



Los Crocodyliformes mesozoicos de México

*Gerardo Carbot-Chanona

RESUMEN

En México, Crocodyliformes es de los grupos de vertebrados menos estudiados, debido a los pocos descubrimientos y a que mucho de los ejemplares están reducidos a restos óseos aislados o muy fragmentados. El registro de Crocodyliformes mesozoicos en México abarca los estados de Baja California, Coahuila, Chihuahua, Nuevo León, Tamaulipas, Puebla, Oaxaca y Chiapas, y comprende edades que van desde el Tithoniano hasta el Maastrichtiano. El grupo con el mayor número de registros es Thalattosuchia, aunque también hay presencia de Goniopholididae en el Albiano-Aptiano de Puebla y en el Campaniano de Coahuila y Chihuahua, Alligatoroidea en el Campaniano del norte de México y Gavialoidea en el Maastrichtiano de Chiapas.

Palabras clave: Crocodyliformes, paleobiogeografía, Mesozoico, México

ABSTRACT

In Mexico, the Crocodyliformes is the least studied vertebrates group, due to the few discoveries and a lot specimen are reduced to isolated skeletal remains or highly fragmented. The record of Mesozoic Crocodyliformes in Mexico covering the states of Baja California, Coahuila, Chihuahua, Nuevo Leon, Tamaulipas, Puebla,

Oaxaca and Chiapas, and includes ages ranging from Tithonian to Maastrichtian. The group with the highest number of records is Thalattosuchia, although Goniopholididae is also present in the Albian-Aptian of Puebla and in the Campanian of Coahuila and Chihuahua, Alligatoroidea in the Campanian of northern Mexico and Gavialoidea in the Maastrichtian of Chiapas.

Keywords: Crocodyliformes, paleobiogeography, Mesozoic, México

INTRODUCCIÓN

A pesar de la larga historia filogenética del grupo (desde el Triásico Medio a la actualidad) y su amplia distribución geográfica, los hallazgos de cocodrilos fósiles en el mundo no son abundantes; aunque no se tiene un recuento de las especies descritas hasta el momento, se estima que apenas sobrepasan las 150.

La escasez de material fósil de Crocodyliformes también se presenta en México, pues es uno de los grupos de vertebrados menos estudiado. Aunado a los pocos descubrimientos se suma que mucho de los ejemplares están reducidos a restos óseos aislados o muy fragmentados, por lo que en la mayoría de los casos solamente son mencionados como fauna acompañante de otros taxones fósiles. La falta de estudios con este grupo en México también ha limitado la posibilidad de arrojar datos precisos sobre su biología o taxonomía,

*Museo de Paleontología Eliseo Palacios Aguilera, Dirección de Paleontología, Secretaría de Medio Ambiente, Vivienda e Historia Natural. Calzada de Los Hombres Ilustres s/n, Parque Madero. Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México, C.P. 29000
carbotsaurus@yahoo.com

y por ende no se sabe con exactitud qué papel jugó México en la evolución y dispersión de este grupo.

Debido a lo anterior, el propósito de este trabajo es hacer un recuento general de los registros de Crocodyliformes mesozoicos en México, haciendo principal énfasis en la importancia biogeográfica de los hallazgos.

METODOLOGÍA

Se revisaron artículos científicos, de divulgación, monografías, libros, tesis y resúmenes de congresos, con el fin de abarcar todos los registros de cocodrilos fósiles hechos hasta el momento. De igual manera se revisaron las hipótesis biogeográficas y filogenéticas de diferentes taxones dentro de Crocodyliformes, con el fin de poder explicar el papel que jugó México en la dispersión y evolución de este grupo durante el Mesozoico. La revisión bibliográfica se llevó a cabo desde mayo del 2009 hasta marzo del 2011.

Definición de Crocodyliformes

Antiguamente se definía como Crocodylia al grupo que incluía a todas las formas de cocodrilos, tanto extintas como actuales. Crocodylia estaba formado por Spheosuchia, Protosuchia, Mesosuchia, y Eusuchia (Buffetaut, 1982). Sin embargo, debido a que este grupo es claramente parafilético, Benton y Clark (1988) erigieron el nombre Crocodylomorpha para sustituir a Crocodylia, nombre que ahora está restringido para el grupo que incluye a Crocodylidae, Alligatoridae y Gavialidae.

Crocodylomorpha está conformado por Spheosuchia (el grupo más primitivo) más Crocodyliformes (grupo que incluye a Protosuchia, Thalattosuchia, Zipsosuchia, Goniopholididae, Pholidosauridae, Atoposauridae y Eusuchia). Crocodyliformes está definido por varias sinapomorfias, como son: rostro del basiesfenoides dorsoventralmente expandido, pterigoides dorsalmente extendido para formar el borde ventrolateral del foramen trigeminal, fenestra anteorbital mucho

más pequeña que las órbitas, parietal cubriendo una amplia porción del occipital, dos palpebrales grandes presentes, cabeza dorsal del cuadrado contactando al lateroesfenoides, escápula dorsalmente ancha, entre otras más (Benton y Clark, 1988).

En este trabajo se sigue la nomenclatura taxonómica propuesta por Benton y Clark (1988), y por ende se utiliza el término Crocodyliformes cuando nos referimos a los cocodrilos fósiles encontrados hasta el momento en el Mesozoico de México.

REGISTRO DE CROCODYLIFORMES MESOZOICOS EN MÉXICO

El registro de cocodrilos fósiles de edad Mesozoica en México abarca únicamente los estados de Baja California, Coahuila, Chihuahua, Nuevo León, Tamaulipas (zona norte oriente-occidente), Puebla (zona centro), Oaxaca y Chiapas (zona sureste), y comprende edades que van desde el Jurásico Medio hasta el Cretácico Tardío (cuadro 1).

Baja California

Recientemente Romo de Vivar-Martínez y Montellano-Ballesteros (2011), mencionaron restos de microvertebrados provenientes de la Formación El Gallo, de edad Campaniano, en el área de El Rosario. Entre los taxones reportados incluyen Atoposauridae? y Crocodylia.

Coahuila

Es uno de los estados que cuenta con una de las faunas de vertebrados cretácicos más importante en México, principalmente por los hallazgos de dinosaurios ahí realizados (e.g. Hernández, 1997; Rodríguez *et al.*, 2003). No obstante, los restos de cocodrilos son escasos y se han citado pocos taxones. Rodríguez y Cevallos (1998) reportaron dientes y osteodermos asignados a Goniopholididae y una vértebra de un Eusuchia indeterminado, ambos materiales provenientes de la

Formación Cerro del Pueblo, de edad Cretácico Tardío (Campaniano).

Buchy *et al.* (2006b) describieron una nueva especie de *Thalattosuchia*, *Geosaurus saltillense* (= *Cricosaurus saltillense*), recolectado en Sierra Buñuelos, cerca de Gómez Farías, en rocas del Jurásico Superior (Tithoniano).

Rivera-Sylva *et al.* (2008) registraron osteodermos, dientes y una vértebra dorsal de *Deinosuchus* sp., provenientes de rocas de edad Campaniano-Maastrichtiano que afloran en la sección inferior de la Formación Aguja, cerca de la localidad La Salada. Monroy (2009) menciona la presencia de *Goniopholis* y de los aligatóridos *Brachychampsa* y *Deinosuchus riograndensis* para la misma Formación, con base en dientes aislados.

Chihuahua

Hasta el momento, únicamente se ha registrado el cocodrilo gigante *Deinosuchus* cf. *D. riograndensis*, con base en osteodermos y dientes aislados provenientes de la Formación San Carlos, al sur de Ojinaga y la Formación Aguja, al este de Manuel Benavides (Brown, *et al.*, 2004).

Nuevo León

Buchy *et al.* (2006a) mencionan restos de talatosuquios teleosauridos y metriorínquidos asociados a plesiosaurios e ictiosaurios, provenientes de Aramberri, Galeana e Iturbide; las localidades tienen una edad jurásica tardía (Kimmeridgiano). Otros restos provienen de la Formación La Casita, cerca de Zaragoza, de donde se recuperó parte de la región interorbital de un *Thalattosuchia* referido a cf. *Dakosaurus* (Buchy, 2008).

Tamaulipas

Clark *et al.* (1994) registraron dos nuevos crocodiliformes protosúquidos como parte de la fauna de vertebrados de la Formación La Boca, en el Cañón El Huizachal, Tamaulipas, basados en cráneos parcial-

mente conservados y restos postcraneales. Al cráneo más completo le falta el paladar y la caja craneal, pero presenta características que revelan se trata de un Crocodyliforme primitivo (Clark *et al.*, 1994). Los estudios geológicos y paleontológicos en la localidad indican que la Formación La Boca es de edad jurásica temprana (Fastovsky *et al.*, 1998) y que la fauna ahí encontrada tiene gran similitud con la de la Formación Kayenta, en Arizona (Clark *et al.*, 1998).

Puebla

Reynoso *et al.* (2000) mencionan el hallazgo de dos cocodrilos de la misma especie, provenientes de Cantera Tlayúa (Albiano, Cretácico Inferior), Puebla. El estudio preliminar de los ejemplares arrojó similitudes con el género *Crocodylimus* del Jurásico Superior de Canjuers, Francia (Reynoso *et al.*, 2000); sin embargo, su identidad y posición filogenética no ha sido confirmada, pues la descripción de los ejemplares aún está en proceso (Reynoso, com. pers.).

De la Formación La Pimienta (Tithoniano Medio), en Puebla, Frey *et al.* (2002) describieron una nueva especie, *Geosaurus vignaudi* (= *Cricosaurus vignaudi*); el material estudiado comprende cráneo, mandíbula, atlas, axis y tres vértebras cervicales.

Oaxaca

Uno de los primeros registros formales de Crocodyliformes en México fue hecho por Ferrusquía y Comas (1988), quienes describieron un *Thalattosuchia* proveniente del municipio de Huajuapán de León, en la Mixteca Oaxaqueña, con una edad atribuible al Cretácico Inferior. Desafortunadamente el material que estudiaron estaba pobremente conservado y no pudieron determinarlo a nivel genérico.

Chiapas

En Chiapas hasta el momento se tiene la evidencia de al menos cuatro ejemplares de cocodrilos, provenientes de la Formación Ocozocoautla, de edad Maastrichtia-

no (Cretácico Superior). Dos ejemplares están representados por una vértebra cada uno; curiosamente, en ambos casos, las vértebras son biconvexas, lo que indica se trata de la primera vértebra caudal. Este tipo de vértebras están presentes únicamente en los Eusuchia, por lo que ambos ejemplares son asignados a este grupo.

Otro de los ejemplares está representado por un cráneo parcialmente completo, restos de la mandíbula, dientes aislados, vértebras, restos apendiculares y osteodermos. Aunque la descripción está en proceso, los resultados preliminares muestran que se trata de un Gavialoidea primitivo que representa un género y especie nueva para la ciencia (Carbot-Chanona, 2009).

El cuarto ejemplar únicamente está representado por un húmero, un fémur, dos vértebras, un fragmento muy mal conservado de la mandíbula y algunos dientes aislados. Los estudios preliminares indican que se trata de un “Mesosuchia” de gran tamaño, de cerca de ocho metros de longitud, lo que lo ubicaría como uno de los Crocodyliformes mesozoicos más grandes hasta ahora encontrados.

BIOGEOGRAFÍA DE LOS CROCODYLIFORMES MESOZOICOS DE MÉXICO

Desde mediados del Jurásico hasta finales del Cretácico, gran parte de América del Norte estuvo sumergido

TAXÓN	ESTATUS ACTUAL	LOCALIDAD	EDAD	FUENTE
Protosuchia				
Protosuchia indeterminado	<i>idem</i>	Cañón El Huizachal, Tamaulipas	Jurásico temprano	Clark <i>et al.</i> , 1994
Thalattosuchia				
Thalattosuchia indeterminado	<i>idem</i>	Formación La Caja, Aramberri, Nuevo León	Kimmeridgiano, Jurásico superior	Buchy <i>et al.</i> , 2006a
Teleosauridae indeterminado	<i>idem</i>	Formación La Casita, Iturbide, Nuevo León	Kimmeridgiano, Jurásico superior	Buchy <i>et al.</i> , 2006a
Metriorhynchinae indeterminado	<i>idem</i>	Formación La Casita, Iturbide, Nuevo León	Kimmeridgiano, Jurásico superior	Buchy <i>et al.</i> , 2006a
Thalattosuchia indeterminado	<i>idem</i>	Formación La Casita, Iturbide, Nuevo León	Kimmeridgiano, Jurásico superior	Buchy <i>et al.</i> , 2006a
Metriorhynchinae indeterminado	<i>idem</i>	Formación La Casita, Galeana, Nuevo León	Kimmeridgiano, Jurásico superior	Buchy <i>et al.</i> , 2006a
Metriorhynchinae indeterminado	<i>idem</i>	Formación La Casita, Galeana, Nuevo León	Kimmeridgiano, Jurásico superior	Buchy <i>et al.</i> , 2006a
Thalattosuchia indeterminado	<i>idem</i>	Huajuapán de León, Oaxaca	Jurásico superior	Ferrusquía y Comas, 1988
<i>Geosaurus vignaudi</i>	<i>Cricosaurus vignaudi</i>	Formación La Pimienta, Mazatepec, Puebla	Tithoniano, Jurásico superior	Frey <i>et al.</i> , 2002
<i>Geosaurus saltillense</i>	<i>Cricosaurus saltillense</i>	Sierra Buñuelos, Coahuila	Tithoniano, Jurásico superior	Buchy <i>et al.</i> , 2006b
cf. <i>Dakosaurus</i>	<i>idem</i>	Formación La Casita, Zaragosa, Nuevo León	Kimmeridgiano, Jurásico superior	Buchy, 2008
Atoposauridae?				

TAXÓN	ESTATUS ACTUAL	LOCALIDAD	EDAD	FUENTE
Atoposauridae indeterminado	<i>idem</i>	Formación El Gallo, Baja California	Campaniano, Cretácico tardío	Romo de Vivar-Martínez y Montellano-Ballesteros, 2011
Goniopholididae				
<i>aff. Crocodilemus</i>	<i>idem</i> (posible <i>Eutretauranosuchus</i>)	Cantera Tlayua, Puebla	Albiano, Cretácico inferior	Reynoso <i>et al.</i> , 2000
Goniopholididae indeterminado	<i>idem</i>	Formación Cerro del Pueblo, Coahuila	Campaniano, Cretácico tardío	Rodríguez y Cevallos, 1998
<i>Goniopholis</i> sp.	<i>idem</i>	Formación Aguja, Coahuila	Campaniano-Maastrichtiano, Cretácico superior	Monroy, 2009
“Mesosuchia”				
Mesosuchia indeterminado	Mesoeucrocodylia indeterminado	Formación Ocozocoautla, Ocozocouatla, Chiapas	Maastrichtiano, Cretácico superior	Carbot-Chanona y Coutiño-José, 2000
Eusuchia				
Eusuchia indeterminado	<i>idem</i>	Formación Ocozocoautla, Ocozocouatla, Chiapas	Maastrichtiano, Cretácico superior	Este trabajo
Eusuchia indeterminado	<i>idem</i>	Formación Ocozocoautla, Ocozocouatla, Chiapas	Maastrichtiano, Cretácico superior	Este trabajo
Alligatoroidae				
<i>Deinosuchus</i> cf. <i>D. riograndensis</i>	<i>idem</i>	Formación San Carlos, Ojinaga y Formación Aguja, Manuel Benavides, Chihuahua	Campaniano, Cretácico superior	Brown <i>et al.</i> , 2004
<i>Deinosuchus</i> sp.	<i>idem</i>	Formación Aguja, La Salada, Coahuila.	Campaniano-Maastrichtiano, Cretácico superior	Rivera-Sylva <i>et al.</i> , 2008
<i>Deinosuchus riograndensis</i>	<i>idem</i>	Formación Aguja, Coahuila	Campaniano-Maastrichtiano, Cretácico superior	Monroy, 2009
<i>Brachychampsa</i> sp.	<i>idem</i>	Formación Aguja, Coahuila.	Campaniano-Maastrichtiano, Cretácico superior	Monroy, 2009
Gavialoidea				
Thoracosaurinae indeterminado	<i>idem</i>	Formación Ocozocoautla, Ocozocouatla, Chiapas	Maastrichtiano, Cretácico superior	Carbot-Chanona, 2009

Cuadro 1 ■ Crocodyliformes mesozoicos reportados para México.

en un mar de agua somera. Como resultado de esto, el clima era mucho más húmedo y cálido que el de la actualidad. Estas condiciones climáticas sin duda favorecieron la aparición y dispersión de nuevas especies de cocodrilos. En consecuencia, México, por su posición geográfica, debió jugar durante el Mesozoico un papel importante en la distribución de varios grupos de Crocodyliformes.

Jurásico Superior

A finales del Jurásico, hace aproximadamente 160-145 millones de años, el este y centro de América del Norte estaba sumergido en un mar poco profundo que a su vez interconectaba con el mar que cubría Europa, centro de Asia y norte de África, y las especies de vida acuática tenían un corredor por el cual desplazarse libremente por los mares del mundo. Uno de esos



Figura 1 ■ | Paleomapa del Jurásico Tardío, mostrando la distribución de las especies de *Cricosaurus* y *Dakosaurus* durante el Oxfordiano (punto azul), Kimmeridgiano (puntos amarillos) y Tithoniano (puntos rojos). La flecha indica la posible ruta de dispersión de los *Thalattosuchia* desde Europa hasta América del Sur, durante el final del Jurásico.

grupos fue *Thalattosuchia*, el cual hasta el momento es el único grupo de Crocodyliformes en el Jurásico Superior de México. Dos familias se incluyen dentro de *Thalattosuchia*: Teleosauridae y Metriorhynchidae, ambas familias tuvieron su origen en Europa durante el Jurásico. Teleosauridae es la familia más basal y es común en rocas del Jurásico Inferior y Medio de Europa (Jouve, 2009). Metriorhynchidae es una familia adaptada completamente a la vida en el mar; tales adaptaciones incluyen la modificación de las extremidades en aletas y glándulas excretoras de sal (Fernández y Gasparini, 2008), que sin duda favorecieron su dispersión durante el Jurásico.

Los metriorínquidos encontrados en México, *Cricosaurus saltillense* y *C. vignaudi*, al igual que *C. elegans* y *C. gracilis* de Europa, y *C. araucanensis* de Argentina, provienen de sedimentos del Tithoniano Inferior. *Dakosaurus* en México proviene de sedimentos de edad Kimmeridgiana, mientras que en Europa y Argentina es común en el Tithoniano (figura 1). Por el contrario, *Metriorhynchus*, un género más basal que *Cricosaurus* y *Dakosaurus*, no ha sido reportado todavía para México. *Metriorhynchus* proviene principalmente de sedimentos del Calloviano inferior al Kimmeridgiano superior de Europa (Young *et al.*, 2010); lo anterior podría explicar la ausencia de este taxón en México, ya que los sedimentos portadores de reptiles marinos en nuestro país son del Tithoniano.

Dos hipótesis han sido planteadas para explicar la llegada de *Cricosaurus* y *Dakosaurus* al Nuevo Mundo. La primera sugiere que existió un pasaje caribeño entre el Tethys europeo y el Pacífico oriental, que favoreció el intercambio de la biota marina durante el Oxfordiano (Gasparini y Dellapé, 1976; Gasparini, 1985). La presencia de *Geosaurus* en el Oxfordiano de Cuba apoya esta idea (Gasparini e Iturralde-Vinent, 2001; 2006). La segunda hipótesis plantea que un pasaje intermitente existió cuando Gondwana aún no se había fragmentado, favoreciendo la dispersión de los cocodrilos marinos durante el Jurásico medio y superior (Gasparini, 1985) (ver figura 1).

Pol y Gasparini (2009) sugieren que los *Thalattosuchia* sudamericanos tienen una estrecha afinidad con las especies europeas. Sin embargo, en su análisis filogenético no fueron incluidas las especies mexicanas. Por el contrario, Young y Andrade (2009) y Young *et al.* (2010), si incluyen a *Cricosaurus saltillense* y *C. vignaudi* en sus análisis filogenéticos. Los resultados de estos estudios sugieren que *C. saltillense* tiene una estrecha relación con las especies europeas *C. elegans* y *C. suevicus*, mientras que *C. vignaudi* está más estrechamente emparentado con la especie europea *C. gracilis*, y estos dos a su vez con *C. araucanensis* de Sudamérica, indicando

que tanto las especies mexicanas como las sudamericanas tienen un antecesor europeo. Lo anterior sugiere que los *Thalattosuchia* mexicanos evolucionaron de forma independientemente de los sudamericanos. Esta hipótesis es congruente si se discute desde el punto de vista geográfico, ya que durante el Tithoniano y Barre-siano Temprano la región que ahora forma parte del Golfo de México estuvo parcialmente aislada, debido a que tuvo una conexión limitada con el Pacífico y el Tethys Mediterraneo, como consecuencia de la barrera paleobiogeográfica formada por el movimiento de la península de Yucatán y el levantamiento del bloque Florida Straits (Buchy *et al.*, 2006a y referencias ahí citadas). Este semi-aislamiento al cual estuvo sometido el Golfo de México, debió ser un factor importante para la especiación vicariante que dio origen a los *Thalattosuchia* encontrados en el Tithoniano de México.



Figura 2 | Distribución de Goniopholididae en el Barremiano y el Aptiano-Albiano (Cretácico Inferior). Nótese que el único género presente en ese tiempo es *Goniopholis*, no obstante el registro de Cantera Tlayua, Puebla, debe pertenecer a *Eutretauranosuchus*.

Cretácico Inferior

En el Cretácico Inferior (Aptiano) de México, únicamente se han encontrado dos cocodrilos provenientes de Cantera Tlayua, Puebla. Estos ejemplares pertenecen a la familia Goniopholididae, y según Reynoso *et al.* (2000) son similares a *Crocodyleimus*, del Jurásico de Francia. No obstante, los ejemplares de Tlayúa son más similares a *Eutretauranosuchus*, un goniofolídido descrito para el Jurásico Superior y Cretácico Inferior de América del Norte.

Goniopholididae es una familia presente en América del Norte, Europa, Asia y América del Sur, y su rango cronológico se extiende desde el Jurásico Inferior hasta el Cretácico Superior (Steel, 1973). El representante más antiguo de esta familia es *Calsoyasuchus valliceps*, de la Formación Kayenta (Jurásico Inferior: Sinemuriano-Pliensbachiano), Arizona (Tykoski *et*

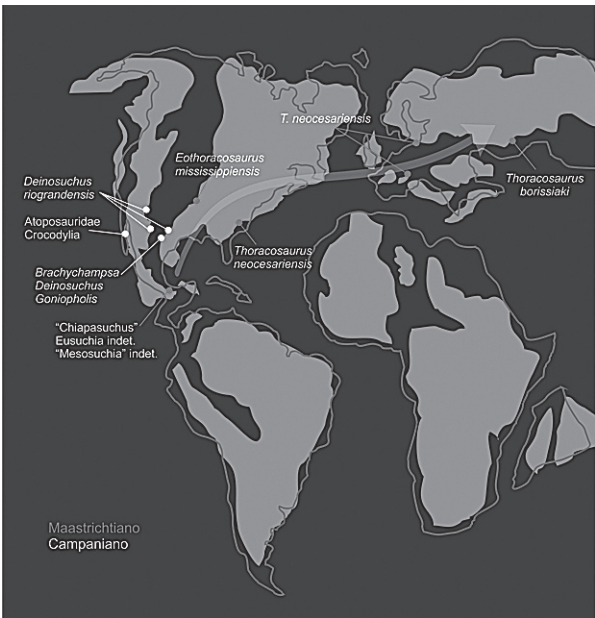


Figura 3 | Crocodyliformes presentes en México durante el Campaniano y Maastrichtiano. Se muestran las especies cercanas al Gavialoidea de Chiapas para fines paleobiogeográficos. La flecha indica la posible ruta de dispersión de los Gavialoidea desde América del Norte hasta el centro de Asia, durante el Maastrichtiano.

al., 2003). *C. valliceps* está estrechamente relacionado con *Eutretauranosuchus*, del Jurásico de la Formación Morrison, Colorado (Tykoski *et al.*, 2003). Otro goniofolídido es *Sunosuchus*, presente únicamente en el Jurásico Superior-Cretácico Inferior de Asia (Averianov, 2000). *Goniopholis* es el último representante de los Goniopholididae y se tienen registros del Cretácico Inferior de España, Portugal, Alemania y Estados Unidos (Steel, 1973; Schwarz, 2002) (figura 2).

El registro fósil indica que la familia Goniopholididae tuvo su aparición en América del Norte a principio del Jurásico, para después alcanzar Europa y Asia a finales del Jurásico y principios del Cretácico, donde derivaron en nuevos géneros. Schellhorn *et al.* (2009), mencionan que los géneros incluidos en Goniopholididae tuvieron una evidente restricción geográfica ocasionada por la aparición de barreras geográficas, como la apertura del Atlántico Norte entre América del Norte y Europa, y el mar Tethys entre el archipiélago europeo y la masa continental asiática existentes durante el Jurásico y Cretácico, y por tanto los goniofolídidos asiáticos pertenecen a *Sunosuchus*, los europeos a *Goniopholis* y los norteamericanos a *Eutretauranosuchus*. De ser así, *Goniopholis* reportado por Monroy (2009) para la Formación Aguja en Coahuila con base en dientes, tendría que ser considerado como una determinación dudosa en espera de encontrar material más completo. Por otro lado, el goniofolídido encontrado en Cantera Tlayúa, sin duda representa una especie nueva que podría esclarecer el papel que jugó México en la especiación y dispersión de este grupo. No obstante, esto sucederá hasta tener una descripción completa del ejemplar y de esta manera dilucidar sus relaciones filogenéticas con los otros miembros de Goniopholididae.

Cretácico Superior

Al final del Cretácico, el Mar Interior de América del Norte se extendía desde Canadá hasta el sur de México, partiendo al subcontinente norteamericano por

la mitad. De esta forma existieron dos líneas de costa, una al oeste y otra al este del Mar Interior, las cuales además albergaban complejos sistemas fluviales, los que sin duda sirvieron de habitat para los cocodrilos de esa época, principalmente los Alligatoroidea *Deinosuchus* y *Brachychampsa*, taxones encontrados comúnmente en los sedimentos formados durante el Campaniano y Maastrichtiano de América del Norte.

Es importante mencionar que los Alligatoroidea aparecieron en América del Norte al final del Cretácico, siendo los miembros más antiguos de este grupo *Brachychampsa*, *Albertochampsa*, *Stangerochampsa* y *Deinosuchus* (Schwimmer, 2002; Brochu, 2010). Los registros mexicanos de *Brachychampsa* y *Deinosuchus* amplían el rango geográfico de estos géneros hacia el sur.

El otro grupo de cocodrilos encontrado en el Cretácico Superior de México es el de los Gavialoidea. Se tienen evidencias de que el miembro más primitivo de este grupo es *Eothoracosaurus mississippiensis*, del Maastrichtiano de la Formación Ripley (Brochu, 2004). Otros Gavialoidea maastrichtienses son el encontrado en la Formación Ocozocoautla, Chiapas y *Thoracosaurus neocesariensis*, un género más derivado que *E. mississippiensis*. *Thoracosaurus* alcanzó la parte oeste de Europa durante el Maastrichtiano-Daniano, para luego alcanzar la región central del viejo continente. En ese tiempo Europa estaba conformada por islas distribuidas una cerca de la otra que pudieron favorecer su distribución. Por otra parte, el Gavialoidea del Maastrichtiano de Chiapas aún se encuentra en proceso de descripción y por ende sus afinidades filogenéticas no son conocidas con claridad.

CONCLUSIONES

Es claro el sesgo existente en el registro fósil en México de Crocodyliformes. No obstante, los pocos registros que se tienen poseen gran significado, pues varios ejemplares han resultado ser nuevas especies. Además, con el registro fósil de este grupo en México, se ha extendido el rango geográfico de algunos taxones.

El mayor número de registros de taxones de Crocodyliformes corresponde a Thalattosuchia, grupo encontrado únicamente en sedimentos del Jurásico Tardío (Tithoniano y Kimmeridgiano) de Coahuila, Nuevo León, Puebla y Oaxaca. Por otro lado, Alligatoiroidea sólo ha sido reportado para el Cretácico Tardío (Campaniano-Maastrichtiano) de Coahuila y Chihuahua. Goniopholididae está presente en el Albiano de Puebla, y de confirmarse los reportes de Coahuila su rango geocronológico y geográfico se extendería. Gavialoidea sólo ha sido citado para el Maastrichtiano de Chiapas. Los registros de Atoposauridae? de Baja California, deben confirmarse a raíz del hallazgo de material más completo.

Por último, a raíz del análisis aquí presentado, se deduce que México jugó un papel importante en la paleobiogeografía de varios taxones de Crocodyliformes, sobre todo en el Jurásico Tardío, donde sirvió como conexión entre Europa y Sudamérica para la dispersión de los Thalattosuchia.

LITERATURA CITADA

AVERIANOV, A.O., 2000. *Sunosuchus* sp. (Crocodylomorpha, Goniopholididae) from the Middle Jurassic of Kirghisia, en *Journal of Vertebrate Paleontology* 20 (4): 776-779.

BENTON, M.J. y J.M. CLARK, 1988. Archosaur phylogeny and the Crocodylia, en M.J. Benton (ed.). *The phylogeny and classification of the tetrapods, vol I.* Clarendon Press, Oxford, pp. 295-338.

BROCHU, C.A., 2004. A new Late Cretaceous gavialoid crocodylian from eastern North America and the phylogenetic relationships of Thoracosaurus, en *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24 (3): 610-633.

BROCHU, C.A., 2010. A new alligatorid from the Lower Eocene Green River Formation of Wyoming and the origin of caimans, en *Journal of Vertebrate Paleontology* 30 (4): 1109-1126.

BROWN, R.B, J.W. WESTGATE y D.A. COPE, 2004. Primer registro del cocodrilo gigante *Deinosuchus* cf. *riograndensis* en México, en *IX Congreso Nacional de Paleontología*, Instituto de Historia Natural y Ecología, pp. 25.

BUCHY, M.-C., 2008. New occurrence of the genus *Dakosaurus* (Reptilia, Thalattosuchia) in the Upper Jurassic of north-eastern Mexico, with comments upon skull architecture of *Dakosaurus* and *Geosaurus*, en *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 249 (1): 1-8.

BUCHY, M.-C., E. FREY, W. STINNESBECK y J.G. LÓPEZ-OLIVA, 2006a. An annotated catalogue of the Upper Jurassic (Kimmeridgian and Tithonian) marine reptiles in the collections of the Universidad Autónoma de Nuevo León, Facultad de Ciencias de la Tierra, Linares, México, en *Oryctos* 6: 1-18.

BUCHY, M.-C., P. VIGNAUD, E. FREY, W. STINNESBECK y A.H.G. GONZALEZ, 2006b. A new thalattosuchian crocodyliform from the Tithonian (Upper Jurassic) of northeastern Mexico, en *Comptes Rendus Palevol* 5 (6): 785-794.

BUFFETAUT, E., 1982. Radiation évolutive, paléoécologie et biogéographie des crocodiliens méso-suchiens, en *Memories de la Société de France, N.S.* 60 (142): 1-88.

CARBOT-CHANONA, G., 2009. Una nueva especie de gavial primitivo del Maastrichtiano de Chiapas y su significación paleobiogeográfica, en *XI Congreso Nacional de Paleontología*, Juriquilla, Querétaro, pp. 12.

CLARK, J.M., M. MONTELLANO, J.A. HOPSON, R. HERNÁNDEZ y D.E. FASTOVSKY, 1994.

An Early o Middle Jurassic tetrapod assemblage from La Boca Formation, northeastern Mexico, en Fraser, N., Sues, H-D. (eds.), *In the shadow of the dinosaur: Early Mesozoic tetrapods*, Cambridge University Press, pp. 295-302.

CLARK, J.M., M. MONTELLANO, J.A. HOPSON, R. HERNÁNDEZ y V.H. REYNOSO, 1998.

The Jurassic vertebrates of Huizachal Canyon, Tamaulipas, Avances en Investigación, paleontología de vertebrados, publicación especial 1, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, pp. 1-3.

FASTOVSKY, D.E., S.A. BOWRING y O.D. HERMES, 1998.

Radiometric age dates for the La Boca vertebrate assemblage (Late Early Jurassic) Huizachal Canyon, Tamaulipas, Mexico. Avances en investigación, paleontología de vertebrados, publicación especial 1, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, pp. 15-17.

FERNÁNDEZ, M. y Z. GASPARINI, 2008.

Salt glands in the Jurassic metriorhynchid *Geosaurus*: implications for the evolution of osmoregulation in Mesozoic marine crocodyliforms, en *Naturwissenschaften* 95: 79-84.

FERRUSQUÍA VILLAFRANCA, I. y O. COMAS

RODRÍGUEZ, 1988. *Reptiles marinos mesozoicos en el sureste de México y su significación geológico-paleontológica*, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, 7 (2): 168-181.

FREY, E., M.-C. BUCHY, W. STINNESBECK y J.G. LÓPEZ-OLIVA, 2002.

Geosaurus vignaudi, sp. nov. (Crocodyliformes: Thalattosuchia), first evidence of metriorhynchid crocodylians in the Late Jurassic (Tithonian) of central-east Mexico (state of Puebla), en *Canadian Journal Earth of Science* 39: 1467-1483.

GASPARINI, Z., 1985. Los reptiles marinos jurásicos de América del Sur, en *Ameghiniana* 22 (1-2): 23-34.

GASPARINI, Z. y D. DELLAPÉ, 1976.

Un nuevo cocodrilo marino (Thalattosuchia, Metriorhynchidae) de la Formación Vaca Muerta (Jurásico, Tithoniano) de la provincia de Neuquén (República Argentina), en *Primer Congreso Geológico Chileno*, pp. 1-21.

GASPARINI, Z. y M. ITURRALDE-VINENT, 2001.

Metriorhynchid crocodiles (Crocodyliformes) from the Oxfordian of western Cuba, *Neues Jahrbuch für geologie und paläontologie, monatshefte* 2001: 534-542.

—————, **2006.**

The Cuban Oxfordian herpetofauna in the Caribbean Seaway, en *Neues Jahrbuch für geologie und paläontologie, abhandlungen* 240: 343-371.

HERNÁNDEZ, R., 1997.

Mexican dinosaurs, en Currie P.J. y K. Padian (eds.), *Encyclopedia of Dinosaurs*. California, Academic Press, pp. 433-437.

JOUBE, S., 2009.

The skull of *Teleosaurus cadomensis* (Crocodylomorpha; Thalattosuchia), and phylogenetic analysis of Thalattosuchia, en *Journal of Vertebrate Paleontology* 29 (1): 88-102.

MONROY MÚJICA, I.H., 2009.

Microvertebrados fósiles cretácicos tardíos (Campaniano Tardío) de la Formación Aguja en el noroeste de Coahuila, México, Tesis de Licenciatura, Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México, México, 111 pp.

POL, D. y Z. GASPARINI, 2009.

Skull anatomy of *Dakosaurus andiniensis* (Thalattosuchia: Crocodylomorpha) and the phylogenetic position of Thalattosuchia, en *Journal of Systematic Palaeontology* 7 (2): 163-197.

- REYNOSO, V.H., M.A. CABRAL-PERDOMO y J. CLARK, 2000.** The reptiles of the Tlayúa Formation. Avances en investigación, *Guide book of the field trips*, publicación especial, Universidad Nacional Autónoma de México, pp. 106-113.
- RIVERA-SYLVA, H.E., J.R. GUZMÁN-GUTIÉRREZ, F.R. PALOMINO-SÁNCHEZ, E. FREY, J. LÓPEZ-ESPINOSA, I. DE LA PEÑA-OVIEDO y I.E. SÁNCHEZ-URIBE, 2008.** First evidence of the genus *Deinosuchus* (Eusuchia, Alligatoridae) from Coahuila, Mexico, en *III Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados*, Neuquén, Patagonia, Argentina, p. 218.
- RODRÍGUEZ DE LA ROSA, R.A. y S.R.S. CEVALLOS FERRIZ, 1998.** Vertebrates of the Pelillial locality (Campanean, Cerro del Pueblo Formation), Southeastern Coahuila, Mexico, en *Journal of Vertebrate Paleontology* 18 (4): 751-764.
- RODRÍGUEZ DE LA ROSA, R.A., D.A. EBERTH, D.B. BRINKMAN, S.D. SAMPSON y J. LÓPEZ ESPINOSA, 2003.** Dinosaur tracks from the Late Campanian Las Águilas locality south-eastern Coahuila, Mexico, en *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 90A.
- ROMO DE VIVAR-MARTÍNEZ, P.R., y M. MONTELLANO-BALLESTEROS, 2011.** Microvertebrados cretácicos tardíos del área de El Rosario, Baja California, México, libro de resúmenes del *XII Congreso Nacional de Paleontología*, Puebla, Puebla, p. 124.
- SCHELLHORN, R., D. SCHWARZ-WINGS, M.W. MAISCH y O. WINGS, 2009.** Late Jurassic *Sunosuchus* (Crocodylomorpha, Neosuchia) from the Qigu Formation in the Junggar Basin (Xinjiang, China), en *Fossil Record* 12 (1): 59-69.
- SCHWARZ, D., 2002.** A new species of *Goniopholis* from the Upper Jurassic of Portugal, en *Palaeontology* 45 (1): 185-208.
- SCHWIMMER, D.R. 2002.** King of the Crocodylians: the paleobiology of *Deinosuchus*, en Indiana University Press, 220 pp.
- STEEL, R., 1973.** Crocodylia, en O. KUHN (ed.), *Encyclopedia of Paleoherpétology, Part. 16*, Gustav Fisher Verlag, Stuttgart, 116 p.
- TYKOSKI, R.S., T.B. ROWE, R.A. KETCHAM y M.W. COLBERT, 2003.** *Calsoyasuchus vallicepe*, a new crocodyliiform from the Early Jurassic Kayenta Formation of Arizona, en *Journal of Vertebrate Paleontology* 22 (3): 593-611.
- YOUNG, M.T y M.B. ANDRADE, 2009.** What is *Geosaurus*? Redescription of *Geosaurus giganteus* (Thalattosuchia: Metriorhynchidae) from the Upper Jurassic of Bayern, Germany, en *Zoological Journal of the Linnean Society* 157: 551-585.
- YOUNG, M.T., S.L. BRUSATTE, M. RUTA y M.B. ANDRADE, 2010.** The evolution of Metriorhynchoidea (Mesoeucrocodylia, Thalattosuchia): an integrated approach using geometric morphometrics, analysis of disparity, and biomechanics, en *Zoological Journal of the Linnean Society* 158: 801-859.

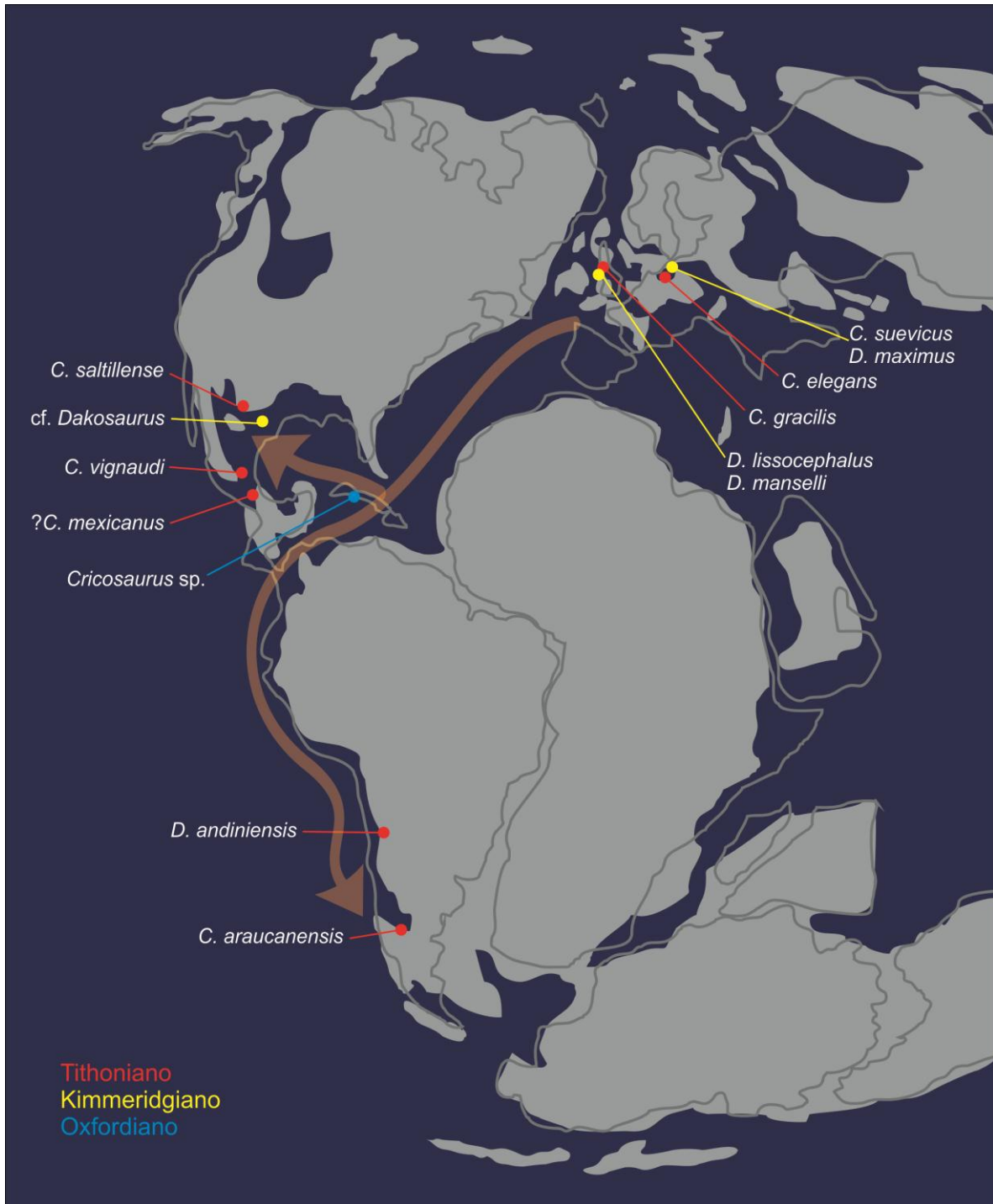


Figura 1. Paleomapa del Jurásico tardío, mostrando la distribución de las especies de *Cricosaurus* y *Dakosaurus* durante el Oxfordiano (punto azul), Kimmeridgiano (puntos amarillos) y Tithoniano (puntos rojos). La flecha indica la posible ruta de dispersión de los Thalattosuchia desde Europa hasta América de Sur, durante el final del Jurásico.



Figura 2. Distribución de Goniopholididae en el Barremiano y el Aptiano-Albiano (Cretácico Inferior). Nótese que el único género presente en ese tiempo es *Goniopholis*, no obstante el registro de Cantera Tlayua, Puebla, debe pertenecer a *Eutretauranosuchus*.



Figura 3. Crocodyliformes presentes en México durante el Campaniano y Maastrichtiano. Se muestran las especies cercanas al Gavialoidea de Chiapas para fines paleobiogeográficos. La flecha indica la posible ruta de dispersión de los Gavialoidea desde América del Norte hasta el centro de Asia, durante el Maastrichtiano.