obtención de medidas y fotografías

Las medidas se obtuvieron utilizando un calibre digital, con un rango de error de 0.01 mm. Las medidas se expresan en milímetros.

Para las vértebras, las medidas se obtuvieron siguiendo a Buscalioni, Sanz, Casanovas, y Santafe (1986), como se muestra en la Figura 2. Las medidas de los dientes se tomaron de la siguiente forma: largo total, tomado longitudinalmente desde la base hasta el ápice; diámetro máximo de la base, tomada en sentido lateral-medial o antero-posterior, según fuera el caso.

Las fotografías se tomaron con una cámara digital y posteriormente fueron editadas usando Corel-Photopaint X8.

Nomenclatura morfológica

Para la nomenclatura de las diferentes estructuras morfológicas en las vértebras se siguió a Salisbury y Frey (2001), y se usaron las siguientes abreviaturas: aiprz, área inter-pre-cigapofisial; aiptz, área inter-postcigapofisial;

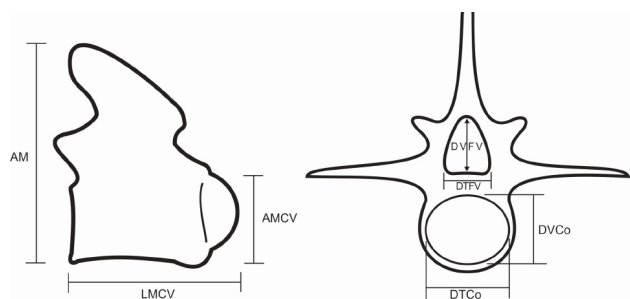


Figura 2. Esquema que muestra cómo se tomaron las medidas para las vértebras. Abreviaturas: AM, altura máxima (incluyendo el proceso espinoso); AMCV, altura máxima del cuerpo vertebral; DTCo, diámetro transversal del cóndilo; DTFV, diámetro transversal del foramen vertebral; DVCo, diámetro vertical del cóndilo; DVFV, diámetro vertical del foramen vertebral; LMCV, longitud máxima del cuerpo vertebral. Medidas en milímetros.

co, cóndilo articular; cv, cuerpo vertebral; fv, fosa vertebral; fov, foramen vertebral; hi, hipapófisis; pan, pedúnculo del arco neural; pe, proceso espinoso; prz, precigapófisis; ptz, postcigapófisis; pt, proceso transverso; ra, rugosidad anular; st, sutura vertebral.

Arreglo taxonómico

El arreglo taxonómico empleado en el apartado de Sistemática Paleontológica fue siguiendo el criterio del Código Internacional de Nomenclatura Filogenética (PhyloCode versión 4C; Cantino y Queiroz, 2010). El PhyloCode se basó en el principio de que el sistema filogenético es independiente del rango taxonómico. Aunque los taxones están jerárquicamente relacionados, la asignación de rangos taxonómicos no es parte del proceso de nombramiento y no tiene relación con la escritura o la aplicación de nombres de taxones. Como consecuencia, el sistema filogenético no requiere de rangos taxonómicos (Cantino y Queiroz, 2010).

RESULTADOS

Sistemática paleontológica

Crocodyliformes Benton y Clark, 1988

Eusuchia Huxley, 1875

Crocodylia Gmelin, 1789

Crocodylidae Laurenti, 1769

Crocodylus Laurenti, 1769

cf. *Crocodylus* sp.

Descripción

IHNFG-4758 es una octava o novena vértebra dorsal en muy buen estado de conservación (Figura 3A–D). El cuerpo vertebral es más pequeño y menos robusto que en IHNFG-5222 e IHNFG-5223. La parte ventral del cuerpo vertebral está ligeramente curvada proximalmente. El cóndilo articular no se encuentra preservado. La fosa vertebral es profunda y de contorno semioval. Los pedúnculos del arco neural son robustos. En vista posterior, se observa una invaginación en ambos pedúnculos en la zona de donde nacen los procesos transversos. El proceso transverso izquierdo está incompleto, ya que le falta la mitad distal. El proceso transverso derecho está conservado

casi en su totalidad, faltando el extremo distal. Ambos procesos transversos son anchos anterolateralmente, pero delgados dorsoventralmente. En vista anterior, ambos procesos transversos se orientan ligeramente hacia arriba de un eje horizontal imaginario. El proceso espinoso está incompleto faltando la mitad distal. Ambas postcigapófisis están presentes, y se orientan posteriormente y hacia afuera desde el eje central de la vértebra. Las precigapófisis están muy bien conservadas y se orientan anteriormente y hacia arriba; ambas presentan la superficie articular para las postcigapófisis. El área interprecigapofisial presenta un proceso proyectado anteriormente que está dividido por un pequeño surco, mientras que en el área interpostcigapofisial únicamente hay un surco profundo que separa ambas postcigapófisis.

IHNFG-5222 conserva el cuerpo vertebral y parte del arco neural; el proceso neural está ausente y sólo está presente la base del proceso transverso izquierdo (Figura 3E–H). Ambos pedúnculos del arco neural están conservados. En el extremo distal del pedúnculo izquierdo se aprecia parte de la postcigapófisis del mismo lado. El cuerpo vertebral es robusto y ligeramente más alto que ancho; tiene una longitud anteroposterior de 55.2 mm y su anchura máxima es de 36.8 mm (Cuadro 1). La fosa vertebral es profunda. El cóndilo articular es prominente y de forma semiesférica. La hipapófisis está rota desde su base, pero se aprecia que era incipiente; la presencia de una hipapófisis pequeña y ausencia de diapófisis indica que se trata de una segunda vértebra dorsal (Brochu, 1997). La rugosidad anular posterior es muy marcada y presenta las cicatrices de unión con el cartílago que forma la cápsula articular.

IHNFG-5223 es una vértebra moderadamente conservada; sólo está presente el cuerpo vertebral, el arco neural y parte del proceso transverso derecho (Figura 3I–L). El cuerpo neu-

Cuadro 1. Medidas de las vértebras de cf. *Crocodylus* sp. del Mioceno tardío de Chiapas, México.

Vértebra	LMCV	AMCV	AM	DTCo	DVCo	DTFV	DVFV
IHNFG-4758	43.5*	25.9	75*	20*	21*	15	14
IHNFG-5222	55.2	36.8	-	21.6	30.3	19	15.7
IHNFG-5223	51.4	27.2	-	24.1	23.2	13.9	18

Abreviaturas como en la figura 2. Medidas marcadas con un asterisco (*) son estimadas.

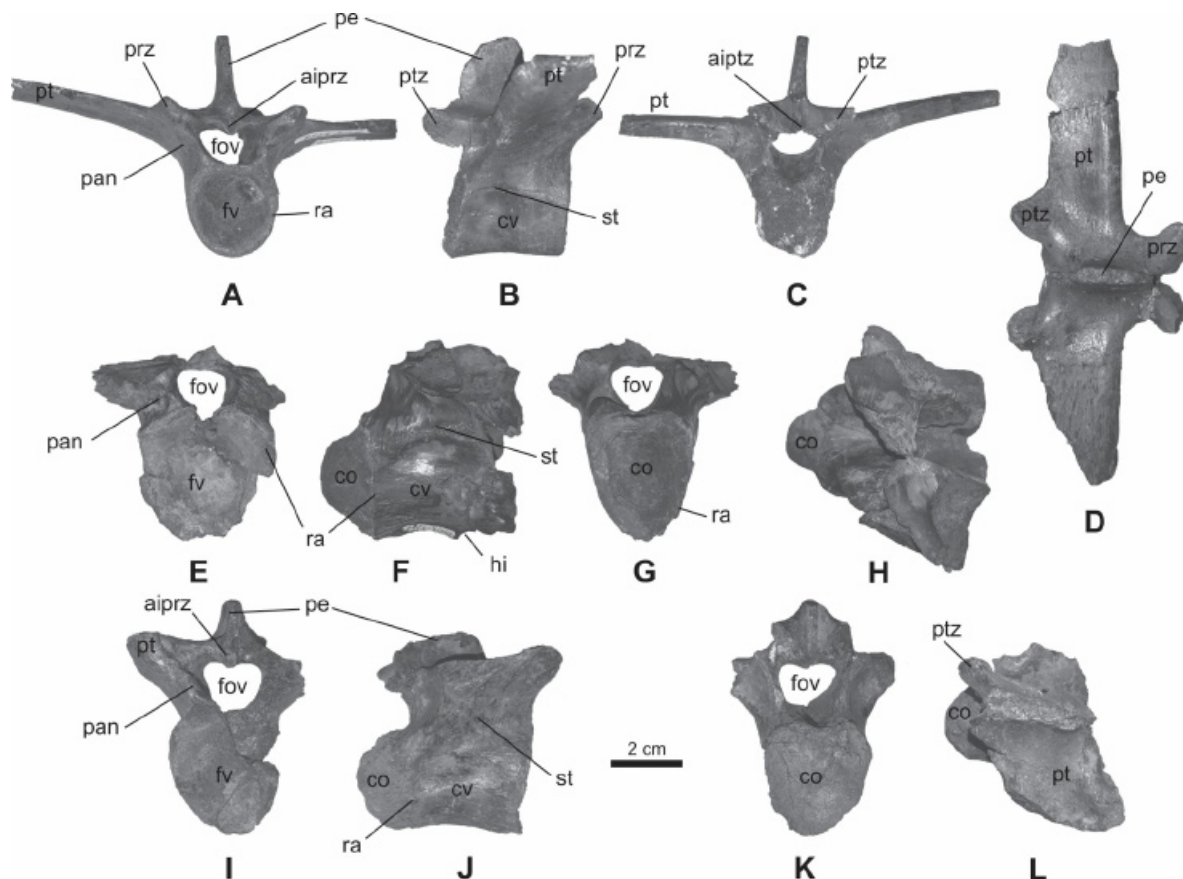


Figura 3. Vértabras de cf. *Crocodylus* sp. del Mioceno tardío de Chiapas, México. IHNFG-4758, sexta vértebra dorsal en vista A) anterior, B) lateral, C), posterior y D) dorsal; IHNFG-5222, segunda vértebra torácica en vista E) anterior, F) lateral, G), posterior y H) dorsal; IHNFG-5223, octava vértebra torácica en vista I) anterior, J) lateral, K), posterior y L) dorsal. Barra de escala = 2 cm.

ral es más largo que ancho, mide 51.4 mm de longitud anteroposterior y 27.2 mm de anchura máxima. El cóndilo articular es prominente y de forma esférica. La fosa vertebral es profunda y de contorno semioval. Ambos pedúnculos del arco neural están presentes, estos son robustos y junto con la lámina del arco neural encierran el foramen vertebral. El foramen vertebral es amplio y en vista posterior y anterior el contorno presenta forma acorazonada. El proceso espinoso presenta la parte basal. El proceso transversal únicamente conserva la parte proximal; este es ancho y se orienta ligeramente hacia arriba del plano horizontal. Se conservaron las bases de ambas postcigapófisis, que se orientan hacia afuera del eje central. La rugosidad anular posterior es poco marcada. La sutura neurocentral está cerrada completamente.

Dos dientes están en moderado estado de preservación, de los cuales ninguno presenta la raíz. Los dientes están altamente permineralizados y conservan esbozos del esmalte.

IHNFG-5224 es un diente largo y delgado, roto en su extremo apical y en la base; por su morfología se infiere que pertenece a los dientes más anteriores del pre-maxilar o dentario (Figura 4A). Presenta estriaciones ligeramente marcadas que corren longitudinalmente desde el ápice hasta cerca de la base. En corte transversal el contorno es circular. No presenta carenas.

IHNFG-5225 es un pequeño diente aislado, ligeramente comprimido lateralmente; su longitud es de 15.7 mm, su anchura anteroposterior es de 11.5 mm y la transversal es de 8.6 mm (Figura 4B). En corte transversal el contorno es semioval. Por su morfología se infiere que es un tercer o cuarto diente maxilar. En los bordes mesodistal y mesoproximal se observa la carena bien desarrollada. Posee estriaciones que corren longitudinalmente desde la base hasta el ápice de la corona. Las dimensiones del diente indican que perteneció a un ejemplar de entre 1.80 a 2.0 m de longitud.

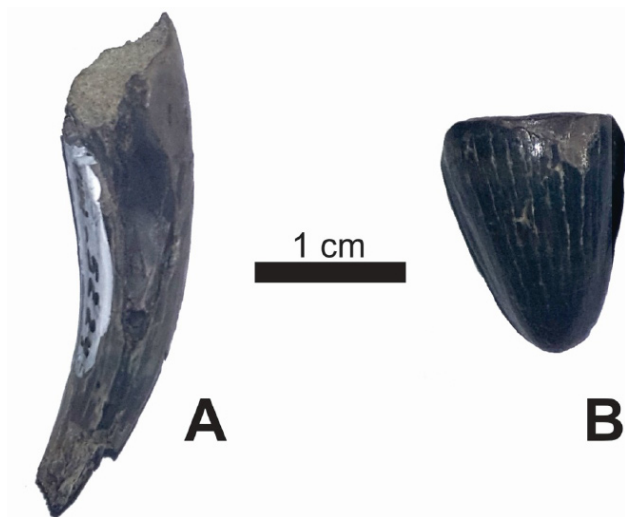


Figura 4. Dientes aislados de cf. *Crocodylus* sp. del Mioceno tardío de Chiapas, México. A) IHNFG-5224, diente anterior premaxilar o dentario; B) IHNFG-5225, tercer o cuarto diente maxilar. Barra de escala = 1 cm.

DISCUSIÓN

Identificación del material fósil

Dentro del linaje de los Crocodyliformes, solamente Eusuchia y los taxones cercanamente relacionados poseen vértebras procélicas (Huxley, 1875; Pol, Turner, & Norell, 2009). En los Eusuchia basales, la fosa vertebral no es tan profunda y el cóndilo articular no es muy prominente (Salisbury, Molnar, Frey, & Willis, 2006; Buscalioni, Piras, Vullo, Signore, & Barbera, 2011). Por el contrario, una fosa profunda y un cóndilo articular prominente de forma esférica es característico en las formas avanzadas incluidas en Crocodylia (Brochu, 1997). En las vértebras IHNFG-4758, IHNFG-5222 e IHNFG-5223, la fosa vertebral es profunda y el cóndilo articular es prominente y esférico, características que indican que se trata de un taxón dentro de Crocodylia. Solamente dos grupos dentro de Crocodylia tienen representantes en el Mioceno tardío de América del Norte, Crocodylidae y Caimaninae, este último taxón está representado hasta el momento únicamente en Chiapas (Brochu & Carbot-Chanona, 2015). Gavialidae, la otra familia dentro de Crocodylidae, se conoce para el Mioceno y Plioceno de América del Sur (Langstone & Gasparini, 1997), pero su presencia en América del Norte podría ser posible. En consecuencia, se realizó una compa-

ración detallada con representantes actuales de Crocodylidae y Caimaninae, así como con ejemplares fósiles incluidos en Gavialidae.

La comparación entre las vértebras de *Crocodylus acutus*, *C. moreletii* (Crocodylidae) y *Caiman crocodilus* (Caimaninae) permitió reconocer que existen diferencias morfológicas entre las vértebras de los géneros *Crocodylus* y *Caiman*. Tales diferencias son: i) las vértebras de *Crocodylus* son de mayor tamaño y más robustas que las de *Caiman*; ii) en vista anterior, los procesos transversos en *Crocodylus* se inclinan ligeramente hacia arriba en relación al plano horizontal, mientras que en *Caiman* son rectas al plano horizontal o ligeramente por debajo de este; iii) en *Crocodylus* el proceso del área interpostcigapofisial es más prominente que en *Caiman*. Contrariamente, fue difícil determinar diferencias entre las vértebras de *Crocodylus* y las de taxones incluidos en Gavialidae. La única diferencia observada se da en el axis, ya que en Gavialidae la hipapófisis se bifurca profundamente, y las láminas se unen en dirección anterior y se proyectan lateralmente, extendiéndose casi a la mitad de la longitud del centrum (Brochu, 1997).

Con base en la comparación directa entre los ejemplares de *Crocodylus acutus*, *C. moreletii* y *Caiman crocodilus* examinados de primera mano, se puede inferir que los dientes IHNFG-5224 y IHNFG-5225 pueden ser asignados a *Crocodylus* y no a *Caiman*, debido a que la corona de los dientes en *Crocodylus* presenta estriaciones marcadas, mientras que los dientes en *Caiman* son lisos, y si presentan estriaciones estas son apenas notorias. Tampoco pueden ser referidos a Gavialidae, ya que en *Gryposuchus colombianus* de la Formación La Victoria (Oligoceno-Mioceno), Colombia (Langstone y Gasparini, 1997); *Piscogavialis jugaliperforatus*, de la Formación Pisco (Mioceno medio), Perú (Kraus, 1998) y *Gavialis gangeticus* (Reciente), los dientes son delgados y largos, con estriaciones muy profundas y poseen carenas poco prominentes, contrariamente al ejemplar IHNFG-5225 que es un diente ancho con carenas muy marcadas y al ejemplar IHNFG-5224, que aunque es largo y delgado, no posee estriaciones tan profundas como en esos taxones.

Por otra parte, en las vértebras IHNFG-4758, IHNFG-5222 e IHNFG-5223, se puede observar que el cuerpo vertebral es grande y robusto, los procesos transversos se orientan ligeramente hacia arriba por encima del plano horizontal y el proceso del área interpostcigapofisial es prominente. Todas estas características permiten inferir que las vértebras fósiles descritas en este estudio son más similares a *Crocodylus* que a *Caiman*. Aunque no fue posible encontrar diferencias entre las vértebras aquí estudiadas y las de Gavialidae, la asociación de estas con los dientes permite suponer que todo el material pertenece a *Crocodylus*. En consecuencia, el material es referido como cf. *Crocodylus* sp., en espera de encontrar elementos más diagnósticos que permitan hacer la determinación específica.

Paleobiogeografía

Actualmente, *Crocodylus* tiene una amplia distribución mundial (Grigg & Kirshner, 2015); sin embargo, no es claro el modo en el que el género se dispersó. Antiguamente se consideraba a *Crocodylus* como un “fósil viviente” y por lo tanto ejemplares que datan del Cretácico y Paleógeno eran referidos a este género (e.g. Mook, 1933; Sill, 1968; Steel, 1973). Debido a esto, entre las primeras explicaciones biogeográficas para la distribución de *Crocodylus* se incluían modelos vicariantes que se atribuían a la fragmentación de Pangea (Brooks y O’Grady, 1989). No obstante, los estudios moleculares demuestran que el género se originó a finales del Mioceno (Densmore, 1983; White y Densmore, 2001; Oaks, 2011), mucho después de que los continentes adquirieran su posición actual, por lo que el modelo vicariante no es viable. Hoy en día la hipótesis más robusta es la dispersión transoceánica (Brochu, 2000, 2001; Delfino et al., 2007; Oaks, 2011), ya que el mar no representa una barrera geográfica para *Crocodylus*, pues es tolerante al agua salada debido a que posee un sistema de osmorregulación en la lengua y cloaca (Taplin y Grigg, 1981; Taplin, Grigg, Harlow, Ellis y Dunson, 1982; Taplin, 1988). En la actualidad, la dispersión transoceánica sigue siendo un mecanismo eficiente, ya que

existen datos documentados sobre *C. porosus* de desplazamientos en el mar de más de 1300 km (Allen, 1974).

Las relaciones filogenéticas basadas en datos morfológicos y moleculares que soportan la relación dentro de Crocodylidae, ubican a los géneros africanos *Mecistops* y *Osteolaemus* como los taxones basales más cercanos con *Crocodylus* (Brochu, 2000; 2001; McAliley et al., 2006; Meganathan, Dubey, Batzer, Ray y Haque (2010). En consecuencia, África ha sido considerado como el centro de origen de *Crocodylus* (Brochu, 2000, 2001; Delfino et al., 2007). Contrariamente, Oaks (2011), basado en sus resultados rechaza la hipótesis del origen africano y propone como centro de origen la zona de Australasia.

El centro de origen de *Crocodylus* es incierto y no está claro qué ruta usó el género para llegar al continente americano. Diversas hipótesis han sido propuestas para explicar la llegada de *Crocodylus* hacia el Nuevo Mundo. Una de ellas plantea que el género llegó a través del Atlántico (Brochu, 2000; 2001). Está hipótesis es congruente si el centro de origen es África (específicamente el norte de África), ya que la ruta de dispersión más parsimoniosa es cruzando el Atlántico (Figura 5A), ruta que es favorecida por las corrientes del Caribe, del Golfo o Ecuatorial Norte.

Los estudios morfológicos y moleculares indican que las especies americanas de *Crocodylus* son monofiléticas y que su taxón hermano es la especie africana *C. niloticus* (Brochu, 2000, 2001; Brochu, Njau, Blumenschine y Densmore, 2010; Meganathan et al., 2010; Meredith, Hekkala, Amato y Gatesy, 2011). Esto indica que las especies del Nuevo Mundo y *C. niloticus* descienden de un ancestro común. Esto le da a la hipótesis del origen africano un fuerte soporte filogenético y por ende, apoya la ruta de dispersión transatlántica. La existencia de un antecesor africano común para *C. niloticus* y las especies americanas también es apoyado por la existencia de fósiles referidos a *C. niloticus* procedentes de la Cuenca Great Rudolf (Plioceno tardío) al este de África (Tchernov, 1986), lo que sugiere que esta especie apareció en África poste-

riormente a las formas americanas que datan del Mioceno tardío. Un punto en contra para la dispersión transatlántica hacia América es que no existen registros de *Crocodylus* en rocas del Mioceno tardío o Plioceno en las islas del Caribe, incluyendo Cuba (Varona, 1984; Morgan y Albury, 2013), aunque la falta de evidencias puede ser atribuido al sesgo en el registro fósil.

El reporte de *Crocodylus* en el Mioceno tardío de Chiapas apoya la hipótesis transatlántica, ya que la zona norte del estado aún se encontraba bajo el océano Atlántico durante esa época. La localidad Puente Ixcán pudo haber sido parte de la zona litoral, donde se desarrollaron esteros o pantanos, que son el hábitat ideal para los cocodrilos. La ruta de dispersión transatlántica también ha sido propuesta para la llegada de otros taxones de crocodyliformes desde África hacia América, como Dyrosauridae, durante el Cretácico tardío (Barbosa, Armin-Kellner y Sales-Viana 2008; Hastings, Bloch, Cadena y Jaramillo, 2010) y Gavialoidea, en el Oligoceno tardío-Mioceno temprano (Langston y Gasparini, 1997; Hua y Jouve, 2004; Jouve et al., 2008).

Por otro lado, si el origen de *Crocodylus* es la zona de Australasia, tal como lo plantea Oaks (2011), la ruta más parsimoniosa es a través del Océano Pacífico (Figura 5B). Oaks (2011), también argumenta que la mejor vía de dispersión desde Australasia hacia el Nuevo Mundo es cruzando el océano. El registro fósil de *C. porosus* en la Formación Allingham, de edad Plioceno temprano, al norte de Queensland, Australia (Molnar, 1979), es un punto a favor de esta hipótesis; sin embargo, como ya se mencionó anteriormente, las especies americanas son monofiléticas y tienen como taxón hermano a *C. niloticus*, no a *C. porosus* o alguna de las otras especies que habitan en Indonesia y Australia.

Al momento, los registros de *Crocodylus* más antiguos en América datan del Mioceno tardío, y todos provienen de localidades en México. Esto sugiere que el punto de radiación de las especies americanas pudo ser el actual territorio mexicano, desde donde colonizó Centroamérica y la parte norte de América del Sur.

En México se localizan dos especies de *Crocodylus*, *C. acutus*, confinado a la costa del Pacífico y a los afluentes hidrológicos en la parte

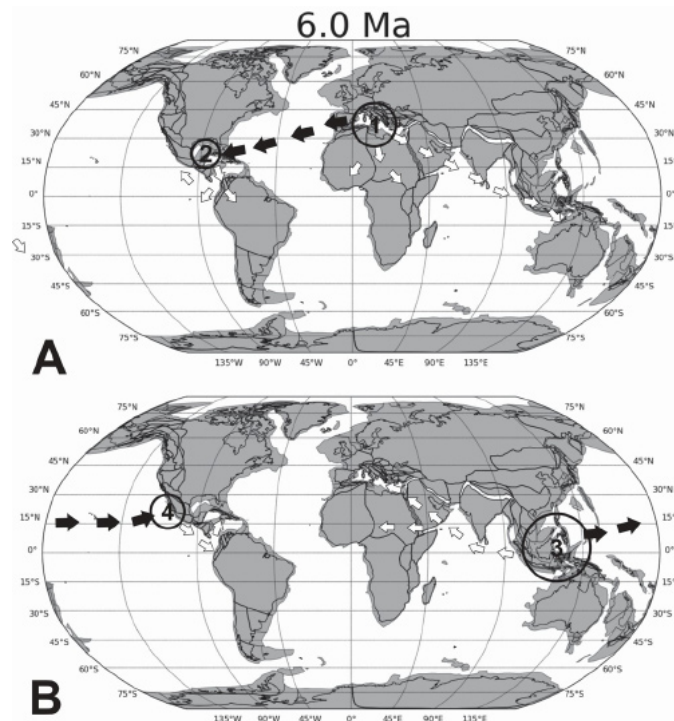


Figura 5. Paleomapa del Mioceno final que muestra los posibles centros de origen de *Crocodylus*, las rutas de dispersión hacia América (flechas negras) y las posibles posteriores rutas de dispersión hacia el resto de las zonas donde habita el género (flechas blancas). A) Hipótesis que señala un origen africano (1), desde donde cruzó usando la ruta transatlántica hasta llegar a la costa oeste del Atlántico, representadas por las localidades miocénicas de Chiapas e Hidalgo (2). B) Hipótesis que señala un origen en Australasia (3), desde donde cruzó usando una ruta transpacífica, hasta llegar a la costa este del Océano Pacífico, representada por la localidad miocénica en Jalisco (4). Paleomapa generado en <http://portal.gplates.org/map/> y modificado en CorelDraw X8.

central de Chiapas, y *C. moreletii*, que habita principalmente pequeños ríos intermitentes y pantanos en las zonas bajas de Chiapas, Tabasco, Yucatán y Quintana Roo (Álvarez del Toro y Sigler, 2001). Sin embargo, a pesar de la extensa distribución del género en el país, no está claro cómo y cuándo se establecieron las poblaciones mexicanas.

Paleoambiente

Actualmente todas las especies de cocodrilos están restringidos a regiones tropicales con temperatura media anual entre 14.2 °C y temperaturas mínimas de 5.5 °C; esas condiciones están limitadas entre los 30° y -30° de latitud (Markwick, 1998). En consecuencia, es posible usar a los cocodrilos como indicadores para la reconstrucción de climas del pasado.

Crocodylus habita cuerpos de agua dulce, así como lagunas costeras y esteros donde predomina el agua salobre (Fergusson, 2010; Simpson y Bezuijen, 2010; Thorbjarnarson, 2010; Webb y Manolis, 2010; Webb, Manolis y Brien, 2010), aunque *C. porosus* ocasionalmente se adentra en el mar y es capaz de recorrer grandes distancias (Allen, 1974; Bustard y Choudhury, 1980). La presencia de *Crocodylus* en la localidad Puente Ixcán permite inferir la presencia de grandes cuerpos de agua dulce (ríos o lagunas) y/o agua salobre (esteros, manglares o lagunas costeras), donde predominaba un clima tropical, al final del Mioceno. En la actualidad el río Ixcán corre aproximadamente a 300 m de distancia de la localidad fosilífera Puente Ixcán, por lo que es posible que este mismo río exista desde hace más de cinco millones de años y únicamente ha modificado su cauce, desarrollándose en un ambiente diferente al actual en la zona.

CONCLUSIONES

Se reporta de manera formal la presencia de cf. *Crocodylus* sp. en el Mioceno tardío de Chiapas, y amplía el rango de distribución de este género en América durante el Mioceno. El registro de *Crocodylus* en el Mioceno tardío de Chiapas es un fuerte soporte para la hipótesis de dispersión transatlántica hacia el Nuevo Mundo, ya que la zona norte del estado

aún se encontraba bajo el océano Atlántico durante esa época. Por otra parte, la presencia de *Crocodylus* permite inferir la existencia de cuerpos de agua dulce (ríos o lagunas), ligados a zonas de estero, donde predominaba un clima tropical.

Sin duda alguna, el descubrimiento de más, y mejor conservados restos fósiles atribuibles a *Crocodylus*, que permitan su inclusión en análisis filogenéticos, ayudará a entender cómo y cuándo se establecieron las especies en el continente americano, especialmente en México.

AGRADECIMIENTOS

El material reportado en este trabajo se recuperó gracias al proyecto “Prospección y resguardo del patrimonio paleontológico de Chiapas”, financiado por el Gobierno del Estado de Chiapas, México. Agradezco a M. A. Coutiño, Luis Enrique Gómez-Pérez, Bruno Than-Marchese y Josué Luna-Espinoza por la colaboración en campo, así como a Ernesto Perea y al personal del Museo del Cocodrilo del ZooMAT, por las facilidades otorgadas para revisar esqueletos de cocodrilos actuales. Un agradecimiento especial a Hernán Mandujano Camacho por la invitación para participar en este número especial, así como a Roberto Díaz-Sibaja y Luis Enrique Gómez-Pérez por las atinadas sugerencias que ayudaron a mejorar la redacción del manuscrito. Agradezco a los árbitros revisores por sus comentarios y sugerencias.

REFERENCIAS

- Allen, G.R. (1974). The marine crocodile, *Crocodylus porosus*, from Ponape, Eastern Caroline Islands, with notes on food habitats of crocodiles from the Palau Archipelago. *Copeia*, 1974(2), 553.
- Álvarez del Toro M. & Sigler, L. (2001). Los *Crocodylia* de México. México: Imermar-Profepa.
- Barbosa, J.A., Armin-Kellner, A.W. & Sales-Viana, M.S. (2008). New dyrosaurid crocodylimorph and evidences for faunal turnover at the K-P transition in Brazil. *Proceeding of the Royal Society B*, published online: 1-7.
- Brochu, C.A. (1997). Phylogenetic, systematic, and taxonomy of *Crocodylia*. Tesis de doctorado. University of Texas at Austin, Texas.
- Brochu, C.A. (2000). Phylogenetic relationship and divergent timing of *Crocodylus* based on morphology and the fossil record. *Copeia*, 2000(3), 657-673.
- Brochu, C.A. (2001). Congruence between physiology, phylogenetics and the fossil record on crocodylian historical biogeography. En G.C. Grigg, F. Seebacher, C.E. Franklin (Eds.). *Crocodylian biology and evolution* (pp. 9-28). Chipping Norton, New South Wales, Australia: Surrey Beatty & Sons.

- Brochu, C.A. (2009). Crocodylians (Crocodylia). En S.B. Edges & S. Kumar (Eds.), *The timetree of life* (pp. 402–406). Oxford University Press.
- Brochu, C.A. & Carbot-Chanona, G. (2015). Biogeographic and systematic implications of a Caimanine from the Late Miocene of southern Mexico. *Journal of Herpetology*, 49(1), 138–142.
- Brochu, C.A., Njau, J., Blumenschine, R.J., & Densmore, L.D. (2010). A new horned crocodile from the Plio-Pleistocene Hominid Sites at Olduvai Gorge, Tanzania. *PLoS ONE*, 5(2), e9333. doi:10.1371/journal.pone.0009333
- Brooks, D.R. & O'Grady, T.R. (1989). Crocodylians and their helminth parasites: macroevolutionary Considerations. *American Zoologist*, 29, 873–883.
- Buscalioni, A.D., Piras, P., Vullo, R., Signore, M., & Barbera, C. (2011). Early eusuchia crocodylomorpha from the vertebrate-rich Plattenkalk of Pietraroia (Lower Albian, southern Apennines, Italy). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 163, S199–S227.
- Buscalioni, A.D., Sanz, J.L., Casanovas, M.L. & Santafe, J.V. (1986). An eusuchian crocodile from the Upper Cretaceous of Spain (Vilamitjana, Province of Lerida). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 6(3), 209–214.
- Bustard, H.R. & Choudhury, B.C. (1980). Long distance movement by a saltwater crocodile (*Crocodylus porosus*). *British Journal of Herpetology*, 6, 87.
- Cantino, P.D. & de Queiroz, K. (2010). International Code of Phylogenetic Nomenclature, version 4c. Committee on Phylogenetic Nomenclature.
- Carbot-Chanona, G. (2011, Febrero 22-25). Estudio preliminar de restos de vertebrados miocénico-tardíos en Chiapas, México. Trabajo presentado en el XII Congreso Nacional de Paleontología, Puebla, Puebla, México.
- Carranza-Castañeda, O. (2006). Late Tertiary fossil localities in Central Mexico, between 19°–23°N". En O. Carranza-Castañeda & E.H. Lindsay (Eds.), *Advances in late Tertiary vertebrate paleontology in Mexico and the Great American Biotic Interchange* (pp. 45–60). Juriquilla, México: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Geología y Centro de Geociencias, Publicación Especial 4.
- Castillo Cerón, J.M., Cabral Perdomo, M.A. & Carranza Castañeda, O. (1996). Vertebrados fósiles del estado de Hidalgo. Pachuca, Hidalgo: Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo.
- Cisneros, J.C. (2005). New Pleistocene vertebrate fauna from El Salvador. *Revista Brasileira de Paleontologia*, 8(3), 239–255.
- Conrad, J.L., Jenkins, K., Lehmann, T., Manthi, L.F.K., Peppe, D.J., Nightingale, S., (...) & McNulti, K.P. (2013). New specimens of '*Crocodylus*' *pigotti* (Crocodylidae) from Rusinga Island, Kenya, and generic reallocation of the species. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33(3), 629–646.
- Delfino, M., Böhme, M. & Rook, L. (2007). First European evidence for transcontinental dispersal of *Crocodylus* (late Neogene of southern Italy). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 149, 293–307.
- Delfino, M. & Rook, L. (2008). African crocodylians in the Late Neogene of Europe: a revision of *Crocodylus bambolii* Ristori, 1890. *Journal of Paleontology*, 82(2), 336–343.
- Densmore, L.D. (1983). Biochemical and immunological systematics of the order Crocodylia. En M.K. Hecht, B. Wallace & G.H. Prance (Eds.), *Evolutionary Biology* (pp. 397–465). New York: Plenum Press.
- Falconer, H. (1859). Descriptive catalogue of fossil remains of vertebrata from the Siwalik Hills in the Museum of the Asiatic Society of Bengal. Calcutta: C. B. Lewis.
- Fergusson, R.A. (2010). Nile crocodile *Crocodylus niloticus*. En S.C. Manolis & C. Stevenson (Eds.), *Crocodyles. Status Survey and Conservation Action Plan* (3er ed., pp. 84–89). Crocodile Specialist Group.
- Gómez-Pérez, L. E. & Carbot-Chanona, G. (2016, Agosto 29-31). Presencia de un ejemplar juvenil de *Gomphotherium* sp. en el Mioceno Tardío de Chiapas, México. Trabajo presentado en el III Simposio de Paleontología en el sureste de México, Puebla, Puebla, México.
- Gratten, J. (2003). The molecular systematics, phylogeography and population genetics of Indo-Pacific *Crocodylus*. Tesis de doctorado, University of Queensland, Queensland, Australia.
- Grigg, G. & Kirshner, D. (2015). *Biology and evolution of crocodylians*. Estados Unidos de América: Cornell University Press.
- Hastings, A.K., Bloch, J.I., Cadena, E.A. & Jaramillo, C.A. (2010). A new small short-snouted dyrosaurid (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia) from the Paleocene of northeastern Colombia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30(1):139–162.
- Hua, S. & Jouve, S. (2004). Primitive marine gavialoid from the Paleocene of Morocco. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24(2):341–350.
- Huxley, T.H. (1875). On *Stagonolepis robertsoni*, and on the evolution of the Crocodylia. *Quaternary Journal of the Geological Society*, 31, 423–438.
- Jouve, J., Bardet, N., Jalil, N.-E., Pereda Suberbiola, X., Bouya, B. & Amaghaz, M. (2008). The oldest african crocodylian: phylogeny, paleobiogeography, and differential survivorship of marine reptiles through the Cretaceous-Tertiary boundary. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28(2):409–421
- Kraus, R. (1998). The cranium of *Piscogavialis jugaliperforatus* n.gen., n.sp. (Gavialidae, Crocodylia) from the Miocene of Peru. *Paläontologische Zeitschrift*, 72(3/4) 389–406.
- Langston W. Jr., & Gasparini, Z. (1997). Crocodylians, *Gryposuchus*, and the South American gavials. En R.F. Kay, R.H. Madden, R.L. Cifelli, & J. Flynn (Eds.), *Vertebrate Paleontology in the Neotropics. The Miocene Fauna of La Venta, Colombia* (pp. 113–154). Washington: Smithsonian Institution Press.
- Markwick, P.J. (1998). Fossil crocodylians as indicators of Late Cretaceous and Cenozoic climates: implications for using palaeontological data in reconstructing palaeoclimate. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 137, 205–271.
- Martin, S. (2008). Global diversity of crocodiles (Crocodylia, Reptilia) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595, 587–591.
- McAliley, L.R., Willis, R.E., Ray, D.A., Scott White, P., Brochu, C.A. & Densmore III, L.D. (2006). Are crocodiles really monophyletic?—Evidence for subdivisions from sequence and morphological data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 39, 16–32.
- Mead, J.I., Baez, A., Swift, S.L., Carpenter, M.C., Hollenshead, M., Czaplowski, N.J., (...) & Arroyo-Cabrales, J. (2006a). Tropical marsh and savanna of the Late Pleistocene in northeastern Sonora, Mexico. *The Southwestern Naturalist*, 51(2), 226–239.
- Mead, J.I., Cubero, R., Valerio Zamora, A.L., Swift, S.L., Laurito, C., & Gómez, L.D. (2006b). Plio-Pleistocene *Crocodylus* (Crocodylia) from southwestern Costa Rica. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 41(1), 1–7.
- Meganathan, P.R., Dubey, B., Batzer, M.A., Ray, D.A., & Haque, I. (2010). Molecular phylogenetic analyses of genus *Crocodylus* (Eusuchia, Crocodylia, Crocodylidae) and the taxonomic position of *Crocodylus porosus*. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 57, 393–402.
- Meredith, R.W., Hekkala, E.R., Amato, G. & Gatesy, J. (2011). A phylogenetic hypothesis for *Crocodylus* (Crocodylia) based on mitochondrial DNA: Evidence for a trans-Atlantic voyage from Africa to the New World. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 60, 183–191.
- Miller, W.E. (1980). The Late Pliocene Las Tunas Local Fauna from southernmost Baja California, Mexico. *Journal of Paleontology*, 54(4), 762–805.

- Molnar, R.E. (1979). *Crocodylus porosus* from the Pliocene Allingham Formation of north Queensland. Results of the Ray E. Lemley Expeditions, Part 5. Memoirs of the Queensland Museum, 19(3), 357–365.
- Montoya, P., Morales, J., Robles, F., Abella, J., Benavent, J.V., Marín, M.D., & Ruiz Sánchez, F.J. (2006). Las nuevas excavaciones (1995-2006) en el yacimiento del Mioceno final de Venta del Moro, Valencia. Estudios Geológicos, 62(1), 313–326.
- Mook, C.C. (1933). A skull of *Crocodylus clavis* Cope, in the United States National Museum. American Museum Novitates, 678, 1–7.
- Mook, C.C. (1959). A new Pleistocene crocodylian from Guatemala. American Museum Novitates, 1975, 1-6.
- Morgan, G.S. & Albury, N.A. (2013). The Cuban crocodile (*Crocodylus rhombifer*) from Late Quaternary fossil deposits in The Bahamas and Cayman Islands. Bulletin Florida Museum Natural History, 52(3), 162–236.
- Oaks, J.R. (2011). A time-calibrated species tree of Crocodylia reveals a recent radiation of the true crocodiles. Evolution, 65(11), 3285–3297.
- Peña-Serrano, J. & Carbot-Chanona, G. (2010). New Pleistocene localities with *Cuvieronius* (Mammalia: Gomphotheriidae) remains in the State of Veracruz, México. Current Research in the Pleistocene, 27, 186–188.
- Pol, D., Turner, A.H., & Norell, M.A. (2009). Morphology of the late cretaceous crocodylomorph *Shamosuchus djadochtaensis* and a discussion of neosuchian phylogeny as related to the origin of Eusuchia. Bulletin of the American Museum of Natural History, 324, 1–103.
- Prothero, D.B. (2005). The evolution of North American Rhinoceroses. Cambridge, Reino Unido: Cambridge University Press.
- Ross, C.A. (1990). *Crocodylus raninus* S. Muller and Schlegel, a valid species of crocodile (Reptilia: Crocodylidae) from Borneo. Proceedings of the Biological Society of Washington, 103(4), 955–961.
- Ross, C.A. (1992). Designation of a lectotype for *Crocodylus raninus* S. Müller & Schlegel, 1844 (Reptilia: Crocodylidae), the Borneo crocodile. Proceedings of the Biological Society of Washington, 105(2), 400–402.
- Salisbury, S.W. & Frey, E. (2001). A biomechanical transformation model for the evolution of semi-spheroidal articulations between adjoining vertebral bodies in crocodylians. En G.C. Grigg, F. Seebacher & C. E. Franklin (Eds.). Crocodylian biology and evolution (pp. 85–134). Chipping Norton, NSW: Surrey Beatty & Sons.
- Salisbury, S.W., Molnar, R.E., Frey, E., & Willis, P.M.A. (2006). The origin of modern crocodyliforms: new evidence from the Cretaceous of Australia. Proceeding of the Royal Society B, 273, 2439–2448.
- Sill, W.D. (1968). The zoogeography of the Crocodylia. Copeia, 1968(1), 76–88.
- Simpson, B.K. & Bezuijen, M.R. (2010). Siamese crocodile *Crocodylus siamensis*. En S.C. Manolis & C. Stevenson (Eds.), Crocodiles. Status Survey and Conservation Action Plan (3er ed., pp. 120–126). Crocodile Specialist Group.
- Steel, R., (1973). Handbuch der Paleoherpetologie, Vol. 16: Crocodylia. Portland, Oeragon: Fischer-Verlag.
- Taplin, L.E. (1988). Osmoregulation in crocodylians. Biological Reviews, 63(3), 333–377.
- Taplin, L.E. & Grigg, G.C. (1981). Salt glands in the tongue of the estuarine crocodile. Science, 212, 1045–1047.
- Taplin, L.E., Grigg, G.C., Harlow, P., Ellis, T.M. & Dunson, W.A. (1982). Lingual salt glands in *Crocodylus acutus* and *C. johnstoni*, and their absence from *Alligator mississippiensis* and *Caiman crocodylus*. Journal of Comparative Physiology, 149, 43–47.
- Tchernov, E. (1986). Evolution of the crocodiles in East and North Africa. Paris: Éditions du Centre National de la Recherche Scientifique.
- Thorbjarnarson, J. B. (2010). American crocodile *Crocodylus acutus*. En S.C. Manolis & C. Stevenson (Eds.), Crocodiles. Status Survey and Conservation Action Plan (3er ed., pp. 46–53). Crocodile Specialist Group.
- Varona, L. S. (1984). Los cocodrilos fósiles de Cuba (Reptilia, Crocodylidae). Caribbean Journal of Science, 20(1-2), 13-18.
- Webb, G. J. W. & Manolis, S. C. (2010). Australian freshwater crocodile *Crocodylus johnstoni*. En S.C. Manolis & C. Stevenson (Eds.), Crocodiles. Status Survey and Conservation Action Plan (3er ed., pp. 66–70). Crocodile Specialist Group.
- Webb, G. J. W., Manolis, S. C. & Brien, M. L. (2010). Saltwater crocodile *Crocodylus porosus*. En S.C. Manolis & C. Stevenson (Eds.), Crocodiles. Status Survey and Conservation Action Plan (3er ed., pp. 99–113). Crocodile Specialist Group.
- White, P. S. & Densmore, L. D. (2001). DNA sequence alignments and data analysis methods: their effect on the recovery of crocodylian relationships. En G.C. Grigg, F. Seebacher & C.E. Franklin (Eds.). Crocodylian biology and evolution (pp. 29–37). Chipping Norton, NSW: Surrey Beatty & Sons.