

¿SON LAS VÉRTEBRAS PROCÉLICAS UN CARÁCTER VÁLIDO PARA DIAGNOSTICAR A EUSUCHIA EN EL REGISTRO FÓSIL?

Gerardo F. Carbot

*Museo de Paleontología "Eliseo Palacios Aguilera". Instituto de Historia Natural y Ecología.
Calzada de los Hombres Ilustres s/n, Parque Madero, C.P. 29000, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas.
E-mail: carbotsaurus@yahoo.com*

Resumen. Los cocodrilos forman un grupo complejo que ha creado confusión entre los científicos para su clasificación. No obstante, se han creado hipótesis filogenéticas basadas en apomorfías que reflejan sus relaciones a través del tiempo. Una de estas apomorfías es la condición procélica de las vértebras, y varios autores lo toman como diagnóstico para el grupo de los Eusuchia. Sin embargo, el descubrimiento de cocodrilianos con caracteres morfológicos no bien definidos, ponen en duda si es válido el uso del carácter procélico de las vértebras para diagnosticar el grupo. En este escrito se discute la validez de este carácter, concluyendo que no es una apomorfía diagnóstica para asignar a Eusuchia cocodrilianos fósiles, cuando estos se determinan mediante vértebras aisladas.

Abstract: The crocodiles constitute a complex group that has created confusion among the scientists when classifying them. Nevertheless, phylogenetic hypothesis has been created based on apomorphy that reflect relationships through the time. One of these apomorphy is the procoelous condition of the vertebrae, and several authors take it as diagnostic for the Eusuchia group. However, the discovery of crocodilians with morphological characters undefined leave this character as doubtful to diagnose the group. In this paper, the validity of this character is discussed concluding that is not an apomorphy diagnostic to assign to Eusuchia crocodilians fossil, when they are determined by isolated vertebrae.

Palabras clave: Cocodrilianos, vértebras procélicas, apomorfías, Eusuchia.

Key words: Crocodilians, procoelus vertebra, apomorphy, Eusuchia.

Los cocodrilos hicieron su aparición a mediados del Triásico, hace 220 millones de años (Dixon et al., 1992), y se pueden considerar los arcosaurios de mayor éxito, pues son los únicos representantes del grupo que han sobrevivido hasta el presente sin sufrir modificaciones considerables en comparación a sus antepasados prehistóricos (Carroll, 1988).

Los cocodrilos han sido agrupados en diferentes taxones supraespecíficos utilizando principalmente apomorfías que reflejan sus relaciones de grupo hermano. El cúmulo de sinapomorfías en las diferentes ramas sugiere la existencia de diferentes grados evolutivos (Steel, 1973; Buffetaut, 1975, 1982; Carroll, 1988; Benton y Clark, 1988; Clark, 1994) en este grupo. Los cocodrilos avanzados se han dividido en dos grandes grupos: Mesosuchia y Eusuchia.

El descubrimiento de un cocodrilo fósil en rocas de la Formación Ocozocoautla (Cretácico Superior) de Chiapas (Carbot et al., 2000), pone en duda la validez de la principal característica utilizada para separar estos taxa, ya que presenta una combinación de caracteres únicos (maxilar y nasal elongados, vértebras procélicas y coanas no pterigoidales). Con éste se suman otros ejemplares similares encontrados en otras partes

del mundo, los cuales han presentado problemas al ubicarlos en alguno de los grupos antes mencionados.

El propósito de este trabajo es tratar de determinar si el carácter morfológico de las vértebras procélicas es válido para determinar como Eusuchia restos de cocodrilos fósiles, cuando éstas se descubren aisladas.

Definición del nombre *Crocodylia*

La definición de *Crocodylia* ha cambiado en años recientes. Los libros antiguos usaban la palabra "*Crocodylia*" para referirse a cocodrilos vivos y a una gran congregación de animales extintos del período Triásico (Brochu, 1999). El nombre *Crocodylia* fue restringido por Benton y Clark (1988) para el grupo que incluye a los últimos antecesores de aligatores, cocodrilos y gaviales, y a todos sus descendientes. Clark y Norell (1992), Brochu (1997, 1999), Salisbury y Willis (1996), Wu et al. (1997) señalan que esta definición podría excluir a muchos Eusuchia, así como a un gran número de cocodrilianos fósiles.

Definición del nombre *Eusuchia*

Los cocodrilos avanzados se clasifican en dos grandes grupos: Mesosuchia, con vértebras anfiplanas o anficélicas y coanas en contacto con el

palatino por su parte anterior (Fig. 1a), y Eusuchia, con vértebras procélicas y coanas encerradas completamente por el pterigoides (Fig. 1b; Steel, 1973; Carroll, 1988; Clark, 1994). Ambos taxones se incluyen actualmente en un taxón llamado Mesoeucrocodylia (Whetstone y Whybrow, 1983).

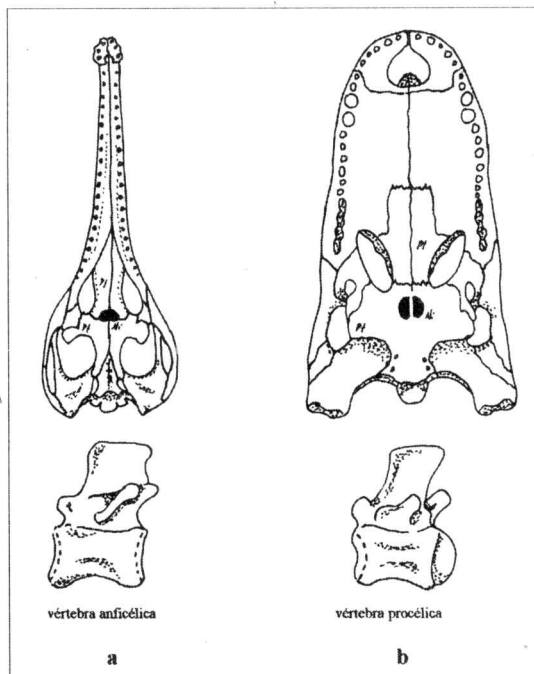


Figura 1.- a) *Steneosaurus* y b) *Albertochampsia*. Nótese la posición de las narinas internas (ni) con relación al pterigoides (pt) y el palatino (pl), y el tipo de vértebras (Redibujado de Buffetaut, 1979).

Clark (1994) estableció la relación filogenética dentro de los Crocodylomorpha basándose en un análisis cladístico de caracteres del cráneo y el postcráneo. En su cladograma, los Eusuchia son señalados como un grupo monofilético por una simple sinapomorfia: las narinas internas encerradas completamente por el pterigoides. Esta definición incluye al último ancestro común de *Hylaeochampsia vectiana*, *Aegyptosuchus*, *Stomaosuchus*, *Crocodylia* y todos sus descendientes (Clark y Norell, 1992; Brochu, 2001). Sin embargo, diferentes interpretaciones de las coanas y las vértebras de algunos cocodrilos

fósiles (en particular *Bernissartia*) pueden ocasionar inestabilidad (Brochu, 1999).

Determinaciones basadas en las vértebras

El actual registro fósil de Eusuchia es incompleto, lo que ha ocasionado que muchas veces algunos ejemplares se determinen dudosamente, o en casos extremos, erróneamente, esto aunado a la problemática que originan las diferentes interpretaciones del grupo. Por ejemplo, Buscalioni et al. (1986) refieren a un cocodrilo fósil del Cretácico Superior de España como Eusuchia, basándose en las vértebras procélicas que hallaron. Rodríguez-De La Rosa y Cevallos-Ferriz (1998) asignaron a Eusuchia restos fósiles provenientes de la Formación Cerro del Pueblo (Campaniano), en Coahuila, México, utilizando el mismo carácter. Lee (1997) asignó unas vértebras procélicas y osteodermos encontrados con restos de *Bernissartia* y *Woodbinesuchus* en Bear Creek, como un eusuquio. Un ejemplo de confusión que origina la clasificación de los cocodrilos utilizando únicamente como carácter a las vértebras, está dado en el ejemplar encontrado en la Formación Ocozocoautla (Maastrichtiano), Chiapas, el cual fue determinado como Eusuchia (Carbot et al., 2000). Sin embargo, estudios posteriores del ejemplar revelaron que el margen anterior de las coanas está formado por el palatino, lo que lo excluye, siguiendo el criterio de Clark (1994) de este grupo.

DISCUSIÓN

Existe literatura donde se reportan ejemplares con caracteres morfológicos no bien definidos, lo que pone en duda si el carácter de las vértebras procélicas, utilizado para diagnosticar a los cocodrilos fósiles, son válidas para todos los casos. Por ejemplo, *Gilchristosuchus palatinus*, un cocodrilo del Campaniano de Alberta, Canadá, tiene vértebras fuertemente procélicas (Wu y Brinkman, 1993). Para tal caso, si se tratara de asignar a un taxón basándonos en la morfología de las vértebras, seguramente lo referiríamos a Eusuchia. Sin embargo, las narinas internas en *G. palatinus* no se encuentran encerradas por el pterigoides, y el palatino

contacta la parte anterior de las coanas (Wu y Brinkman, 1993), como sucede en los cocodrilos mesosuchia (Buffetaut, 1979).

El ejemplar del Cretácico Superior de la Formación Ocozocoautla, Chiapas, también señala la problemática de determinar un taxón basándose sólo en el carácter de las vértebras. Este cocodriliano también tiene vértebras procélicas a lo largo de toda la espina dorsal, pero al igual que *Gilchristosuchus palatinus*, las coanas están excluidas del pterigoides y delimitadas por los palatinos (obs. pers.).

Bernissartia fagesii es otro cocodriliano con coanas no pterigoidales y vértebras procélicas que ha sido ampliamente estudiado (Buffetaut, 1975; Buscalioni y Sanz, 1990), y los miembros de Eusuchia han fluctuado sobre las diferentes interpretaciones del ejemplar (Brochu, 1999). Antiguamente se clasificaba a *Bernissartia* como Eusuchia (Steel, 1973), aunque Brochu (2001) lo considera como la especie hermana de este grupo. Norell y Clark (1990) mencionan que el paladar del lectotipo no está bien preservado y no se puede afirmar si las coanas son o no pterigoidales, pero Buffetaut (1975) considera que los palatinos participan en las coanas, aunque éstas no están bien preservadas para hacer una determinación fidedigna (Brochu, 1999). La descripción subsiguiente de un cráneo de *Bernissartia* de España, apoya el debate de Buffetaut (Buscalioni y Sanz, 1990), pero la identidad de este cráneo con *Bernissartia fagesii* no ha sido demostrada (Brochu, 1999).

Benton y Clark (1988) sugieren un nuevo nodo donde ubican a los cocodrilianos con vértebras procélicas y coanas excluidas del pterigoides: Neosuchia. Aunque este nodo puede ser discutido, si se considera que las definiciones basadas en apomorfías crean confusión al revelarse posteriormente que los caracteres son homoplásticos dentro del grupo de interés (Bryant, 1994). Además, muchas veces se basan en un puñado de caracteres asignados a fósiles mal preservados. Por ejemplo, hay por lo menos un pariente distante de los Crocodylia –*Brillan-ceausuchus*– que pudo haber tenido las coanas

encerradas por el pterigoides (Michard et al., 1990). La posibilidad de derivación múltiple dentro de los Neosuchia podría provocar ambigüedad en la asignación de los nombres basados en las coanas encerradas por el pterigoides (Brochu, 1999).

CONCLUSIÓN

Como podemos observar, la clasificación de los cocodrilianos utilizando vértebras como carácter diagnóstico es confuso, y puede ser discutida por las ambigüedades encontradas en material fósil. Eusuchia es un grupo monofilético que incluye el último ancestro de Crocodylia e *Hylaeochampsia vectiana*, *Aegyptosuchus* y *Stomatosuchus*, y todos sus descendientes, siendo la sinapomorfia que determina al taxón, el de las coanas encerradas completamente por el pterigoides. Por lo tanto, considero que el carácter procélico de las vértebras no es diagnóstico para el grupo, y en consecuencia, los ejemplares determinados como Eusuchia con base en las vértebras, tienen una asignación dudosa.

Agradecimientos. A Francisco Vega, Torrey Nyborg y Marisol Montellano por la ayuda prestada durante la recopilación bibliográfica. A Víctor Hugo Reynoso, Eduardo Morales y al comité editorial del IHNE por las revisiones y aportaciones a este escrito, y finalmente a dos revisores anónimos por las críticas que hicieron para mejorar este trabajo.

LITERATURA CITADA

- Benton, M. J. y J. M. Clark. 1988. Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. Pp. 295-338 In M. J. Benton (ed.). The phylogeny and classification of the tetrapods. Vol I. Clarendon Press, Oxford.
- Brochu, C. A. 1997. Fossil, morphology, divergence timing, and the phylogenetic relationships of *Gavialis*. Systematic Biology 46:479-522
- Brochu, C. A. 1999. Phylogenetic, taxonomy, and historical biogeography of Alligatoroidea. Pp. 9-100. In T. Rowe, C. A. Brochu, y K. Kishi

- (eds.). Cranial morphology of *Alligator mississippiensis* and phylogeny of Alligatoroidea. Society of Vertebrate Paleontology Memoir 6.
- Brochu, C. A. 2001. Progress and future directions in archosaur phylogenetics. *Journal of Paleontology* 75:1185-1201.
- Bryant, H. B. 1994. Comments on the phylogenetic definition of taxon names and conventions regarding the naming of crow clades. *Systematic Biology* 43:124-130
- Buffetaut, E. 1975. Sur l'anatomic et la position systématique de *Bernissartia fagesii* Dollo, L., 1883, crocodilien du Wealdien de Bernissart, Belgique. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre* 51:1-20
- Buffetaut, E. 1979. The evolution of the crocodilians. *Scientific American* 241:130-144
- Buffetaut, E. 1982. Radiation évolutive, paléo-écologie et biogéographie des crocodiliens méso-suchiens. *Memories de la Société Géologique de France, N.S.* 60:1-88
- Buscalioni, A. D., J. L. Sanz, M. L. Casanovas y J. V. Santafe. 1986. An eusuchian crocodile from the Upper Cretaceous of Spain (Vilamitjana, province of Lerida). *Journal of Vertebrate Paleontology* 6:209-214
- Buscalioni, A. D. y J. L. Sanz. 1990. The small crocodile *Bernissartia fagesii* from the Lower Cretaceous of Galve (Turel, Spain). *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Sciences de la Terre* 60:129-150
- Carbot, G. F., M. A. Coutiño-José y F. Pimentel-Zepeda. 2000. Nuevo registro de cocodrilos fósiles para el Estado de Chiapas. *Memorias del VI Congreso Nacional de Herpetología, México*.
- Carroll, R. L. 1988. *Vertebrate Paleontology and Evolution*. W. H. Freeman Company, New York.
- Clark, J. M. 1994. Patterns of evolution in Mesozoic Crocodyliformes. Pp. 84-97. *In* N. C. Fraser y H. D. Sues (eds.). *In the shadow of the Dinosaurs. Early Mesozoic Tetrapods*. Cambridge University Press.
- Clark, J. M. y M. A. Norell. 1992. The Early Cretaceous crocodylomorph *Hylaeochampsia vectiana* from the Wealden of the Isle of Wight. *American Museum Novitates* 3032:1-19
- Dixon, D., B. Cox, R. V. G. Savage y B. Gardiner. 1992. *Enciclopedia de Dinosaurios y Animales Prehistóricos*. 3ª Ed.; Encuentro Editorial, S.A.; Barcelona, España.
- Lee, Y.-N. 1997. The archosauria from the Woodbine Formation (Cenomanian) in Texas. *Journal of Paleontology* 71:1147-1156
- Michard, J. G., F. de Broin, M. Brunet y J. Hell. 1990. Le plus ancien crocodilien néosuchien spécialisé à caractères "eusuchiens" du continent africain (Crétacé inférieur, Cameroun). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 311:365-370
- Norell, M. A. y J. M. Clark. 1990. A reanalysis of *Bernissartia fagesii*, with comments on its phylogenetic position and its bearing on the origin and diagnosis of the Eusuchia. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique* 60:115-128
- Rodríguez-De La Rosa, R. A. y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 1998. Vertebrates of the Pelillal locality (Campanian, Cerro del Pueblo Formation), southeastern Coahuila, México. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18:751-764
- Salisbury, S. W. y P. M. A. Willis. 1996. A new crocodilian from the Early Eocene of southeastern Queensland and preliminary investigation of phylogenetic relationships of crocodyloids. *Alcheringa* 20:179-227
- Steel, R. 1973. Crocodylia. Pp. 116. *In* O. Kuhn (ed.) *Encyclopedia of Paleoherpetology*, Part. 16. Gustav Fisher Verlag, Stuttgart.

Whetstone, K. N. y P. J. Whybrow. 1983. A "cursorial" crocodilian from the Triassic of Lesotho (Butha Buthe), Southern Africa. Occasional Papers of the Museum of Natural History. The University of Kansas, Lawrence, Kansas 106:1-37

Wu, X.-C. y D. B. Brinkman. 1993. A new crocodylomorph of "Mesosuchian" grade from the Upper Cretaceous Upper Milk River Forma-

tion, southern Alberta. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13:153-160

Wu, X.-C., H. D. Sues y Z. M. Dong. 1997. *Sichuanosuchus shuanensis*, a new? Early Cretaceous protosuchian (Archosauria: Crocodyliformes) from Sichuan (China), and the monophyly of Protosuchia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17:89-103