



UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA

**Análisis morfológico del esqueleto de las especies argentinas del género *Caiman* (Alligatoridae: Caimaninae). Aportes al conocimiento de la historia evolutiva de los alligatónidos sudamericanos**

**Tesis Doctoral:** Lic. María Victoria Fernandez Blanco



**Directores de Tesis:**

Dra. Paula Bona y Dr. Leandro Alcalde

**2018**

**TOMO I**



## **Agradecimientos**

Aunque soy una persona de pocas palabras y me cuesta bastante escribir este apartado, en esta oportunidad debo y quiero agradecer a las personas que me han acompañado durante este proceso de tesis. Muchas de ellas estuvieron constantemente al lado mío y otras me ayudaron en ciertos momentos. Sin la ayuda de todos ellos, esta tesis no sería lo que es hoy. Este trabajo me dio la oportunidad de conocer mucha gente buena. Los congresos, las visitas a los museos, las campañas y los distintos lugares que he conocido gracias a este trabajo me han permitido conocer excelentes personas. A mi modo de ver las cosas, lo más importante es rodearse de buena gente, y es lo que conseguí con este trabajo. Voy a intentar agradecer a todos los que formaron parte de este proceso de aprendizaje. Espero no olvidarme de nadie, y si lo hago, espero que no se ofendan y sepan disculpar; no es por ingratitud sino por falta de memoria. Todos contribuyeron, en distinta medida, a mi formación profesional, por lo que resultan importantes para mí y claramente el resultado sería otro si no hubieran estado todos y cada uno de ellos.

En primer lugar agradezco a mis directores, Paula Bona y Leandro Alcalde, quienes aceptaron dirigirme. A Pau por guiarme, apoyarme y haberme acompañado en todo este largo camino. Por confiar en mí desde un principio y ayudarme siempre. Por los interminables consejos, charlas, enseñanzas y oportunidades que me brindó. Por haber alcanzado y superado mis expectativas. A Lean por hacer que me divierta y aprenda al mismo tiempo. Por enseñarme a disfrutar y a tomar el trabajo de tesis con calma. A ambos, por el cariño, el respeto y el vínculo establecido. No tengo más que palabras de agradecimiento y gratitud para con ellos. Por haber sido algo más que mis directores. Los elegí, los elijo y los volvería a elegir.

Quiero agradecer especialmente a Julia Desojo quien siempre, desde el primer momento, me ayudó con todo lo que ha podido de manera desinteresada. Fueron múltiples las ocasiones en las que recibí su apoyo. Hemos compartido muchos y varios momentos, tanto laborales como personales, a partir de los cuales se ha desarrollado una linda amistad.

También debo hacer una mención especial a Guillermo Cassini, que a pesar de estar tapado de trabajo, siempre se hizo un lugarcito para mis innumerables consultas. Siempre estuvo para ayudarme. Le debo mucho pero no me alcanza este apartado para decir cuánto. Es un tipo admirable, no solo por sus habilidades laborales, sino por su bondadosa personalidad. Tuve la suerte de conocerlo y espero que sigamos trabajando juntos, por lo menos, varios años más.

Por otro lado, agradezco a lo más importante que una persona pueda tener en la vida: familia, amigos y pareja.

A mi mamá, mi papá y mi hermano...por TODO, porque son mi sostén y lo más importante que tengo en la vida. Por el apoyo incondicional, la paciencia y el aguante. Por enseñarme el valor del esfuerzo, el trabajo y la dedicación. Por hacer de mi lo que soy hoy.

A Nicolás, mi amor, por enseñarme a vivir una vida más tranquila y relajada (todavía estoy en proceso de aprendizaje) y por enseñarme a distinguir cuáles son las verdaderas cosas importantes de la vida.

A mi abuela Mimi que siempre estuvo para cocinarme las comidas más ricas del mundo y me aguantó sobre todo en la etapa final de la tesis, que es la más crítica.

A mis amigos de la escuela y de la facultad, Celes, Mary, Deny, Luli, Fanny, Pablito, Facu, que me acompañaron en este recorrido.

A Euge y Juli por estar siempre y ayudarme en esos momentos críticos donde uno quiere tirar todo por la ventana e irse a su casa. Por todos los lindos momentos que pasamos y seguiremos pasando juntas, ya que encontré dos buenas amigas que quedarán por siempre.

A las "Cachitas" por hacerme pasar momentos tan lindos y sobretodo divertidos.

A mis antiguos compañeros de Anatomía Comparada que desde el principio me recibieron muy bien y me incluyeron en el grupo. Si bien de todos he aprendido y me llevo algo, agradezco particularmente a José O' Gorman por su apoyo.

Al personal técnico y científico del ILPLA y, en especial, a Lucila por su alegría y apoyo constante.

A Marcela Tomeo, Mariano Donato y Alejandro Otero por el apoyo moral y por ayudarme con la parte gráfica del trabajo.

A Ana Carignano por la ayuda con la bibliografía de la tesis.

A Eugenia Arnaudo, Juliana Tarquini, Clelia Mosto y Belén von Baczko por su ayuda con distintas dificultades que se me presentaron durante la tesis.

A Lolo y Dario por facilitarme el acceso a la cámara de la lupa.

A Sergio O. Lucero por los cafes, las charlas y la buena onda de siempre.

A Itatí Olivares por la cordialidad y excelente predisposición.

A Iván Perez, Leandro Arístide y Nahuel Muñoz por su ayuda con R.

A Martin Ezcurra por su constante presencia y ayuda con distintos temas, y por hacerme divertir mucho.

A Regina Draghi por su ayuda con la edición de la tesis.

A los becarios de Paleontología Vertebrados del Anexo Museo, con los que comparto el lugar de trabajo, por su apoyo moral y los momentos divertidos que compartimos. Las salidas a tomar algo luego del trabajo o a la noche, sirvieron para que me despeje y pueda descansar un poco.

A la gente de “El Cachapé” que nos brindaron alojamiento y colaboraron con las campañas neontológicas en El Chaco. A la Dirección de Fauna y Áreas Naturales Protegidas de la provincia del Chaco.

A los jefes de las divisiones de Herpetología del MLP y MACN por permitirme el acceso a las colecciones.

A Zulma Brandoni de Gasparini, Martín Daniel Ezcurra y Carlos Ignacio Piña por aceptar evaluar esta tesis y por sus valiosos comentarios y sugerencias.

A CONICET por otorgarme la beca doctoral y así facilitar la realización de este trabajo de tesis.



# TOMO I

Resumen .....	I
Abstract .....	VII
<b>Introducción general</b> .....	1
<b>I.1.Introducción</b> .....	3
I.1.1.Biología de las especies argentinas actuales del género <i>Caiman</i> .....	6
<b>I.2.Objetivos e hipótesis de trabajo</b> .....	11
I.2.1.Objetivo general .....	11
I.2.2.Objetivos específicos .....	11
I.2.3.Hipótesis .....	12
<b>I.3.Organización del presente Trabajo de Tesis Doctoral</b> .....	12
<b>Capítulo I: Estudio embrionario</b> .....	15
<b>I.1.Introducción</b> .....	17
<b>I.2.Materiales y métodos</b> .....	18
I.2.1.Determinación de estadios embrionarios .....	24
<b>I.3.Resultados</b> .....	25
I.3.1.Esqueleto axial .....	25
I.3.1.1.Cráneo .....	25
I.3.1.1.1.Condrocráneo .....	25
I.3.1.1.1.1.Neurocráneo .....	25
<i>Región etmoidea</i> .....	25
<i>Región orbitotemporal</i> .....	28
<i>Región ótico-occipital</i> .....	30
I.3.1.1.1.2.Esplacnocráneo .....	32
<i>Arco mandibular</i> .....	32
<i>Arcos hioideo y branquiales</i> .....	34
<i>Cartílagos laríngeos y tráquea</i> .....	37

<b>I.3.1.1.2.</b> Osteocráneo .....	39
<b>I.3.1.1.2.1.</b> Consideraciones generales sobre la osificación craneana de ambas especies.....	39
<b>I.3.1.1.2.2.</b> Generalidades del osteocráneo adulto de ambas especies .....	39
<b>I.3.1.1.2.3.</b> Descripción del desarrollo embrionario de los huesos craneanos de ambas especies, secuencia de osificación y estructura adulta .....	42
<i>Huesos dérmicos del techo craneano y circumorbitales</i> .....	42
<i>Huesos de la porción occipital, paredes laterales y piso de la caja craneana</i> .....	47
<i>Huesos dérmicos del paladar y arcada externa de la mandíbula superior</i> .....	52
<i>Huesos derivados de la porción dorsal de los arcos hioideo y mandibular</i> .....	58
<i>Huesos derivados y asociados a la porción ventral de los arcos hioideo y mandibular</i> .....	59
<b>I.3.1.2.</b> Vértebras, costillas y esternón .....	63
<b>I.3.1.2.1.</b> Descripción de las vértebras y costillas cartilaginosas para ambas especies .....	63
<b>I.3.1.2.2.</b> Variación ontogenética de vértebras, costillas y esternón y su secuencia de osificación en ambas especies .....	66
<b>I.3.1.2.2.1.</b> Generalidades .....	66
<b>I.3.1.2.2.2.</b> Descripción y secuencia de osificación .....	67
<b>I.3.1.3.</b> Gastralia .....	78
<b>I.3.2.</b> Esqueleto apendicular .....	81
<b>I.3.2.1.</b> Cintura pectoral y miembro anterior.....	81
<b>I.3.2.1.1.</b> Descripción general de los cartílagos para ambas especies.....	81
<b>I.3.2.1.1.1.</b> Cintura pectoral .....	81
<b>I.3.2.1.1.2.</b> Miembro anterior.....	81
<b>I.3.2.1.2.</b> Desarrollo de la cintura pectoral y el miembro anterior y su secuencia de osificación .....	84
<i>Caiman yacare</i> .....	84
<i>Caiman latirostris</i> .....	87
<b>I.3.2.1.3.</b> Síntesis del proceso de desarrollo y osificación de los miembros anteriores de ambas especies .....	90
<b>I.3.2.2.</b> Cintura pélvica y miembro posterior .....	90
<b>I.3.2.2.1.</b> Descripción general de los cartílagos para ambas especies.....	90

I.3.2.2.1.1.Cintura pélvica.....	90
I.3.2.2.1.2.Miembro posterior .....	91
I.3.2.2.2.Desarrollo de la cintura pélvica y el miembro posterior y su secuencia de osificación .....	92
<i>Caiman yacare</i> .....	93
<i>Caiman latirostris</i> .....	94
<b>I.4.Discusión</b> .....	96
I.4.1.Condrocráneo: Neurocráneo.....	96
I.4.2.Condrocráneo: Esplacnocráneo .....	98
I.4.2.1.Laringe y Tráquea.....	101
I.4.3.Osteocráneo .....	101
I.4.4.Vertebras, costillas, esternón .....	106
I.4.5.Gastralia.....	111
I.4.6.Cintura pectoral.....	113
I.4.7.Miembro anterior .....	116
I.4.8.Cintura pélvica .....	118
I.4.9.Miembro posterior .....	119
<b>I.5.Conclusiones</b> .....	121
<b>Capítulo II: Estudio postembrionario</b> .....	125
<b>II.1.Introducción</b> .....	127
II.1.1.¿Por qué trabajar con cráneos? .....	127
II.1.2.Estudio de la forma craneana en Crocodylia.....	128
II.1.3.Morfometría .....	129
II.1.4.Morfometria geométrica en cocodrilos .....	132
II.1.5.Objetivos.....	134
<b>II.2.Materiales</b> .....	134
<b>II.3.Métodos</b> .....	135
II.3.1.Morfometría lineal (MT).....	135
<i>Mapeo de Caracteres</i> .....	136
II.3.2.Morfometría geométrica en dos dimensiones.....	137

<b>II.3.3.</b> Morfometría geométrica en tres dimensiones .....	138
<b>II.4.Resultados</b> .....	140
<b>II.4.1.</b> Morfometría lineal .....	140
<b>II.4.1.1.</b> Análisis de Componentes Principales .....	140
<b>II.4.1.2.</b> Regresiones de las variables craneanas vs el CP1 .....	141
<b>II.4.1.3.</b> Análisis alométrico del hocico y mapeo de caracteres.....	141
<b>II.4.2.</b> Morfometría geométrica en dos dimensiones.....	142
<b>II.4.2.1.</b> Vista dorsal.....	142
<b>II.4.2.2.</b> Vista ventral .....	144
<b>II.4.3.</b> Morfometría geométrica en tres dimensiones .....	146
<b>II.5.Discusión</b> .....	149
<b>II.5.1.</b> Comparación metodológica .....	149
<b>II.5.2.</b> Morfometría lineal .....	152
<b>II.5.3.</b> Morfometría geométrica en dos dimensiones.....	155
<b>II.5.4.</b> Morfometría geométrica en tres dimensiones .....	156
<b>II.5.5.</b> Cambio morfológico total registrado con los tres métodos morfométricos e interpretación de las diferencias inter e intraespecíficas en <i>Caiman</i> .....	160
<b>II.6.Conclusiones</b> .....	165
<b>Capítulo III: Aportes al estudio de la diversidad morfológica y taxonómica de Caimaninae</b> .....	167
<b>III.1.Introducción</b> .....	169
<b>III.2.Materiales</b> .....	170
<b>III.3.Métodos</b> .....	171
<b>III.4.Resultados</b> .....	174
<b>III.4.1.</b> Descripción y comparaciones morfológicas .....	174
<b>III.4.2.</b> Morfometría geométrica.....	175
<b>III.4.2.1.</b> Vista dorsal.....	175
<b>III.4.2.2.</b> Vista lateral .....	178
<b>III.5.Discusión</b> .....	181
<b>III.6.Conclusiones</b> .....	187

**Consideraciones finales y perspectivas futuras..... 189**

**Bibliografía..... 197**

**TOMO II**



## Resumen



Existen 24 especies actuales de cocodrilos agrupadas en tres superfamilias: Alligatorioidea (aligat3ridos y caimanes), Gavialoidea y Crocodyloidea. Los Caimaninae son un grupo monofil3tico dentro de Alligatorioidea que incluye a *Caiman crocodilus* y a todos los cocodrilos m3s relacionados a 3ste que a *Alligator mississippiensis*, y en la actualidad est3n representados por seis especies: *Caiman crocodilus*, *C. yacare*, *C. latirostris*, *Melanosuchus niger*, *Paleosuchus palpebrosus* y *P. trigonatus*, mayormente distribuidas en Am3rica del Sur. Las relaciones filogen3ticas entre las especies de caimaninos son ampliamente discutidas y todav3a no hay un acuerdo general acerca de su taxonom3a. De esta manera, en lo que respecta a las especies del clado Jacarea (que comprende al ancestro com3n de *C. crocodilus*, *C. yacare*, *C. latirostris* y *M. niger*), las propuestas filogen3ticas basadas en datos morfol3gicos favorecen por ejemplo, una relaci3n m3s cercana de *C. latirostris* con *M. niger* que con el resto de las especies de caimanes, planteando la parafil3a del g3nero *Caiman*. Ciertos interrogantes sobre la diversidad taxon3mica del grupo tambi3n ata3en a taxones extintos. Tal es el caso del g3nero *Melanosuchus*, cuya diversidad es cuestionada, ya que algunos autores sostienen que en el Mioceno tard3o habr3a estado representado por *M. niger* y por la especie extinta *M. fisheri*.

La anatom3a de los caimaninos, principalmente craneana, ha sido estudiada y en muchos casos con gran detalle, no obstante la variaci3n morfol3gica del esqueleto a lo largo de la ontogenia es aun poco conocida. Esta falta de conocimiento toma relevancia a la hora de responder ciertos interrogantes que se plantean acerca de la diversidad morfol3gica y taxon3mica del grupo, y en particular la del g3nero *Caiman* (+ *Melanosuchus*?).

El objetivo general de esta tesis es comprender la diversidad morfol3gica dentro de Caimaninae a fin de contribuir al conocimiento de la diversidad taxon3mica de este grupo en particular y de la historia evolutiva de los Alligatorioidea en general. De esta manera se estudi3 la morfolog3a del esqueleto de las dos especies de *Caiman* que habitan en Argentina, *Caiman yacare* y *C. latirostris*: su variaci3n intra e interespec3fica de forma cuali y cuantitativa, a lo largo de la ontogenia pre y posteclosional. Por un lado, se estudi3 el desarrollo embrionario del esqueleto a partir de la examinaci3n de dos secuencias ontogen3ticas de *Caiman yacare* y *C. latirostris*. Los ejemplares embrionarios fueron

colectados en el marco de dos campañas a la provincia del Chaco, criados artificialmente, fijados y preparados según una técnica de doble tinción y diafanización para la observación de hueso y cartílago. Las descripciones, los dibujos y las fotografías se obtuvieron mediante el uso de estereomicroscopio, lupa y cámara fotográfica. Por otro lado se realizó un estudio de la variación ontogenética posteclosional del cráneo de ambas especies, a partir de una muestra de cráneos alojados en distintos repositorios del país. Este estudio se realizó mediante morfometría lineal y geométrica en dos y tres dimensiones, para lo cual los especímenes fueron medidos, fotografiados en distintas vistas y digitalizados en tres dimensiones, respectivamente. Además se realizaron inferencias sobre la relación entre los cambios morfológicos craneanos detectados y los cambios en la dieta ocurridos durante la ontogenia. De manera complementaria se compararon las distintas técnicas morfométricas a fin de determinar cuál es la más adecuada para este tipo de estudios. Por último, y a fin de testear hipótesis relacionadas con la diversidad taxonómica de los Caimaninae, se realizaron comparaciones anatómicas craneanas de especies extintas y actuales de *Jacarea* a partir de materiales (observación directa y fotografías) albergados en distintos repositorios del mundo (ej., Venezuela, Alemania). A su vez, se realizó un estudio de morfometría geométrica en dos dimensiones a partir del mismo material fotográfico craneano de estas especies en vista dorsal y lateral. A partir de los resultados obtenidos en este trabajo se pudo concluir que:

-Existe variación morfológica inter e intraespecífica (embrionaria y postembrionaria) en el esqueleto de *Caiman* y varios de los caracteres morfológicos detectados podrían ser de importancia en sistemática, sobre todo en lo que respecta a caracteres del condrocáneo (tanto del neuro como esplanocráneo), osteocráneo, costillas (tipo y número de osificación) y esqueleto apendicular (cintura pectoral y autopodio). Se encontraron caracteres craneanos que difieren entre *Caiman yacare* y *C. latirostris*, como el contacto o no de los prefrontales hacia la línea media a lo largo de la ontogenia, la participación de los pterigoides en el borde posterior de la fenestra palatina, la presencia de prearticular, la morfología del aparato hiobranquial y la laringe y la morfología y cantidad de costillas en contacto con el esternón. También se observó que la gastralia y los procesos uncinados

presentan variación inter e intraespecífica embrionaria. Asimismo, se encontró que ciertos caracteres discretos muestran variación ontogenética en ambas especies en relación a los contactos entre distintos huesos craneanos (palpebrales con prefrontal y/o lagrimal, prefrontales entre sí y nasales con la narina externa), a la proporción y disposición de las regiones articular y retroarticular del Cartílago de Meckel y el articular, al cambio del contorno anterior del hioides, y finalmente a la cantidad de segmentos de la mayoría de las costillas dorsales. Muchos de los caracteres morfológicos aquí analizados podrían tener relevancia en sistemática de cocodrilos en general y de Alligatoridae en particular. El estudio de su variación inter e intraespecífica es esencial antes de su inclusión en matrices morfológicas para probar hipótesis filogenéticas previas (ej., monofilia del género *Caiman*). Ciertos caracteres presentes en formas posteclosionales de caimanes como el contacto medio entre prefrontales, la formación de la narina externa por los nasales y la participación del pterigoides en el borde de la fenestra palatina deberían ser reanalizados y/o considerados en futuros estudios filogenéticos. Asimismo, estudios embrionarios que incluyan estadios ontogenéticos más tempranos permitirán dilucidar aspectos relacionados con la homología de ciertos elementos del esqueleto, como por ejemplo la fusión de elementos carpianos en cocodrilos, o bien la identidad en el miembro posterior de los elementos cartilagosos (pares) que forman el astrágalo y el calcáneo.

-La variación de forma craneana en individuos posteclosionales de caimanes resultó mejor explicada mediante el uso de morfometría geométrica en tres dimensiones. Se detectaron cambios morfológicos craneanos comunes para ambas especies a lo largo de la ontogenia probablemente en relación con el cambio ontogenético de dieta común que atraviesan estas especies. También se registraron diferencias interespecíficas, las cuales podrían estar relacionadas con el uso diferencial del hábitat que tiene cada especie.

-En cuanto a la diversidad de *Melanosuchus*, *M. fisheri* no es una especie válida y por lo tanto se propone que ésta sea considerada como *M. niger* (sinónimo junior), *Melanosuchus* cf. *niger* o incluso *Melanosuchus* sp. A su vez, se corrobora que el género *Melanosuchus* ya se registra en el Neógeno de América del Sur. Finalmente, la afinidad entre el holotipo de *M. fisheri* (MCNC 243) y *C. latirostris* observada en este estudio indica una relación cercana

entre *Melanosuchus* y *C. latirostris*, tal como se observa en los análisis filogenéticos basados en morfología, y no debería descartarse en un futuro la sinonimia entre *Melanosuchus* y *Caiman*.

## **Abstract**



There are 24 extant species of crocodiles grouped into three superfamilies: Alligatoroidea (alligators and caimans), Gavialoidea and Crocodyloidea. Caimaninae is a monophyletic group within Alligatoroidea that includes *Caiman crocodilus* and all the crocodiles that are more related to it than to *Alligator mississippiensis*. This clade currently comprises six species: *Caiman crocodilus*, *C. yacare*, *C. latirostris*, *Melanosuchus niger*, *Paleosuchus palpebrosus* and *P. trigonatus*, and it is mostly distributed in South America. Phylogenetic relationships among caimanine species are widely discussed and there is still no general agreement about the taxonomy of the group. Thus, regarding the species of the Jacarea clade (comprising the common ancestor of *C. crocodilus*, *C. yacare*, *C. latirostris* and *M. niger*), the morphological-based phylogenetic proposals favor, for example, a closer relationship of *C. latirostris* with *M. niger* than with the rest of the caimanine species, suggesting the paraphyly of *Caiman*. In addition, other questions about the taxonomic diversity of the group also concern extinct taxa. This is the case of the *Melanosuchus* genus, whose diversity is debated since some authors assert that in the late Miocene it would have been represented by *M. niger* and the extinct species *M. fisheri*.

There are several studies dealing with the anatomy of caimanines, mainly about cranial aspects, and in some cases with great detail. However, the morphological variation of the skeleton along the ontogeny remains poorly known. This lack of knowledge becomes relevant when answering certain questions about the morphological and taxonomic diversity of the group and, in particular, of the *Caiman* genus (+ *Melanosuchus*?).

The general objective of the present thesis is to understand the morphological diversity within Caimaninae in order to contribute to the knowledge of the taxonomic diversity of this particular group and of the evolutionary history of Alligatoroidea in general. In this way, the skeletal morphology of the two species of *Caiman* that inhabit Argentina, *Caiman yacare* and *C. latirostris* were studied: intra and interspecific morphological variation with qualitative and quantitative approaches along the pre and posteclosional ontogeny. On one hand the embryonic development of the skeleton was studied from the examination of two developmental series of *Caiman yacare* and *C. latirostris*. Embryos were collected and obtained during two field trips to the Chaco province. Eggs were incubated, fixed and

prepared according to a technique of cartilage and bone double staining and clearing. Descriptions, drawings and photographs were obtained through the use of stereomicroscope, magnifying glass and camera. On the other hand, a study of the post-hatching ontogenetic skull variation of both species was carried out on skulls housed in different repositories of the country. This study was performed using linear morphometry and geometric morphometry in two and three dimensions, for which skulls were measured, photographed in different views and digitized in three dimensions, respectively. In addition, inferences were made about the relationship between detected cranial morphological changes and diet shifts during ontogeny. Furthermore, the different morphometric techniques were compared in order to determine which is the most appropriate for this type of studies. Finally, in order to test hypotheses related to the taxonomic diversity of the Caimaninae, anatomical cranial comparisons of extinct and extant species of *Jacarea* were made from materials housed in different repositories of the world (e.g., Venezuela, Germany) either by direct observation or photographs. At the same time, a study of geometric morphometry in two dimensions was carried out from the same cranial photographic material of these species in dorsal and lateral views. From the results obtained in this work, it was possible to conclude that:

-There is inter- and intraspecific (embryonic and post-embryonic) morphological variation in the skeleton of *Caiman* and several detected morphological characters could be of importance in systematics, especially regarding the characters of the chondrocranium (both neuro and splacnocranium), osteocranium, ribs (type and number of ossification), and the appendicular skeleton (pectoral girdle and autopodium). Cranial characters that differ between *Caiman yacare* and *C. latirostris* were found, such as the midline contact/no contact between the prefrontals along ontogeny, the participation of the pterygoids in the posterior border of the palatine fenestra, the presence of prearticular, the morphology of the hyobranchial apparatus and the larynx, and the morphology and quantity of ribs that contact the sternum. It was also observed that the gastralia and uncinata processes present inter- and intraspecific variation along the embryonic development. It was also found that certain discrete characters show ontogenetic variation in both species in relation to the

contacts between different cranial bones (palpebrals with prefrontal and/or lacrimal, prefrontals with each other and nasals with nostril), to the proportion and disposition of the articular and retroarticular regions of the Meckel's Cartilage and the articular, to the change of the anterior outline of the hyoid, and finally to the number of segments of most dorsal ribs. Many of the morphological characters analyzed here may have relevance in crocodile systematics in general and Alligatoridae in particular. The study of its inter and intraspecific variation is essential before its inclusion in morphological matrices to test previous phylogenetic hypotheses (e.g., monophyly of the *Caiman* genus). Certain characters present in post-hatching forms of caimans such as the middle contact between prefrontals, the formation of the nostril by the nasals and the participation of the pterygoid in the border of the palatine fenestra should be reanalyzed and/or considered in future phylogenetic studies. Similarly, embryonic studies that include earlier ontogenetic stages will allow to elucidate aspects related to the homology of certain elements of the skeleton, such as the fusion of carpal elements in crocodiles, or the identity in the hindlimb of the cartilaginous elements (pairs) that form the astragalus and the calcaneum.

-The cranial shape variation in post-hatching individuals of caimans was better explained by the three-dimensional geometric morphometry approach. Common cranial morphological changes were detected for both species along the ontogeny, probably in relation to the common diet ontogenetic shift that undergo these species. There were also interspecific differences, which could be related to the differential habitat used by these species.

-Regarding the diversity of *Melanosuchus*, *M. fisheri* is not a valid species and therefore it is proposed as a junior synonym of *M. niger*, *Melanosuchus cf. niger* or even *Melanosuchus sp.* At the same time, it is corroborated that the *Melanosuchus* genus is already recorded in the Neogene in South America. Finally, the affinity between the holotype of *M. fisheri* (MCNC 243) and *C. latirostris* observed in this study indicates a close relationship between *Melanosuchus* and *C. latirostris*, as it can be observed in phylogenetic analyses based on morphology, and the synonymy between *Melanosuchus* and *Caiman* should not be ruled out in the future.



## **Introducción general**



### I.1.Introducción

Los Crocodylia Gmelin, 1789 (*sensu* Benton y Clark, 1988) constituyen un clado de Neosuchia Mesoeucrocodylia (ej., Pol *et al.*, 2012), probablemente diferenciado durante el Cretácico tardío (Brochu, 2003), que comprende tres grandes subclados: Alligatoroidea, Gavialoidea y Crocodyloidea. Las especies vivientes habitan África, América, Asia y Australia aunque su distribución se reduce a las zonas próximas a los trópicos y a aquellas más templadas. Existen 24 especies actuales de Crocodylia que se agrupan en las superfamilias Gavialoidea Hay, 1930 (gaviales), Crocodyloidea Fitzinger, 1826 (cocodrilos) y Alligatoroidea Gray, 1844 (aligatósidos y caimanes). Los Alligatoroidea comprenden a los Alligatoridae, compuesto por dos linajes: Alligatorinae Gray, 1844 y Caimaninae Brochu, 1999. Los Caimaninae son un grupo monofilético que incluye a *Caiman crocodilus* (Linnaeus, 1758) y a todos los cocodrilos más relacionados a éste que a *Alligator mississippiensis* (Daudin, 1802). Están representados en América del Sur por tres géneros y seis especies actuales: *Caiman crocodilus*, *C. yacare* (Daudin, 1802), *C. latirostris* (Daudin, 1802), *Melanosuchus niger* (Spix, 1825), *Paleosuchus palpebrosus* (Cuvier, 1807) y *P. trigonatus* (Schneider, 1801). Aunque las relaciones filogenéticas entre las especies de caimaninos han sido discutidas en muchos trabajos (Gatesy *et al.*, 1993; Poe, 1996; Brochu, 1999; Hastings *et al.*, 2013; Pinheiro *et al.*, 2013), todavía no hay un acuerdo general acerca de su diversidad sistemática y el número total de especies. A modo de ejemplo, una cuestión a resolver aún es si *C. yacare* es una subespecie de *C. crocodilus* (Groombridge, 1987; Busack y Pandya, 2001; Hrbek *et al.*, 2008; Okamoto *et al.*, 2015) y si ésta última está representada por varias subespecies (Fuchs, 1974; Medem, 1981, 1983; Coulson y Hernández, 1983; Groombridge, 1987; King y Burke, 1989; Venegas-Anaya *et al.*, 2008) o es una especie “críptica” *sensu* Amato y Gatesy (1994). Si bien se realizaron algunos trabajos para dilucidar esta cuestión, todavía no hay una posición clara y definitiva al respecto. Del mismo modo, la estrecha relación entre *C. latirostris* y *M. niger* plantea una controversia relacionada con la monofilia del género *Caiman*. El clado Jacarea (*sensu* Brochu, 1999) comprende al ancestro común de *C. crocodilus*, *C. yacare*, *C. latirostris* y *M. niger*. Dentro de este grupo existen dos subclados, uno conformado por *C. yacare* y *C. crocodilus*, y el otro por *M. niger* y *C. latirostris*. Como *C.*

*latirostris* está más relacionado con *M. niger* que con el resto de las especies de caimanos, se plantea la parafilia del género *Caiman* Spix, 1825. Esto abre un abanico de posibilidades y preguntas de índole taxonómico tales como, ¿debe *Caiman latirostris* considerarse dentro del género *Melanosuchus*? o ¿*Melanosuchus* debe sinonimizarse con *Caiman*? o ¿son realmente taxones hermanos? Aunque hay varias propuestas al respecto (ej., Norell, 1988; Poe, 1996; Brochu, 1999; Bona, 2007; Brochu, 2010; Bona *et al.*, 2013a, b) no hay ninguna decisión taxonómica tomada hasta el momento (ver Bona *et al.*, 2017; Foth *et al.*, 2017). Cuestiones sistemáticas de esta índole también atañen a taxones extintos. Por ejemplo, hay varias hipótesis que plantean que *Caiman lutescens* (Rovereto, 1912) y *Caiman cf. lutescens* (Langston, 1965), del Mioceno tardío de América del Sur, deberían sinonimizarse con *C. latirostris* (Gasparini, 1973, 1981; Bona *et al.*, 2013a, b; Brochu, 2011; Bona y Barrios, 2015). De la misma manera, *Melanosuchus fisheri* Medina, 1976, del Mioceno tardío de Venezuela, debe considerarse *M. niger* (sinónimo junior), *Melanosuchus cf. niger* o incluso *Melanosuchus sp.* (ver Capítulo III).

Si bien es cierto que se han estudiado varios aspectos anatómicos de los caimaninos, relacionados principalmente con su anatomía craneana (ej., Cleuren y De Vree, 1992; Monteiro y Lessa, 2000; Verdade, 2000, 2003; Campos Lima, 2010; Bona y Desojo, 2011; Foth *et al.*, 2015), el estado actual del conocimiento de la variación morfológica del esqueleto (sobre todo del postcráneo) a lo largo del desarrollo es aún insuficiente para satisfacer los interrogantes que se plantean acerca de la diversidad morfológica y taxonómica de este grupo y en particular del género *Caiman*. Esto es relevante ya que la morfología es una fuente empírica importante para abordar cualquier otro tipo de estudio ya sea morfo-funcional, sistemático y/o evolutivo del grupo.

Si nos introducimos dentro del género *Caiman*, éste se registra con seguridad en América del Sur desde el Mioceno medio (de Colombia y Venezuela; ej., Langston, 1965; Salas-Gismondi *et al.*, 2007) y es un componente muy importante de la cocodrilofauna de este continente ya que, desde el Neógeno hasta la actualidad, constituye el taxón más diverso de caimaninos. Una de las problemáticas vigentes, como se indicó previamente, es que el género es señalado por varios autores como parafilético, lo cual en parte es producto de la

escasez de análisis filogenéticos sólidos y consistentes, ya sea basados en morfología o combinando datos morfológicos y moleculares. Por otro lado, la falta de conocimiento acerca de la morfología del esqueleto y su variación en especies actuales tiene un impacto directo en las diagnósis, tanto del género como de sus especies, siendo éstas imprecisas, en particular lo concerniente a la osteología (la cual es la fuente de caracteres casi exclusiva cuando se incluyen formas fósiles en los análisis filogenéticos). La diagnóstico de *Caiman* fue elaborada por Spix en 1825 en base a pocos caracteres morfológicos relacionados con la forma del rostro, mandíbula y miembros posteriores, y el número de dientes inferiores que se inserta en la quijada superior. Solo se mencionan algunas proporciones de ancho y largo del hocico en relación a la osteología. Esta diagnóstico tan escueta y ambigua no permite identificar a *Caiman* entre otros aligatóridos, especialmente sobre la base de características osteológicas. De igual modo ocurre con las especies actuales (ej., *C. latirostris*, *C. crocodilus* y *C. yacare*), que si bien se identifican claramente a partir de su morfología externa (color, escamación), no presentan una diagnóstico osteológica clara que permita diferenciarlas. Estas cuestiones son de suma importancia ya que la historia evolutiva y biogeográfica de este grupo se reconstruye también a partir de restos óseos de formas extintas, principalmente craneanos. De hecho, el registro fósil del género *Caiman* y de Caimaninae es, en general, fragmentario y muchas especies se han diagnosticado empleando especímenes únicos representados por restos craneanos incompletos (ej., *Caiman australis* Bravard, 1858; *Eocaiman cavernensis* Simpson, 1933; *Notocaiman stromeri* Rusconi, 1937; *Necrosuchus ionensis* Simpson, 1937; *Caiman tremembensis* Chiappe, 1988; *Eocaiman palaeocenicus* Bona, 2007; *Caiman gasparinae* Bona y Carabajal, 2013; *Caiman venezuelensis* Fortier y Rincón, 2013; *Eocaiman itaboraiensis* Pinheiro et al., 2013).

La insuficiencia de conocimientos acerca de la variación osteológica craneana y postcraneana a lo largo de la ontogenia en las especies de caimaninos produce que cualquier decisión taxonómica tomada en este momento sea precipitada e inapropiada. Por lo tanto, es fundamental estudiar la anatomía ósea de los caimaninos y su variación ontogenética para obtener información que luego pueda ser incorporada dentro de un

marco filogenético, de modo tal de contribuir al conocimiento sobre la historia evolutiva y biogeográfica del grupo.

### I.1.1. Biología de las especies argentinas actuales del género *Caiman*

En la actualidad en Argentina se pueden encontrar dos especies de *Caiman*, *Caiman latirostris* (yacaré overo o yacaré ñato) y *C. yacare* (yacaré negro). *Caiman latirostris* llega más al sur en su distribución que *C. yacare* (Larriera e Imhof, 2006; Poletta, 2011) y es el cocodriliano con la distribución más austral en Sudamérica, abarcando desde el noreste de Brasil, parte de Bolivia y Paraguay, hasta el noreste de Argentina y de Uruguay (Borteiro, 2005; Larriera *et al.*, 2008; Poletta, 2011) (Fig. In 1). *Caiman yacare* se distribuye en el oeste de Brasil, norte y este de Bolivia, parte de Paraguay y norte de Argentina (Larriera *et al.*, 2008; Campos, 2010) (Fig. In 1). En nuestro país, ambas especies habitan en simpatria en gran parte de su distribución geográfica, aunque *C. latirostris* llega a ocupar mayor diversidad de ambientes y aparece en forma alopátrica en la zona más austral y occidental de la distribución debido a su mayor tolerancia térmica (Waller y Micucci, 1992; Larriera *et al.*, 2008; Poletta, 2011) (Fig. In 2). En Argentina, según las propuestas más actuales, *C. latirostris* se distribuye en las provincias de Chaco, Corrientes, Entre Ríos, Formosa, Jujuy, Misiones, Salta, Santa Fe y Santiago del Estero, y *C. yacare* se registra en las mismas provincias excepto Entre Ríos, Jujuy y Santiago del Estero (Prado *et al.*, 2012). Sin embargo, cabe mencionar que existen otras propuestas de distribución geográfica en Argentina para *C. yacare*. Para Larriera e Imhof (2006) las dos especies de caimanes habitan las mismas provincias (Chaco, Corrientes, Entre Ríos, Formosa, Jujuy, Misiones, Salta, Santa Fe, Santiago del Estero), mientras que para otros autores *C. yacare* habita solo en Chaco, Corrientes, Formosa y Santa Fe (por ej., Yanosky, 1990; Larriera e Imhof, 2000, 2006; Larriera *et al.*, 2008). Los machos adultos de ambas especies están en el orden de los 2,60 m de longitud y unos 80 kg de peso aunque hay registros históricos que citan animales de hasta 3,2 metros (Larriera y del Barco, 1992; Piña *et al.*, 1996). Tienen cuerpos deprimidos dorsoventralmente con colas musculosas, afiladas y comprimidas lateralmente. Poseen pieles prácticamente impermeables con manchas de camuflaje que los transforman en

nadadores bien adaptados a lugares ricos en vegetación donde, gracias a sus ojos y narinas ubicadas dorsalmente, pueden pasar inadvertidos tanto para potenciales presas como para predadores (Medem, 1983). Ambas especies se pueden diferenciar con cierta facilidad en base a la forma y coloración de sus estructuras craneanas externas y escamación, entre otras.

*Caiman latirostris* prefiere ambientes de poca profundidad y casi siempre fuertemente vegetados, lugares que suelen ser de muy difícil acceso para la mayoría de los predadores - incluido el ser humano- y con una gran abundancia de alimento. Las poblaciones más grandes de la especie se encuentran en los grandes esteros asociados a las planicies de inundación de los ríos de llanura, como el río Paraná, el Uruguay y la porción norte del Salado. Por otro lado, *C. yacare* suele estar asociado a cuerpos y cursos de aguas profundas de más fácil acceso para el ser humano (Larriera, 1995; Larriera e Imhof, 2006). Cuando estas especies habitan en simpatria, se reparten el ambiente de forma tal que *C. yacare* resulta más visible, pues ocupa los ambientes donde el agua, menos vegetada y accesible, corre, mientras que *C. latirostris* se encuentra en ambientes de aguas más tranquilas y densamente vegetadas pero de difícil acceso. Es por esta razón (baja visibilidad) y por haber tenido una presión de caza mayor debido a la calidad de su piel (menor osificación de los osteodermos, mayor valor económico), que siempre se ha reportado que las poblaciones de *C. latirostris* habían disminuido más que las de la otra especie (Larriera e Imhof, 2006).

Fisiológicamente, los caimanes dependen de la temperatura del ambiente por lo que en invierno sus actividades se limitan a unos pocos movimientos para exponerse al sol o sumergirse. En la primavera comienzan a alimentarse para generar reservas para la producción de huevos (hembras) y para poder defender sus territorios (machos) durante el momento de la cópula. En este período se producen algunas disputas territoriales hasta que comienzan las cópulas. Los apareamientos se producen luego de que el macho, tras una persecución de duración variable, logra atrapar y cubrir a la hembra. Una vez fecundadas, las hembras se alejan hacia lugares apartados, en algunos casos a muchos kilómetros de los ambientes de residencia habitual en aguas permanentes, incluso a la profundidad del bosque, para iniciar la construcción del nido (Yanosky, 1990). Ambas especies de caimanes

nidifican en montículos. Los nidos van a estar formados en gran parte por material vegetal, hojas y ramas, tierra y arena, sumado a las deyecciones de la hembra (Larriera e Imhof, 2006). En el nordeste de Argentina las hembras construyen sus nidos en tres tipos de ambientes:

-sobre embalsados: vegetación flotante sobre cuerpos de agua (lagunas, represas, etc). Representan el ambiente óptimo ya que ante la presencia de inundación, el nido flota junto con el embalsado. Además el acceso de los depredadores a él es dificultoso. Es el ambiente de nidificación más frecuente.

-en los montes: formaciones boscosas sobre tierras altas donde los nidos están a salvo de las inundaciones pero el acceso de los depredadores esta facilitado. La frecuencia de nidificación en este ambiente es intermedia entre la de los embalsados y la de los bañados.

-en los bañados: los pastizales y pajonales de los bañados representan el ambiente menos apto para la nidificación, ya que los nidos están igualmente expuestos a inundarse como a sufrir depredación. Es el ambiente de nidificación menos frecuente.

En Argentina el ciclo reproductivo de ambas especies es anual y simultáneo (se reproducen sincrónicamente una vez al año) y el cortejo y la cópula ocurren entre finales de noviembre y principios de diciembre aunque pueden producirse desfasajes debido a irregularidades en las precipitaciones y en el nivel de los cuerpos de agua. Entre principios de diciembre y mediados de enero las hembras construyen nidos en forma de montículo. Después de unos días, cada hembra realiza una única postura por la noche y deposita un promedio de 35 huevos (Larriera *et al.*, 2008) y cubre la cámara de incubación con restos de vegetación, palos, mantillo y tierra. A fin de mantener la humedad del nido, la hembra orina sobre él, y para aumentar su temperatura puede defecarlo para elevar la materia en descomposición, lo que produce calor. Después de una lluvia la hembra visita el nido y abre pequeños huecos para acelerar la pérdida de agua. Regularmente y durante la incubación la hembra continúa agregándole hojarasca al nido y permanece cerca para protegerlo. El período de incubación dura entre 65 y 90 días, dependiendo de la temperatura. Temperaturas de incubación mayores aceleran el proceso, temperaturas bajas lo retardan

(Piña y Donayo, 2000). El embrión tiene la potencialidad de diferenciarse en cualquiera de los dos sexos y, dependiendo de la temperatura durante el llamado Período Termosensible (PTS) de la incubación, se diferenciará en macho o en hembra. Así, una incubación constante a 33 °C produce 100% machos, a temperaturas de 29 y 31 °C sólo se producen hembras (Piña *et al.*, 2003), mientras que a temperaturas intermedias entre 31 y 33 °C, se producen ejemplares de ambos sexos. Las crías nacen en febrero-marzo y la hembra suele cuidar a su progenie por lo menos durante el primer año de vida.

Se estima que, en condiciones naturales, al finalizar el período de incubación solo eclosiona entre el 30 y el 50% de los huevos puestos en la temporada. Los recién nacidos, con su pequeña masa corporal, quedan expuestos a depredadores como garzas, cigüeñas, zorros, iguanas, caranchos y toda clase de carnívoros del humedal. Por otra parte, las primeras heladas en las poblaciones más sureñas sorprenden a los pichones con un peso inferior a los 70 g, por lo que si no encuentran un lugar apto para refugiarse, difícilmente superen el primer invierno. Raramente el 10% de los animales que nacen alcanza a cumplir un año. Esto explica la estrategia reproductiva de la especie que, como en el caso de la mayoría de los reptiles, produce una frágil pero abundante descendencia, lo que garantiza que al menos unos pocos lleguen al estado adulto (Larriera, 1991). Todos los cocodrilos actuales y la gran parte de los reptiles tienen una gran pérdida de individuos durante el proceso de incubación y el primer año de vida, en las situaciones más optimistas se ha calculado que entre el 90% y el 98% de los huevos depositados en una temporada muere durante la incubación o el primer año de vida. Los factores más influyentes en esta situación son la predación e inundación durante la incubación y la sequía, frío y predación durante el primer año de vida (Piña *et al.*, 2004). La explicación de la técnica de rancheo, practicada por algunos centros destinados a la conservación y comercialización de caimanes, se sustenta sobre la base de la alta mortalidad inicial, sea en la etapa embrionaria o juvenil. Esta técnica consiste en la recolección de huevos de la naturaleza y su posterior incubación y crianza en cautiverio. Luego, se liberan a la naturaleza un número de caimanes mayor a la cantidad que hubiese sobrevivido en condiciones naturales, y el excedente es destinado a la producción de cuero y carne con un enfoque de producción comercial y ambientalmente

sustentable, sin que ello afecte la biodiversidad o ponga en riesgo de extinción a las especies manejadas.

A fines de la década de 1970, las poblaciones de caimanes estaban diezmadas debido principalmente a la caza furtiva y el comercio ilegal (Waller y Micucci, 1995). Luego de la década de 1980 y, luego de varias regulaciones infructuosas, se pudo implementar de manera efectiva una prohibición del tránsito, comercio y exportación de pieles de yacarés en Argentina; hecho que en sinergia con una caída en la demanda internacional favoreció el comienzo de proceso de una lenta pero continua recuperación de las poblaciones naturales de yacarés en este territorio. En 1990 se iniciaron en el país programas de conservación de *Caiman latirostris* (ej., en Santa Fe) basados en la técnica de rancheo. En 1997 la especie *C. latirostris* fue transferida del apéndice I al II de la Convención Internacional de Tráfico de Especies Amenazadas (CITES) para las poblaciones de Argentina. Como resultado de la técnicas de rancheo, entre otras cosas, las poblaciones de caimanes de Argentina han logrado recuperarse (en proceso aún) y hoy es un evento frecuente observar individuos de ambas especies en los humedales del centro este y nordeste del país, así como también la recuperación de sus áreas históricas de distribución (Waller, 2002; Prado, 2005; Larriera *et al.*, 2008; Piña *et al.*, 2010). El problema al cual se enfrentan hoy en día las poblaciones no es la sobre-explotación ni la caza furtiva, sino el avance del monocultivo de la soja y el asociado empleo de agroquímicos (Poletta *et al.*, 2011), que desplaza la ganadería extensiva hacia tierras más bajas, incrementando el drenaje de los humedales ocupados por los caimanes y, consecuentemente, aumentando la presión sobre el hábitat. Sin embargo, se sostiene que la categoría del estado de conservación de *Caiman latirostris* y *C. yacare* en Argentina debe cambiar de Vulnerable a No Amenazada (Prado *et al.*, 2012).

## I.2.Objetivos e hipótesis de trabajo

### I.2.1.Objetivo general

La presente tesis doctoral se desarrolla en el marco de la necesidad de una mayor información osteológica sobre los Alligatorioidea, particularmente de la variación morfológica del esqueleto a lo largo de la ontogenia, y de la incertidumbre taxonómica acerca de algunas especies de Caimaninae. El objetivo general de este trabajo es comprender la diversidad morfológica de este último grupo para aportar a su conocimiento sistemático previo y, de este modo, contribuir al conocimiento de la historia evolutiva de los Alligatorioidea en general.

### I.2.2.Objetivos específicos

Se pretende realizar un estudio de ciencia básica que integre el conocimiento profundo y detallado de la morfología del esqueleto de *Caiman* y su variación intra e interespecífica observada a lo largo de la ontogenia pre y posteclosional, a fin de poner a prueba hipótesis relacionadas con la sistemática y la historia evolutiva del grupo en este continente. Como caso de estudio se tomarán las dos especies de *Caiman* que habitan en Argentina, *Caiman yacare* y *C. latirostris*. De esta manera, se trabajará según los siguientes objetivos específicos.

**O1**-Analizar la morfología del esqueleto de las especies *C. yacare* y *C. latirostris* y su variación ontogenética (pre y posteclosional) de forma cuali y cuantitativa.

**O2**-Realizar un estudio comparado de la variación de la morfología craneana entre las especies de *Caiman* seleccionadas utilizando morfometría lineal y geométrica, con el fin de identificar los principales cambios morfológicos que operan en juveniles y adultos. Se realizarán inferencias sobre la relación de la variación observada con los cambios en la dieta ocurridos durante la ontogenia.

**O3**-Definir y/o redefinir caracteres osteológicos que puedan ser utilizados en la puesta a prueba de hipótesis previas acerca de las relaciones filogenéticas de los caimanes (ej., monofilia del género *Caiman*).

**O4**-Realizar un análisis morfológico integral de las especies de *Jacarea*, tanto extintas como actuales, a fin de testear hipótesis relacionadas con la diversidad taxonómica de su registro fósil, de modo tal de realizar aportes al conocimiento de la historia evolutiva de los alligatúridos sudamericanos.

### I.2.3.Hipótesis

Las hipótesis a testear son las siguientes:

**H1**-Existe variación morfológica intra e interespecífica en el esqueleto de *Caiman latirostris* y *C. yacare*.

**H2**-La variación morfológica craneana intraespecífica presente en *Caiman latirostris* y *C. yacare* a lo largo de la ontogenia se vincula con cambios en la dieta.

**H3**-La diversidad taxonómica de algunos grupos de caimaninos (ej., *Caiman*) registrada en el Neógeno de América del Sur está sobrestimada como producto de la falta de información acerca de la variación morfológica de las especies actuales.

### I.3.Organización del presente Trabajo de Tesis Doctoral

La presente tesis se ha estructurado en tres grandes partes. La primer y segunda parte (*Capítulos I y II*) se desarrollan en el marco de los O1, O2 y O3, a fin de poner a prueba la H1 y H2. El *Capítulo I* se aboca al estudio embrionario y de la variación ontogenética inter e intraespecífica del esqueleto de ambas especies de caimanes. El *Capítulo II* aborda el estudio morfométrico del cráneo posteclosional de ambas especies y su variación. En este capítulo también se detallan los distintos métodos morfométricos aplicados y se discuten sus ventajas y desventajas para su aplicación en el análisis de la forma del cráneo en caimanes. La última parte (*Capítulo III*) se desarrolla en el marco del O4, a fin de poner a

## Introducción general

prueba la H3. Se interpretan los resultados obtenidos en los capítulos anteriores comparando particularmente la morfología craneana y su variación ontogenética en caimanes actuales y su impacto en la taxonomía de los caimaninos, actuales y extintos (*Caiman*, *Melanosuchus*). Se discute la validez del uso de ciertos caracteres osteológicos en la sistemática del grupo y se analizan casos puntuales en taxones extintos. Finalmente se plantean las conclusiones finales de este trabajo y las perspectivas futuras.



## **Capítulo I**

### **Estudio embrionario**



## I.1.Introducción

El estudio embrionario en cocodrilos es un campo que siempre ha sido de interés para los investigadores y se ha centrado tanto en la anatomía interna de las distintas especies (ej., Parker, 1882a, b; Shiino, 1914; de Beer, 1937) como en la morfología externa (ej., Clarke, 1891; Voeltzkow, 1902; Reese, 1915; Magnusson y Taylor, 1980; Ferguson, 1987; Peterka *et al.*, 2010). En cuanto a las estructuras analizadas, el cráneo es la porción del esqueleto que más atención ha recibido. Muchos de estos trabajos son generales (ej., Miall, 1878; Parker, 1882a; Meek, 1911; Shiino, 1914; de Beer, 1937; Müller, 1965, 1967; Iordansky, 1973; Bellairs y Kamal, 1981; Klembara, 1991) y otros se enfocan en estructuras craneanas particulares (ej., Parker, 1882b; Meek, 1893; Goldby, 1925; Westergaard y Ferguson, 1986, 1987, 1990; Klembara, 1993, 2001). Contrariamente, el estudio embrionario del resto del esqueleto axial y del esqueleto apendicular es relativamente más escaso hasta el momento (ej., Kälin, 1929; Müller y Alberch, 1990; Rieppel, 1993a, b; Vickaryous y Hall, 2008).

En relación a los caimaninos, la información de la anatomía embrionaria y su cambio a lo largo de la ontogenia es prácticamente nula. Si bien existen algunos trabajos que establecen caracteres morfológicos externos para definir los distintos estadios embrionarios en *Caiman latirostris*, *C. yacare* y *Melanosuchus niger* (ej., lungman *et al.*, 2008; Joaquín, 2008; Vieira, 2011), pocos son los trabajos avocados al desarrollo ontogenético de cualquier estructura esquelética (Campos Lima, 2010; Vieira, 2011).

Los caracteres del esqueleto y su variación inter e intraespecífica son utilizados en estudios de sistemática filogenética. Así, la información obtenida a partir del estudio de la ontogenia puede ser fundamental para reconstruir la historia evolutiva y biogeográfica de un grupo. Como fue mencionado, la información actual disponible sobre el desarrollo embrionario del esqueleto de los Caimaninae, así como de su variación a lo largo de la ontogenia en general, es escasa e insuficiente, por lo que se necesitan más estudios que amplíen el conocimiento que existe hasta el momento sobre esta temática.

En base a lo expuesto anteriormente, uno de los objetivos de este estudio es ampliar el conocimiento sobre la variabilidad y desarrollo embrionario del esqueleto de los Caimaninae, a fin de generar, entre otros temas, descripciones anatómicas más detalladas y exhaustivas. Con este fin, se tomaron como caso particular de estudio dos series ontogenéticas embrionarias de las dos especies actuales de caimanes presentes en Argentina, respectivamente, *Caiman latirostris* y *C. yacare*. Los caracteres aquí estudiados y su variación fueron considerados como fuente de potenciales caracteres para ser aplicados en sistemática (ver *Capítulo II*). Como parte de los resultados, el presente estudio embrionario fue utilizado para discutir hipótesis de homología primaria (*sensu* de Pinna, 1991) de estructuras craneanas y postcraneanas que aún hoy en día se debaten (ej., Müller y Albert, 1990; Buscalioni *et al.*, 1997; Klembara, 2001; Vickaryous y Hall, 2010; Claessens y Vickaryous, 2012).

### **I.2. Materiales y métodos**

Se realizó un estudio sobre el desarrollo y la anatomía embrionaria del esqueleto de dos series ontogenéticas de las especies *Caiman latirostris* y *C. yacare*, respectivamente. Para esto se realizó una colecta de huevos, en el marco de dos campañas a la Estancia “El Cachapé”, provincia del Chaco, en el mes de enero de 2012 y 2015. “El Cachapé” es un establecimiento rural y refugio de vida silvestre que se ubica a unos 60 Km al noroeste de la ciudad de Resistencia, cerca de la localidad La Eduvigis, sobre la Ruta 90, km 23 (Coord. Lat S 26° 53'31,97'' - Long O 59° 0'54.49''). Con el apoyo logístico del personal de este lugar se muestrearon dos nidos por especie (el de *C. yacare* estaba sobre embalsado y el de *C. latirostris* en bañados) y se colectó la totalidad de los huevos. A medida que los huevos eran retirados del nido, éstos iban siendo marcados con un marcador indeleble para conservar su posición original durante el transporte. Los huevos fueron transportados hasta el Museo de La Plata con el permiso de la Dirección de Fauna y Áreas Naturales Protegidas de la provincia de Chaco (Guía de Tránsito N° 4701), donde los embriones fueron depositados una vez concluido el estudio. Los huevos fueron desarrollados en incubadoras, una por

especie, que consistieron en un gran recipiente plástico que contenía agua y otro recipiente dentro, de menor tamaño conteniendo vermiculita humedecida en su interior, la cual actuó como medio de incubación (Piña *et al.*, 2004). Sobre la vermiculita se ubicaron los huevos conservando la misma posición que tenían en el nido (marca en posición dorsal). Todo este sistema permaneció cerrado y ajeno a las condiciones del medio exterior. Sus condiciones de humedad relativa (95%) y temperatura ( $30^{\circ}\text{C}\pm 1$ ) se mantuvieron controladas y constantes durante todo el período de incubación. Para medir la humedad se usó un higrómetro y para mantenerla invariable se rociaron con agua los huevos dos veces por día, todos los días. Para calcular y conservar la temperatura, se usó un termómetro y se adosó a cada incubadora un calentador de acuario con termostato incluido que calentaba el agua y se detenía cuando llegaba a la temperatura que se le había indicado.

Los huevos fueron anestesiados con pentobarbital sódico y sacrificados día a día, uno por especie (o más en el caso de que el embrión no fuera viable), durante los días que duró la gestación. Los embriones se fijaron y conservaron individualmente en frascos rotulados con una solución de formaldehído 5% alcalinizado con carbonato de calcio hasta antes de la tinción. Posteriormente se determinó el estadio de cada ejemplar y la muestra de embriones fue ordenada por especie según la tabla de desarrollo de Lungman *et al.* (2008), a partir de su anatomía externa (ver más abajo). Luego para la apropiada observación de hueso y cartílago los embriones fueron preparados según la técnica de doble tinción y diafanización de Taylor y Van Dyke (1985). Para esta técnica, se retiraron los embriones de la solución en la que se encontraban (para su fijación) y se pusieron en otra que contenía alcohol 70%. Posteriormente, se los pasó a otra solución de alcohol 96% y luego a otra con alcohol absoluto (100%). Estos pasos iniciales en los cuales se pasan los materiales de estudio por distintas soluciones con un grado creciente de concentración de alcohol son para deshidratar a los embriones y evitar que quede demasiada agua en los tejidos. De este modo se evita que el calcio del esqueleto en formación se pierda por acción ácida del ácido acético que se usará más tarde en la tinción con Azul de Alcian. En el paso siguiente se embeben los embriones en Azul de Alcian (ácido acético, alcohol absoluto y tinción Azul de Alcian) por doce horas. Seguidamente se sumergen los embriones por 48 horas en KOH 1%

con el fin de neutralizar el ácido que pueda haber quedado en los tejidos. Finalmente se deja entre 3 y 24 horas en tinción de Rojo de Alizarina para teñir los huesos. Luego se sumergen nuevamente los embriones en una solución de KOH al 1% y se los deja ahí hasta que finalmente el material se diafaniza y la visión de los huesos y cartílagos es óptima. Una vez diafanizados se colocó a cada uno de los embriones separadamente en frascos con glicerina con cristales de timol para evitar el desarrollo de hongos que arruinen el material. Las estructuras cartilaginosas del esqueleto se observan de un color celeste/azul (Azul de Alcian) y las estructuras óseas toman color rojizo (Rojo de Alizarina). Los huesos condrales (ver definición más abajo) pasan por una etapa inicial cartilaginosa (color celeste/azul) y luego al osificar toman tinción rojiza. En muchos casos (ej., huesos condrales del cráneo) fue posible la visualización del proceso inicial de formación del hueso mediante la aparición temprana de un área más clara en el cartílago (azul), previo a la aparición del color rojo (osificación). En relación a los huesos dérmicos (ver definición más abajo) del cráneo, estos presentan inicialmente una coloración que varía entre un celeste muy tenue (casi imperceptible) hasta uno intenso. Posteriormente en el desarrollo, a medida que comienza su osificación, adquieren coloración rojiza. Cabe aclarar que el patrón de osificación (distribución de color rojo en el elemento óseo) en un hueso dérmico y en uno condral son ligeramente diferentes.

El material utilizado se encuentra depositado en la colección de Herpetología del Museo de La Plata bajo los números de colección R.6490 para *Caiman yacare* y R.6491 para *C. latirostris*. Hay un orden interno dentro de cada serie ontogenética en la cual el nombre de la especie se abrevia y se escribe primero (CY=*C. yacare*; CL=*C. latirostris*), seguido por el número de estadio y luego, separado por un guión, el número de ejemplar dentro de cada estadio para cada especie (Tabla I 1). Se utilizaron 37 embriones de *C. latirostris* y 34 de *C. yacare*. A pesar de que varios individuos fueron excluidos de la muestra debido a que no se desarrollaron correctamente (ya sea por traslado, incubación artificial o causas naturales; Larriera e Imhof, 2006), este hecho no afectó el desarrollo ulterior de este estudio. Es interesante comentar que en dos casos, un huevo contuvo en su interior 3 embriones y, en otro caso, 2 embriones. Además, para hacer muchas de las comparaciones anatómicas con

individuos adultos, se utilizó material fotográfico de cocodrilos perteneciente a la base de datos de uno de los directores (Dra. Paula Bona). Estos materiales se encuentran alojados en distintos repositorios del país y de Alemania.

No pudieron ser muestreados los estadios 17 al 19 en *C. latirostris* y los estadios finales de *C. yacare* (estadios 26 a 28) por cuestiones de disponibilidad de material. En el caso de *C. latirostris* no se describe el estadio 26 debido a que no se observó la erupción de los dientes, por la cual se caracteriza dicho estadio.

Con los materiales preparados se realizaron las descripciones del esqueleto cartilaginoso y óseo y se establecieron las secuencias de osificación de las distintas estructuras por estadio para cada especie (Tabla I 1). Para las observaciones y dibujos realizados se utilizó un estereomicroscopio Zeiss equipado con cámara clara y una lupa NIKON Stereo Microscope SMZ745/SMZ745T con una fuente de iluminación NIKON NI-150 Illuminator. Las fotografías fueron obtenidas mediante una cámara Nikon D40 y se incluyó una escala en cada una de ellas.

El criterio utilizado para las divisiones del esqueleto fue el tradicional (Gavrilov, 1959; Grassé, 1975; Liem *et al.*, 2001): esqueleto axial (cráneo, costillas, vértebras, esternón y gastralía) y esqueleto apendicular (cinturas y miembros). Para la descripción del condrocáneo se siguió la terminología utilizada por de Beer (1937), para el aparato hiobranquial a Schumacher (1973) y para el resto del esqueleto a Romer (1956).

La región ótica y la occipital del condrocáneo fueron descriptas juntas por una cuestión de simplicidad descriptiva e interpretativa, al igual que otros autores lo han hecho para otros reptiles (ej., Rieppel y Zaher, 2001). En relación a la cintura pectoral, en las descripciones prefirió utilizarse simplemente el término coracoides para describir el elemento ventral de esta cintura y de este modo no adentrarse en cuestiones de homologías (Vickaryous y Hall, 2006). Por el momento, y en base a los resultados aquí obtenidos, no puede hacerse un mayor aporte en cuanto a las homologías del elemento coracoideo en cocodrilos, más allá de las contribuciones ya hechas en este tema (ej., pre y/o metacoracoides, ver discusión).

Los huesos se clasificaron según su modo de osificación siguiendo a Romer (1956) y Hall (2005, 2007). Por un lado, se consideraron los huesos *dérmicos, de membrana o intramembranosos* que se forman directamente sobre tejido conectivo, sin pasar por una fase de cartílago. Por otro lado, los huesos *condrales, endocondrales o de reemplazo* los cuales se forman reemplazando al tejido cartilaginoso preexistente. La osificación indirecta más común es la *endocondral* aunque existen otros modos de formación del hueso (Hall, 2005) como por ej., los sesamoides (ej., Vickaryous y Olson, 2007; ver más adelante). La osificación de tipo *pericondral*, por su parte, es considerada por muchos autores como un tipo de osificación dérmica (ej., Hall, 2005, 2007), por ser el pericondrio una membrana que se transforma en periosteo (ver a continuación).

En el caso de la formación de huesos largos existen ambos tipos de osificación, peri y endocondral. El pericondrio es un tejido fibroblástico que envuelve el rudimento de cartílago y tiene la bipotencialidad de diferenciarse en células progenitoras de cartílago y hueso. En la diáfisis del hueso, el pericondrio va a generar osteoblastos, los cuales van a generar finalmente el tejido óseo. La depositación de hueso en este caso (sin molde de cartílago) ocurre subperiostealmente, capa tras capa alrededor del tejido existente (osificación pericondral) y sería estrictamente un tipo de osificación intramembranosa. En las epífisis, el pericondrio se diferencia en condroblastos que luego formarán condrocitos y éstos a su vez formarán cartílago. El cartílago aquí formado será remplazado por hueso posteriormente en el desarrollo conformando una osificación endocondral (Hall, 2007).

En el resto de los huesos del esqueleto (ej., vértebras, cinturas) se desconoce la contribución del pericondrio a la formación de periostio, el cual formará hueso intramembranoso. Por lo tanto no puede establecerse si existe solo hueso endocondral o también existe algún aporte de hueso intramembranoso.

Debido a que este tópico va más allá de los objetivos de esta tesis, en este trabajo no se van usar los términos endo y pericondral desde el punto de vista histológico de su modo de osificación, sino desde el punto de vista anatómico de su modo de osificación. Por lo tanto, osificación pericondral será aquella en la que la formación del hueso ocurre en la periferia del elemento cartilaginoso (ej., diáfisis de elementos largos) y la endocondral aquella en la

cual el hueso se forma en el centro del elemento y se conforma un elemento macizo (ej., porción condral de la interclavícula).

Los sesamoides son elementos esqueléticos que se desarrollan dentro de una banda continua de tejido conectivo regular denso (tendón o ligamento) adyacente a una articulación o unión (Vickaryous y Olson, 2007; para otras definiciones ver Hall, 2005) que pasan siempre por un estado cartilaginoso y en algunos casos osifican (Hall, 2005). Romer (1956) coincide con esta definición y como el elemento que él describe como pisiforme en el carpo del miembro anterior cumple con esta definición, el pisiforme será considerado como un sesamoide en las descripciones del autopodio a lo largo de esta tesis (Botelho *et al.*, 2014). Además, por su posición topográfica puede establecerse su homología con el pisiforme descrito por Romer (1956).

Por cuestiones de disponibilidad, conservación y practicidad para observar el material, para las descripciones del neurocráneo se utilizaron solamente los especímenes cuyo cráneo estaba bien condricado y sin mucha cobertura ósea. Estos fueron CL-20, CL-22-2 y CL-22-4 de *C. latirostris*, y CY-17/18-1-CY-20 e CY-22-1 de *C. yacare*. Ciertas estructuras del neurocráneo, como por ej., el techo sinótico o los forámenes hipoglosos, también pudieron describirse en especímenes de estadios más avanzados de ambas especies. Para el resto de las descripciones del esqueleto se utilizó la muestra completa de embriones de ambas especies.

Los resultados aquí encontrados presentaron varias diferencias con el trabajo hecho por Campos Lima (2010) quien realizó un estudio de ontogenia embrionaria del esqueleto de *C. yacare*. Cabe mencionar que Campos Lima (2010) adquirió huevos de *C. yacare* en un área de reproducción natural en Mato Grosso do Sul, Brasil, los mantuvo bajo un sistema de incubación semiartificial con una temperatura media de 32,3°C ( $\pm 0,5^\circ\text{C}$ ), los removió cada tres días desde el inicio del desarrollo hasta la eclosión y luego los fijó.

Finalmente, ciertos rasgos no pudieron ser analizados, tanto por disponibilidad y conservación del material como, en algunos casos, por una mala tinción de los mismos. Entre ellos están, por ejemplo, la morfología de las facetas articulares de las vértebras (ej.,

tipo de vértebra según la morfología del cuerpo vertebral), la perforación del acetábulo y el estudio detallado (principalmente forámenes) del lateroesfenoides.

### I.2.1. Determinación de estadios embrionarios

Para la determinación de los estadios embrionarios se consultó la bibliografía disponible para Crocodylia en general (ej., Magnusson y Taylor, 1980; Ferguson, 1985, 1987; lungman *et al.*, 2008; Joaquín, 2008; Vieira, 2011) y se seleccionaron los trabajos que tratan las especies de cocodrilos filogenéticamente más cercanas a las estudiadas en esta tesis. En base a las diferentes propuestas se trataron de establecer los distintos estadios embrionarios. Se llegó a la conclusión de que el trabajo de Ferguson (1985, 1987) y el de lungman *et al.* (2008) presentan el sistema de ordenación de estadios embrionarios más apropiado en relación a lo aquí observado. Esta concordancia se debe a que lungman *et al.* (2008) estudian a una de las dos especies abordadas en esta tesis (*C. latirostris*) y basan su investigación en la de Ferguson (1985, 1987), el cual basó sus estudios en varias especies de cocodrilos como por ej., *Alligator mississippiensis*, *Crocodylus johnstoni* y *C. porosus*. lungman *et al.* (2008) concluyen que, no obstante ciertas pequeñas diferencias, sus resultados básicamente coinciden con lo hecho previamente por Ferguson (1985, 1987). En consecuencia, se decidió utilizar esta última publicación para el establecimiento de los estadios embrionarios. Una importante diferencia encontrada entre el trabajo Ferguson (1987) y el de lungman *et al.* (2008) concierne al patrón de pigmentación del cuerpo. lungman *et al.* (2008) observan que la pigmentación aparece en la región dorsal del cuerpo y se extiende ventralmente (en concordancia con lo visto en esta tesis), mientras que Ferguson (1987) observa lo contrario (proceso en sentido ventrodorsal) en las especies que él estudió. Otra diferencia se relaciona con la erupción de los dientes que ocurre en el estadio 26 de *Crocodylus johnstoni* y *C. porosus* (no sucede en *A. mississippiensis*) pero no se observa en *C. latirostris* previo a la tinción. Por este motivo, no se identifica el estadio 26 en *C. latirostris* y la secuencia en esta tesis pasa del estadio 25 al 27-28 cuando adquiere características de estos últimos. Los estadios 27 y 28 se relacionan con la reabsorción del vitelo y, al ser tan similares, no fue posible diferenciarlos y se analizaron conjuntamente.

Además, lungman *et al.* (2008) establecen un estadio 17 y 18 mixto en contraste con Ferguson (1987) que los diferencia. Por lo tanto, siguiendo a lungman *et al.* (2008), en *C. yacare* se estableció el estadio 17/18. A pesar de ciertas diferencias, como las mencionadas anteriormente, los resultados de lungman *et al.* (2008) y Ferguson (1987) son básicamente concordantes. En cambio, el resto de las publicaciones en embriones de caimaninos (Joaquín, 2008; Vieira, 2011), si bien se basan en el trabajo de Ferguson (1985), presentan en muchos casos descripciones vagas y ambiguas lo que no permitió establecer los estadios con certeza en esta tesis. Además, en el caso de Vieira (2011) se utilizan características como la coloración o los patrones de escudos nucales que varían interespecíficamente y que, por lo tanto, no pudieron ser aplicados con las especies de caimanes estudiadas en esta tesis.

### **I.3.Resultados**

#### **I.3.1.Esqueleto axial**

##### **I.3.1.1.Cráneo**

###### **I.3.1.1.1.Condrocráneo**

###### **I.3.1.1.1.1.Neurocráneo**

###### **Región etmoidea**

Esta región ocupa aproximadamente una tercera parte del largo total del condrocráneo (5,5/15,5 mm en CL-22-4) y está definida por la posición y desarrollo de las cápsulas nasales. Éstas son alargadas anteroposteriormente y su pared media contacta íntimamente con la de la cápsula contralateral constituyendo el septo nasal (Figs. I 1A y I 2A). Éste es un crecimiento dorsal de la trabécula común y constituye una continuación, sin límite aparente, del septo interorbitario. Se continúa dorsal y lateralmente con el cartílago parietotectal, el cual actúa tanto de techo como de pared lateral de ambas cápsulas. En ambas especies el espesor del septo nasal se incrementa de anterior a posterior y de dorsal

a ventral para expandirse lateralmente y, a este nivel, continuarse con la lámina transversal anterior, conformando el piso de la cápsula (Figs. I 1B y I 2B). La altura del septo aumenta progresivamente desde su parte anterior hasta el punto donde comienzan los cartílagos esfenotmoidales. A partir de aquí, su altura disminuye levemente y luego aumenta hasta donde empieza el plano suprasedal (Figs. I 2C y I 3A).

En vista dorsal se aprecia que la unión techo-piso de la cápsula nasal se da lateralmente a nivel del margen posterior de la fenestra narina, justo donde la porción descendente del cartílago parietotectal se continúa con la lámina transversal anterior (zona anular) (Figs. I 1A, I 2A, C y I 3A). La fenestra narina es un espacio abierto que ocupa casi la mitad anterior dorsal y lateral de la cápsula (Figs. I 1A, 2A, C y I 3A). Se delimita anteriormente por la cópula nasal (no desarrollada en CY-18-2), medial y posteriormente por el cartílago parietotectal y ventralmente por la lámina transversal anterior. Tal amplitud de la fenestra hace que la zona anular, muy conspicua en otros reptiles, esté poco desarrollada en las especies aquí estudiadas. El margen dorsomedial de la cópula nasal proyecta un proceso alar dirigido posteriormente, el cual solo es visible en vista lateral (Figs. I 2C y I 3A). La porción anterior del piso nasal es visible a través de la fenestra narina (Figs. I 1A, I 2A, C y I 3A). Allí se distingue el foramen apical, pequeño y redondeado, para el paso de la rama nasal media del nervio profundo (ramus medialis nasi, rama media del nervio oftálmico profundo, ver Klembara, 1991: 112). Dorsalmente, cada cartílago parietotectal es abovedado y la unión medial entre ellos establece un surco. El cartílago parietotectal se proyecta posteriormente en el cartílago esfenotmoidal el cual, a su vez, se continúa con el plano suprasedal de la región orbitotemporal (Figs. I 1A, I 2A C y I 3A). Entre el cartílago esfenotmoidal y el margen dorsal del septo nasal se encuentra el amplio espacio de la fenestra olfatoria (Figs. I 1A y I 2A). Entre el cartílago esfenotmoidal y la postconcha queda delimitada una fenestra estrecha y alargada, la fenestra lateral (imperceptible en CY-17/18-2 y difícil de ver en CY-17/18-3) (Figs. I 1A y I 2A). Finalmente, la concha, de menor tamaño, y la postconcha, mayor, son visibles como dos abultamientos laterales al cartílago parietotectal (concha) y a la fenestra lateral (postconcha), separadas ambas mediante una escisión vertical, el aditus conchae (Figs. I 1A, 2A, C y I 3A).

En la vista ventral de la región nasal se encuentra la lámina transversal anterior, la cual forma el piso de la porción media anterior de cada cápsula (Figs. I 1B y I 2B). A medida que progresa el desarrollo, la lámina transversal anterior ocupa proporcionalmente un espacio mayor. Ésta es arqueada y su extremo anterior redondeado acompaña la forma de la cópula anterior que se proyecta dorsalmente de ella (Figs. I 1B, I 2B, C y I 3A). La lámina transversal anterior no presenta cartílago ectocoanal, como ocurre en otros reptiles (ej., ofidios, de Beer 1937: 248: lámina 90), ya que el órgano de Jacobson (al cual este cartílago delimita) se encuentra reducido en cocodrilos. Cada foramen apical se ubica lateral al septo nasal justo en el punto donde se proyecta el proceso prenasal (Figs. I 1B y I 2B). Este proceso, impar y de sección redondeada, recuerda una varilla que se adelgaza hacia su ápice y que en su trayectoria anteroventral se curva abruptamente en sentido ascendente (Figs. I 2C y I 3A). Su extremo anterior no sobrepasa anteriormente ni alcanza a contactar a la cópula nasal. Por detrás de cada foramen apical, la lámina transversal anterior se proyecta en un cartílago paraseptal par, corto y de ápice agudo, dirigido hacia el espacio de la fenestra basal (coana) (Figs. I 1B y I 2B). Esta fenestra es angosta anteriormente, entre la trabécula común y la lámina transversal anterior, y amplía posteriormente, entre la trabécula común y ambas conchas nasales. La fenestra basal está delimitada posteriormente por la lámina orbitonasal (Figs. I 1B y I 2B, C). En esta vista se aprecia mejor la complejidad de la concha y postconcha nasales, las cuales corresponden a espacios cartilagosos que alojan divertículos del saco nasal y abren al exterior mediante el aditus conchae. La concha es visible como un abultamiento anterior al aditus, más pequeño que la postconcha. La concha nasal se proyecta medialmente y ocupa parte del espacio de la fenestra basal dividiéndola parcialmente en dos porciones, una anterior y una posterior más alargada y ancha (Figs. I 1A, B y I 2A-C).

En vista lateral, y salvo por la existencia de un foramen epifanial (Figs. I 3A y I 2C), se observan las mismas estructuras que ya se describieron en las otras vistas. En la zona anterior de esta región se observa la superficie redondeada de la cópula nasal con el proceso alar y la trayectoria curva del proceso prenasal. A través de la fenestra narina se distingue la porción anterior del septo nasal y parte de la lámina transversal anterior.

Posterior a esta fenestra se distinguen los abultamientos de la concha y la postconcha, ambos separados por el aditus conchae. El aditus deja ver en su porción más dorsal un foramen que, en principio, se considera que se trata del foramen epifanial (ver discusión). La postconcha es la porción más posterior de la cápsula nasal y dorsal a ella corre el cartílago esfenotmoidal. Su porción ventromedial se conecta con la lámina orbitonasal y ésta última con el septo nasal.

### Región orbitotemporal

En vista dorsal esta región abarca desde la lámina orbitonasal hasta la porción de cráneo que se levanta a partir de la estructura conformada por la cresta sellar. En vista lateral abarca desde la zona posterior de la postconcha hasta la fenestra proótica.

En vista dorsal, dada la ausencia de frontales y parietales aún no osificados, el cráneo permanece membranoso constituyendo una amplia fenestra frontoparietal. A través de ella es posible distinguir la mayoría de las estructuras laterales y del piso de la región (forámenes, fenestras, tenias, pilares, trabéculas y trabécula común) (Figs. I 1A y I 2A). El septo interorbitario es la continuación posterior del septo nasal. Crece dorsalmente desde la trabécula común y diverge dorsal y lateralmente conformando un área cartilaginosa a cada lado, el plano suprasedal (Figs. I 1A y I 2A). Su margen dorsal crece en altura a lo largo de la zona que contacta con el plano suprasedal. A partir de aquí se curva posteroventralmente de manera repentina hasta finalizar delante de la fenestra hipofisaria (Figs. I 1C y I 2C). Su espesor casi no varía en sentido ánteroposterior pero aumenta en sentido dorsoventral. La porción posterior del plano suprasedal está perforada por tres fenestras y un foramen (Figs. I 1A, C y I 2A, C). La mayor, más dorsal y lateral es la fenestra epioptica. Ventral y medialmente se encuentran la fenestra óptica, anteriormente, y la fenestra metoptica, posteriormente. La fenestra óptica está limitada ventralmente por el septo interorbitario mientras que la fenestra metoptica se delimita ventralmente por las trabéculas. En el área cartilaginosa delimitada por estas tres fenestras y por el pilar antótico abre el foramen troclear. Este foramen se encuentra dividido, del lado derecho o izquierdo, parcial o enteramente en dos orificios en algunos ejemplares de *Caiman yacare* (CY-17/18-

3, CY-18-1, CY-18-2) y tiene un diámetro varias veces mayor que en *C. latirostris*. Las áreas de cartílago que delimitan todas estas aberturas son la tenia marginal (margen dorsal de las fenestras epióptica y proótica y del pilar antótico), la tenia medial (separa las fenestras epióptica y óptica), el pilar antótico (separa la fenestra proótica de la epióptica y del foramen troclear) y el pilar metóptico (separa la fenestra óptica y metóptica). El sector inferior del pilar metóptico en *C. yacare* tiene una proyección anterior hacia la fenestra óptica y otra posterior hacia la fenestra metóptica (Fig. I 3B). La fenestra proótica se delimita anteriormente por el pilar antótico, ventromedialmente por las trabéculas, dorsalmente por el extremo posterior libre de la tenia marginal (que por no cerrarla completamente en realidad correspondería llamarla fisura proótica en vez de fenestra proótica; de Beer, 1937) y posteriormente por la porción anterior de la cápsula auditiva. La tenia marginal es una banda cartilaginosa plana y larga que forma el borde dorsolateral de la cavidad craneana. A medida que crece hacia atrás desde el plano suprasedal va ensanchándose hasta proyectarse en un extremo libre que sobrepasa el nivel de la pila antótica y se solapa lateralmente con el tercio anterior de la cápsula auditiva (Figs. I 1A, C y I 2A, C). En la mayoría de los ejemplares de estadios tempranos de *C. yacare* (n=6; estadios 17/18, 19, 20 y 22) las fenestras óptica y epióptica alcanzan el mismo nivel de extensión anterior cuando se las observa en vista dorsal. Esto no se verifica en el estadio 18 (n=2) donde la fenestra óptica sobrepasa anteriormente a la epióptica (Fig. I 3C). En *C. latirostris* (n=3; estadios 20 y 22) también se ve esta variación.

En vista ventral se distingue el par de trabéculas cortas que convergen medial y anteriormente en una trabécula común, larga, que se extiende hasta el piso de la región etmoidea (Figs. I 1B y I 2B). El ángulo trabeculopolar (Fig. I 2C) se encuentra bien marcado en CY-17/18-1, CY-17/18-3 y CY-18-1 y no se pudo determinar en CY-17/18-2. En CY-18-2 el condrocraáneo comienza a alinearse y en CY-19, CY-20 y CL-20, este ángulo desaparece completamente. Entre las trabéculas y una barra transversal de cartílago, la cresta sellar, queda delimitada la fenestra hipofisaria de forma triangular. En la base de la cresta sellar, a cada lado de la fenestra hipofisaria, se ubica el foramen por donde pasa el nervio abducens. En estadios tempranos (visto en CY-22-1, CL-22-4, CY-18-2, CY-19, CY-20 y CL-22-2) se

observa un proceso basitrabecular en forma aproximada de “Y” fusionado al extremo libre de cada trabécula. Éste se dilata y aplana distalmente (proceso infrapolar) a medida que se dirige posterior y ventralmente hacia la porción coclear de la cápsula auditiva (Figs. I 1B y I 2B).

En vista lateral de *Caiman yacare*, el margen dorsal del primer tramo de la tenia marginal se curva ventralmente y luego dorsalmente, describiendo una pequeña muesca a nivel del borde dorsal de la fenestra epióptica; ésta es leve en *C. latirostris* (Figs. I 1A, C y I 2A, C). Posteriormente, a nivel de su tramo posterior libre describe otra muesca más pequeña en las dos especies.

### Región ótico-occipital

Esta región se extiende desde la pila antótica hasta el cóndilo occipital y comprende las cápsulas auditivas, la placa basal y el techo sinótico.

En vista dorsal, el espacio abierto entre las cápsulas auditivas corresponde a la porción posterior de la fenestra frontoparietal, la cual se encuentra delimitada a este nivel por el borde dorsal de las cápsulas (lateralmente) y por el techo sinótico (posteriormente) (Figs. I 1A y I 2A). El techo comunica ambas caras posteriores de las cápsulas entre sí. El desarrollo comienza en el estadio 18 con la formación de dos lengüetas de cartílago que se proyectan medialmente desde la porción inferior de la pared posterior de cada cápsula auditiva. En los siguientes estadios se observa la unión media de ambas lengüetas conformando un techo completo de aspecto subrectangular. El desarrollo ulterior procede mediante la extensión del margen anterior del techo que primero resulta cóncavo con dos proyecciones laterales (estadios 19, 20 y 21) (Fig. I 1A). Estas proyecciones continúan su desarrollo sobrepasando en altura el margen dorsal de las cápsulas auditivas y se curvan medialmente. El patrón final del techo sinótico de esta especie se logra en los estadios 22 y 23 con la formación adicional de dos proyecciones medias redondeadas que se dirigen anteriormente desde el margen anterior del techo (Figs. I 2A y I 3D). En algunos casos (ej., CL-22-10, CL-22-11, CY-23-9, CY-23-12, CY-23-13) las proyecciones medias se fusionan con las proyecciones laterales (Fig. I 3E). La cápsula auditiva tiene forma arriñonada que, en vista lateral, tiene

una sección dorsal con un largo anteroposterior mayor que la sección ventral (Figs. I 1C, I 2C y I 4A). La cápsula está arraigada a la porción anterior de la placa basal mediante un único pilar de cartílago (Figs. I 1A, I 2A, I 4B y I 5). Dorsal y posteriormente, cada cápsula se comunica con su par mediante el techo sinótico (Figs. I 1A y I 2A). Anteriormente, la cápsula se separa de las estructuras orbitales mediante una amplia fisura proótica y a este nivel, dorsalmente, el margen anterior de la cápsula se solapa con la porción más posterior de la tenia marginal (Figs. I 1A, C, I 2A, C). La pared lateral de la cápsula está contorneada dorsal y posteriormente por la cresta parótica (Figs. I 1A, C y I 2A, C). La pared lateral de la cápsula, justo por delante de la rama descendente de la cresta, está perforada por dos forámenes de aspecto oval, uno anterodorsal (fenestra oval) y otro posteroventral (foramen perilinfático) (Figs. I 1C, I 2C y I 4A). La fenestra oval está casi totalmente cubierta por la parte basal de la columela que apoya en ella. En la pared medial de la cápsula abren tres forámenes, uno posterior y dorsal, bastante amplio (foramen endolinfático) y los otros dos (forámenes acústicos anterior y posterior) ubicados cerca del margen ventral de la cápsula justo al nivel del pilar que une a ésta con la placa basal (Figs. I 4B y I 5). El foramen facial, redondeado y más pequeño que el acústico anterior, abre aproximadamente a la altura de éste último pero en el pilar que une a la cápsula con la placa basal.

La placa basal está recorrida axialmente por el canal notocordal que disminuye su ancho anteriormente y llega hasta la fenestra hipofisaria penetrándola (en cocodrilos la fenestra basicraneana no se forma) (Figs. I 1A y I 2A). Lateralmente, la placa basal está perforada por los forámenes hipoglosos, ubicados a cada lado del canal notocordal y orientados anteroposteriormente (Figs. I 1C y I 2C). El número de estos forámenes resulta variable durante el desarrollo. Por ejemplo, en los tres ejemplares del estadio 17/18 de *C. yacare* se observan cuatro forámenes, los dos anteriores apenas perceptibles, el siguiente más grande y parcialmente subdividido (probablemente formado por la unión de dos forámenes), y el más posterior con un tamaño similar al tercero. En el estadio 18 de la misma especie persisten solo tres forámenes debido a que uno de los forámenes anteriores se perdió. Este proceso de pérdida de los forámenes anteriores culmina en los siguientes estadios (19, 20, 21, 22) donde persisten solo dos forámenes de tamaño similar, que corresponden al 3° y 4°.

En *Caiman latirostris* (estadios 20 y 22, n=2) se ven tres forámenes, que corresponden a los forámenes 2° al 4° de la serie completa. En el restante ejemplar del estadio 22 se observan solo dos forámenes, el 3° y 4°, conformando la condición definitiva del condrocráneo de la especie.

En vista ventral se distingue la placa basal, el proceso subcapsular y el piso de la cápsula auditiva (porción coclear) (Figs. I 1B y I 2B). La porción coclear de la cápsula auditiva está conformada por un proceso masivo, aparentemente cilíndrico en sección transversa que nace en la porción posterior del piso de la cápsula auditiva y la recorre hasta alcanzar el proceso infrapolar pero sin contactarlo. En su trayecto desarrolla una curvatura medial y ventral y su extremo anterior libre remata en una estructura similar a un cóndilo. Entre la cápsula auditiva y la placa basal se abre la fisura metótica que es una abertura alargada axialmente y ubicada debajo del área donde la cápsula se une a la placa basal, justo lateral, dorsal y anterior a los forámenes hipoglosos (Figs. I 1C, I 2C, I 4 y I 5). Por la parte más posterior de la fisura metótica pasan los nervios glossofaríngeo, vago y espinal accesorio (nervios craneanos IX, X y XI, respectivamente). El proceso subcapsular es una prolongación dorsal de la placa basal, también ubicado por delante de los forámenes hipoglosos, que se extiende por debajo de la cápsula auditiva y de la fisura metótica. Ventralmente las cápsulas están unidas por el arco occipital completando así el anillo que encierra al foramen magno (Figs. I 1B y I 2B). El foramen magno (todavía no cerrado dorsalmente por el techo en estadio 18 de *C. yacare*) queda en posición oblicua y tiene una forma circular/romboidal. Debajo del mismo se desarrolla el único cóndilo occipital, el cual es una continuación posterior de la placa basal y rodea a la notocorda.

### **I.3.1.1.1.2. Esplacnocráneo**

#### Arco mandibular

El arco mandibular se compone de una porción ventral que conforma la mandíbula, el Cartílago de Meckel, y una porción dorsal, el palatoc cuadrado, que aunque masiva se halla reducida a las adyacencias de la cápsula auditiva.

El Cartílago de Meckel está compuesto por dos ramas delgadas y de sección cilíndrica que se reúnen anteriormente en la línea media mediante una sínfisis mandibular cartilaginosa (Figs. I 6A y I 7A). Cada rama corre en dirección anteroposterior de manera casi rectilínea y a nivel de la sínfisis presenta un abultamiento triangular. Entre esta protuberancia y el resto de la rama mandibular hay una pequeña constricción lateral (Figs. I 6B y I 7B). La protuberancia y la constricción comienzan a desarrollarse en los estadios 17/18 y 18 de *Caiman yacare*, mientras que en *C. latirostris* ya se encuentran formadas en los estadios más tempranos disponibles para esta especie. La sínfisis entre ambos cartílagos se extiende del tercer al cuarto alvéolo o diente en formación (Fig. I 8A). El extremo posterior y más dorsal de cada rama constituye la región articular, que es de forma irregular y tiene el eje anteroposterior mayor. Esta región se prolonga posteroventralmente y levemente hacia medial conformando el proceso retroarticular, el cual es de aproximadamente del mismo largo que la porción articular, pero se dispone de forma más vertical (Figs. I 6A y I 7A).

El palatocuadrado apoya sobre la pila antótica, el foramen proótico y la porción anterior de la cara lateral de la cápsula auditiva (Fig. I 8B). Se trata de un cartílago masivo, en forma de boomerang con la concavidad dirigida posteriormente constituyendo la muesca ótica. De esta manera, el palatocuadrado se compone de dos ramas, una rama dorsal (proceso ótico) y una ventral (porción articular *sensu* de Beer, 1937). Esta última es más alargada y emite un proceso de aspecto triangular (proceso pterigoideo) que se proyecta desde su cara medial hacia las trabéculas (Fig. I 8C). El proceso ótico todavía no está totalmente desarrollado en embriones tempranos de ambas especies (ej., CY-17/18-1). En las especies de *Caiman* estudiadas no se observa la presencia de un proceso ascendente del proceso pterigoideo, tal como se describe para *Crocodylus* (de Beer, 1937: 266; lám. 93. 4). Tampoco se observa la presencia de un proceso basal ni ninguna otra estructura contactando con el proceso basitrabecular. Se observa en varios casos un cartílago (en la unión entre pterigoides y ectopterigoides) o dos (uno en la unión entre pterigoides y ectopterigoides, y el otro sobre el ectopterigoides), los cuales probablemente sean un desprendimiento del extremo anterior del proceso pterigoideo del palatocuadrado (Fig. I 8D) (ver discusión).

Arcos hioideo y branquiales

La porción cartilaginosa dorsal del arco hioideo es la que se encuentra asociada a la cápsula auditiva y está representada por un sistema de cartílagos continuos entre sí dispuestos detrás de la muesca ótica. En cocodrilos, este sistema de cartílagos se compone por la columela auris cuya porción medial osifica y la porción lateral (extracolumela) permanece cartilaginosa. De la parte medial de la columela se desarrolla el proceso dorsal y de la extracolumela se proyecta la pars interhialis. La pars interhialis se continúa ventralmente con un cartílago epihial y éste último con un cartílago estilohial. Todo este sistema es continuo ventralmente con el proceso retroarticular del Cartílago de Meckel.

La columela auris (Fig. I 9A) apoya en la membrana que obtura la ventana oval y se proyecta anterolateralmente hasta el punto en que diverge en la extracolumela, lateral y anterior, que apoya sobre la membrana timpánica, y el proceso dorsal de posición posterior que articula con el palatocuadrado, ambos dilatados en su extremo libre. Ventral a la bifurcación entre extracolumela y proceso dorsal crece una rama cartilaginosa en forma vertical, la pars interhialis, de forma semicircular y cóncava anteriormente. La pars interhialis contacta con un epihial, el cual se continúa con un estilohial. Éste último se fusiona con el proceso retroarticular (vértice medial y anterior) del Cartílago de Meckel. Estos elementos todavía no están fusionados en algunos embriones tempranos y pueden ser distinguidos como tales (ej., CY-18-2) (Fig. I 9B). A partir del estadio 23 la porción dilatada del proceso dorsal desarrolla una proyección ventral que, en el estadio 25, se aproxima mucho y llega a contactar en muchos casos, a la pars interhialis (Fig. I 9C).

La porción ventral del arco hioideo, sumado a restos de los arcos branquiales, conforma el aparato hiobranquial. En las especies aquí estudiadas, como en otros cocodrilos, éste está conformado por el cuerpo hioideo y el par de cuernos branquiales I.

**Cuerpo hioideo.** Durante todo el desarrollo embrionario, el cuerpo hioideo es una delgada placa cartilaginosa, que va de plana a ligeramente combada, de contorno aproximadamente trapezoidal complicado por procesos, emarginaciones y muescas. Aunque su ancho máximo se encuentra en la parte anterior y va disminuyendo

progresivamente hacia la región posterior, la placa sufre un brusco angostamiento en la zona de contacto con los cuernos branquiales I (Fig. I 10A). La placa se ubica en el piso de la cavidad oral entre ambas hemimandíbulas y a la altura de la fenestra basal (coana primaria de otros autores) (Fig. I 8A). La placa sirve de anclaje para la musculatura de la lengua. En la línea media, dorsal y posterior, presenta una ligera concavidad donde se alojan la laringe y los primeros anillos traqueales (Fig. I 10B).

A cada lado del extremo medio anterior del cuerpo se distingue un proceso lateral anterior, plano y lobular, cuyo borde anterior es irregular a causa de la existencia de proyecciones digitiformes (Fig. I 10B). Estas proyecciones no están aún en CL-20, CL-21, CL-22-1, CY-17/18-1, CY-17/18-2, CY-17/18-3, CY-18-1, CY-18-2, CY-19, y su desarrollo comienza en CL-22-2 y CY-20 (Fig. I 10C). Entre el extremo anterior y cada proceso lateral anterior existe una muesca que comienza a desarrollarse en CY-19 y CL-22-2 (Fig. I 10C). Ésta resulta más redondeada en los embriones de *Caiman latirostris* que en los de *C. yacare*, en los cuales presenta bordes más angulosos (Fig. I 10D). El extremo medio anterior del cuerpo hioideo también exhibe proyecciones digitiformes como las descritas para los procesos laterales anteriores. El número y grado de desarrollo en extensión de esas proyecciones varía intraespecíficamente, independientemente del estadio de desarrollo. No obstante, todo el contorno anterior del hioides, conformado por el borde anterior de los procesos laterales anteriores y del extremo medio anterior del cuerpo hioideo, es curvo en *C. latirostris* y en estadios tempranos de *C. yacare* (CY-17/18-1, CY-17/18-2, CY-17/18-3, CY-18-1, CY-18-2, CY-19), y se vuelve aproximadamente plano en los demás ejemplares de *C. yacare* (Figs. I 10A y I 10E).

El cuerpo hioideo del ejemplar juvenil de *Caiman yacare* (MLP-R.6492) (Fig. I 11A; no estudiado en juveniles de *C. latirostris*) es similar al de los estadios pre-eclosionales estudiados. Las diferencias más destacables entre juveniles y embriones de esta especie son que la curvatura del margen anterior es ligeramente mayor, las proyecciones digitiformes no son tan evidentes y, a causa de la edad, presentan áreas de calcificación. Una de estas áreas, con forma de “U”, abarca tanto el margen posterior como los laterales del cuerpo

hioideo, mientras que la otra, de forma oval, se ubica anterior a la concavidad donde articula cada cuerno branquial I.

La región lateral del cuerpo hioideo, comprendida entre los procesos laterales anteriores y posteriores, es ligeramente irregular en los embriones de ambas especies. El extremo posterior del cuerpo hioideo presenta una muesca redondeada que define dos procesos laterales posteriores cortos y redondeados. La muesca es, en general, más amplia y menos profunda en *Caiman latirostris* (Fig. I 10A), generando así diferente grado de desarrollo de dichos procesos en ambas especies (Fig. I 10). Casi todos los embriones de *C. yacare* (excepto los individuos de los estadios 17/18, 18 y algunos individuos de los estadios 22 y 23) presentan forámenes en el cuerpo hioideo. Éstos son de tamaño variable y pueden aparecer unilateralmente (Fig. I 10E), tanto a la derecha como a la izquierda (en caso de presentarse solo uno), o en ambos lados (cuando son dos) en la región anterior, central o posterior del cuerpo hioideo (Fig. I 10D). Solo algunos individuos de *C. latirostris* (CL-20, CL-22-2, CL-22-3 y CL-23-2) presentan un foramen medio y anterior (Fig. I 10C).

**Cuerno Branquial I.** Es una estructura par que articula entre el proceso lateral anterior y la región lateral anterior del cuerpo hioideo. En todos los estadios observados de ambas especies el cuerno branquial I se presenta como un elemento completamente separado pero articulado con el cuerpo hioideo. Su forma es de varilla cilíndrica en sus tres cuartos proximales de extensión y expandido y plano a nivel distal. El extremo distal del cuerno branquial I es ahusado en *Caiman yacare* (excepto en cuatro ejemplares donde se dilata levemente) (Fig. I 10E) mientras que presenta distintos grados de ensanchamiento en *C. latirostris* (Fig. I 10B). El margen medial del cuerno branquial I en la mayoría de los embriones de ambas especies presenta un angostamiento entre la sección cilíndrica y plana (Fig. I 10E). El grado de desarrollo de la misma varía sin relación con la especie o el estadio. Adicionalmente, en cinco ejemplares de *C. yacare* (n total= 34) y en tres de *C. latirostris* (n total= 37) se observa una muesca ubicada sobre el margen medial del cuerno branquial I, posterior al angostamiento ya descrito (Fig. I 11B).

La osificación pericondral de la diáfisis del cuerno branquial I comienza a partir del estadio 22 en ambas especies evidenciándose a través de la aparición de un área sin tinción

(Fig. I 10E), y a partir del estadio 23 se acentúa este proceso mediante la toma de coloración rojiza que se va extendiendo progresivamente hacia la epífisis. Al finalizar el desarrollo embrionario, estos cuernos no osifican totalmente (Fig. I 10B). El ejemplar juvenil de *Caiman yacare* (MLP-R.6492) (Fig. I 11A) muestra osificación completa de todo el tramo proximal del cuerno, que es el que se corresponde con la sección cilíndrica del mismo. En su extremo distal se observa una pequeña zona calcificada, ubicada en la porción más lateral del cuerno branquial I.

### Cartílagos laríngeos y tráquea

La laringe de las especies estudiadas, como es en general para tetrápodos no mamíferos, consta de un cartílago aritenoides par y un cartílago cricoides (*sensu* Göppert, 1900) impar. Si bien la tráquea no es estrictamente una estructura craneana, su primera porción se encuentra en estrecha relación con la laringe, motivo por el cual se describe en esta sección.

Los cartílagos aritenoides y cricoides se hacen evidentes a partir del estadio 20 de *Caiman yacare* y 22 de *C. latirostris*. El cartílago cricoides se aloja en la concavidad del cuerpo hioideo, ventral a los cartílagos aritenoides (Fig. I 10B), y en los primeros estadios observados, se encuentra abierto dorsalmente. Su área ventral, que apoya en la placa hioidea, es plana y está expandida. Éste área se adelgaza (en sentido anteroposterior) hacia cada lateral y crece dorsalmente en forma de dos procesos que terminan libres (Fig. I 12A). A partir del estadio 24 en *C. yacare* y del estadio 23 en *C. latirostris* estos extremos libres muestran un crecimiento en forma de lengüeta que se va prolongando medialmente hasta contactar en la línea media al final del desarrollo, conduciendo al cierre medio dorsal del cricoides (Fig. I 12B). El extremo anteroventral del cricoides presenta tres proyecciones anteriores (una media y dos laterales) de similar longitud (Fig. I 12C) presentes desde el estadio 22. A partir del estadio 23 de ambas especies se nota que las proyecciones laterales son más largas que la proyección media (Fig. I 12B).

La cara posteroventral del cartílago cricoides presenta una muesca sujeta a variación entre ambas especies. En el caso de *Caiman latirostris*, esta muesca se observó únicamente en cuatro embriones del estadio 22 (CL-22-4, CL-22-5, CL-22-6 y CL-22-7) y luego

desaparece. Solo cuatro embriones de esta especie (CL-22-8, CL-22-9, CL-22-10, CL-22-11) presentan una traza de dicha muesca en forma de línea media o sutura. La muesca de *C. yacare* es más amplia y se observa durante todo el desarrollo embrionario (Fig. I 12B).

Los cartílagos aritenoideos de los primeros estadios estudiados de ambas especies están conformados por una varilla cuyo eje mayor corre en sentido anteroposterior respecto al cuerpo hioideo y cuyos extremos se encuentran expandidos (Fig. I 12C). Se ubican dorsales y ligeramente anteriores respecto del cricoides. A partir del estadio 23 en *Caiman latirostris* y 22 en *C. yacare*, en el extremo anterior se empieza a observar el crecimiento de una proyección que se va curvando ventroanteriormente quedando así constituida la morfología definitiva de cada cartílago aritenoideo hasta el momento de la eclosión (Fig. I 12D).

Los anillos traqueales son abiertos dorsalmente y se disponen inmediatamente por detrás del cartílago cricoides sin contactarlo (Fig. I 10B). Comienzan a desarrollarse en el estadio 22 de *Caiman latirostris* (observada solo en CL-22-10 y CL-22-11 de este estadio) y en el estadio 23 de *C. yacare* (excepto CY-23-1, CY-23-3, CY-23-4). A partir del estadio 24 ya está presente en todos los embriones estudiados de ambas especies. Algunos individuos de las dos especies presentan un pequeño nódulo cartilaginoso en la parte media ventral del primer anillo traqueal que suele estar poco desarrollado y limitado a la porción más ventral de los mismos (Fig. I 12E). En *C. latirostris* se verificó la secuencia de desarrollo de los anillos los cuales comienzan a desarrollarse de ventral a dorsal en sentido anteroposterior (esto último no pudo apreciarse en *C. yacare*). Los anillos traqueales de ambas especies estudiadas permanecen abiertos dorsalmente durante todo el desarrollo embrionario (Fig. I 10B) así como también en el juvenil analizado de *C. yacare*.

Aunque los anillos permanecen siempre independientes unos de otros, se han encontrado individuos de ambas especies en los cuales algunos anillos emiten una prolongación cartilaginosa que establece contacto con el anillo consecutivo (Fig. I 12E). También se observó que algunos anillos se bifurcan en sus extremos, independientemente de su posición en la tráquea y de la especie (Fig. I 10B).

### **I.3.1.1.2.Osteocráneo**

#### **I.3.1.1.2.1.Consideraciones generales sobre la osificación craneana de ambas especies**

La base de la secuencia de osificación de *Caiman latirostris* no pudo resolverse claramente ya que en el estadio más temprano del cual se dispone (20, n=1) aparecen en simultáneo varias osificaciones (premaxilar, maxilar, nasal, lagrimal, prefrontal, frontal, yugal, cuadradoyugal, postorbital, escamoso, endopterigoides, dentario, angular, surangular, esplenial) que seguramente vinieron acumulándose en estadios previos. Por este motivo, y dada la falta de varios especímenes en ese estadio, no pudo resolverse su secuencia de osificación y definirse si aparecen en este estadio o antes.

La mayoría de los huesos dérmicos de ambas especies, salvo los palpebrales, osifican previamente al estadio 23 (Tabla I 2). A partir de este estadio osifican la mayoría de los huesos condrales con excepción del cuadrado que aparece antes (estadio 22) en ambas especies, y el basioccipital y exoccipital que aparecen previamente solo en *Caiman latirostris*.

Los dientes en formación, no erupcionados, aparecen en el estadio 19 de *Caiman yacare* y ya están presentes en el primer estadio de *C. latirostris* (estadio 20). Son estructuras pequeñas y cónicas que van aumentando de tamaño a medida que el embrión crece y en el estadio 23 de ambas especies osifican (adquieren tinción rojiza).

#### **I.3.1.1.2.2.Generalidades del osteocráneo adulto de ambas especies**

A continuación se describe en forma general el cráneo y mandíbula óseos de especímenes adultos de *Caiman latirostris* y *C. yacare*. Para una descripción más detallada y comparada de la osteología craneana de *C. latirostris* ver Bona y Desojo (2011) y Barrios (2013). El contorno general y las principales estructuras del osteocráneo de ambas especies, su variación interespecífica y su modificación a lo largo de la ontogenia post-eclosional se analizan y describen en el *Capítulo II* de esta tesis.

En vista dorsal (Fig. I 13A y B), el cráneo adulto de ambas especies es en general de contorno triangular. La tabla craneana presenta márgenes laterales rectos y divergentes en

sentido posterior, y en general los procesos laterales de los escamosos son cortos y están orientados posterolateralmente. El margen posterior de la tabla es recto y transversal, las fenestras supratemporales son, en general, pequeñas (más pequeñas que las órbitas) y subcirculares, levemente alargadas anteroposteriormente. Están delimitadas medialmente por el parietal y lateralmente por el postorbital (anterior) y el escamoso (posterior). La fenestra infratemporal es de contorno triangular y su largo anteroposterior es aproximadamente la mitad del de las órbitas. Ventralmente está delimitada por el yugal (anterior) y el cuadradoyugal (posterior), el cual se extiende formando el margen posterior de esta fenestra sin alcanzar su esquina dorsal. Las órbitas son ovaladas, con el eje anteroposterior mayor y se encuentran delimitadas medialmente por el frontal. El reborde interorbitario es lateralmente cóncavo determinando un istmo pronunciado. Los márgenes mediales de las órbitas se encuentran levemente elevados de manera tal que la superficie del frontal es cóncava en su línea media. En *Caiman latirostris* el borde medial de la órbita determina una cresta bien pronunciada (cresta preorbitaria), que se extiende en sentido anterior y lateral, involucrando la superficie dorsal del prefrontal, lagrimal y maxilar; estas crestas están ausentes en *C. yacare* (Fig. I 13A y B). Por delante de las órbitas se presenta una cresta transversal que en ambas especies tiene un contorno en forma de "U" (cresta antorbital), y es anteriormente cóncava. El hocico es ancho en *C. latirostris* y más aguzado en *C. yacare* y los dientes inferiores perforan los premaxilares con frecuencia en *C. yacare* (Fig. I 13A y B).

En vista palatal (Fig. I 13C y D), las fenestras palatinas son ovaladas, con el extremo anterior más angosto que el posterior y se encuentran delimitadas (aunque esta condición es variable en ambas especies, ver *Capítulo II*) por los palatinos (medial y posteriormente), los maxilares (anterior y anterolateralmente), los pterigoides (posteriormente) y los ectopterigoides (posterolateralmente). En el sector anterior del paladar se encuentra el forámen incisivo o palatino, el cual en ambas especies está delimitado por los premaxilares. El paladar óseo secundario está formado por la unión en la línea media de los premaxilares, maxilares, palatinos y pterigoides. Los pterigoides delimitan las coanas secundarias y detrás de éstas se encuentran las aberturas de los tubos de Eustaquio medios, delimitadas por el

basiesfenoides (anterior) y el basioccipital (posterior). Ambas especies presentan cinco dientes en el premaxilar (el cuarto es el de mayor tamaño) y un número de dientes en el maxilar que varía dentro de cada especie, de 12 a 13.

En vista occipital (Fig. I 13E y F), el margen dorsal de la tabla occipital es levemente cóncavo y lateralmente oblicuo a nivel de las proyecciones laterales de los escamosos, cuyo borde dorsal se inclina lateroventralmente. Las proyecciones paraoccipitales del complejo exoccipital-opistótico son horizontales y lateralmente cortas. El supraoccipital es bajo y ancho, de contorno pentagonal y forma el margen ventromedial de las reducidas fenestras post-temporales. El foramen magno está delimitado por los exoccipitales (dorsal y lateralmente) y por el basioccipital (ventralmente). Los exoccipitales (complejo exoccipital-opistótico) se unen por sutura en la línea media y dorsalmente al foramen magno y, al igual que en otros Caimaninae, se proyectan ventralmente, lateral a las tuberas basioccipitales. Lateralmente al foramen magno abren los forámenes para la salida de ambas ramas del hipogloso (XII 1 y 2) y el foramen metótico para el paso de los nervios glossofaríngeo, vago y espinal accesorio (IX, X, XI). Ventral y lateralmente a éstas se encuentra el foramen carotídeo, para la entrada de las arterias carótidas internas.

La superficie externa de los huesos dérmicos en ambas especies se encuentra ornamentada con crestas y hoyos conspicuos y uniformes, determinando un patrón comúnmente presente en caimaninos actuales. Esta ornamentación es menos pronunciada en la mandíbula, donde los hoyos son amplios y evidentes en la superficie lateral del angular y del surangular (Fig. I 14A).

El número de dientes dentarios varía dentro de cada especie, de 17 a 19. La extensión de la sínfisis mandibular también es variable y se extiende hasta el alvéolo 5° o hasta entre los alvéolos 5° y 6°. Como en otros caimaninos, el margen dorsal del dentario en vista lateral presenta dos flexuras o concavidades entre los puntos donde implantan los dientes de mayor tamaño, la primera está entre los dientes 1° y 4°, y la segunda entre los dientes 4° y 11°. La fenestra mandibular externa está delimitada por el dentario (anterior y anteroventralmente), el angular (posteroventralmente) y el surangular (posterodorsalmente) (Fig. I 14A). La fenestra mandibular interna está delimitada por el

angular (ventralmente), el articular (posterior y posteroventralmente) y el coronoides (anterior y anteroventralmente) (Fig. I 14B). El foramen intermandibular caudal es ovalado, de posición horizontal y está delimitado por el angular (posteriormente) y el esplenial (anteriormente).

### **I.3.1.1.2.3.Descripción del desarrollo embrionario de los huesos craneanos de ambas especies, secuencia de osificación y estructura adulta**

#### *Huesos dérmicos del techo craneano y circumorbitales*

**Nasal.** Osificación dérmica par que aparece en el estadio 20 de ambas especies (Fig. I 15A; Tabla I 2). Inicialmente es detectable por ser un área de textura rugosa ubicada dorsal al cartílago parietotectal, al cual acompaña a medida que se produce el crecimiento. Tiene forma de lámina, con su borde medial paralelo a la línea media y su borde lateral ligeramente divergente de la línea media en sentido posterior. Acompaña el crecimiento de la región orbitotemporal mediante un arqueamiento y elevación de su porción posterior. En el estadio 22 comienza a teñirse de rojo en toda la superficie excepto su contorno (Fig. I 15B) y en el estadio 23 ya está completamente teñido. La osificación continúa acentuándose en los próximos estadios. En varios ejemplares del estadio 23 de ambas especies, no son claros los contactos con el premaxilar, prefrontal, lagrimal y maxilar (Fig. I 15C). En el estadio 25 de ambas especies contacta ampliamente con el premaxilar y forma el borde posterior de la narina. Nunca se ve el contacto completo medial entre nasal derecho e izquierdo en ambas especies (Fig. I 15D). En adultos cada nasal es un hueso elongado y angosto que se extiende anteroposteriormente en el sector medio del hocico (Fig. I 13A y B). Presentan márgenes laterales que convergen anteriormente y contactan con el maxilar. Forman el techo del conducto nasopalatino y posteriormente se solapan con el frontal.

**Frontal.** Osificación dérmica par que aparece como área de textura rugosa en el estadio 20 de ambas especies (Tabla I 2). Su centro es laminar, delgado y alargado, y se ubica a la altura de la unión entre cartílago parietotectal y cartílago esenoetmoideo, medial al prefrontal y posteriormente sigue el contorno del borde externo del cartílago esenoetmoideo, del

plano suprasetal y de la tenia marginal. En el estadio 23 (22 de *Caiman latirostris*) empieza a teñirse de rojo y a desarrollarse medialmente, en particular su segmento posterior que va a cerrar anteriormente la bóveda craneana. Su parte anterior se solapa con el prefrontal, que lo llega a cubrir parcialmente (Fig. I 16A). El cierre de la bóveda craneana comienza en este estadio de anterior a posterior y continua hasta el estadio 25 mediante el contacto de los frontales derecho e izquierdo, primero acercándose (Fig. I 16B) para luego contactar (uniones puntuales en el estadio 24 y casi total en el estadio 25) y finalmente fusionarse sin evidenciar sutura. El segmento posterior está bien desarrollado medialmente, es bien ancho y cubre la parte anterior del techo craneano. En el estadio 25, la bóveda craneana se cierra casi totalmente a nivel del frontal (excepto en la parte posterior) en *C. latirostris* (Fig. I 16C), y en *C. yacare* los frontales permanecen ligeramente separados uno del otro (Fig. I 16D). En este estadio se ve una amplia unión con el postorbital y el parietal. No hay cambios en el estadio 27-28 de *C. latirostris*. En adultos el frontal forma gran parte del margen medial de la órbita y se proyecta anteriormente mediante un proceso que, en general, se dispone entre los prefrontales y contacta a los nasales (Fig. I 13A y B). La superficie ventral del frontal presenta un surco medial donde se aloja el tracto olfatorio. Posteriormente contacta con el parietal (en la línea media) y con el postorbital (más lateralmente).

**Parietal.** Osificación dérmica par que aparece como un área de textura rugosa durante el estadio 22 en ambas especies (Fig. I 16A; Tabla I 2). Comienza siendo un centro laminar, levemente verticalizado, y alargado que se ubica sobre el borde externo de la porción posterior de la tenia marginal y anterior del techo de la cápsula auditiva. En el estadio 23 de *Caiman yacare* (22 en *C. latirostris*) se ensancha, primero anteriormente y luego posteriormente, y se prolonga posteriormente hasta contactar con el techo sinótico. La porción anterior y más ventral de esta lámina comienza a teñirse de rojo en el estadio 22 de *C. latirostris* y 23 de *C. yacare* para luego expandirse hacía el resto de la lámina. En el estadio 23 de ambas especies (ej., CY-23-13, CY-23-14, CL-23-6) empieza a delimitar medialmente la fenestra supratemporal (Fig. I 16B). En el estadio 25, los parietales derecho e izquierdo entran en contacto por su porción posterior y en general se va cerrando el techo craneano. Hay un amplio contacto con el frontal y el postorbital anteriormente y con el

escamoso y supraoccipital posteriormente. En el estadio 27-28 de *C. latirostris* comienza a cubrirse lateralmente por el escamoso y el postorbital. Hasta el último estadio disponible de ambas especies los parietales permanecen sin fusionarse totalmente entre sí y la bóveda craneana no llega a cerrarse completamente (Fig. I 16C). La fusión probablemente ocurra luego de la eclosión. En adultos ambos parietales están fusionados formando un hueso impar y forman el margen anteromedial de la fenestra supratemporal y la pared medial de la fosa supratemporal (Fig. I 13A y B). Contacta anteriormente con el frontal, lateralmente con el postorbital (anterior) y el escamoso (posterior), y posteriormente con la porción dérmica del supraoccipital (ver más adelante).

**Prefrontal.** Osificación dérmica par que aparece como una masa tenue, casi imperceptible en el estadio 18 de *Caiman yacare* y bastante constituida en el primer estadio disponible de *C. latirostris* (Tabla I 2). Su centro se ubica sobre la porción anterior de la postconcha, a nivel del foramen epifanial, y se prolonga dorsalmente sobre el cartílago esfenoetmoideo. En el estadio 20 de ambas especies es grande y de forma piramidal, con un vértice superior dirigido medial y posteriormente que acompaña el contorno del cartílago esfenoetmoideo (Fig. I 15A) y en el estadio 22 se encuentra bien teñido. Durante el estadio 23 la base del hueso se expande conformando una superficie rectangular (Fig. I 17A). Hay una ganancia de masa en general y empieza a prefigurarse la forma que tendrá en el adulto. En este estadio se solapa con el extremo anterior del frontal, ocultándolo, lo mismo que con parte del nasal y lagrimal. En *C. latirostris* frontal y prefrontal llegan prácticamente hasta el mismo punto anteriormente y ambos contactan con nasales. Durante el estadio 24 se observa un crecimiento desde sus dos vértices basales posteriores los cuales se alargan y ahúsan (más notorio en *C. yacare*); uno lo hace posteromedialmente hacia el septo interorbitario y el otro posterolateralmente pasando por debajo del ducto lacrimonasal. En el estadio 25 de *C. yacare*, la zona que limita la órbita y contacta con el lagrimal crece en dirección al palpebral. Este último rasgo se observa recién al estadio 27-28 de *C. latirostris*. En los últimos estadios de ambas especies los prefrontales se acercan medialmente. Este acercamiento es notoriamente mayor en *C. yacare* (Fig. I 15E) que en *C. latirostris* (Fig. I 15D). En adultos cada prefrontal se ubica anteromedialmente a las órbitas y contacta

medialmente con el frontal, lateralmente con el lagrimal y anteriormente con el nasal (Fig. I 13A y B). Presenta un proceso descendente que contacta ventralmente con el palatino y el pterigoides.

**Lagrimal.** Osificación dérmica par que aparece en el estadio 19 de *Caiman yacare* y por sesgos en la muestra es recién detectado en el estadio 20 de *C. latirostris* (Fig. I 15F; Tabla I 2). Su centro se ubica lateral a la porción anterior de la postconcha a nivel del aditus conchae, dorsal al maxilar y ventral al prefrontal. En el estadio 19 es un centro pequeño, oval, perforado por el ducto lacrimonasal y levemente inclinado respecto a la horizontal. Hasta el estadio 22 en ambas especies su margen ventral se alarga hacia atrás y el ducto lacrimonasal se desarrolla bien. Durante el estadio 22 en ambas especies el ducto lacrimonasal separa dos áreas de osificación (tinción roja), una anterodorsal y otra posteroventral respecto del ducto. Ambas masas óseas se contactarán durante el estadio 23 aunque en algunos casos la tinción es tenue en la parte que rodea al ducto lacrimonasal y parecen estar separadas (Fig. I 15C). El lagrimal crece posteriormente durante este estadio y contacta con el yugal. En el estadio 25 alcanza su forma definitiva y se solapa completamente con los huesos aledaños. En el estadio 27-28 se completa el desarrollo mediante una ligera expansión del margen orbital del lagrimal (que contacta con el prefrontal) proyectándose hacia el hueso palpebral (Fig. I 15D). En adultos forma el margen anterior de la órbita, y en vista dorsal contacta medialmente con el prefrontal (posterior) y el nasal (anterior), lateralmente con el yugal y anteriormente con el maxilar.

**Postorbital.** Osificación dérmica par que es detectable por su textura, aunque sin tomar tinción rojiza, en el estadio 19 de *Caiman yacare* y por sesgos en la muestra recién detectada al estadio 20 de *C. latirostris* (Tabla I 2). Desde estos estadios presenta forma trirradiada con forma de “T” (ramas anterior, posterior y descendente), ubicado sobre el margen externo de la tenia marginal y sobre la porción anterodorsal del palatoc cuadrado. Su tinción recién es clara a partir del estadio 22 en ambas especies (Fig. I 17B). Durante el estadio 23 de *C. yacare* (22 de *C. latirostris*) se observan cambios de tamaño y relación con otros centros. Estos cambios son un crecimiento de la rama descendente, los contactos entre la rama

descendente con el yugal, de la rama anterior con el frontal y el parietal, y de la rama posterior con el escamoso y el palatoc cuadrado. En algunos ejemplares (CY-23-13, CY-23-14) se dispone formando el margen anterolateral de la fenestra supratemporal. Durante el estadio 25 de ambas especies contacta ampliamente con los huesos aledaños, excepto con el cuadradoyugal con el que aún no contacta (Fig. I 17C). En el estadio 27-28 se acentúan las curvaturas de la rama posterior (delimita anteriormente la fenestra supratemporal) y la rama anterior (que contacta con frontal y parietal) y establece contacto con el cuadradoyugal. En adultos forma la porción anterior de la barra supratemporal, el sector anterolateral de la tabla craneana y el borde y sector anterolateral de la fenestra y la pared supratemporal, respectivamente. Delimita la órbita posteriormente mediante el proceso descendente que se une por sutura al proceso ascendente del yugal. Contacta ventralmente con el yugal, posteriormente con el escamoso (dorsal) y el cuadrado (ventral), medialmente con el lateroesfenoides (ventral), el frontal (anterior) y el parietal (posterior) (Fig. I 13A y B).

**Escamoso.** Osificación dérmica par que aparece como área rugosa en el estadio 20 de ambas especies (Fig. I 17D; Tabla I 2). Se ubica sobre el margen posterodorsal del palatoc cuadrado y sobre parte de la pared dorsolateral de la cápsula auditiva. Tiene forma de escama con un vértice anterior puntiagudo (más marcado y alargado en *Caiman latirostris*). En el estadio 21 de *C. latirostris* su vértice anterior casi alcanza la rama posterior del postorbital. En el estadio 22 se expande, particularmente en su zona ventral, hasta casi alcanzar la cresta parótica. La tinción roja muy tenue aparece a nivel posterodorsal. En el estadio 23 de *C. yacare* y 22 de *C. latirostris* (CL-22-10) está bastante teñido (Fig. I 16B). Por algún motivo, en relación a los restantes huesos craneanos, es el hueso que menos se tiñe con Alizarina en *C. yacare* (ej., CY-19, CY-20, CY-23-7, CY-23-8, CY-23-10). En dos ejemplares del estadio 23 de *C. yacare* (CY-23-13, CY-23-14) delimita posterolateralmente la fenestra supratemporal y contacta con el postorbital. En el estadio 25 en ambas especies ya contacta ampliamente con el postorbital y el parietal, y la proyección medial se solapa dorsalmente sobre el parietal (Fig. I 18A). En adultos forma el sector posterior de la barra supratemporal, formando, junto con el postorbital, el margen lateral de la fenestra supratemporal (Fig. I 13A y B). Contacta dorsalmente con el parietal (medial) y el postorbital (anterior),

posteroventralmente con el supraoccipital (medial) y el exoccipital (lateral), lateroventralmente con el postorbital y cuadradoyugal (anterior) y el cuadrado (posterior). El escamoso forma parte de la pared posterior y techo de la cavidad timpánica.

**Palpebral.** Osificación dérmica par que aparece en el estadio 23 de *Caiman latirostris* en el margen anterior de la órbita, sobre el prefrontal (sin contactarlo) (Tabla I 2). Se distingue al principio como un área de textura rugosa y sin coloración azul (zona clara), de pequeño tamaño y forma triangular, oval o semicircular (Fig. I 16E). En el estadio 24 aparece la coloración rojiza y en el estadio 25 toma forma más triangular. En el estadio 27-28 son bien grandes, triangulares y están bien osificados (Fig. I 15D). En *C. yacare* solo pudo observarse en un ejemplar (CY-25-3) del último estadio. En adultos se disponen sobre prefrontal y/o lagrimal y tienen una forma aproximadamente triangular con una superficie dorsal rugosa, similar a la de los huesos adyacentes.

### Huesos de la porción occipital, paredes laterales y piso de la caja craneana

**Supraoccipital.** Osificación mixta impar cuya porción dérmica se detecta como un área rugosa sin tinción sobre el techo sinótico detrás del parietal y medial al escamoso en el estadio 23 de ambas especies (Fig. I 18B; Tabla I 2). Su osificación continúa y se visualiza mediante su tinción con Alizarina en el mismo estadio en ambas especies y toma forma de placa rectangular. En el estadio 24 y 25 se extiende la osificación entrando en contacto dorsalmente con el parietal (anterior), lateralmente con el escamoso y ventralmente con el epiótico (Fig. I 18A). En los últimos estadios de cada especie comienza a osificar la porción condral que queda expuesta en la tabla occipital y se reduce a un pequeño anillo dispuesto entre exoccipitales y la porción dérmica del supraoccipital. Recién en el estadio 27-28 de *Caiman latirostris* comienza a osificar la porción del arco occipital que aún restaba entre supraoccipital y escamoso (Fig. I 16C). En adultos el supraoccipital en vista occipital (porción condral) es de contorno pentagonal (Fig. I 13E y F), forma el margen medial de las fenestras postemporales que constituyen el paso de las arterias y venas orbitotemporales (Sedlmayr, 2002), y contacta ventrolateralmente con el exoccipital y dorsolateralmente con el

escamoso. Como en otros Caimaninae este hueso se extiende en la superficie posterior de la tabla craneana y en vista dorsal contacta con el parietal anterolateralmente y el escamoso posterolateralmente. Su superficie dorsal es levemente cóncava.

**Complejo exoccipital-opistótico (otoccipital).** El **exoccipital** es un hueso par que osifica condralmente en los arcos occipitales. Aparece como una zona sin tinción en el estadio 21 de *Caiman latirostris* y 22 de *C. yacare* (Fig. I 1B; Tabla I 2). Su osificación continúa y se hace visible mediante su tinción con Alizarina en el estadio 22 de *C. latirostris* y 23 de *C. yacare* (Fig. I 19A). Se ubica ventrolateral al foramen magno. Durante el estadio 23 de ambas especies comienza a rodear los forámenes hipoglosos, la porción posterior del proceso subcapsular y los laterales del foramen magno (Fig. I 19B). Desde el estadio 24 de ambas especies se extiende ampliamente la osificación y desde el estadio 25 prácticamente adquiere su forma definitiva a pesar de que nunca contacta con supraoccipital y basioccipital (línea clara). En el estadio 24 de ambas especies entra en contacto con el cuadrado y comienza a delimitarse un gran foramen (foramen metótico sumado probablemente al carotídeo, para la salida de los nervios craneanos IX, X, XI) y dos pequeños (para la salida del nervio craneano XII) que quedan dispuestos ventrolaterales al foramen magno (Fig. I 20A). En adultos, en vista occipital, el complejo exoccipital-opistótico se extiende horizontalmente formando un proceso paraoccipital corto (Fig. I 13E y F) y contacta dorsalmente con el escamoso (lateral) y el supraoccipital (medial), ventralmente con el cuadrado (lateral) y el basioccipital (medial), y delimita lateral y dorsalmente al foramen magno, donde contacta por sutura a su contralateral en la línea media. Lateralmente al foramen magno se observan tres forámenes, dos más pequeños y mediales para el paso de las ramas del nervio hipogloso XII, ramas 1 y 2, y otro de mayor tamaño, el foramen metótico, para el paso de los nervios IX, X y XI, y la vena yugular. De posición lateral y ventral al foramen magno se encuentra el foramen carotídeo para el paso de la arteria carótida interna. Lateralmente y a nivel de la sutura con el cuadrado, abre el canal cráneocuadrado, el cual se extiende entre ambos huesos, desde el proceso paraoccipital hasta la cavidad del oído medio. Por este canal pasan las ramas del nervio facial y vasos

sanguíneos (véanse Iordansky, 1973; Sedlmayr, 2002). En vista lateral contacta ventralmente con el cuadrado (dorsal) y el basiesfenoides (ventral).

El **opistótico** es una osificación condral par de la región posteroventral medial de la cápsula auditiva que aparece teñida de rojo en el estadio 24 de *Caiman yacare* y 25 de *C. latirostris* (Tabla I 2). En estos estadios la osificación se extiende y contacta con el exoccipital, aunque no es claro si en este momento se fusiona a éste o no. Inclusive en los últimos estadios de cada especie la osificación del opistótico no es total. En adultos el opistótico está totalmente fusionado con el exoccipital formando el complejo exoccipital-opistótico descrito más arriba.

**Basioccipital.** Osificación condral, impar en origen, que aparece en el estadio 21 de *Caiman latirostris* y 22 de *C. yacare* como una zona sin tinción azul (Fig. I 1B; Tabla I 2). Su osificación continúa y se evidencia mediante su tinción con Alizarina en el estadio 22 en *C. latirostris* y 23 en *C. yacare*. Se ubica en la porción posterior de la placa basal a cada lado de la notocorda, sin llegar a delimitar el foramen magno (Fig. I 19A). En su crecimiento se extiende anteriormente hasta la porción anterior de la placa basal. Durante los estadios 24 y 25 de ambas especies su centro crece hacia los laterales mientras que en el estadio 25 su crecimiento anterior produce un solapamiento con el complejo basiesfenoides-paraesfenoides. Está muy próximo al exoccipital pero nunca lo contacta (Fig. I 20B). En adultos, en vista occipital (Fig. I 13E y F) es de contorno aproximadamente hexagonal y contacta ventralmente al basiesfenoides, delimitando las aberturas de salida de los canales de Eustaquio medios (mediales y de mayor tamaño) y laterales. Lateral y dorsalmente contacta a los exoccipitales. Forma el cóndilo occipital y el margen medio ventral del foramen magno, y se proyecta ventralmente en un par de tuberas basioccipitales. Se extiende anteriormente formando la porción posterior del piso de la cavidad cerebral, donde contacta anteriormente con el basiesfenoides.

**Basiesfenoides-Paraesfenoides (Parabasiesfenoides).** Osificación mixta cuya porción dérmica se detecta en el estadio 20 de *Caiman yacare* y 21 de *C. latirostris* (Fig. I 20C; Tabla I 2). Aparece como un área impar, rugosa, por delante del extremo libre de la notocorda,

ubicada sobre la línea media entre las trabéculas a la altura de la fenestra hipofisaria. De Beer (1937) considera a esta osificación dérmica como la porción más anterior del paraesfenoides (homóloga al vómer de mamíferos). Recién en el estadio 22 de ambas especies se evidencia su osificación (porción dérmica) mediante la tinción con Alizarina. En el estadio 23 de *C. yacare* y 22 de *C. latirostris* presenta forma de placa redondeada (Fig. I 19A) y, en algunos ejemplares, con una proyección ventral dirigida hacia atrás (paredes de la fosa pituitaria). En un ejemplar de *C. yacare* (CY-23-14) de este estadio se nota su crecimiento posterior ocupando toda el área determinada en el espacio de la fenestra hipofisaria. En el estadio 24 de *C. yacare* y 23 de *C. latirostris* la porción dérmica del basiesfenoides se une a la osificación condral del proceso basitrabecular, resultando en una osificación dérmica y condral del basiesfenoides. El basiesfenoides (porción condral y dérmica) contacta y se fusiona en algunos ejemplares (ej., CY-24-3, CY-24-4, CL-24-2, CL-25-2) con el paraesfenoides (porción basitemporal par según de Beer, 1937). Luego de este contacto con el paraesfenoides, se forma una gran estructura ósea que crece anteriormente cubriendo las trabéculas y posteriormente cubriendo la porción anterior de la placa basal, y delimitando anteriormente la apertura para las trompas de Eustaquio medias. Durante este proceso el basiesfenoides y el paraesfenoides se unen a los pterigoides. En el estadio 25 y 27-28 ya no es posible identificar los componentes de esta superestructura (Fig. I 20B). En adultos el basiesfenoides forma la porción anterior del piso de la cavidad cerebral y se extiende anteriormente dentro del espacio interorbitario a modo de proceso vertical (rostro) de forma subtriangular y paralelo al plano sagital. Si bien se encuentra prácticamente cubierto por los huesos adyacentes (ej., basioccipital, pterigoides), en vista occipital queda expuesta una pequeña porción, que se une por sutura al basioccipital (dorsalmente) y a los pterigoides (ventralmente).

**Proceso basitrabecular.** Osificación par del cartílago del mismo nombre que osifica (sin tinción primero y luego toma Alizarina) en el estadio 23 de ambas especies (Tabla I 2). La osificación ocurre en la zona de unión a cada trabécula y luego se extiende posteriormente hacia el resto del proceso y anteriormente hacia las trabéculas (Fig. I 19B). En algunos ejemplares de este estadio de ambas especies (CY-23-11, CY-23-14, CL-23-6, apenas en CY-

23-10 e CY-23-12) se observa al paraesfenoides (dérmico y par), que es ventral a los procesos basitrabeculares y que finalmente va a contactar, junto con el basiesfenoides, con el endopterigoides (CY-23-13, CY-23-14, CL-23-6, CL-23-7). Como ya se mencionó, en el estadio 24 de *Caiman yacare* (23 de *C. latirostris*) el paraesfenoides crece y se une (fusión en CY-24-3, CY-24-4, CL-24-2) dorsalmente con el basiesfenoides y ventralmente con el endopterigoides, formando una gran estructura ósea, la cual empieza a crecer anterior y posteriormente para, en el estadio 25, solaparse con el basioccipital (Fig. I 20B). No hay otros cambios en el estadio 27-28 de *C. latirostris*. En adultos, tanto el basicráneo como el piso donde apoya el tabique interorbitario están cubiertos ventralmente por el paladar secundario óseo formado por palatinos y pterigoides (y anteriormente por maxilar y premaxilar). En vista lateral se observa un proceso cultriforme en forma triangular orientado verticalmente y proyectado en el espacio interorbitario.

**Lateroesfenoides.** Osificación condral par de la zona media de la pila antótica que aparece teñida de roja en el estadio 24 de ambas especies (Tabla I 2). En el estadio 25 la osificación comienza a extenderse dorsal y ventralmente por los pilares. En el estadio 27-28 ambos centros entran en contacto ventralmente y la osificación es casi total. En adultos, el lateroesfenoides forma la pared anterolateral de la cavidad cerebral y se extiende dorsalmente formando el sector anteroventral de la pared medial de la fosa supratemporal. En vista lateral contacta externa y posteriormente con el cuadrado, delimitando anteriormente la abertura externa de la fosa del nervio trigémino, e interna y posteriormente con el proótico, delimitando anteriormente el foramen trigémino. Ventralmente contacta con el pterigoides (posterior) y el basiesfenoides (anterior). Lateralmente presenta un proceso lateral y descendente que en la mayoría de los ejemplares se une por sutura al pterigoides, y separa el paso de la rama oftálmica (V1) del trigémino (anterior) de las ramas maxilar (V2) y mandibular (V3) (posterior) de este nervio. El lateroesfenoides también presenta un proceso posterior, más ancho que el lateral, que se une por sutura al cuadrado y delimita al nervio supraorbital (ver Holliday y Witmer, 2009, para una descripción más detallada y comparada del lateroesfenoides en cocodrilos).

**Proótico.** Osificación condral par de la porción anteroventral medial de la cápsula auditiva que aparece teñida de rojo en el estadio 23 de *Caiman yacare* y 25 de *C. latirostris* (Tabla I 2). En el estadio 24 de *C. yacare* y 25 de *C. latirostris* la osificación se extiende sobre el pilar que une la cápsula ótica con la placa basal. Inclusive en los últimos estadios de cada especie la osificación no es total. En adultos, al igual que en otros cocodrilos, el proótico no es visible externamente aunque forma el borde posterior del foramen trigémino.

**Epiótico.** Osificación condral par de la pared posterodorsal de la cápsula auditiva que aparece teñida de rojo en el estadio 23 de ambas especies (Tabla I 2). En el estadio 24 y 25 se expande la osificación y contacta con el supraoccipital. Inclusive en los últimos estadios de cada especie la osificación no es total. En adultos los epióticos se unen al supraoccipital y no son visibles en vista externa. Los huesos perióticos opistótico (posterior), proótico (anterior) y epiótico (dorsal) contienen al laberinto del oído interno y forman la pared medial de esta parte del oído, la cual se proyecta hacia la cavidad cerebral (eminencia vestibular); a este nivel pueden apreciarse la unión por sutura ente estos tres huesos.

### Huesos dérmicos del paladar y arcada externa de la mandíbula superior

**Vómer (prevómer).** Osificación dérmica par, laminar, que aparece en el estadio 21 en *Caiman yacare* y 22 en *C. latirostris* (Fig. I 20D; Tabla I 2). Se ubica ventral y lateral al septo nasal, detrás del cartílago paraseptal y anterior al endopterigoides. Osifica en el estadio 22 de ambas especies. En el estadio 23 de *C. yacare* (22 en *C. latirostris*) desarrolla una leve concavidad apreciable solo en vista ventral y se ensancha y alarga ligeramente, acercando su superficie ventral al maxilar (anteriormente), al palatino y al endopterigoides (posteriormente). En el estadio 23 de ambas especies comienza a establecerse un contacto amplio con maxilar, palatino y endopterigoides tomando la forma definitiva (Fig. I 19B). En el estadio 25 de *C. yacare* y 27-28 de *C. latirostris* queda completamente tapado por el maxilar y el palatino (Fig. I 19C) al igual que ocurre en los adultos.

**Palatino.** Osificación dérmica par que aparece como área rugosa en el estadio 20 de *Caiman yacare* y 21 de *C. latirostris* (Tabla I 2). Su forma es de varilla, alargada

anteroposteriormente, ubicado a cada lado de la trabécula común, justo por delante del endopterigoides. Anteriormente se extiende hasta el nivel de la porción anterior de la postconcha. En el estadio 22 comienza a teñirse de rojo y, a medida que su porción anterior se proyecta lateralmente como un abanico, comienza a delimitar medial y anteriormente lo que será la fenestra palatina (=suborbitaria) (Fig. I 20D). En el estadio 23 de ambas especies esta fenestra queda circunscripta pero aún no delimitada del todo. Se solapa con el maxilar y vómer anteriormente, y con el endopterigoides posteriormente. Crece dorsalmente y su margen medial continúa expandiéndose (Fig. I 19B). En el estadio 25 en *C. yacare* y 27-28 en *C. latirostris*, la fenestra palatina queda formada y delimitada casi totalmente (Fig. I 19C). En adultos ambos palatinos contactan en la línea media y forman la parte media del paladar óseo secundario (piso del conducto nasopalatino). En vista palatal (Fig. I 13C y D) contactan anteriormente con los premaxilares y posteriormente con los ectopterigoides (lateral) y los endopterigoides (medial).

**Endopterigoides (=pterigoides).** Osificación dérmica par que inicia su desarrollo como una lámina alargada anteroposteriormente, vertical, que se dispone anterior, medial y ventral al proceso pterigoideo del palatoc cuadrado, aunque sin contactarlo, y ventral al margen posterior del sistema trabécula común-trabéculas (Fig. I 20E). La manifestación de la tinción rojiza varía en ambas especies, apareciendo en el estadio 17/18 en *Caiman yacare* y ya presente en el primer estadio disponible de *C. latirostris* (probablemente aparezca antes) (Tabla I 2). En caimanes, entonces, durante los estadios 18-20 y 22 su porción posterior se expande y comba medialmente formando las dos alas del hueso (descriptas más abajo), mientras que su porción anterior se alarga y ahúsa. Aunque sin tomar tinción su presencia es clara durante los estadios 20 y 21 de *C. latirostris* en los cuales tiene una forma intermedia entre la de los estadios 17/18 y 22 de *C. yacare*. En el estadio 22, la tinción se restringe a la porción posterior en *C. yacare* mientras que en *C. latirostris* ocupa toda la longitud del hueso. Durante el estadio 23 de ambas especies se observa un crecimiento general del hueso aunque más marcado hacia medial. En este momento ya se nota que la mitad posterior tiene forma de “C” con un ala dorsal que va a contactar con el proceso pterigoideo del palatoc cuadrado y un ala ventral que va a contactar con el ectopterigoides.

En una vista ventral se observa que ambas alas, sobre todo la dorsal, se desarrollan hacia atrás tapando al paraesfenoides y medialmente cubriendo al basiesfenoides (Fig. I 19A). Desde el estadio 23 de *C. latirostris* y 24 de *C. yacare* ambas alas se unen en la línea media y forman una estructura común, compacta, mediante su unión con el basiesfenoides-paraesfenoides. Entre los estadios 23 y 24 aparece una proyección medial del ala ventral. En el estadio 25 se observa que esas proyecciones mediales se unen en la línea media dejando delimitada la abertura de las coanas secundarias (Fig. I 20B). A partir de este estadio no se observan cambios. En adultos, ambos pterigoides se encuentran unidos a lo largo de la línea media formando el sector posterior del piso y las paredes laterales del ducto nasopalatino (medial) y el piso de la fosa o cavidad que aloja a la musculatura aductora (lateral). Como en otros Crocodylia, las coanas secundarias abren en el tercio posterior del área formada por los pterigoides y se encuentran completamente delimitadas por éstos. Las coanas presentan un contorno en forma de corazón, y en su interior están divididas en la línea media por un septo óseo formado por los pterigoides, el cual no alcanza en altura al borde de la coana. Posterodorsalmente los pterigoides se proyectan dorsalmente y se unen por sutura al lateroesfenoides (anterior), cuadrado (medio) y basiesfenoides (posterior).

**Ectopterigoides (=transpalatino *sensu* de Beer).** Osificación dérmica par y trirradiada (con ramas anterolateral, posterolateral y medial) que aparece en el estadio 20 de *Caiman yacare* y 21 de *C. latirostris*, en forma de un área de textura rugosa (Tabla I 2). Se ubica lateral y anterior al endopterigoides y se intercala entre este último y el maxilar. Sus ramas anterolateral y posterolateral forman parte del margen de la quijada superior y su rama medial queda próxima al endopterigoides. En el estadio 22 la tinción rojiza de este hueso comienza a extenderse por toda su superficie. En el estadio 23 es bastante masivo (Fig. I 19C). Su rama anterolateral se solapa con el maxilar, la posterolateral con el yugal y la medial, ahora ensanchada, con el endopterigoides. En este estadio termina de delimitar la fenestra palatina posterolateralmente y ya toma su forma definitiva. En estadios subsiguientes no se registran cambios (Fig. I 19C). En adultos, y al igual que en otros Crocodylia, el ectopterigoides delimita posterolateralmente la fenestra palatina y contacta

lateralmente al maxilar (anterior), al yugal (medio) y al proceso descendente del postorbital (posterior), y medialmente al pterigoides.

**Premaxilar.** Osificación dérmica par que aparece como área de textura rugosa en el estadio 21 de *Caiman yacare* y ya se encuentra presente en el primer estadio disponible de *C. latirostris* (Fig. I 15G; Tabla I 2). Tanto en vista dorsal como lateral puede verse que ocupa la región lateral e inferior de la fenestra narina y de la cúpula nasal. En el estadio 22 de ambas especies, a medida que su región anterior crece medialmente, se ventraliza respecto a la cúpula nasal y comienza a tomar tinción roja (Fig. I 15H). En este estadio (23 de *C. latirostris*) el margen posterior se curva hacia arriba comenzando a cerrar lo que va a ser la fenestra narina, sobrepasando la altura del cartílago parietotectal y casi contactando con los nasales. En el estadio 23 de *C. yacare* (22 de *C. latirostris*) está bastante teñido y se observan claramente los alvéolos dentarios. En el estadio 23 de ambas especies comienza el contacto dorsal con los nasales y con el maxilar (Fig. I 15C). En el estadio 24 de *C. yacare* (23 de *C. latirostris*), el premaxilar está extendido ventralmente contactando posteriormente con el maxilar, aunque sus límites no son claros aún. El proceso prenasal se distingue incluso en los embriones más avanzados (estadio 25 de *C. yacare* y 27-28 de *C. latirostris*), donde atraviesa el foramen incisivo que queda bien delineado en estos estadios (Fig. I 15I). En el estadio 25 de *C. yacare* y 27-28 de *C. latirostris* las porciones posterior y medial de los premaxilares se proyectan aún más en sentido medial y anterior, montándose sobre el nasal y cerrando más la narina (Fig. I 15D). El contacto con el maxilar se hace bien notorio. En adultos, en vista dorsal, el premaxilar contacta posteriormente con el maxilar y posteromedialmente con el nasal. En vista palatal, los premaxilares contactan en la línea media y con los maxilares posteriormente. También forman el sector anterior del paladar secundario óseo, delimitan al foramen incisivo y presentan cinco dientes, de los cuales el 4° es el de mayor tamaño. Los dientes mandibulares 1° y 4°, al ocluir, se ubican en un hueco o concavidad de la superficie palatal del premaxilar, medial a la hilera alveolar, entre el primer y segundo diente maxilar (1° diente dentario), y en contacto con la sutura premaxilar-maxilar (4° diente dentario). El primer hueco puede ser tan profundo que en algunos

ejemplares de ambas especies llega a perforar completamente al premaxilar, por delante (*C. yacare*) o por dentro (*C. latirostris*) de la fosa narina.

**Maxilar.** Osificación dérmica par que aparece como estructura rugosa, no teñida, a partir del estadio 19 de *Caiman yacare* y ya está presente en el primer estadio disponible de *C. latirostris* (Fig. I 15G; Tabla I 2). Su centro es de forma triangular, se ubica lateral y ventral a la concha y a una porción de la postconcha y de la fenestra narina. En el estadio 20 de ambas especies su vértice posterior alcanza el nivel de la lámina orbitonasal. A medida que su centro crece (estadios 22, 23) su borde inferior va desarrollándose medialmente. La tinción rojiza es clara a partir del estadio 22 en ambas especies y comienza en su porción ventral y va extendiéndose dorsalmente. Los alvéolos, el surco alveolar posterior y los respectivos dientes en formación son notorios a partir del estadio 23 de *C. yacare* (22 en *C. latirostris*) (Fig. I 15C). Al estadio 23 de *C. yacare* (22 en *C. latirostris*) comienza a delimitar el borde lateral de la fenestra palatina, se vuelve masivo (sobre todo dorsal y lateralmente) y se solapa con el yugal, el lagrimal, el nasal, el palatino y el vómer. El solapamiento con el premaxilar ocurre en el estadio 24 de *C. yacare* y 23 de *C. latirostris*. El acercamiento a nivel palatal de los maxilares izquierdo y derecho ocurre durante el estadio 24 y prosigue hasta el estadio 25 de *C. yacare* y 27-28 de *C. latirostris*, aún sin realizar el contacto (Fig. I 19C). En adultos el maxilar contacta posteriormente con el yugal (lateral), el prefrontal (medio y dorsal), el lagrimal (dorsomedial), el ectopterigoides (ventrolateral) y el palatino (ventromedial), y medialmente contacta con el nasal (dorsal) y el otro maxilar (ventral). En vista palatal forma el sector medio del paladar secundario, la parte lateral y el piso del ducto nasopalatino, y presenta un número de dientes que varía intraespecíficamente de 12 a 13.

**Yugal.** Osificación dérmica par que aparece como un área de textura rugosa en el estadio 19 de *Caiman yacare* y, por cuestiones de muestreo, se registra recién en el estadio 20 de *C. latirostris* (Tabla I 2). Desde un comienzo presenta forma trirradiada, en “Y”, con una rama anterior bien masiva, una posterodorsal y una posteroventral (Fig. I 17E). Durante el estadio 22 de ambas especies se alarga la rama posterior y osifica todo el hueso adquiriendo tinción rojiza, la cual aparece en el centro y en la rama posterodorsal. En el estadio 23 de *C. yacare*

(22 de *C. latirostris*) la rama posterodorsal contacta con la rama descendente del postorbital mientras que la rama posteroventral lo hace con el cuadradoyugal (Fig. I 17A). El contacto yugal-lagrimal se da en el estadio 23 de *C. latirostris* y 24 de *C. yacare*. En el estadio 23 de ambas especies el yugal acentúa su osificación (se tiñe notoriamente de rojo) y la rama anterior y la posterodorsal delimitan el margen posteroventral de la órbita, delineando su forma definitiva, la cual se alcanza durante el estadio 25. En este estadio queda bien definido el contacto del yugal con cuadradoyugal, ectopterigoides, postorbital, maxilar y lagrimal (Fig. I 17F). En adultos el yugal es el hueso que delimita la órbita, ventral y posteroventralmente, y la fenestra infratemporal, ventral y ventroanteriormente. En vista lateral, contacta anteriormente al lagrimal (dorsal) y maxilar (anterior y ventral), y posteriormente al cuadradoyugal. En vista ventral contacta anteromedialmente con el maxilar (anterior) y el ectopterigoides (posterior), y posteromedialmente con el cuadradoyugal.

**Cuadradoyugal.** Osificación dérmica par que inicialmente es detectable por ser un área de textura rugosa, con forma de varilla, levemente inclinada anteriormente. Aparece en el estadio 20 de ambas especies, se ubica lateral y anterior a la porción más ventral del palatocadrado (Tabla I 2). Es un centro bastante plano, expandido ventralmente hasta lograr un aspecto redondeado, mientras que dorsalmente es ahusado (Fig. I 17E). En el estadio 22 de ambas especies la tinción rojiza comienza en toda su superficie. En el estadio 23 de *Caiman yacare* (22 de *C. latirostris*) se expande ligeramente y desarrolla una leve concavidad anteroventral que irá a delimitar el vértice posteroventral de la fenestra infratemporal. Aunque todavía no contacta dorsalmente con el postorbital, la forma de la fenestra infratemporal ya puede trazarse claramente. Entra en contacto con el yugal anteriormente (estadio 22 de *C. latirostris* y 23 de *C. yacare*) y con el cuadrado medialmente. En el estadio 25 todavía no contacta con el postorbital en ninguna de las especies y sí lo hace en el estadio 27-28 de *C. latirostris* (Fig. I 17F). En adultos, el cuadradoyugal forma la esquina posteroventral de la fenestra infratemporal y la mayor parte de su margen posterior. En vista lateral contacta con el yugal (ventroanteriormente) y con el cuadrado (dorsoposteriormente). En esta vista contacta dorsalmente con el

postorbital en *C. latoristris*, mientras que en *C. yacare* este contacto puede no establecerse en algunos especímenes.

Huesos derivados de la porción dorsal de los arcos hioideo y mandibular

**Cuadrado.** Osificación condral par que primero es detectable como una zona sin tinción azul (zona clara) en la porción media del palatocadrado en el estadio 22 en ambas especies (Fig. I 17B; Tabla I 2). En el estadio 23 de *Caiman yacare* (22 de *C. latirostris*) la zona media del cartílago junto con el proceso pterigoideo comienzan a teñirse de rojo. A partir de estadio 24 de ambas especies la osificación se extiende dorsal y ventralmente hasta abarcar casi todo el palatocadrado (Fig. I 17G). El borde posteroventral del cuadrado se desarrolla hasta contactar dorsalmente con el escamoso, ventrolateralmente con el cuadradoyugal y ventromedialmente con el exoccipital. Sus extremos anterodorsal y posteroventral (cara lateral) nunca osifican en *C. yacare* aunque el extremo anterodorsal si lo hace en el estadio 27-28 de *C. latirostris* (Fig. I 17F). En adultos, el cuadrado se encuentra unido mediante sutura a los huesos circundantes, con excepción de la articulación ótica (proótico; ver Holliday y Witmer, 2008). En vista lateral contacta con el cuadradoyugal, al que se solapa anteroventralmente, con el escamoso (posterodorsalmente) y por dentro del receso ótico con el postorbital (anterodorsalmente). En vista occipital se dirige ventrolateralmente y presenta dos cóndilos para la articulación con la quijada inferior. En ambas especies el cóndilo medial es de menor tamaño mientras que el lateral es mayor y más redondeado. De posición dorsal al cóndilo medial, y cerca del margen ventromedial del cuadrado se observa el foramen *aërum* (ver Brochu, 1999: 36, figuras 24C y D), para la salida del *siphonium* (Duffeau y Witmer, 2015). En esta vista contacta al complejo exoccipital-opistótico (dorsal y medialmente) y al cuadradoyugal (dorsolateralmente). En el sector más medial de la unión con el exoccipital, forma el borde ventrolateral del foramen cráneocuadrado (Fig. I 13E y F). En vista ventral contacta lateralmente con el cuadradoyugal, anteriormente con el postorbital (lateral) y medialmente con el lateroesfenoides (anterior), el pterigoides y el basiefenoides (posterior). En su superficie ventral presenta dos crestas (A y B *sensu* Lordansky, 1964) para la unión de ligamentos de la musculatura aductora.

**Columela.** Osificación condral par que se forma en el cartílago del mismo nombre. Osifica en el estadio 23 de ambas especies y se hace evidente mediante la aparición de un área sin tinción (Tabla I 2). La osificación se acentúa (coloración roja más marcada) en el estadio 23 y en los próximos estadios de las dos especies (Fig. I 17G). Solo osifica la mitad medial de la varilla que contacta con la ventana oval. No presenta cambios incluso hasta los últimos estadios de ambas especies. En adultos solo la mitad medial de la columela es la porción osificada.

### Huesos derivados y asociados a la porción ventral de los arcos hioideo y mandibular

**Dentario.** Osificación dérmica par que aparece como un área de textura rugosa en el estadio 18 de *Caiman yacare* y ya está presente en el primer estadio disponible de *C. latirostris* (Fig. I 21A; Tabla I 2). Recién en el estadio 22, la porción anterior y ventral de la cara lateral (y también dorsal en *C. latirostris*) comienza a teñirse de rojo. En el estadio 23 de ambas especies se extiende la tinción a todo el hueso y se establece la sínfisis mandibular, momento en el cual toma su forma definitiva envolviendo los dos tercios anteriores del Cartílago de Meckel (excepto la cara interna donde está el esplenial) entre la sínfisis y la fenestra mandibular externa (Fig. I 17A). En adultos el dentario se extiende en la cara lateral de la mandíbula, ocupando aproximadamente una cuarta quinta parte de su largo anteroposterior. En vista lateral forma el borde anterior, anterodorsal y anteroventral de la fenestra mandibular externa (Fig. I 14A) y contacta con el surangular dorsalmente, y con el angular, ventralmente. En vista ventral contacta con el esplenial (anterior) y el angular (posterior). En vista dorsal (Fig. I 14C) contacta con el esplenial y posteriormente con el surangular. Forma una sínfisis mandibular de largo variable (5°, 5°-6° alvéolos, ver más arriba) y presenta un número de dientes que varía de 17 a 19 en ambas especies.

**Esplenial.** Osificación dérmica par que aparece como un área de textura rugosa en el estadio 18 de *Caiman yacare* y ya se encuentra presente en el primer estadio disponible de *C. latirostris* (Fig. I 21A; Tabla I 2). Es un centro laminar, con forma de triángulo isósceles, ubicado en la cara medial del Cartílago de Meckel. En el estadio 23 y 24 de ambas especies

la tinción roja se extiende a todo el hueso, el cual adquiere su forma definitiva con un vértice anterior bifurcado, se solapa con los demás huesos mandibulares y se observa perforado por los forámenes intermandibulares oral (anterior) y caudal (posterior). En los siguientes estadios de ambas especies el único cambio que se observa es la acentuación de la tinción y del grado de contacto con los demás huesos mandibulares (Fig. I 21B). En adultos, y como en todos los aligatóridos, el esplenial se encuentra excluido de la sínfisis mandibular y en vista medial, su extremo anterior se proyecta dorsalmente a la fosa meckeliana (Fig. I 14B; Brochu, 1999: 43, figura 31; carácter adaptado de Clark, 1994: 66, 91, carácter 77). El esplenial se extiende a lo largo de la pared medial de la mandíbula, delimitando medialmente la fosa meckeliana. Como en otros caimaninos, el foramen intermandibular oral es anterior y pequeño, y el foramen intermandibular caudal es posterior y mayor y está delimitado por el esplenial (anteriormente) y el angular (posteriormente) (Fig. I 14B). Posteriormente contacta con el coronoides (dorsal) y el angular (ventral) y lateralmente contacta con el dentario. En vista dorsal el esplenial solo contacta la hilera alveolar en el sector más posterior de la misma, formando la pared medial del surco que aloja los últimos dientes mandibulares (4/5).

**Coronoides.** Osificación dérmica par que aparece en el estadio 20 de *Caiman yacare* y 21 de *C. latirostris*, como una estructura rugosa levemente curvada ubicada en la cara medial del Cartílago de Meckel posterior al esplenial (Tabla I 2). A partir del estadio 22, delimita claramente la porción ventroanterior de la fenestra mandibular interna y toma forma de boomerang. Su osificación comienza en este estadio en ambas especies y se extiende a todo el hueso, el cual adquiere su forma definitiva hacia el estadio 23. La toma de Alizarina del coronoides ocurre a partir de dos centros separados, uno más anterior y dorsal, y el otro posterior y ventral (Fig. I 17A). El centro posterior es el que primero osifica. En este estadio ya se distingue el foramen intermandibular medio. En los siguientes estadios el único cambio que se observa es la acentuación de la tinción y del contacto con los demás huesos mandibulares (Fig. I 21B). En adultos el coronoides presenta forma de boomerang y se ubica en la cara medial de la mandíbula. Contacta con el esplenial (anteriormente), el angular (ventralmente) y el surangular (posterior y dorsalmente).

**Prearticular.** Elemento que aparece como una osificación independiente solo en estadios embrionarios de *Caiman yacare*. En el estadio 22 se observa como un centro de osificación delgado y alargado sobre la cara medial de una o ambas hemimandíbulas, de posición ventral y posterior al coronoides, y marginando posteroventralmente a la fenestra mandibular interna (Tabla I 2). En los estadios 23 a 25 de esta especie presenta gran variación y se intensifica su osificación. Se lo encontró presente tanto en una sola como en ambas hemimandíbulas y se desarrolló a partir de uno o dos centros de osificación (tres en un ejemplar del estadio 25). En un solo individuo de *C. yacare* estuvo ausente completamente. En el estadio 25 comienza a unirse con el articular (Fig. I 21B). En adultos de ambas especies el prearticular no está presente como un hueso con límites propios, por lo que, a partir de lo observado en el desarrollo, se lo interpreta incorporado y fusionado a la masa ósea del articular (ver discusión sobre las homologías de sus centros).

**Surangular.** Osificación dérmica par que aparece como un área de textura rugosa en el estadio 18 de *Caiman yacare* y ya está presente en el primer estadio disponible de *C. latirostris*, ubicado en la cara lateral de la parte posterior y dorsal del Cartílago de Meckel (Fig. I 21A; Tabla I 2). En el estadio 22 de ambas especies comienza a teñirse de rojo, en particular su borde dorsal. También en este estadio y en el 23 se extiende la osificación por toda la superficie adquiriendo su forma definitiva (abarca aproximadamente un tercio de la longitud del Cartílago de Meckel) mediante la cual cierra dorsalmente las fenestras mandibulares externa e interna. Contacta con el dentario anteriormente y con el angular posterior y ventralmente (Fig. I 17A). En los siguientes estadios de ambas especies el único cambio que se observa es la acentuación de la tinción y del contacto con los demás huesos mandibulares. En adultos se extiende por la cara lateral posterior de la mandíbula y contacta con el dentario (anterior y ventroanteriormente), con el angular (posteroventralmente) y con el articular (medialmente). Se proyecta posteriormente a lo largo del borde lateral del proceso retroarticular y forma una pequeña parte del sector lateral de la cavidad glenoidea, a la cual delimita lateralmente.

**Angular.** Osificación dérmica par detectable como un área de textura rugosa en el estadio 18 de *Caiman yacare* y ya presente en el primer estadio disponible de *C. latirostris*, ubicado en la cara lateral, posterior y ventral del Cartílago de Meckel (Tabla I 2). En el estadio 22 de ambas especies se evidencia su osificación mediante la tinción con Alizarina, especialmente en el segmento medio de su borde ventral. También en este estadio y en el 23, la osificación comienza a extenderse a toda la superficie y la forma del hueso ya queda determinada (abarca aproximadamente un tercio de la longitud del Cartílago de Meckel). Cierra ventralmente la fenestra mandibular externa y la interna, contacta con el dentario anteriormente y con el surangular posterior y dorsalmente (Fig. I 17A). En los siguientes estadios de ambas especies el único cambio que se observa en el angular es la acentuación de su tinción y el contacto que establece con los demás huesos mandibulares. En vista medial de adultos contacta con el esplenial (anterior), con el coronoides (dorsal y anterior) y con el articular (dorsal y posterior), y forma el borde posterior del foramen intermandibular caudal (Fig. I 14B). En vista lateral contacta dorsalmente con el dentario (anterior) y con el surangular (dorsal). Forma el ángulo posterior de la mandíbula y se proyecta dorsoposteriormente, junto con el surangular y el articular, formando el sector ventrolateral del proceso retroarticular. Forma el borde posteroventral de la fenestra mandibular externa.

**Articular.** Osificación condral par que aparece como una zona sin tinción azul (comienzo de la osificación) en el estadio 22 de ambas especies (Fig. I 21C; Tabla I 2). En el estadio 23 de ambas especies continua su osificación (tiñe con Alizarina) sobre la cara medial y posterior del Cartílago de Meckel, dorsal a la porción posterior del angular y posterior al prearticular. En algunos ejemplares de *Caiman latirostris* (CL-23-7, CL-23-8, CL-24-2) osifica también parte del foramen *aërum*. En el estadio 24 de *C. yacare* (23 de *C. latirostris*) su centro de osificación se expande al proceso retroarticular y, en el estadio 25, empieza a osificar el proceso articular comenzando por el perímetro dorsal del mismo. En el estadio 27-28 aún no completó su osificación ya que aún se observan remanentes cartilaginosos. En adultos, el articular forma gran parte de la cavidad glenoidea (excepto su pared lateral) para la articulación con el cuadrado, y la mayor parte del proceso retroarticular para la inserción

de musculatura (ej., depresor mandibular encargado de la apertura de las quijadas). También forma el margen posterior de la fenestra mandibular interna. En vista medial contacta ventralmente con el angular y lateralmente con el surangular.

**Huesos del aparato hiobranquial.** Las osificaciones de los cartílagos hioideos que forman el aparato hiobranquial fueron descritas junto con el condrocráneo, en la sección “*Arcos hioideo y branquiales*”.

### **I.3.1.2. Vértebras, costillas y esternón**

#### **I.3.1.2.1. Descripción de las vértebras y costillas cartilaginosas para ambas especies**

Para evitar el deterioro del material, las vértebras y las costillas no fueron desarticuladas para su estudio en ninguno de los ejemplares analizados. La morfología general de todas las vértebras y costillas es la misma en ambas especies.

La columna vertebral está formada por ocho vértebras cervicales, dieciséis dorsales, dos sacras y un número variable de caudales (ver descripción más adelante y discusión) (Fig. I 22). En la región cervical, el proatlas se ubica a ambos lados de la línea media, anterior y dorsal al atlas, prácticamente al mismo nivel que los arcos neurales (Fig. I 23A). El atlas contacta con un par de costillas monocípitas finas y largas. Estas costillas se extienden posteriormente hasta el límite entre la tercer y cuarta vértebra cervical. (Fig. I 23A). El axis tiene una espina neural ancha en comparación con las demás vértebras y articula con un par de costillas bicípitas, cuya estructura resulta intermedia entre las del atlas y el resto de las costillas cervicales. Las costillas del axis se asemejan a las costillas del atlas por ser bastante largas y planas pero se parecen al resto de las costillas cervicales por tener dos cabezas articulares y una forma general de “Y” con el extremo distal alargado hasta el nivel de la tercer vértebra cervical (Fig. I 23A). El resto de las vértebras cervicales (3°-8°) articulan con costillas cortas y triangulares, todas similares en forma y tamaño, excepto la última que resulta levemente más larga. Los arcos neurales de las cervicales 3°-8° son angostos y redondeados y los más anteriores están inclinados posteriormente mientras que los más

posteriores se verticalizan e inclinan hacia adelante (Fig. I 23A). Las costillas cervicales 2°-8° y la totalidad de las dorsales presentan dos procesos articulares (capítulo y tubérculo) para articular con las apófisis laterales de las vértebras (parapófisis y diapófisis), respectivamente. Tubérculo y capítulo se disponen verticalmente, una dorsal a la otra en las vértebras cervicales y en la primera dorsal. La novena vértebra (dorsal 1°) articula con un par de costillas que son más largas que las precedentes y están formadas solo por el segmento vertebral. No contacta con el esternón y su longitud es equivalente al mismo segmento de costillas sucesivas. Las vértebras dorsales 2°-10° articulan con costillas que tienen un segmento proximal (vertebral) más largo, y uno distal (esternal) más corto. No presentan segmento intermedio (Fig. I 24A). A partir de la dorsal 2° y 3° (zona de transición) comienzan a horizontalizarse gradualmente, resultando tubérculo-diapófisis anteriores y capítulo-parapófisis posteriores. Las vértebras dorsales están alargadas anteroposteriormente. Estas características se adquieren gradualmente, a partir de la región cervical, pasando por una zona de transición (entre las primeras cuatro vértebras dorsales aproximadamente) hasta las últimas dorsales. En esta zona de transición también se observa una cierta diferencia de altura de los arcos neurales que son más altos. Las dos vértebras sacras tienen sus procesos laterales expandidos y articulados con el ilion. Las vértebras caudales carecen de costillas (ver discusión). Estas vértebras se hacen más bajas y se alargan anteroposteriormente progresivamente hacia las más posteriores. Sus arcos neurales también disminuyen en alto y se acortan en sentido anteroposterior (Fig. I 24B). Los arcos hemales (=huesos en chevrón) se disponen intervertebralmente, estando en general el primero o más anterior asociado a la porción posteroventral del segundo cuerpo vertebral caudal. Sin embargo, se observaron variaciones en ambas especies respecto a esta condición. En un ejemplar de *Caiman latirostris* (CL-22-6) se observó un primer arco hemal reducido asociado al primer cuerpo vertebral; en otro espécimen de esta especie (CL-23-9) el primer arco hemal se encontró asociado al tercer cuerpo vertebral; y en tres ejemplares (CL-22-10, CL-27-28-1 y CL-27-28-5) los arcos hemales asociados a la porción posteroventral del segundo cuerpo vertebral caudal están reducidos (Fig. I 24C). En *C. yacare* se observaron siete ejemplares de los estadios 22, 23 y 24 con arcos hemales asociados al primer cuerpo

vertebral caudal, los cuales eran más cortos y menos desarrollados que el resto de la serie (Fig. I 24D). Finalmente, la cantidad de arcos hemales y arcos neurales de la cola varía independientemente del estadio y de la especie.

En relación a las costillas dorsales, en *Caiman yacare* la vértebra dorsal 11° está articulada con una costilla que tiene los dos segmentos continuos en la mayoría de los especímenes (Fig. I 24E). Sin embargo, hubo varios casos de los estadios 23 a 25 (ej., CY-23-9) donde la costilla derecha de esa vértebra está formada por dos segmentos separados entre sí (Fig. I 24F) y la costilla izquierda está formada por tres (Fig. I 24G). Las costillas dorsales 12° y 13° (segmento vertebral) tienen distintos largos y la dorsal 13° puede desarrollarse como una costilla corta o como un nódulo cartilaginoso (Fig. I 24H). El segmento vertebral de las costillas de ambas especies (las que poseen los dos segmentos) nunca completa su osificación. Solo osifica su porción más proximal, excluyendo el área de contacto con la vértebra, permaneciendo cartilagosos el tubérculo y el capítulo. En *C. latirostris* las costillas que contactan con el esternón nunca se bifurcan a diferencia de lo que ocurre en *C. yacare*. En todos los ejemplares del estadio 22, en casi todos los del estadio 23, en uno del estadio 24 y uno del 25 de *C. yacare* se observaron pequeñas bifurcaciones distales del segmento esternal de las costillas dorsales 6° a 10°, siendo a veces una, dos o tres bifurcaciones, indistintamente del lado (derecho o izquierdo) que se trate (Fig. I 24I).

Ambas especies presentan procesos uncinados cartilagosos que se disponen consecutivamente sobre el segmento vertebral de las costillas (Fig. I 24A). Su forma varía a nivel individual, independientemente del lado y de la costilla que se trate así como entre estadios, entre especies y dentro de cada especie. Los procesos uncinados anterior y posterior de la serie resultan ser pequeños y redondeados en comparación con el resto, que son grandes y alargados dorsoventralmente. Hubo varios casos (ej., CY-23-12) donde estos procesos son dobles y están constituidos por dos elementos por lado (Fig. I 24J).

El centro vertebral permanece perforado (orificio notocordal) en todos los individuos de ambas especies, lo cual se verificó al menos en la primer vértebra cervical. En el último estadio en *Caiman yacare* aún se observa este orificio, mientras que en el estadio 27-28 en *C. latirostris* (último en esta especie) el orificio está muy reducido, prácticamente cerrado.

### **I.3.1.2.2. Variación ontogenética de vértebras, costillas y esternón y su secuencia de osificación en ambas especies**

#### **I.3.1.2.2.1. Generalidades**

La secuencia de osificación del esqueleto axial postcraniano de ambas especies de *Caiman* se encuentra sintetizada en la Tabla I 3. La osificación pericondral de los arcos neurales ocurre en sentido anteroposterior dentro de la serie vertebral en las dos especies. Dentro de cada vértebra, la osificación comienza en el área ventral a la postzigoapófisis y progresa anterodorsalmente hasta llegar a la prezigoapófisis. Continúa extendiéndose ventralmente a la postzigoapófisis y luego en el área ventral de la prezigoapófisis (Fig. I 23B). Finalmente termina abarcando el resto del centro vertebral.

En el atlas los elementos óseos pares del arco neural nunca se unen dorsalmente en la línea media en ambas especies (Fig. I 23C).

Los procesos laterales de las vértebras sacras y de las vértebras caudales comienzan a osificar pericondralmente desde su diáfisis (zona rojiza), a diferencia de la osificación pericondral de los procesos laterales cervicales y dorsales, cuya osificación es la continuación ventrolateral de la osificación de los arcos neurales. La osificación preclosoal de los procesos laterales de las vértebras sacras solo ocurre en *Caiman latirostris* (Fig. I 25A).

En ambas especies, las costillas cervicales 7° y 8° osifican desde su epífisis distal mientras que en el resto de las cervicales la osificación inicia desde su diáfisis (Fig. I 23B).

El esternón es cartilaginoso incluso hasta el último estadio en ambas especies.

### I.3.1.2.2. Descripción y secuencia de osificación

Dada la numerosa cantidad de elementos que incluye esta parte del esqueleto, y a fin de describir lo más completamente posible los cambios ocurridos durante la ontogenia, la descripción de esta sección se tratará estadio por estadio para ambas especies.

**Estadio 17/18.** Es el primero disponible para *Caiman yacare* y no está muestreado en *C. latirostris* (al igual que los estadios 18 y 19). Aquí las vértebras, las costillas y el esternón son estructuras completamente cartilagosas que se encuentran en formación y aún determinando su forma y contorno (Fig. I 26A). A nivel caudal se observan los arcos hemales a modo de condensaciones cartilagosas pares, ventrales a cada centro vertebral. El cierre de los arcos hemales procede desde los más anteriores hacia los más posteriores. Los arcos hemales más posteriores son de menor tamaño ya que se formaron más tardíamente, siendo el más posterior solo una protuberancia ventral al centro vertebral. Lo mismo ocurre con los centros vertebrales y los arcos neurales de esta región donde el desarrollo procede en sentido anteroposterior. Los últimos arcos neurales son simples proyecciones dobles dorsales al centro vertebral. El contacto de los arcos neurales derecho e izquierdo también ocurre en sentido anteroposterior a lo largo de toda la columna, siendo los de la región caudal los más notoriamente abiertos. En base a los arcos neurales y hemales desarrollados en este estadio, se observa que a nivel caudal hay entre veintisiete y treinta hemales y entre veintinueve y treinta y dos neurales, según el espécimen. Los procesos laterales de las vértebras caudales se reducen posteriormente, estando ausentes desde la caudal 10° inclusive.

En relación a las costillas, en *Caiman yacare* las costillas cervicales están vagamente definidas y se observan como leves condensaciones cartilagosas, cortas y triangulares. Las costillas dorsales 2° hasta la 11° inclusive están formadas por dos segmentos (vertebral y esternal). El segmento esternal tiene un menor desarrollo en sentido posterior (carácter que se mantiene en los próximos estadios) y apenas se distingue en la vértebra 11° (casi indistinguible en CY-17/18-2). La costilla dorsal 12° está formada solo por el segmento vertebral, más corto que el segmento vertebral de la costilla 11°. La costilla 13° también

está formada solo por el segmento vertebral, que a su vez es más corto aún que el de la costilla 12°. Hay tres vértebras presacras posteriores a la costilla dorsal 13°, de las cuales solo la primera (dorsal 14°) parece articular con una costilla reducida o un nódulo cartilaginoso; las otras dos no tienen costilla asociada.

En relación al esternón, éste es visible en el estadio 17/18 como una estructura par, alargada y triangular, de poco desarrollo aún (Fig. I 27A). El elemento más anterior (esternón) está próximo a la cintura pectoral y contacta con la costilla dorsal 2°. El más posterior (xifiesternón) establece contacto con las costillas dorsales 3°-5° (en especímenes CY-17/18-1 y CY-17/18-2) e incluso con la costilla dorsal 6° (CY-17/18-3).

**Estadio 18.** En *Caiman yacare* (CY-18-2) se observa la condensación par del proatlas, cartilaginosa y redondeada. En este ejemplar también se observa un mayor cerramiento de los primeros arcos neurales cervicales y los procesos laterales se observan hasta las vértebras caudales 9° a 11°. También se verifica un mayor desarrollo de todas las costillas respecto del estadio anterior y las apófisis laterales de la vértebra dorsal 14° también contactan con un nódulo cartilaginoso al igual que en el estadio anterior (Fig. I 26B).

El único cambio observado en este estadio a nivel del esternón ocurre con el xifiesternón, que ha crecido posteriormente, incorporando así dos costillas más (hasta la costilla dorsal 8°) (Fig. I 27B).

**Estadio 19.** En *Caiman yacare* comienza mediante una zona sin tinción la osificación pericondral del centro vertebral de las vértebras cervicales y de las dos primeras vértebras dorsales (Fig. I 26C). Las últimas vértebras caudales tienen todavía abierta la sutura dorsal entre arcos neurales. Los procesos laterales de las vértebras caudales se reducen posteriormente hasta estar ausentes a partir de la vértebra caudal 12°. Se inicia el proceso de osificación pericondral de la primera costilla dorsal mediante la aparición de una zona sin tinción (Fig. I 27C). La vértebra dorsal 14° continúa articulando con un pequeño nódulo cartilaginoso.

Aumenta el crecimiento posterior del xifiesternón en este estadio, hasta incorporar una costilla más, la dorsal 9° (Fig. I 27C).

**Estadio 20.** Es el primero disponible para *Caiman latirostris*; las vértebras, costillas y esternón son completamente cartilagosos (Fig. I 26D). El proatlas, que recién empieza a formarse en esta especie, se visualiza como una condensación par, cartilaginosa y redondeada, mientras que en *C. yacare* ya se encuentra en fase de alargamiento. El inicio de la osificación de la zona ventral de los centros vertebrales de *C. yacare* se extiende más posteriormente hasta aproximadamente las últimas vértebras dorsales. Esta osificación es bien evidente en las primeras vértebras dorsales y disminuye hacia las más posteriores. Respecto a las vértebras caudales en *C. latirostris*, éstas presentan treinta y cuatro arcos hemales en total (hasta la vértebra caudal 35°) y los últimos cinco están abiertos, con sus ramas derecha e izquierda sin contacto. En *C. yacare* los arcos hemales alcanzan la vértebra caudal 33° y solo los últimos tres de la serie están abiertos. Los arcos neurales son distinguibles hasta la vértebra caudal 42° en *C. latirostris* y 41° en *C. yacare*, ya que van disminuyendo su tamaño en sentido posterior como un rasgo final del desarrollo y debido a que aún están en proceso de formación. A causa de que la secuencia de formación es en sentido anteroposterior (igual para ambas especies) los últimos arcos neurales están abiertos dorsalmente y tienen un menor grado de desarrollo siendo más pequeños y estando apenas en contacto con el centro vertebral (más notorio en los próximos estadios). En el resto de la columna (vértebras cervicales, dorsales y sacras) los arcos neurales se observan siempre unidos al centro vertebral. Los procesos laterales de las vértebras caudales se reducen posteriormente y están ausentes a partir de la 14° vértebra caudal en *C. latirostris* y de la 22° en *C. yacare*. En este estadio comienza la osificación pericondral (zona sin tinción) de la porción proximal del segmento vertebral de las costillas dorsales 2° a 9° de *C. yacare*, que avanza en sentido anteroposterior. En este estadio y en la misma especie también ocurre la aparición de un cartílago circular y pequeño asociado a la zona dorsal y anterior de la costilla dorsal 2°. En ambas especies la onceava vértebra dorsal presenta una costilla más corta, formada solo por el segmento vertebral, cuya extensión es la mitad de lo que mide el segmento vertebral de la costilla dorsal 10°; la costilla correspondiente a la doceava vértebra dorsal también tiene solo el segmento vertebral pero éste es aún más corto que el de la costilla precedente; y la siguiente costilla

(correspondiente a la vértebra 13°) está reducida a un nódulo cartilaginoso. Las vértebras dorsales 14°, 15° y 16° carecen de costillas en *C. latirostris*. La vértebra dorsal 14° articula con un nódulo en la otra especie. Aparecen los procesos uncinados en las costillas dorsal 2° y hasta la 8° inclusive (con variaciones a nivel bilateral en algunos especímenes) en *C. yacare*. En *C. latirostris* se asocian a las costillas dorsal 3° a 7° (7° solo del lado derecho) pero aparecen poco desarrollados, en forma de condensación cartilaginosa tenue.

El xifiesternón de *Caiman yacare* está más desarrollado en tamaño, sin incorporar nuevas costillas y con las proyecciones laterales pequeñas poco marcadas en contacto con las costillas (Fig. I 28A). En *C. latirostris*, en cambio, el esternón está representado por dos primordios cartilagosos (de origen par) cada uno compuesto por dos elementos (Fig. I 28B); el más anterior corresponde al esternón y el más posterior representa al xifiesternón, ambos separados por una zona sin condricular (visto solo en el primordio izquierdo de esta especie en este estadio y en CY-20). Todo el conjunto se ubica ventralmente a cada lado de la línea media en el tercio anterior del tronco y ambos primordios no contactan entre sí. El elemento anterior contacta lateralmente con el coracoides cartilaginoso (anteriormente) y con el segmento esternal de las costillas correspondientes a la segunda vértebra dorsal (posteriormente). El elemento posterior (xifiesternón) articula mediante sucesivas proyecciones laterales (cortas aún) con el segmento esternal de las costillas dorsales 3°-8°, lo que le da un aspecto segmentado. El segmento esternal de las costillas dorsal 9° y 10° permanece libre.

**Estadio 21.** En *Caiman yacare* (Fig. I 26E) los arcos neurales se cierran completamente perdiendo incluso todo rastro de sutura entre las ramas derecha e izquierda de cada uno y la osificación ventral de los centros vertebrales alcanza las primeras vértebras caudales. Los arcos hemales alcanzan la vértebra caudal 32° en *C. yacare* y la 30° en *C. latirostris*, estando los últimos cinco aún abiertos en ambas especies. Los arcos neurales llegan hasta la vértebra caudal 39° *C. yacare* y 41° en la otra especie. Los procesos laterales lo hacen hasta la vértebra caudal 11° en *C. yacare* y 14° en la otra especie.

En *Caiman latirostris* la diáfisis del segmento vertebral de las costillas dorsal 2° a 8° muestra una zona sin tinción indicando el comienzo del proceso de osificación pericondral. Este proceso avanza en sentido anteroposterior. En esta especie la costilla dorsal 10° está formada solamente por el segmento vertebral y la vértebra dorsal 13° no tiene nódulo cartilaginoso asociado. No se observa el cartílago asociado a la zona dorsal y anterior de la costilla dorsal 2° en *C. yacare*, ni procesos uncinados en ninguna de las dos especies. Tampoco se registran cambios en el esternón de las dos especies en este estadio. Sin embargo, en *C. yacare* hay ocho costillas que contactan con el xifiesternón (hasta la costilla dorsal 10°).

**Estadio 22.** En ambas especies, el proatlas crece en tamaño y se alarga, definiendo más su forma definitiva. En *Caiman latirostris* la osificación pericondral de los centros vertebrales comienza a ser evidente mediante la aparición de una zona sin tinción por vértebra, desde el atlas hasta aproximadamente las últimas vértebras dorsales y las primeras caudales. Esta osificación es bien notoria en las primeras vértebras dorsales y disminuye hacia las más posteriores. Posteriormente en esta especie aparece la coloración rojiza en el axis y progresa anteroposteriormente hasta la vértebra caudal 10°, habiendo un retraso en la osificación del centro vertebral del atlas, que ocurre en el siguiente estadio (Fig. I 26F). La osificación de los centros vertebrales comienza con la aparición de dos centros de osificación ventrolaterales que se unen entre sí a lo largo de la línea media (Fig. I 28C). Luego aparecen dos centros dorsolaterales que primero se unen entre sí en la línea media y luego con el centro de osificación ventral (ya único). De este modo, la osificación va tomando forma de anillo progresando desde la zona ventral hasta la dorsal y es menos avanzado en las vértebras más posteriores. En relación a la serie caudal, las últimas vértebras caudales están más desarrolladas y bien definidas en *C. yacare* por lo cual puede verse con mayor claridad hasta donde se forman los arcos neurales y hemales. Los arcos hemales alcanzan hasta las vértebras caudales 29° a 31° según el espécimen, y permanecen abiertos los últimos 2° a 5°. Los neurales alcanzan hasta la vértebra caudal 35° o 36° según el espécimen, y los procesos laterales hasta la 13° o 15°. En cambio, en *C. latirostris* los arcos hemales alcanzan la vértebra 36° de la serie caudal, estando las ramas de los últimos 5° u

8°, dependiendo del espécimen, separadas medioventralmente. Los arcos neurales se extienden ahora hasta la vértebra 43° de la serie caudal. Los procesos laterales de las vértebras caudales se reducen posteriormente, estando ausentes a partir de las vértebras caudales 11° a 20°.

En *Caiman latirostris* se acentúa el proceso de osificación pericondral del segmento vertebral de las costillas (Fig. I 28C). Las costillas dorsales 1°, 9° y 10° muestran indicios del inicio de la osificación mediante la aparición de una zona sin tinción (sumándose a las costillas dorsales 2°-8° ya detectadas en el estadio previo). Posteriormente aparece la coloración rojiza siguiendo un gradiente anteroposterior desde la costilla dorsal 1° a la 10°. Luego, en esta misma especie, aparece coloración rojiza en la última costilla cervical (8° costilla) y comienza el proceso de osificación (zona sin tinción) de la costilla dorsal 11°. En *C. yacare* se evidencia el comienzo del proceso de osificación pericondral de las costillas dorsales 10° y 11° mediante una zona sin tinción. En *C. latirostris* la costilla dorsal 10° retiene el segmento esternal en la mayoría de los especímenes de este estadio (excepto CL-22-4), el cual es continuo con el segmento vertebral en los especímenes CL-22-1, CL-22-2, CL-22-3, mientras que ambos son discontinuos en los restantes especímenes. Asimismo, en esta especie las costillas de las vértebras dorsales 11°, 12° y 13° presentan solo el segmento vertebral, con diferente grado de desarrollo en los distintos especímenes (no mayor al de estadios anteriores). Una excepción la constituye CL-22-1, en donde la costilla dorsal 11° presenta ambos segmentos (vertebral y esternal) separados entre sí. La costilla 12° presenta diferentes largos en *C. latirostris* pudiendo ser tan corta como un simple nódulo cartilaginoso (ej., CL-22-7). Continua presente el cartílago dorsal y anterior a la costilla dorsal 2° en *C. yacare* (Fig. I 28D). En *C. yacare* la vértebra dorsal 13° desarrolla un nódulo cartilaginoso y está ausente en la 14°. Los especímenes de ambas especies presentan una gran variabilidad en la disposición y cantidad de procesos uncinados asociados a las costillas dorsales 2° a 8°, los cuales varían individualmente, independientemente del lado y de la costilla que se trate (CY-22-1 solo entre la 2°-6° del lado derecho, del lado izquierdo igual al resto).

En relación al esternón, los especímenes de *Caiman latirostris* muestran, aunque más próximas entre sí, aún separadas las porciones derecha e izquierda del esternón, particularmente notorio a nivel anterior (Fig. I 29A). A la vez, cada elemento esternal (porción anterior) adquiere forma de placa rectangular y desarrolla una proyección que articula con las costillas dorsales 2°. La porción del xifiesternón que contacta con la costilla dorsal 3° se incorpora a la porción anterior del esternón en formación. Por lo tanto, la parte posterior del esternón (elemento anterior) queda contactando lateralmente con dos pares de costillas y posteriormente con el xifiesternón. Los especímenes de este estadio ya no presentan el límite entre esternón y xifiesternón. En *C. yacare*, el esternón se vuelve más ancho adquiriendo forma de placa rectangular, con ambas partes (derecha e izquierda) más próximas hacia la línea media, aunque aún sin contactar entre sí (Fig. I 25B). La zona de articulación entre cada segmento esternal y el xifiesternón está ahora bien delimitada ya que las proyecciones laterales del xifiesternón son más grandes y definidas. El xifiesternón se bifurca dando un segmento medial corto y otros laterales que van a contactar con los otros pares de costillas.

**Estadio 23.** En *Caiman yacare* se desarrolla aún más el proatlas, llegando a estar casi totalmente osificado (tinción con Alizarina) y con ambos centros del mismo llegando a contactar en la línea media (Fig. I 23D). En *C. latirostris* cada elemento del proatlas se alarga y comienza su osificación en el centro, extendiéndose por el resto de su superficie (Fig. I 23E). La osificación pericondral de los centros vertebrales ahora es bien marcada en *C. yacare*, con una fuerte tinción de Alizarina. El proceso de osificación en anillo de los mismos es anteroposterior y procede de igual manera que en *C. latirostris*. El atlas comienza a osificar luego de que comienza la osificación de los centros vertebrales caudales. El centro vertebral del atlas (=pleurocentro) osifica tardíamente solo a nivel dorsal del centro vertebral y completa su osificación recién cuando los centros vertebrales de casi todas las vértebras caudales están osificadas. Luego de la osificación dorsal del atlas comienza la osificación pericondral (tinción con Alizarina) de los arcos neurales (hasta la vértebra dorsal 2°), también en sentido anteroposterior. En *C. latirostris*, la osificación del centro vertebral se extiende hasta más de la mitad de la longitud de la cola. El centro vertebral del atlas

osifica inicialmente mediante una zona mediodorsal con tinción de Alizarina (=pleurocentro=apófisis odontoidea del axis en el adulto). Luego lo hace el proatlas junto con los arcos neurales de las vértebras cervicales 1° a 7°. En *C. latirostris* los arcos hemales alcanzan la vértebra caudal 36° (estando abiertos los últimos cuatro a nueve) y las vértebras caudales 30° a 33° en *C. yacare* (estando los últimos cuatro a seis abiertos). Los arcos neurales se extienden hasta la vértebra caudal 42° en *C. latirostris* y hasta las vértebras caudales 36° a 39° en *C. yacare*. Los procesos laterales caudales se extienden hasta las vértebras 15° a 20° de la serie caudal en *C. latirostris* y hasta las vértebras caudales 13° a 19° (la mitad de los especímenes hasta la vértebra caudal 15°) en la otra especie.

En *Caiman yacare* el cartílago dorsal y anterior a la costilla dorsal 2° estuvo presente en uno o ambos lados (ausente en CY-23-10) (Fig. I 24I) y también apareció en la costilla dorsal 3° de algunos ejemplares (en CY-23-2 solo en la costilla derecha). En algunos casos (ej., CY-23-11) llegó a osificar (Fig. I 23B). En *C. latirostris*, la osificación de las costillas de la vértebra cervical 8° y las dorsales 1° a 10° es más marcada. Se suman al proceso de osificación costal, mediante una zona con tinción de Alizarina, la costilla cervical 1° y la dorsal 11° (no pudo establecerse en qué orden), y subsecuentemente osificaron las costillas cervicales 2°, 3° y 7°. En *C. yacare* comienza la osificación (tinción con Alizarina) de la zona pericondral de las costillas, comenzando por la dorsal 1° y progresando hasta la dorsal 11°. La osificación (tinción con Alizarina) continua en el siguiente orden: costillas cervicales 1° y 8° (no se pudo establecer cuál de las dos osifica primero), costillas cervicales 2° y 3° (tampoco se pudo establecer cuál de las dos osifica primero), costillas cervicales 4° a 7° (tampoco puede establecerse su orden de osificación). En algunos especímenes de *C. yacare* (ej., CY-23-14) la costilla cervical 7° tiene el mismo grado de osificación que la costilla cervical 5°, por lo que estas costillas habrían osificado simultáneamente pero previamente a la costilla 6°. Se encontró variación en este estadio en relación a la cantidad de segmentos constituyentes de las costillas dorsales en ambas especies. En CY-23-10 la costilla dorsal 9° derecha tiene el segmento esternal dividido en dos porciones y la costilla dorsal 10° derecha lo tiene dividido en tres fragmentos. La costilla dorsal 10° en *C. latirostris* está formada por el segmento vertebral o por los dos (vertebral y esternal) contactando entre sí o separados.

Las costillas dorsales 11° y 12° en *C. latirostris* están formadas solo por el segmento vertebral con distintos largos (la costilla 12° es un nódulo en CL-23-10 y CL-23-11). En *C. yacare* la costilla dorsal 11° tiene los segmentos vertebral y esternal contactando entre sí (ej., CY-23-6), separados (ej., lado derecho de CY-23-4) o divididos en tres segmentos distintos (ej., lado izquierdo CY-23-9). Se observa que la vértebra dorsal 13° puede o no estar articulada con nódulos cartilagosos en *C. latirostris* y está articulada con una costilla muy corta o nódulo cartilaginoso en la otra especie. La vértebra 14° articula generalmente con nódulos cartilagosos en *C. yacare*. Hubo casos en *C. yacare* (ej., CY-23-3) donde hubo un desarrollo unilateral de las costillas dorsales 13° y 14°. No hay variación de los procesos uncinados (CL-23-1 no los tiene) respecto del estadio anterior en *C. latirostris* y en *C. yacare* se encontraron estos procesos asociados a las costillas dorsal 2° a 9°, variando en número y disposición entre ambos lados según el espécimen.

Ambas especies de este estadio 23 muestran ambos lados del esternón unidos completamente a lo largo de la línea medioventral, constituyendo ahora una estructura impar (Fig. I 29B). La zona de articulación entre cada segmento esternal y el xifiesternón está ahora bien delimitada en *Caiman latirostris*. Las proyecciones laterales y la bifurcación distal del xifiesternón son más grandes y definidas. Detrás de la articulación con la costilla dorsal 6°, el xifiesternón se ramifica dando lugar a un segmento medial corto y tres laterales que van a contactar con los otros tres pares de costillas. En *C. yacare*, el esternón contacta con siete costillas en tres especímenes (CY-23-11, CY-23-14) a diferencia de lo que venía ocurría en los estadios 21 y 22 (contacto con 8 costillas).

**Estadio 24.** En *Caiman latirostris* se observa el proatlas totalmente osificado, alargado anteroposteriormente y con sus dos mitades a punto de establecer contacto a nivel medio dorsal (Fig. I 23F). La osificación de los arcos neurales en *C. latirostris* alcanza la vértebra dorsal 2° inclusive. En *C. yacare* los arcos neurales osifican pericondralmente hasta la primer vértebra caudal inclusive y la osificación comienza a extenderse ventralmente a los procesos laterales de las vértebras dorsales (Fig. I 25C). Se observan arcos hemales hasta la vértebra caudal 33° (los últimos tres y cuatro están abiertos según el espécimen) en *C. latirostris* y hasta las vértebras caudales 30° a 31° (estando los últimos dos a cinco abiertos) en *C.*

*yacare*. Los arcos neurales alcanzan las vértebras caudales 36° a 39° en *C. yacare* y existe la misma cantidad que en el estadio anterior en *C. latirostris*. Los procesos laterales caudales se extienden hasta las vértebras caudales 16° a 18° en *C. latirostris* y hasta la 15° o 16° en la otra especie. En *C. yacare* osifica pericondralmente el proceso lateral de la primera vértebra caudal desde su diáfisis.

También se observa la osificación (tinción con Alizarina) de las costillas cervicales 4° a 6° en *Caiman latirostris*, aunque no pudo establecerse en qué orden. En esta especie la costilla dorsal 10° presenta siempre los segmentos vertebral y esternal separados entre sí, el segmento vertebral de las costillas dorsales 11° y 12° siempre corto, y la costilla dorsal 13° reducida a un nódulo. En *C. yacare* el cartílago dorsal y anterior a la costilla dorsal 2° también estuvo presente en uno o ambos lados de las costillas dorsales 1° y/o 3°. En *C. yacare* la costilla dorsal 11° presenta la misma variación respecto a los segmentos vertebral y esternal que en el estadio anterior, osifica la costilla dorsal 12°, la costilla dorsal 13° es corta o se desarrolla como un nódulo cartilaginoso y la vértebra dorsal 14° puede o no articular con costillas cortas. No se observa variación de los procesos uncinados respecto a los estadios anteriores en *C. latirostris* y en *C. yacare* se encontraron asociados a las costillas dorsales 2° a 9°.

En relación al esternón, *Caiman latirostris* no presenta modificaciones en este estadio mientras que en *C. yacare* ya está completamente formado.

**Estadio 25.** En *Caiman yacare* osifica el intercentro del atlas (dos centros de osificación), justo al nivel donde se produce la articulación con el correspondiente par de costillas. El proatlas se encuentra totalmente osificado y formado (Fig. I 23G). En esta especie la osificación de los centros vertebrales se extiende hasta las últimas vértebras caudales y la de los arcos neurales hasta la cuarta vértebra caudal. En *C. latirostris* ambos centros del proatlas están dispuestos muy cercanos entre si y luego ampliamente unidos en la línea media (Fig. I 23H). En esta especie, en el centro del atlas aparece un segundo centro de osificación (=intercentro), impar y medioventral al ya existente, con el cual articulan las costillas. La osificación pericondral de los centros vertebrales en *C. latirostris* se extiende

hasta la última caudal. La osificación de los arcos neurales se extiende hasta las primeras caudales y comienza a alcanzar ventralmente a los procesos laterales de las vértebras presacras. Se ven arcos hemales hasta la vértebra caudal 35° en *C. latirostris* (los últimos cinco a seis permanecen abiertos según el espécimen) y hasta la vértebra 31° y 32° en la otra especie (los últimos tres o cuatro están abiertos). En ambas especies osifica, pericondralmente desde su diáfisis, cada rama de los arcos hemales más anteriores (hasta el 12° inclusive en *C. latirostris*) (Fig. I 25D). Los arcos neurales se extienden hasta la vértebra caudal 41° en *C. latirostris* y hasta las vértebras caudales 37° a 39° en *C. yacare*. Los procesos laterales se reducen posteriormente y están ausentes a partir de las vértebras caudales 14° a 17° en ambas especies. En *C. latirostris* comienza la osificación pericondral de la diáfisis (tinción con Alizarina) de los procesos laterales de la segunda vértebra sacra y de las vértebras caudales que los poseen (Fig. I 25A). En *C. yacare* osifican pericondralmente la diáfisis de los procesos laterales de las vértebras caudales 1° a 6°.

En *Caiman latirostris* las costillas cervicales están bastante osificadas y osifica la costilla dorsal 12° (Fig. I 23H). En esta especie, la costilla dorsal 10° está formada solo por el segmento vertebral o por los dos separados entre sí, y el segmento vertebral de las costillas dorsales 11° y 12° presentan distintas longitudes. La costilla 13° puede estar reducida a un nódulo cartilaginoso o no estar en *C. latirostris* y es corta o se desarrolla como un nódulo cartilaginoso en *C. yacare*. El cartílago dorsal y anterior asociado a las costillas dorsal 1° a 3° adquiere un mayor tamaño en *C. yacare*, convirtiéndose en parte de la superficie de toda la costilla (Fig. I 28E). En *C. yacare* la vértebra dorsal 14° articula con un nódulo cartilaginoso. No hay cambios en relación a los procesos uncinados en *C. latirostris* y en la otra especie se encontraron asociados a las costillas 2° a 8°.

El esternón en este estadio permanece sin modificaciones en *Caiman latirostris* y en *C. yacare* contacta con siete costillas (en CY-25-4).

**Estadio 27-28.** Fue descrito solo para *Caiman latirostris*. En un solo espécimen (CL-27-28-4) aparece un tercer punto adicional de osificación (tinción con Alizarina) con posición ventral al proatlas y anterior al intercentro del atlas, que correspondería con el centro

vertebral del proatlas reducido (Fig. I 28F). La osificación de los arcos neurales llega hasta casi las últimas vértebras caudales y se extiende más dorsalmente en todas las vértebras (particularmente en el atlas y axis). Debido a que la porción más distal de los arcos neurales no osifica y no se ve el límite entre arco y espina neural, no puede establecerse si la osificación alcanza la espina (Fig. I 23C). Osifica la diáfisis del proceso lateral de la primera vértebra sacra y de todos los procesos laterales de las vértebras caudales. Los arcos hemales más posteriores continúan sin osificar y se presentan hasta las vértebras caudales 33° a 36° permaneciendo los últimos cinco a siete abiertos. Los arcos neurales se extienden hasta la vértebra caudal 42°. Los procesos laterales se extienden hasta las vértebras caudales 15° a 19°.

En este último estadio las costillas cervicales se hallan completamente osificadas excepto en el punto de contacto con las respectivas vértebras (Fig. I 28F). La osificación del segmento vertebral de las costillas dorsales se extiende proximalmente. La costilla dorsal 10° tiene ambos segmentos (vertebral y esternal) separados entre sí, y las costillas dorsal 11° a 13° se desarrollan como en el estadio 25. Los procesos uncinados siguen sin variación respecto a estadios anteriores. El esternón permanece sin cambios.

### **I.3.1.3. Gastralia**

La gastralia está constituida por hileras de condensaciones de tejido conectivo seriadas anteroposteriormente a cada lado de la línea media, en la dermis ventral (Fig. I 29A). Se considera hilera a cada una de las filas transversales, consecutivas, perpendiculares al eje sagital (longitudinal), formadas por las condensaciones correspondientes a la gastralia en formación. Cada condensación representa un elemento gastral y se disponen entre los segmentos esternales de las últimas costillas desde el xifiesternón hasta el pubis. Cada hilera transversal puede estar formada por dos elementos gastrales, derecho e izquierdo (hilera simple), o cuatro (hilera doble). Las hileras dobles están formadas por dos elementos (derechos e izquierdos) a cada lado de la línea media, y cada par de elementos se disponen

entre sí a modo de un elemento gastral posterior y medial, más angosto, y uno anterior y lateral, más ancho.

Los indicios de condensaciones gastrales aparecen en el estadio 19 en *Caiman yacare* y surgen como condensaciones lineares, rugosas, de las cuales la más posterior es la de mayor tamaño. No se ha podido establecer la cantidad de hileras y si son simples o dobles por cuestiones de preparación del material. En el estadio 20 de esta especie se observan hileras simples y dobles con la última simple y su extremo medial bifurcado. Recién en este estadio se distinguen con seguridad cinco hileras simples en *C. latirostris*, y la posterior con gastrales más gruesos que el resto. En el estadio 21 ambas especies presentan hileras simples y dobles con la última doble. En el caso de *C. latirostris* la hilera posterior doble tiene su condensación anterolateral bifurcada en el extremo medial. En el estadio 22 en *C. yacare* no pudo establecerse la cantidad de hileras, pero se observó que la anteúltima es doble y su condensación anterolateral tiene una flexión posteromedial. Hasta este estadio en esta especie tampoco pudo establecerse el orden de las hileras simples y dobles por una cuestión de preparación del material. En *C. yacare* se observó variabilidad, tanto entre especímenes como en un mismo espécimen (asimetría bilateral), en la cantidad de elementos gastrales formando cada hilera. En *C. latirostris* se distinguieron siete u ocho hileras de gastrales que son prácticamente todas dobles. En este estadio se verifica el comienzo de la osificación intramembranosa en sentido posteroanterior en ambas especies (Fig. I 29A). Las condensaciones se visualizan en un tono celeste claro inicialmente para luego osificar en manera dérmica a partir de su diáfisis. El proceso de osificación comienza con los gastrales más posteriores para luego avanzar hacia las más anteriores. En el caso de las gastralias dobles, el centro anterolateral es el primero en osificar, seguido luego por el centro medial. La hilera más posterior es siempre más ancha y en muchos casos la condensación posteromedial se bifurca medialmente. En el estadio 23 de *C. latirostris* los ejemplares tienen siete hileras dobles (excepto CL-23-9 y CL-23-10 que tienen ocho del lado derecho; Fig. I 30A) de ambos lados mientras que en *C. yacare* se ven entre cinco y siete hileras simples y dobles (sin orden fijo) cuyos centros llegan a osificar completamente. En este estadio en *C. yacare* la hilera posterior es bastante variable. Esta hilera puede ser doble,

tener la flexión posteromedial en el centro anterolateral, tener el centro anterolateral bifurcado y más grande, y puede adicionarse otro centro (medial al último). Todo esto genera una estructura compleja para la última hilera de gastralias (Fig. I 30B). En varios individuos de *C. yacare* algunos gastrales se bifurcan (también visto en la otra especie) (Fig. I 30C). En el estadio 24 en *C. yacare* la única diferencia es el mayor acercamiento a lo largo de la línea media de cada par de gastral mientras que en *C. latirostris* los especímenes presentan siete hileras dobles y se van acercando medialmente en sentido anteroposterior. En el último estadio registrado para *C. yacare* (estadio 25) no se observan más cambios. Hasta este estadio nunca hay un contacto medial. En *C. latirostris*, se observan nuevamente especímenes con siete u ocho hileras de gastrales, por lo general dobles. La osificación está avanzada en cada gastralía aunque sus epífisis permanecen aún sin osificar. En el estadio 27-28 se verifican en *C. latirostris* siete hileras mayormente dobles con los centros totalmente osificados (Fig. I 30D). Aún no se verifica contacto medial entre pares de gastrales. Se observó en este estadio que el lado izquierdo de todos los especímenes (excepto en CL-27-28-1) presentó proyecciones anteriores o posteriores del centro anterolateral de las hileras 5° y 6° y curvaturas posteriores de este mismo centro pero entre las hileras 3° a 5°.

La gastralía de cocodrilos adultos se encuentra embebida dentro de las capas superficiales del músculo recto abdominal; en las últimas dos hileras también se anclan parte de los músculos tronco-caudal e isquiotroncal (ver Claessens, 2004; Vickaryous y Hall, 2008). La última hilera de gastrales, más robusta que el resto, articula con el pubis y es la que generalmente se preserva en colecciones herpetológicas, ya que el resto se pierde al remover la musculatura durante la preparación del material óseo.

## **I.3.2. Esqueleto apendicular**

### **I.3.2.1. Cintura pectoral y miembro anterior**

#### **I.3.2.1.1. Descripción general de los cartílagos para ambas especies**

##### **I.3.2.1.1.1. Cintura pectoral**

La cintura pectoral embrionaria está formada por el coracoides (ver discusión acerca de su homología, más adelante), la escápula y la interclavícula. En adultos estos elementos osifican y, dorsal a la escápula, hay un cartílago supraescapular.

El coracoides es una estructura rectangular y plana con un angostamiento en su zona media que determina dos extremos expandidos. El extremo lateral contacta con la escápula y está perforado por el foramen supracoracoideo que abre sobre el margen anterior de la fosa glenoidea, de la cual también es parte. Su extremo medial articula con el esternón y se extiende posteriormente por la superficie ventral del tórax.

La escápula presenta forma rectangular y es angosta lateralmente, lo cual determina dos mitades de distinto tamaño que se expanden hacia sus extremos. La longitud de la escápula es mayor que la del coracoides. Ésta se dispone vertical y oblicuamente por la superficie lateral de las costillas dorsal 1° y 2°, con su porción distal inclinada posteriormente. Su porción proximal se curva medialmente hasta contactar con el coracoides, con el cual delimita la fosa glenoidea. No hay un cartílago supraescapular embrionariamente.

La interclavícula es un elemento alargado dispuesto ventralmente al esternón (véase descripción y discusión de sus elementos constituyentes).

##### **I.3.2.1.1.2. Miembro anterior**

El miembro anterior embrionario está formado por el húmero (estilopodio), ulna y radio (zeugopodio), elementos carpianos proximales y distales (basipodio), y los dígitos (meta y acropodio). En adultos todos estos elementos osifican completamente.

El húmero es una estructura alargada y angosta con extremos (epífisis) expandidos cuyos planos son casi paralelos. Cuando está dispuesto transversalmente al eje sagital, su cara

anterior es ventralmente cóncava y dorsalmente convexa, lo que refleja una ligera curvatura de su diáfisis. Su epífisis proximal inclinada hacia arriba, semeja un triángulo y desarrolla una pequeña cresta deltopectoral de posición ventroanterior. La epífisis distal, inclinada hacia abajo, se constituye por convexidades que delimitan el surco troclear. La convexidad anterior es el capitulo y articula con el radio, mientras que la posterior, es una tróclea levemente más grande, y articula con la ulna.

La ulna y el radio son elementos delgados y alargados, casi con el mismo largo que el húmero, pero menos anchos que éste. Sus epífisis están ensanchadas y presentan concavidades para la articulación proximal con el húmero y distal con los elementos proximales del autopodio. El radio es medial a la ulna (especialmente en su sector distal) y sus epífisis presentan un ligero aplanamiento dorsoventral. La epífisis proximal, medial y levemente anterior, tiene una carilla de articulación oval que articula con la convexidad anterior del húmero. Su epífisis distal tiene una carilla de articulación más aplanada que articula con el elemento radial del basipodio. La ulna es lateral al radio (especialmente en su sector distal) y es ligeramente más larga que éste último. Presenta la epífisis proximal, lateral y ligeramente posterior, bien desarrollada y extendida hacia atrás mediante una leve proyección. La ulna articula con toda la epífisis distal del húmero y, cuando el miembro está extendido, el olecranon se apoya en el surco troclear. La epífisis distal de la ulna está expandida y articula con el ulnar medialmente y con el pisiforme lateralmente.

En los estadios registrados para los embriones de ambas especies de *Caiman* los carpianos proximales están representados por tres elementos cartilagosos, el radial (medial), el ulnar y el pisiforme (lateral) (*sensu* Romer, 1956; ver discusión). El radial y el ulnar son los elementos más conspicuos y se disponen distales al radio y ulna, con los cuales articulan respectivamente. Son elementos columnares, cortos y anchos, con epífisis expandidas, formando carillas de articulación cóncavas para la articulación proximal con el zeugopodio y distal con los restantes elementos del autopodio. El radial es más largo que el ulnar y presenta una epífisis proximal más ancha que la distal. El pisiforme se ubica en posición lateral a la articulación entre ulna y ulnar y permanece cartilaginoso hasta el último

estadio de ambas especies. Su forma es aproximadamente piramidal en *Caiman latirostris* e irregular en *C. yacare*.

En ambas especies, la cantidad de carpianos distales varía a lo largo del desarrollo, siendo dos el número mínimo y cinco el máximo. A medida que el desarrollo embrionario progresa, los elementos van fusionándose formando estructuras de mayor tamaño y más alargadas. Previo a la fusión de los elementos (estadio 20 para ambas especies), cada carpiano distal se dispone asociado a la epífisis proximal del metacarpiano correspondiente. El carpiano distal I (ver discusión), de forma discoidal, se extiende desde el elemento radial, abarcando toda la superficie de articulación con éste, hasta el centro del carpo, entre radial y ulnar. Este carpiano distal I podría estar fusionado con el único carpiano central (*sensu* Romer, 1956; ver discusión). El carpiano distal II, puede ser esférico o triangular según el espécimen. Los distales III y V son variables en forma, mientras que distal IV es de forma cuboidal. En relación a los tamaños, el distal I y el IV son similares y los más grandes, el distal II y el V son los más pequeños, y el distal III tiene un tamaño intermedio.

Los dígitos II y III y sus metacarpianos son los más largos, mientras que el dígito V y su metacarpiano son los más cortos. La fórmula falangeal es 2-3-4-4-3 y cada dígito concluye en una falange ungueal en forma de garra. Los extremos proximal y distal de cada falange, excepto el extremo distal de la falange ungueal, están expandidos y presentan una concavidad articular. Las falanges más largas son las proximales y la serie presenta un progresivo acortamiento hacia las falanges subdistales (=anteúltimas), que resultan ser las más cortas.

Al principio del desarrollo, en ambas especies, todas las falanges comienzan como condensaciones cartilagosas poco nítidas, cortas y cilíndricas, que van alargándose, aplanando y volviendo cóncava su superficie articular a medida que toman la forma definitiva, que puede ser observada en el último estadio. Las falanges tienen un angostamiento en su zona media y las falanges ungueales son ahusadas en sus extremos distales. Ya en el estadio 20 en ambas especies todos los elementos del miembro anterior (y sus superficies articulares), la escápula y el coracoides están bien delimitados y son bien nítidos.

### I.3.2.1.2. Desarrollo de la cintura pectoral y el miembro anterior y su secuencia de osificación

A continuación se describen la cintura y el miembro anterior de ambas especies por separado, teniendo en cuenta los cambios ocurridos estadio por estadio a fin de documentar la variación de estas estructuras a lo largo de la ontogenia embrionaria y su secuencia de osificación (Tabla I 4).

#### Caiman yacare

**Estadio 17/18.** El estilopodio, zeugopodio, carpianos, metacarpianos y primeras falanges de los dígitos I a V son cartilagosos (Fig. I 31A). Los elementos del metapodio y acropodio son cortos, con extremos redondeados y están poco desarrollados aún, al igual que sus superficies articulares. En relación al basipodio, los cinco elementos carpianos distales permanecen individualizables entre los estadios 17/18 hasta el 21 (distal I conforma un área difusa en algunos casos; ver discusión) (Fig. I 31A). El pisiforme también se observa como un elemento en reciente formación y con límites poco marcados.

**Estadio 18.** Comienza la condricación de las segundas falanges de los dígitos I a IV.

La interclavícula se ve por primera vez en este estadio (solo en CY-18-1) como un elemento par, de textura diferente, con forma de varilla corta que alcanza posteriormente la zona medial y anterior del esternón (Fig. I 32A).

**Estadio 19.** Se evidencia el comienzo de la osificación de los elementos cartilagosos del estilopodio y zeugopodio mediante el aclaramiento de su diáfisis (Fig. I 31B). En este estadio condrican el resto de las falanges, excepto las falanges ungueales de los dígitos IV y V que lo hacen en el próximo estadio. Las falanges ungueales y las anteúltimas falanges de los dígitos III-V continúan creciendo y alargándose paulatinamente inclusive hasta el estadio 22 donde terminan de formarse.

**Estadio 20.** Se hace más evidente el proceso de osificación del húmero, la ulna y el radio, y comienza a osificar la escápula mediante la aparición de una zona sin tinción en su diáfisis.

Se observa la fusión de los carpianos distales III, IV y V entre sí (Fig. I 31C). Entre el estadio 20 y 22 el pisiforme se hace bien nítido, va delimitando sus superficies articulares y adquiere forma irregular.

Ambas varillas de la interclavícula se alargan adquiriendo forma filamentosa y sus extremos anteriores se unen constituyendo un área anterior expandida (igual que *Caiman latirostris* en el estadio 21) (Fig. I 32B).

**Estadio 21.** Aparece una condensación cartilaginosa adicional bien anterior en CY-21-2, posicionada en la zona de unión de ambos filamentos de la interclavícula. Esta condensación es apenas notoria en este estadio pero en los dos estadios siguientes se desarrolla más.

**Estadio 22.** Continúa el proceso de osificación del húmero mediante la tinción con Alizarina y aparece una zona sin tinción (comienzo de la osificación) en los metacarpianos I-IV. Se fusionan los carpianos distales IV y V entre sí. Los distales I a III permanecen separados excepto en CY-22-2 que se observan solo dos elementos, el distal I y, por posición y forma, probablemente el distal III (Fig. I 31D); distal II fusionado con carpianos distales IV y V.

Condrica un elemento de forma alargada que se encuentra asociado al carpiano distal I.

A partir de este estadio la interclavícula queda conformada por la condensación cartilaginosa adicional y por los dos filamentos unidos anteriormente (forma en "V"), cuyos extremos posteriores alcanzan la mitad de la longitud de la porción anterior del esternón (Fig. I 32C).

**Estadio 23.** La escápula, ulna, radio y metacarpianos I-IV continúan su osificación mediante la toma de Alizarina (Fig. I 31E). También comienzan a osificar, pasando por la fase sin tinción hasta la toma de Alizarina, coracoides, ulnar, radial, primera falange de los dígitos I a IV, segunda falange del dígito II y las falanges ungueales I y II. El quinto metacarpiano, la primera falange del dígito V y la segunda del dígito III se aclaran solamente, evidenciando el comienzo de la osificación (Fig. I 31F). Se ven tres situaciones distintas respecto a estos elementos: cuatro elementos carpianos distales (solo en CY-23-3), con

fusión de IV +V (I, II, III, IV + V) (Fig. I 31G); tres elementos carpianos distales, distales I y III libres, y distal II, por posición y forma, se habría incorporado a la fusión de los distales IV y V (I, III; II + IV + V) (Fig. I 31E); y finalmente dos elementos carpianos distales, distal I libre y III-V fusionados (I, III + IV + V), con destino incierto del distal II (Fig. I 31F). Desde el estadio 23 hasta el último en esta especie, el pisiforme acentúa más su forma, adquiere su tamaño definitivo y se fusiona con el ulnar en prácticamente todos los especímenes (Fig. I 31H).

La nueva condricación asociada al distal I se ensancha y curva levemente en el estadio 23 y continúa creciendo proporcionalmente hasta el último estadio (Fig. I 31H).

En este estadio ambos filamentos de la interclavícula osifican (osificación dérmica) en sentido anteroposterior y a medida que crecen longitudinalmente la osificación se extiende hasta tres cuartas partes del largo total del esternón (Fig. I 32D). Comienza a reducirse la condensación adicional descrita anteriormente y los extremos posteriores de ambos filamentos se acercan medialmente pero siempre persistiendo un espacio entre el extremo anterior y posterior (Fig. I 32E). En CY-23-2 ambos filamentos están claramente separados a lo largo de toda la línea media (Fig. I 32F).

**Estadio 24.** La osificación continúa mediante el aclaramiento de la diáfisis de la tercera falange del dígito III y de la segunda del dígito IV (Fig. I 31I). Se evidencia la osificación del metacarpiano V, la primer falange del dígito V y la falange ungueal III por toma de Alizarina. La tercera y cuarta falange del dígito IV y la segunda y tercera falange del dígito V permanecen cartilaginosos inclusive hasta el último estadio (estadio 25). En los ejemplares de los estadios 24 y 25, se observan dos carpianos distales, distal I libre y del III al V fusionados (distal II incierto, probablemente fusionado al elemento más lateral).

La interclavícula queda bien constituida y la condensación adicional es reemplazada por hueso (osificación endocondral) (Fig. I 32G). En este estadio los extremos posteriores se fusionan entre sí en algunos puntos (Fig. I 32H).

**Estadio 25.** No se observan cambios en la cintura pectoral y el miembro anterior (Fig. I 31H).

Los elementos del carpo, el pisiforme y el elemento cartilaginoso asociado al distal I permanecieron cartilagosos hasta el último estadio disponible de esta especie.

En relación a la interclavícula, se extiende posteriormente la fusión de los extremos posteriores y la osificación medial originada en el estadio anterior, lo cual comienza a obliterar el espacio medio que había entre ambos extremos de los filamentos (Fig. I 32I). La oclusión de este espacio no es total en ningún espécimen del estadio 25.

### *Caiman latirostris*

**Estadio 20.** Desde el primer estadio disponible se observa una zona sin tinción a nivel de la diáfisis del húmero, ulna y radio, indicando el comienzo de la osificación pericondral (Fig. I 33A). El basipodio distal (carpianos distales) está compuesto por cinco elementos en el miembro derecho (distal I conforma un área difusa; ver discusión) (Fig. I 33A) y por cuatro en el izquierdo que a juzgar por asimetrías del desarrollo entre ambos miembros, el desarrollo progresa mediante fusión de los carpianos distales III y IV. En relación al pisiforme, éste se encuentra presente en este estadio como un pequeño elemento de límites poco marcados (Fig. I 33A).

La interclavícula se detecta desde este estadio, el primero disponible para esta especie. En este estadio y en el estadio 21, la interclavícula está formada por un solo elemento medio ventral, en forma de “V” invertida, con el vértice expandido dirigido hacia adelante. Toda la estructura se distingue de la dermis circundante por presentar una textura rugosa (Fig. I 34A). Sus extremos posteriores se extienden hasta la zona anterior del esternón (el cual presenta aun ambas porciones esternales sin contacto en la línea media). En el extremo anterior expandido se distingue una zona más oscura, longitudinal, en la línea media, lo cual podría estar indicando la existencia de más de un elemento (Fig. I 34A; origen par, ver discusión).

**Estadio 21.** Se observa una zona sin tinción a nivel de la diáfisis de la escápula primero, los metacarpianos I-IV luego (primero el II y III; luego el I y IV, es decir de los dígitos medios a los dígitos más extremos), y por último el coracoides, indicando el comienzo de la

osificación pericondral. También se ven cuatro elementos en el miembro izquierdo pero los elementos que aquí se fusionan son el distal IV + V. En el miembro derecho del espécimen del estadio 21 existe una mayor fusión de los carpianos distales más laterales, que involucra a los elementos III al V (I, II y III + IV + V) (Fig. I 33B).

**Estadio 22.** Continúa la osificación de la escápula, metacarpianos I-IV y coracoides. La Alizarina está bien marcada en húmero, ulna y radio primero, escápula luego y finalmente metacarpianos I-III (Fig. I 33C). La falta de tinción para cartílago (comienzo de la osificación) también empieza a ocurrir en la diáfisis del radial, ulnar y de la primera falange de los dígitos I-III (más notorio en el segundo dígito). Se observan varias condiciones en el carpo de esta especie, desde especímenes con los cinco distales separados (ej., CL-22-1), especímenes con cuatro carpianos distales (IV + V fusionados) (ej., CL-22-2) y especímenes en donde la fusión de los elementos carpianos es mayor habiendo tres carpianos distales (I, II y III + IV + V). A partir del estadio 22 y hasta el último inclusive el pisiforme va aumentando de tamaño y adquiriendo forma piramidal (Fig. I 33D).

El cartílago asociado al carpiano distal I aparece en este estadio. En los próximos estadios y hasta el último inclusive se alarga y curva (en *Caiman yacare* es más corto y ancho que en *C. latirostris*) (Fig. I 33D).

La interclavícula deja de tener forma de "V", está bien desarrollada y constituida claramente por dos filamentos (Fig. I 34B). La mitad anterior queda por delante del esternón (conserva el extremo anterior dilatado en muchos casos) y la mitad posterior se sitúa entre ambos centros esternales. La mitad anterior no está osificada al principio pero luego en este mismo estadio osifica (osificación dérmica), apareciendo un centro de osificación en cada filamento (Fig. I 34C); la mitad posterior se mantiene sin osificar. En este estadio ambos filamentos están muy próximos entre sí a lo largo de toda la línea media pero sin mostrar un contacto claro entre sus extremos anteriores, contrario a lo que ocurre en *Caiman yacare* donde estos extremos se fusionan. Más aún, ambos extremos anteriores se muestran bastante separados (Fig. I 34D). En este mismo estadio aparece un tercer centro de osificación ubicado en la porción más anterior, entre ambos filamentos.

**Estadio 23.** Osifica (tinción con Alizarina) el radial, ulnar y coracoides. En este mismo estadio continua el proceso de osificación (tinción con Alizarina) del metacarpiano IV. También hay indicio del comienzo de osificación (mediante la falta de tinción) en la primera falange de los dígitos IV y V, el metacarpiano V y la segunda falange de los dígitos II y III (Fig. I 33E). Se observan ejemplares con tres o cuatro carpianos distales, producto de las fusiones antes mencionadas. En este estadio surge la novedad, sin embargo, que algunos especímenes incorporan al distal II a la fusión de los distales III + IV + V, conformando un basipodio con dos carpianos distales para esta especie (I, II + III + IV + V), condición que se va mantener hasta el último de los estadios (Fig. I 33F).

El tercer centro de osificación ubicado en la porción más anterior entre ambos filamentos de la interclavícula se hace más notorio en este estadio (Fig. I 34E).

**Estadio 24.** Aquí osifican (tinción rojiza) el metacarpiano V, la primera falange de todos los dígitos, la segunda falange del dígito II y las falanges ungueales de los dígitos I y II (Fig. I 33G). La osificación (tinción rojiza) de las falanges ungueales comienza en el extremo distal y se desarrolla hacia proximal.

**Estadio 25.** Osifican (tinción con Alizarina) la segunda falange y la falange ungueal del dígito III (Fig. I 33D). La tercera falange del dígito III y la segunda falange del dígito IV comienzan el proceso de osificación mediante la falta de tinción en su diáfisis.

Los límites entre ambos centros de osificación laterales y el centro medial de la interclavícula desaparecen hacia este estadio y los extremos posteriores de cada filamento permanecen separados uno del otro (Fig. I 34F).

**Estadio 27-28.** Osifican (tinción roja) la tercera falange del dígito III y la segunda falange del dígito IV, y comienza el proceso de osificación mediante la falta de tinción en la diáfisis de la tercera falange del dígito IV y la segunda falange del dígito V. Las falanges ungueales del dígito IV y V nunca osifican y son alargadas (Fig. I 33H). Los elementos del carpo, el pisiforme y el elemento cartilaginoso asociado al distal I también permanecieron cartilaginosos hasta el último estadio disponible, al igual que la otra especie.

Hasta este estadio inclusive, la interclavícula toma mayor definición y su osificación se extiende posteriormente alcanzando las tres cuartas partes del largo del esternón (Fig. I 34G).

### **I.3.2.1.3.Síntesis del proceso de desarrollo y osificación de los miembros anteriores de ambas especies**

En resumen, en *Caiman latirostris* las falanges subdistales y distales (ungueales) de los dígitos III-V van apareciendo como condensaciones cartilagosas pequeñas que crecen y se alargan paulatinamente desde el estadio 20 hasta el 23 donde terminan de formarse. La secuencia de desarrollo es proximal-distal desde el dígito III al V. En el estadio 20 todavía faltan formarse la cuarta falange del dígito III y IV y la tercera del dígito V. En el estadio 21 se forma la cuarta falange del dígito III y en los siguientes dos estadios se forma la cuarta falange del dígito IV y la tercera del dígito V.

En ambas especies de *Caiman*, la osificación de cada elemento de la cintura y del miembro anterior se extiende bastante pero hasta el último estadio analizado las epífisis de los huesos aún permanecen sin osificar.

### **I.3.2.2.Cintura pélvica y miembro posterior**

#### **I.3.2.2.1.Descripción general de los cartílagos para ambas especies**

##### **I.3.2.2.1.1.Cintura pélvica**

Cada hemicintura está formada por ilion, isquion y pubis cartilagosos. Los límites entre estos elementos fueron difíciles de establecer especialmente en estado cartilaginoso. Sin embargo, en algunos casos, se evidenció la exclusión del pubis de la formación del acetábulo (Fig. I 35). El ilion tiene un contorno irregular y una superficie dorsal que está levemente deprimida y se proyecta anterior y posteriormente. Debajo de la proyección anterior hay una gran muesca (Fig. I 35). Medialmente articula con las dos vértebras sacras y ventralmente con los otros dos centros cartilagosos de la cintura, el isquion (posterior) y

el pubis (anterior). La mayor parte del ilion delimita el acetábulo (recibe la cabeza del fémur) junto con el isquion. El isquion presenta forma rectangular de sección delgada, acompañando mayormente al ilion en su longitud, con la cara medial levemente cóncava y la lateral convexa. Es más ancho que el pubis pero casi de su misma longitud. Su extremo libre, dirigido posteromedialmente, es ensanchado y redondeado. El pubis tiene un extremo proximal angosto y uno distal ensanchado, lo que le confiere un contorno triangular. El extremo proximal es de sección cilíndrica y el extremo distal es aplanado y de contorno redondeado y se expande anteromedialmente. Las hemicinturas (isquion y pubis) se acercan medialmente a lo largo de la ontogenia en ambas especies pero no se contactan entre sí en ninguno de los estadios analizados. El centro de cada elemento de la cintura pélvica comienza a osificar desde su diáfisis. La osificación permanece incompleta en el último estadio analizado. En adultos, el ilion, el isquion y las tres cuartas posteriores del pubis osifican completamente; el cuarto anterior del pubis simplemente condrifica.

### **I.3.2.2.1.2. Miembro posterior**

El miembro posterior está formado por el fémur (estilopodio), fíbula y tibia (zeugopodio), elementos tarsianos (basipodio) proximales (astrágalo y calcáneo) y distales, más los dígitos (meta y acropodio). En adultos todos estos elementos osifican completamente.

El fémur, desde el primer estadio analizado presenta definidas sus características. Es un elemento cartilaginoso, largo y delgado, con sus extremos levemente expandidos. Su epífisis proximal constituye una cabeza articular redondeada mientras que la epífisis distal presenta dos cóndilos (anterior/medial y posterior/lateral). El cóndilo lateral es más grande y, entre ambos se forma la fosa poplitea. La fosa poplitea, ubicada posterior entre ambos cóndilos, no es muy notoria aún. La fíbula articula con la cara lateral del cóndilo lateral en cambio la tibia lo hace con ambos cóndilos. Su eje se curva desde proximal a distal haciendo que el plano de articulación de la cabeza articular sea casi paralelo al plano sagital y el plano del extremo distal quede transversal a él.

La tibia y la fíbula presentan su forma general desde el primer estadio cartilaginoso analizado. Se trata de elementos cartilaginosos delgados y alargados, de largo equivalente,

que articulan proximalmente con el fémur y distalmente con el autopodio. La fíbula, lateral y de sección circular, presenta su extremo proximal expandido anteroposteriormente y comprimido lateralmente. Su epífisis distal está levemente expandida y su forma es circular. La fíbula articula proximalmente con el cóndilo lateral del fémur y distalmente con el astrágalo (medialmente) y calcáneo (el resto de la superficie articular). La tibia, medial y de sección mayor que la fíbula, presenta una cara articular proximal, amplia y triangular, para recibir ambos cóndilos del fémur. Su epífisis distal está expandida y presenta una fase articular para recibir al astrágalo.

El calcáneo (fibular) es una estructura de forma compleja que se proyecta posteriormente y forma una estructura de contorno redondeado. Articula proximalmente con la fíbula, distalmente con el distal IV y medialmente con el astrágalo.

El astrágalo tiene una superficie proximal cóncava que articula con la tibia. Su cara lateral contacta con el calcáneo y se prolonga proximalmente para también articular con la fíbula. Distalmente articula con los tarsianos distales II al IV. El tarsiano distal II, de forma circular, es el más pequeño de la serie, mientras que el cuarto, de forma irregular, resulta el mayor. El tercero es de tamaño intermedio y forma cuadrangular. Cada uno articula distalmente con el metatarsiano correspondiente. Dentro del metapodio, el quinto metatarsiano es el de menor tamaño. El metatarsiano II y III y sus respectivas falanges son los más largos. La fórmula falangeal es la definitiva desde el primer estadio analizado y es 2-3-4-5-0 y cada dígito concluye en una falange ungueal. El dígito V está reducido a su metatarsiano.

### **I.3.2.2. Desarrollo de la cintura pélvica y el miembro posterior y su secuencia de osificación**

A continuación se describen la cintura y el miembro posterior de ambas especies por separado, teniendo en cuenta los cambios ocurridos estadio por estadio a fin de documentar la variación de estas estructuras a lo largo de la ontogenia embrionaria y su secuencia de osificación (Tabla I 5).

*Caiman yacare*

**Estadio 17/18.** Están presentes, aunque todavía en formación, los elementos cartilagosos de la cintura pélvica, estilopodio, zeugopodio, basipodio, metapodio y parte del acropodio (primera serie de falanges de todos los dígitos y segunda serie de los dígitos II a IV; Fig. I 36A). En este estadio, el astrágalo y el calcáneo parecen estar formados por dos elementos cada uno aunque los límites dentro de cada uno de ellos no son nítidos (Fig. I 36B). Cada uno de estos dos elementos dentro del astrágalo y el calcáneo, respectivamente, se identifican porque uno toma una fuerte tinción con Azul de Alcian y el otro conforma una zona muy clara.

**Estadio 18.** Condrifica la falange ungueal del dígito I y la tercera falange de los dígitos II al IV (Fig. I 36C). El fémur, la tibia y la fíbula aclaran levemente su diáfisis. En este estadio los límites entre los elementos del astrágalo y el calcáneo ya no se distinguen prácticamente.

**Estadio 19.** Se aprecia un mayor desarrollo general de todos los rasgos de las falanges excepto por la cuarta de los dígitos III y IV, que es solo un esbozo (Fig. I 36D).

**Estadio 20.** El desarrollo de las falanges es aún más marcado excepto por la cuarta del dígito IV que permanece aún sin desarrollarse completamente (Fig. I 36E). Los metatarsianos I al IV comienzan a osificar evidenciado por un aclaramiento en sus diáfisis.

**Estadio 22.** Se desarrolla más la cuarta falange del dígito IV y se condrifica la quinta (falange ungueal) del mismo dígito (Fig. I 36F). El pubis y la primera serie de falanges de los dígitos I a IV comienzan a osificar (se aclaran). Luego continúa el proceso de osificación del pubis, fémur, tibia y fíbula mediante su tinción con Alizarina.

**Estadio 23.** Se evidencia mediante tinción con Alizarina la osificación del ilion y los metatarsianos I-IV y, empieza a osificar (mediante una zona sin tinción) la segunda falange del dígito III (Fig. I 36G). Luego osifican pericondralmente (tiñen con Alizarina) las primeras falanges de los dígitos I a IV y comienza el proceso de osificación (se aclaran) de la segunda

falange del dígito II y las falanges ungueales de los dígitos I a III. Terminan de desarrollarse las cuarta y quinta falanges del dígito IV. Luego empieza a osificar (se aclara y luego tiñe con Alizarina) el isquion y sus porciones derecha e izquierda se acercan medialmente sin contactarse. Osifican (se aclaran primero y se tiñen con Alizarina luego) la segunda falange de los dígitos II a IV (primero II y III, luego la IV) y la tercera falange del dígito III. Continúan con la osificación, evidenciada mediante la tinción con Alizarina, las falanges ungueales desde la I hacia la III.

**Estadio 24.** Se forma un área sin tinción (comienzo de la osificación) en la tercera falange del dígito IV (Fig. I 36H).

**Estadio 25.** No se observan cambios (Fig. I 36I).

En *Caiman yacare* no hay una osificación completa de los huesos ya que las epífisis permanecen sin osificar en todos los elementos que han osificado inclusive hasta el último estadio. Los tarsianos distales II, III y IV permanecen siempre cartilagosos al igual que el astrágalo y el calcáneo. El pubis parece excluido del acetábulo en muchos casos pero no es tan evidente como en *C. latirostris*. La osificación de la tercera falange del dígito IV no avanza (evidenciada mediante tinción con Alizarina) en ningún espécimen de todos los muestreados hasta el último estadio de esta especie y tampoco se registra el comienzo de la osificación de las cuarta y quinta falanges de ese mismo dígito.

### *Caiman latirostris*

**Estadio 20.** Se distinguen todos los elementos de la cintura y el miembro, los cuales son enteramente cartilagosos excepto el fémur, tibia y fíbula que han comenzado su osificación, evidenciada mediante un área clara a nivel de sus diáfisis (Fig. I 37A). Todas las estructuras están bien formadas excepto las tercera y cuarta falanges del dígito IV, que están poco desarrolladas. Las porciones derecha e izquierda de isquion y pubis, cartilagosos aún, no están unidos en la línea media.

**Estadio 21.** Comienza la osificación de los metatarsianos I a IV, evidenciada mediante la aparición de un área sin tinción a nivel de la diáfisis (Fig. I 37B).

**Estadio 22.** Se observa que el pubis queda excluido del acetábulo (Fig. I 35), los isquiones se acercan medialmente y es notoria la tinción con Alizarina (continuación del proceso de osificación) del fémur, tibia y fibula. Posteriormente en este mismo estadio, comienza la osificación del pubis mediante la aparición de un área sin tinción a nivel de la diáfisis, se alargan y delimitan mejor las tercera y cuarta falanges del dígito IV, y condrifica la quinta falange del mismo dígito (Fig. I 37C). A continuación en este estadio, también comienza la osificación, mediante la aparición de un área sin tinción, de las diáfisis de la primera falange de los dígitos II y III, primero, y de los dígitos I y IV, después. Posteriormente continúa el proceso de osificación (tinción con Alizarina) del pubis, ilion y de los metatarsianos I-IV, y comienza a evidenciarse la osificación de la segunda falange de los dígitos II y III, mediante el aclaramiento de su diáfisis.

**Estadio 23.** El isquion comienza a osificar (se aclara) junto con la segunda falange del dígito IV. Las restantes falanges, incluida la quinta del dígito IV, concluyen su crecimiento en largo y ancho (Fig. I 37D). Posteriormente en este estadio, el isquion se osifica (tiñe con Alizarina), junto con las primeras falanges de los dígitos I a IV y la segunda falange de los dígitos II-IV, indicando el progreso de la osificación de estos elementos. Asimismo, comienza la osificación, mediante la aparición de un área sin tinción, de la tercera falange del dígito III y de las falanges ungueales de los dígitos I-III. Ulteriormente en este mismo estadio continúa la osificación (tinción con Alizarina) de las falanges ungueales de los dígitos I y II (Fig. I 37E).

**Estadio 24.** Continúa la osificación de la tercera falange y la falange ungueal del dígito III, la cual se tiñe con Alizarina y aparece un área sin tinción en la tercera falange del dígito IV, indicando el comienzo de la osificación (Fig. I 37F). La osificación de los tres elementos de la cintura pélvica progresa notoriamente en este estadio y el próximo (Fig. I 37G).

**Estadio 25.** Continúa la osificación de la tercera falange del dígito IV mediante la tinción con Alizarina (más evidente en el siguiente estadio) y comienza la osificación pericondral del calcáneo desde su centro, que se evidencia mediante la toma de Alizarina y los isquiones se acercan medialmente aún más pero sin contactar (Fig. I 37H).

**Estadio 27-28.** Osifica pericondralmente el astrágalo (zona teñida con Alizarina) en su zona media (Fig. I 37I), y también lo hacen el cuarto distal y el metatarsiano del dígito V. Comienza el proceso de osificación (se aclara la diáfisis) de la cuarta falange del dígito IV (Fig. I 37J).

En *Caiman latirostris* ningún hueso del miembro y la cintura completó su osificación al momento del último estadio analizado, restando osificar las epífisis de todos los elementos. Los tarsianos distales II y III y la falange ungueal del dígito IV permanecen cartilagosos.

## I.4. Discusión

### **I.4.1. Condrocáneo: Neurocráneo**

En términos generales, el neurocráneo cartilaginoso de *Caiman latirostris* y *C. yacare* es muy similar entre sí y con el de otras especies de cocodrilos. El único carácter que varía en relación a otras especies es la presencia del foramen epifanial en la región etmoidea de ambas especies de caimanes. Este foramen que se encuentra dorsal al aditus conchae es homólogo por topología al foramen epifanial descrito por Klembara (1991; Fig. 2C) y su presencia difiere con otras especies de cocodrilos ya que, aunque se encuentra presente en *Alligator* (Klembara, 1991), no se presenta en el género *Crocodylus* (de Beer, 1937; Klembara, 1991).

En relación a la región orbitotemporal, en ciertos estadios ontogenéticos las fenestras óptica y epióptica presentan distinto grado de extensión anterior en las dos especies de *Caiman* (Fig. I 3C). Esto podría relacionarse con cierta variación ontogenética y reflejar un patrón en el cual, en la mitad del desarrollo (estadios 18-22), la fenestra óptica sobrepasa a la epióptica y, en estadios anteriores y posteriores, se extienden subigualmente.

Los procesos infrapolar y basitrabecular fueron definidos en esta tesis siguiendo a de Beer (1937) sobre criterios topológicos: la parte que se fusiona con las trabéculas se consideró como proceso basitrabecular y aquella que subyace la cápsula auditiva se interpretó como proceso infrapolar. El proceso basitrabecular, según de Beer (1937), es una proyección lateral de la porción más posterior de la barra trabecular y está formado por el cartílago polar, cuando éste último elemento condriifica independientemente. En el caso particular de los cocodrilos, desde la zona ventral de cada trabécula hacia la placa basal, se forma el proceso basitrabecular, el cual se proyecta posteriormente subyaciendo la porción coclear de la cápsula auditiva y formando el proceso infrapolar. Klembara (1991) también hace una distinción entre ambos procesos (basitrabecular e infrapolar) y discute el origen y sus posibles homologías. En esta tesis solo se distinguió un elemento siempre fusionado a la parte posterior de las trabéculas que se proyecta posteroventralmente, por debajo de la porción coclear, por lo que no es posible discernir si se trata de solo uno de ellos (proceso basitrabecular, anterior) o si el proceso infrapolar (posterior) está fusionado al primero.

A nivel de la región ótico-occipital de ambas especies, el arco occipital está formado por un solo elemento (Fig. I 2B). Sin embargo, la presencia de varios forámenes hipoglosos estaría indicando que en su constitución interviene más de un arco occipital (de Beer, 1937). El número máximo de forámenes hipoglosos observados en esta tesis fue cuatro (probablemente cinco, ver descripción), lo cual indicaría que habría al menos cuatro arcos occipitales incorporados a esta región. En cuanto al techo que une dorsal y posteriormente a las cápsulas auditivas en estas especies de caimanes, no puede descartarse que el techo posterior esté aquí incorporado (ver de Beer, 1937; Klembara, 1991, 2001). Sin embargo, aquí se lo homologa, por topología, con el techo sinótico.

A nivel del basicráneo los cartílagos que se encuentran entre el pterigoides y el ectopterigoides y sobre el ectopterigoides de ambas especies podrían (uno o el otro o los dos) eventualmente ser, por posición, una consecuencia del desprendimiento del extremo anterior del proceso pterigoideo del palatoc cuadrado (Fig. I 8D). De Beer (1937) manifiesta que en estadios avanzados de *Crocodylus* parece desarticularse esta porción del palatoc cuadrado originando un “cartílago pterigoideo”. Parker (1882a) también describe un

“cartílago pterigoideo” situado en la superficie lateral del hueso pterigoides en *Cocodylus palustris* y *Alligator mississippiensis*. Lo que se observa en *Caiman yacare* y *C. latirostris* se corresponde en gran parte con estas descripciones pero al no contar con estadios más tempranos, no puede establecerse su origen ni asegurar que estos cartílagos provengan del proceso pterigoideo del palatocadrado, ni de su proyección dorsal, el proceso ascendente (epipterigoides).

#### **I.4.2. Condrocráneo: Esplacocráneo**

Las principales diferencias entre *Caiman yacare* y *C. latirostris* y con otras especies de cocodrilos se registraron en el esplacocráneo. Las diferencias con otras especies de cocodrilos se vieron específicamente en el palatocadrado, y la variación interespecífica dentro del género se observó a nivel del aparato hiobranquial.

En cuanto a la porción dorsal del arco mandibular, en *Caiman latirostris* y *C. yacare* no se observó un proceso ascendente del proceso pterigoideo del palatocadrado, tal como describe de Beer (1937) para *Crocodylus* (pág. 266; lám. 93. 4). También, a diferencia de algunas especies de *Crocodylus*, la superficie posterior y ventral del proceso ótico del palatocadrado de *Caiman* está articulada con el proceso dorsal de la columela auris; mientras que en *Crocodylus porosus* (*sensu* de Beer, 1937) existe una fusión cartilaginosa. El proceso ótico en ambas especies de caimanes se encuentra articulado con la pared lateral de la cápsula auditiva mientras que en *Cocodrilus biporcatus* (Cuvier, 1807; *sensu* de Beer, 1937; = *Crocodylus porosus*; ver Nguyen *et al.*, 2009) está unido mediante tejido conectivo (de Beer, 1937) o por fusión cartilaginosa (Edgeworth, 1935).

En cuanto a la porción ventral del arco mandibular de las especies de caimanes estudiadas aquí, la porción articular del Cartílago de Meckel es más larga que ancha en ambas especies y tiene prácticamente el mismo tamaño que el proceso retroarticular, el cual se dispone casi verticalmente. En esta porción de la mandíbula osifica el articular que en individuos adultos tiene su área articular más ancha que larga y su proceso retroarticular, casi horizontal, superando en tamaño a la región articular.

Las principales diferencias entre especies fueron encontradas a nivel de la porción ventral del arco hioideo y los arcos branquiales restantes y son las que se enumeran a continuación: 1- La muesca anterior del cuerpo hioideo es más redondeada en *Caiman latirostris* que en *C. yacare*; 2- el contorno anterior del hioides es curvo en *C. latirostris* y en los primeros estadios de *C. yacare*, y plano en los demás ejemplares de *C. yacare*; 3- la muesca posterior del cuerpo hioideo es más amplia y menos profunda en *C. latirostris*; 4- la mayoría de los especímenes de *C. yacare* presentan forámenes en el cuerpo hioideo, los cuales son de posición y cantidad variable (pocos individuos de *C. latirostris* tienen un solo foramen medio y anterior); y 5- el extremo distal del cuerno branquial I es ahusado en la mayoría de los especímenes de *C. yacare* y presenta distintos grados de ensanchamiento en *C. latirostris*.

En cuanto a las homologías de los elementos del aparato hiobranquial, en esta tesis no se ha distinguido un origen independiente de los procesos anteriores (laterales y medio) ni de los procesos laterales posteriores del cuerpo hioideo en ninguna de las dos especies estudiadas. Tampoco se vio un epibranquial separado y asociado al cuerno branquial I. En consecuencia, no se pudo corroborar ninguna de las homologías sobre las estructuras que conforman el aparato hiobranquial descritas a continuación. Eventualmente estudiando estadios previos a los analizados en esta tesis, podrían corroborarse estas homologías. El cuerpo hioideo según de Beer (1937) correspondería aparentemente al basihial tal vez fusionado con el primer basibranquial y para Parker (1882a) sería el basihiobranquial. Schumacher (1973) lo sinonimiza con el basihial/ basihioides/ hipobranquial. El extremo medio anterior del cuerpo hioideo es descrito como proceso lingual por varios autores (Shiino, 1914; de Beer, 1937; Romer, 1956; Bellairs y Kamal, 1981). Schumacher (1973) no describe esto específicamente en cocodrilos pero sí lo hace para tortugas. Klembara (1991) también lo describe como proceso lingual y agrega que por posición podría corresponder al basihial y que los hipobranquiales 1 y 2 o basibranquiales 1 y 2 podrían contribuir a formar parte tanto de su parte posterior como del mismo cuerpo hioideo. Cleuren y de Vree (1992) dicen que no hay proceso lingual en cocodrilos. Según de Beer (1937), cada proceso lateral anterior del cuerpo hioideo está fusionado con el cuerno hioideo (ceratohial)

correspondiente. Romer (1956) y Bellairs y Kamal (1981) también consideran que el ceratohial se incorpora al cuerpo hioideo en cocodrilos pero agregan que virtualmente desaparece en el adulto. Shiino (1914) también menciona a los cuernos hiales articulados con el cuerpo hioideo. Klembara (1991) sostiene que por posición, el elemento que se incorpora al cuerpo hioideo no sería el ceratohial sino que podría corresponder al hipohial. Schumacher (1973) menciona solamente en tortugas unos procesos similares por posición y los denomina procesos laterales anteriores. Respecto a los procesos laterales posteriores del cuerpo hioideo, Shiino (1914) y Fürbringer (1922) sostienen que los cuernos branquiales II se adhieren a estos procesos traseros del cuerpo hioideo. De Beer (1937), Romer (1956) y Klembara (1991) coinciden con esto y explican que los procesos laterales posteriores serían los ceratobranquiales II. Bellairs y Kamal (1981) concuerdan con esto y aclaran que estos cuernos desaparecerían virtualmente en el adulto. Cleuren y de Vree (1992) sostienen que los cuernos branquiales II se fusionan o pierden. Schumacher (1973) les encuentra cierta semejanza con los cuernos branquiales II rudimentarios de lacertilios, pero no observa que sean estructuras diferentes. Al igual que para los procesos laterales anteriores Schumacher (1973) menciona en tortugas unos procesos similares por posición y los denomina procesos laterales posteriores. Finalmente, en cuanto al cuerno branquial I, éste correspondería al ceratobranquial I según Parker (1882a), de Beer (1937), Romer (1956), Schumacher (1973), Bellairs y Kamal (1981) y Klembara (1991). Schumacher (1973) comenta que la osificación se extiende desde la región proximal hasta la distal y Li y Clarke (2015) comentan que la osificación es mayor en las porciones proximales y mediales. Sin embargo, aquí se ha visto que la osificación comienza en la diáfisis y va extendiéndose progresivamente hacia las epífisis. Según Schumacher (1973), en embriones tempranos, este cuerno está unido al cuerpo hioideo. En esta tesis esto no pudo corroborarse ya que siempre se los observó como elementos separados. Este autor identificó al extremo libre del cuerno branquial I como epibranquial. Aquí no se observó ni un cartílago ni un centro de osificación distinto en el extremo distal del cuerno branquial I. En conclusión, todas las hipótesis de homología del aparato hiobranquial planteadas anteriormente por los distintos

autores son igualmente probables, y ninguna cuenta con más sustento que otra en esta tesis.

### **I.4.2.1.Laringe y Tráquea**

En relación a la laringe de *Caiman latirostris* y *C. yacare* se han distinguido dos cartílagos laríngeos que, según estructura y posición, se identificaron como cartílago cricoides (impar y ventral) y aritenoides (par y dorsal). La identificación de estas estructuras se hizo siguiendo a Schumacher (1973) pero la terminología no fue exactamente la misma utilizada por este autor para no generar confusión (ej., cartílago tiroideo y cartílago aritenoideo; ver Schumacher, 1973:176-179). En relación a las homologías y la existencia de un cartílago tiroideo en reptiles, éste no ha sido identificado como tal en esta tesis. La variación entre especies de estas estructuras se dio específicamente en el cartílago cricoides. La cara posteroventral de este cartílago presentó una muesca que en el caso de *C. latirostris* se observó solamente en cuatro embriones del estadio 22 ya que luego desaparece (solo cuatro embriones con una traza de dicha muesca). En cambio, en *C. yacare* la muesca es amplia y se observa durante todo el desarrollo embrionario.

La tráquea está conformada por anillos que son independientes unos de otros. Sin embargo, se han encontrado individuos de ambas especies en los cuales algunos anillos emiten prolongaciones cartilagosas que contactan con el anillo consecutivo. También se observaron ciertas anomalías como bifurcaciones del extremo libre de los anillos que al parecer son independientes de la ubicación en la tráquea y de la especie.

### **I.4.3.Osteocráneo**

Con respecto a la secuencia de osificación del cráneo, hubieron varios huesos (pterigoides, prefrontal, lagrimal, postorbital, maxilar, yugal, dentario, angular, surangular, esplenial) que se desarrollaron entre los estadios 17/18 y 19 en *Caiman yacare* y ya aparecen formados en el primer estadio disponible de *C. latirostris* (estadio 20) (Tabla I 1), motivo por el cual la base de la secuencia de osificación no pudo ser dilucidada en esta

última especie. Algo similar ocurre con el pterigoides ya que, si bien es el primer hueso en desarrollarse en *C. yacare*, tal vez este osifique en estadios previos a los estudiados en esta tesis. La secuencia de osificación del resto de los huesos del osteocráneo en ambas especies pudo ser establecida claramente. Por un lado, están los huesos que se forman simultáneamente en ambas especies (frontal, escamoso, cuadradoyugal, nasal, cuadrado, parietal, supraoccipital, proceso basitrabecular, lateroesfenoides, epiótico, columela y articular) y, por otro lado, están los huesos que se desarrollan primero en una de las dos especies. Los huesos tales como premaxilar, palpebral, basioccipital y exoccipital se forman antes en *C. latirostris*, mientras que ectopterigoides, basiesfenoides, palatino, vómer, coronoides, proótico y opistótico se forman primero en *C. yacare* (Tabla I 1). Además, la indicación temprana del comienzo del proceso de osificación (área sin tinción) pudo ser observada en algunos huesos condrales de las dos especies (cuadrado, basioccipital, exoccipital, supraoccipital, proceso basitrabecular, columela y articular).

Si bien no se pudieron muestrear estadios previos al 20 en *Caiman latirostris*, ambas especies coinciden en general con el estadio de osificación para cada hueso. Es decir, no hay varios estadios de diferencia entre especies en la osificación de un determinado hueso. Los únicos huesos que mostraron una diferencia de dos estadios entre especies son el proótico y el palpebral (Tabla I 1). En relación a los huesos palpebrales y en concordancia con Campos Lima (2010), en esta tesis se observó que éstos son los últimos elementos del cráneo en desarrollarse en *C. yacare*. Estos huesos se registraron solamente en un espécimen del último estadio de *C. yacare*, y aparecen más temprano en *C. latirostris* alcanzando un mayor desarrollo. Según Vickaryous y Hall (2008) el desarrollo del hueso palpebral en *A. mississippiensis* ocurre cuando el animal tiene un año de edad aproximadamente. En adultos este hueso se encuentra asociado al prefrontal y/o lagrimal en caimanes. Sin embargo, Nesbitt *et al.* (2012) los describe asociados únicamente al prefrontal en las especies actuales de cocodrilos.

Siguiendo con la secuencia de osificación, la mayoría de los huesos dérmicos de ambas especies, salvo los palpebrales, osifican previamente al estadio 23 (Tabla I 1). Contrariamente, a partir de este estadio, osifican la mayoría de los huesos condrales, con

excepción del cuadrado que lo hace antes (estadio 22) en ambas especies, y basioccipital y exoccipital que lo hacen previamente, en el estadio 21 de *Caiman latirostris*. La osificación más temprana de los huesos dérmicos parece ser un patrón compartido con otros grupos de vertebrados (aves, saurios, tortugas; Vickaryous y Hall, 2008).

En los estadios más tempranos disponibles (estadios 17/18-19 de *Caiman yacare*) en los cuales pudo establecerse la secuencia de osificación, el primer hueso que osifica es el pterigoides. Vickaryous y Hall (2008) explican la temprana osificación del paladar oseoso secundario (maxilar, premaxilar, palatino, pterigoides y vómer) en *Alligator mississippiensis* por su gran importancia funcional. Sin embargo, en *Caiman latirostris* y *C. yacare*, y al igual que Müller (1967) observó en *Crocodylus cataphractus*, el pterigoides es el único hueso de esta serie que se desarrolla tempranamente. Esto probablemente esté en relación con la prominencia de este elemento en saurópsidos (Rieppel, 1993a) y con su rol como mayor punto de inserción de la musculatura aductora mandibular (Vickaryous y Hall, 2008), como de los músculos aductores mandíbulares internos pterigoideos (Holliday y Witmer, 2007; Bona y Desojo, 2011).

Una diferencia de importancia en sistemática se da a nivel del contacto medial entre los prefrontales (ver *Capítulo III*). En los últimos estadios embrionarios de ambas especies de caimanes los prefrontales se acercan hacia la línea media. En *Caiman yacare* los prefrontales están tan cerca uno del otro que los nasales y el frontal casi pierden contacto entre sí. En *C. latirostris* los prefrontales no llegan a estar tan cercanos entre sí. Además, a partir de los estudios de morfometría geométrica en tres dimensiones (ver *Capítulo II*) se verificó que este carácter varía ontogenéticamente en *C. yacare* ya que los prefrontales se van acercando entre sí desde individuos juveniles hasta que contactan ampliamente en individuos adultos de esta especie. Juveniles y adultos de *C. latirostris* muestran las dos condiciones (contacto/no contacto de los prefrontales en la línea media) por lo que existe variación intraespecífica dentro de esta especie pero no relacionada con la ontogenia.

La contribución de los nasales a la formación del borde posterior de la narina también constituye un carácter sistemático que se verificó en ambas especies hasta el último estadio

embrionario. Sin embargo, con morfometría geométrica en tres dimensiones se registró que este carácter varía en *Caiman yacare* en la ontogenia posteclosional (ver *Capítulo II*).

Otra diferencia muy importante entre especies se dio a nivel de la quijada inferior. En *Caiman yacare* aparece un elemento, ausente en *C. latirostris* que, en principio, por posición (ver descripción), se homologa aquí a un prearticular. Este elemento, formado a partir de uno o dos centros de osificación (un solo caso con tres centros) termina fusionándose con el articular en *C. yacare*. Romer (1956) menciona la existencia de un prearticular como un elemento constituyente de la estructura adulta de la mandíbula de un reptil generalizado. En saurópsidos actuales este hueso se solapa con el articular (ej., saurios, tortugas, aves), se fusiona con el articular (ej., ofidios), o en algunos grupos se “pierde” (ej., cocodrilos) (Gavrilov, 1959). Un prearticular ubicado en la cara medial de la mandíbula se reporta para diversos grupos de reptiles extintos como esfenodóntidos (Clark, 1994), así como en arcosaurios tempranos como pseudosuquios (Walker, 1964; Gower, 1999; Schoch, 2007; von Baczko y Desojo, 2016), y ciertos crocodylomorfos como *Orthosuchus* y *Oceanosuchus* (Nash, 1975; Hua, 2007). Este hueso también está presente en crocodyliformes neosuquios marinos jurásicos (ej., *Metriorhynchus*), es de forma triangular y articula con el borde anterior del articular en la cara medial de la mandíbula (Andrews, 1913: 157, Figura 60B). Si bien en neosuchios *Crocodylia* y en la mayoría de los notosuchios el prearticular está ausente en formas adultas (ej., Romer, 1956; Hua, 2007), de Beer (1937) menciona en el osteocráneo de *Crocodylus* la existencia de un pequeño prearticular que se fusiona con el articular durante la ontogenia embrionaria (Baur, 1896). En esta tesis se corrobora la presencia de un prearticular en cocodrilos que se fusiona al articular durante la ontogenia embrionaria, formando parte del proceso anterior y triangular del articular (Fig. I 14B). La presencia de un prearticular varía interespecíficamente y aquí se reporta solo para *C. yacare*.

En relación al coronoides en ambas especies se identificaron dos centros de osificación para este hueso, lo cual podría estar indicando la fusión temprana de dos elementos coronoides en caimanes. La presencia de más de un coronoides en la cara medial de la mandíbula ha sido descrita para tetrápodos basales por numerosos autores (ej., *Kotlassia*;

Romer 1956), otros amniotas extintos como *Captorhinus* (Fox y Bowman, 1966), e inclusive en sinápsidos pelicosaurios (ej., Romer y Price, 1940). La hipótesis propuesta por ciertos autores (ej., Romer, 1956) de que el número de elementos coronoideos se habría reducido (a uno) a lo largo de la historia evolutiva de cada linaje, podría estar explicada en ciertos grupos (ej., cocodrilos) no solo por la pérdida, sino también por la fusión de estos elementos, lo cual se sustentaría con las observaciones hechas en esta tesis durante la ontogenia embrionaria en caimanes. La posibilidad de un tercer elemento coronoideo presente en caimanes queda sujeta a la interpretación sobre el centro de osificación más anterior del prearticular.

En cuanto a la osificación del techo sinótico (supraoccipital), en esta tesis se ha visto que el mismo presenta dos tipos de osificaciones, una dérmica (más superficial y dorsal), formada más tempranamente, y otra condral (más profunda y extendida en vista occipital). Klembara (2001) ha demostrado mediante cortes histológicos que el supraoccipital de *Alligator mississippiensis* tiene un origen únicamente condral. Primero osifica a partir de la superficie dorsal del techo sinótico (osificación pericondral *sensu* Klembara, 2001) y luego osifica más internamente (osificación endocondral del techo sinótico *sensu* Klembara, 2001). Además, este autor aclara que la porción pericondral del supraoccipital tiene apariencia dérmica. Según lo observado en esta tesis, en el estadio 23 de ambas especies, la porción más posterior y media del techo craneano comienza a osificar (osificación dérmica) por sobre el techo sinótico. Este centro de osificación, que es impar en todos los embriones observados, se extiende posterolateralmente y se incorpora a la osificación condral del techo sinótico (Fig. I 16). Sobre la base de la evidencia aquí disponible, no se descarta que esta osificación dérmica podría corresponderse con la porción pericondral del supraoccipital identificada por Klembara (2001) en *Alligator*, lo cual debería ser corroborado mediante cortes histológicos en *Caiman*. No obstante, la posición superficial y más extendida de esta estructura en *Caiman* permitiría al menos interpretarla como una osificación independiente del techo (interparietal *sensu* Mook, 1921). En este contexto, cabe aclarar que en individuos posteclosionales de *A. mississippiensis*, el supraoccipital no se extiende dorsalmente sobre la porción posterior del techo craneano y no presenta

ornamentación alguna en su superficie. Este carácter de *A. mississippiensis* es compartido con *A. mcgrewi*, *A. olseni*, *A. mefferdi* y *A. sinensis*, y recuperado como una sinapomorfia no ambigua de ese clado (ej., Brochu 1999, 2011, 2013). Por el contrario, en las formas derivadas de caimaninos (ej., *Caiman yacare*, *C. latirostris*, *C. crocodilus*, *Melanosuchus niger*), el supraoccipital se extiende en la parte media y más posterior del techo craneano, a modo de hueso ornamentado, excluyendo al parietal de la formación del borde posterior de la tabla craneana (Fig. I 13A y B) y, más aún, es una sinapomorfía no ambigua de Caimaninae (ej., Brochu, 1999, 2011, 2013; Salas-Gismondi, 2015). Esta variación presente en aligatóridos respecto de la extensión/no extensión del supraoccipital en el techo craneano se interpreta aquí como relacionada a la incorporación/no incorporación de una osificación dérmica (¿interparietal?) e independiente a la osificación condral del techo sinótico (Mook, 1921).

#### **I.4.4. Vertebras, costillas, esternón**

La cantidad de vértebras consideradas dentro de la región cervical en cocodrilos puede variar entre siete y nueve (Mook, 1921, Romer, 1956; Hofstetter y Gasc, 1969, Brochu, 1992; Franzo, 2010; Campos Lima, 2010). Una propuesta bastante aceptada es la que considera vértebras cervicales a aquellas que no contactan con el esternón (Romer, 1956; Hofstetter y Gasc, 1969, Brochu, 1992). En general, en cocodrilos, las costillas de las vértebras cervicales 3° a 7° están imbricadas entre sí reduciendo la movilidad de las vértebras entre sí y formando una unidad prácticamente inmóvil. Las vértebras 8° y 9° conforman una zona transicional entre la región cervical y la dorsal que permite el movimiento del cuello (Cong *et al.*, 1998; Chamero Macho, 2011). Las costillas de estas dos vértebras se liberan entre sí permitiendo cierto movimiento, y tienen una morfología intermedia entre las de la región cervical y la región dorsal (Mook, 1921; Chamero Macho, 2011). Lo mismo sucede en las especies aquí analizadas, pero con la octava costilla morfológicamente más similar a las costillas cervicales (Mook, 1921) y una novena costilla más parecida a las costillas de las vértebras dorsales. Más aún, la novena costilla se encuentra a la altura de la cintura pectoral. Dejando de lado la morfología del cuerpo vertebral, que no fue analizada en esta

tesis y que bien podría brindar más información para distinguir entre regiones, en base a la similitud morfológica y a la posición de la costilla 9° respecto de la cintura, esta costilla es morfológicamente similar con aquellas de la región dorsal (aunque no contacte con el esternón). La misma situación sucede a veces con las costillas de saurios (Romer, 1956). Por lo tanto, y de acuerdo con Mook (1921), la vértebra y costilla 9° fueron consideradas como los primeros elementos dorsales. Concordantemente, Campos Lima (2010) también señala ocho costillas (y vértebras) para la región cervical de *Caiman yacare*, pero halla un número distinto de vértebras y costillas dorsales en comparación con lo observado en esta tesis. Este autor encuentra quince vértebras dorsales que articulan con costillas y tres que no lo hacen (a las que denomina lumbares), que dan un total de dieciocho vértebras para esta región presacra. En este trabajo se observaron dieciséis vértebras dorsales en ambas especies y solo catorce de ellas articuladas con costillas con distinto grado de desarrollo (ver resultados). Si bien existen variaciones en el número de vértebras por región, relacionadas con los motivos anteriormente expuestos y con la variación en la zona caudal, el número de vértebras presacras en cocodrilos se mantiene prácticamente constante siendo veinticuatro (Mook, 1921, Romer, 1956; Brochu, 1992; Franzo, 2010; Chamero Macho, 2011). Aunque los resultados de esta tesis coinciden con lo citado para otras especies de cocodrilos como por ej., *Melanosuchus niger* y *Alligator mississippiensis* (Mook, 1921, Romer, 1956; Brochu, 1992; Franzo, 2010; Chamero Macho, 2011), Campos Lima (2010) no obtuvo los mismos resultados para una de las especies aquí estudiadas (*C. yacare*). Esta aparente variación intraespecífica en cuanto al número de vértebras presacras en *C. yacare* no fue detectada en esta tesis, sobre la base de 34 ejemplares estudiados en los distintos estadios de su ontogenia. No puede descartarse que esta variación se deba a diferencias entre nidos. Por lo tanto, el estudio de distintos nidos podría esclarecer esta cuestión.

En cocodrilos en general existen entre dos y cinco vértebras delante de la región sacra, que carecen de costillas (Mook, 1921; Romer, 1956; Brochu, 1992; Chamero Macho, 2011). En esta tesis también se ha detectado variación en cuanto al número de estas vértebras en ambas especies (de 2 a 4): 1-Las últimas dos vértebras dorsales (15° y 16°) siempre carecen de costillas; 2-las vértebras dorsales 13° y 14°, pueden articular con costillas o no y, en caso

de hacerlo, las costillas están representadas por un segmento vertebral de desarrollo variable (algunas son solo un nódulo); 3-la vértebra dorsal 12° siempre articula con una costilla, también representada por un segmento vertebral solamente, de largo variable, indistintamente de la especie; 4-las vértebras dorsales 10° y 11° articulan con costillas de uno y dos segmentos en ambas especies, y hasta de tres segmentos en *Caiman yacare*, los que pueden tanto contactar entre sí o bien están separados. Estos tres segmentos podrían ser homólogos a los segmentos mencionados por Romer. Si bien la longitud de las costillas dorsales disminuye a medida que se avanza hacia la región sacra (Romer, 1956), no se han citado casos en los que alguna costilla sea tan corta como un nódulo, como lo observado para las vértebras 12° a 14° de los embriones de esta tesis.

Las costillas dorsales en cocodrilos actuales adultos están formadas por 3 segmentos, de los cuales el que contacta con la vértebra es óseo y los otros dos permanecen generalmente cartilagosos, pudiendo calcificar (Romer, 1956; Chamero, 2011). Estos segmentos además han sido observados en *Caiman latirostris* (MAS S/N), *Paleosuchus palpebrosus* (ZSM 39/1911), *Alligator mississippiensis* (ZSM 12/1951) y *Melanosuchus niger* (Vieira, 2011). A excepción de las ya mencionadas costillas asociadas a las vértebras 10° y 11° (ver más arriba), en este trabajo siempre se distinguieron dos segmentos que, siguiendo las definiciones de Romer (1956), se homologaron con el segmento vertebral (contacto con la vértebra) y el esternal (contacto con el esternón). El segmento intermedio está ausente en los embriones de *Caiman*. Este segmento seguramente se desarrolle durante la ontogenia posnatal ya que los adultos (ej., MAS S/N) presentan dicho segmento. En relación a estas costillas, se desarrolla un cartílago pequeño y circular asociado a la zona dorsal y anterior de la costilla dorsal 1-3° solamente en *Caiman yacare*, que osifica y termina formando parte de la superficie costal. Curiosamente, esta estructura está presente en individuos adultos de *C. latirostris* (ej., MAS S/N), pero se desconoce si existe en otros taxones cocodrilianos. Por otro lado, el segmento esternal de ciertas costillas que contactan con el esternón se bifurca en muchos casos en embriones de *C. yacare*. Se desconoce si tales bifurcaciones existen en individuos posteclosionados. Además, el número de costillas dorsales que contactan con el xifiesternón es variable en los embriones de ambas especies, siendo seis

pares en *C. latirostris* y siete u ocho en *C. yacare*. Tampoco se tiene conocimiento sobre este patrón en adultos de estas especies de caimanes.

Los segmentos vertebrales de las costillas dorsales de ambas especies estudiadas exhibieron procesos uncinados, cartilagosos, de forma y tamaño variables. Esta variación se verificó tanto entre especies como intraespecíficamente. Vieira (2011) describe procesos uncinados cartilagosos poco osificados en adultos de *Melanosuchus niger* pero éstos están dispuestos en la extremidad distal de las costillas dorsales a diferencia de la disposición registrada en los embriones de *Caiman yacare* y *C. latirostris*. Esta autora explica que estos procesos son cartilagosos en los embriones de *M. niger* y osifican tardíamente después del nacimiento. Existen algunos trabajos que citan procesos uncinados sobre las costillas dorsales en cocodrilos adultos en general (Mook, 1921; Romer, 1956). Aunque en esta tesis estos procesos permanecieron siempre cartilagosos, no se descarta que tengan algún grado de osificación o calcificación en individuos adultos tal como ha sido descrito por Mook (1921) para otras especies de cocodrilos. Se desconoce su estructura en adultos de las especies de caimanes aquí estudiadas. Los procesos uncinados son elementos poco frecuentes de observar en las colecciones herpetológicas, probablemente como consecuencia de su pérdida durante la preparación de material osteológico.

La región sacra está compuesta por dos vértebras, al igual que en todos los cocodrilos (Mook, 1921; Romer, 1956; Brochu, 1992; Chamero Macho, 2011). En relación a la cantidad de vértebras caudales, se encontró gran variación entre los distintos estadios y entre especies. La mayor parte de los casos presentaron 36-39 vértebras para *Caiman yacare* y 41-42 para *C. latirostris*. Coincidentemente, Campos Lima (2010) citó un número similar de vértebras caudales para *C. yacare* (37-39). En la región caudal también se registró mucha variación inter e intraespecífica en cuanto a la cantidad de arcos hemales y procesos laterales de las vértebras. En relación a los arcos hemales, varios autores plantean que estos elementos presentan dimorfismo sexual en cocodrilos y según su posición y proporciones en la región caudal se puede determinar el sexo del animal (Romer, 1956; Larson y Frey, 1992; Larson, 1994, 1998, 2002; Powell, 2000). Sin embargo, trabajos más recientes no apoyan la idea de la identificación de los sexos en base a la posición y proporciones de los

arcos hemales en cocodrilos, y proponen que las variaciones existentes son una consecuencia de la variación individual (Brochu, 2003; Erickson *et al.*, 2005). Por lo tanto, la variación individual de la posición y proporción de los arcos hemales constituye la explicación más factible de los rasgos observados en la región caudal de estas especies de caimanes.

En relación a los arcos neurales, se detectaron ciertas diferencias en su altura en la región de transición cervico-dorsal, al igual que han sido registradas en otras especies de cocodrilos (Frey, 1988; Chamero Macho, 2011).

Al igual que en el resto de los amniotas, las dos primeras vértebras cervicales (atlas y axis) presentan intercentro y pleurocentro formando el cuerpo vertebral. El intercentro del atlas es el elemento que va a formar el cuerpo vertebral de esta vertebra, y su pleurocentro formará el proceso odontoideo del axis en los individuos posteclosionados. El cuerpo vertebral del axis está formado por su propio centro (pleurocentro) de mayor tamaño, y el proceso odontoideo que incluye el intercentro, menor, y el primer centro (pleurocentro del atlas) (Romer, 1956). En los embriones analizados el proceso odontoideo no está formado aún y los únicos elementos que se distinguen claramente son el intercentro y pleurocentro del atlas. El cuerpo vertebral del axis se observó con una sola osificación que podría ser su centro solamente (pleurocentro) o incluir al intercentro.

En cuanto al patrón de osificación de las vértebras, en ambas especies el inicio del proceso de osificación (área más clara en el cartílago) fue detectado con claridad en los centros vertebrales de todas las vértebras excepto en las últimas caudales. En ambas especies la osificación de todos los centros vertebrales y arcos neurales ocurre en sentido anteroposterior, al igual que citó Campos Lima (2010) para *Caiman yacare* y Vieira (2011) para *Melanosuchus niger*. Campos Lima (2010) encontró además que todas las costillas osifican anteroposteriormente. Sin embargo, en las especies estudiadas en esta tesis solo las costillas dorsales osifican de esta manera, ya que la osificación de las costillas cervicales inicia en los extremos (costilla cervical 1° y 8°) y continúa gradualmente hacia el centro de la serie (costilla cervical 2° a 7°). Es interesante notar que todas las costillas osifican desde su diáfisis en ambas especies excepto las costillas cervicales 7° y 8° que osifican desde su

epífisis distal. Por otra parte, la osificación de los procesos laterales de las vértebras cervicales y dorsales ocurre a partir de la osificación de los arcos neurales, mientras que los procesos laterales de las vértebras sacras y caudales osifican desde su diáfisis. Esto se interpreta, al igual que lo han hecho otros autores (Mook, 1921; Higgins, 1923; Rieppel, 1993a; Vieira, 2011), como que las costillas sacras y caudales están unidas a los procesos laterales de estas vertebras. Campos Lima (2010) encuentra además que los procesos laterales de las vértebras dorsales se desarrollan de centros de osificación distintos al del cuerpo vertebral, y la fusión entre ambos centros ocurre en el adulto. En esta tesis también se vio que la osificación de todos los arcos hemales y los procesos laterales de las dos vértebras sacras, y los arcos neurales y procesos laterales de las últimas vértebras caudales (vértebra caudal 11° en adelante) ocurre únicamente en *Caiman latirostris*, lo que probablemente esté en relación con el mayor desarrollo alcanzado por esta especie (estadio 27-28).

### I.4.5. Gastralia

El término costillas abdominales ha sido desafortunadamente utilizado por muchos autores para referirse a distintas estructuras esqueléticas de la región abdominal de algunos grupos (ej., en la región ventral de ciertos saurios y anuros- ver Boulenger, 1887; Camp, 1923; Noble, 1931), que no son homólogas a las costillas abdominales dérmicas de cocodrilos (Claessens, 2004). El término gastralia fue acuñado por Baur (1897) para describir las costillas abdominales de *Sphenodon* y el término solo se ha usado para describir a las costillas abdominales ventrales dérmicas (ej., Claessens, 1996). Por este motivo, y para que no preste a confusión, el término gastralia es el elegido para usar en esta tesis.

En cuanto a su naturaleza, los gastrales osifican de manera intramembranosa, en el tejido conectivo que separa la musculatura abdominal, lo cual ha sido demostrado en otras especies de cocodrilos (Voeltzkow y Döderlein, 1901; Vickaryous y Hall, 2008), en donde en ningún momento del desarrollo se distinguen signos de la presencia de cartílago.

En cuanto a su disposición, los elementos gastrales se acomodan ventralmente en hileras simples o dobles (ver más adelante) en las dos especies de caimanes. El acercamiento en la

línea media ventral entre los elementos contralaterales se va dando a través del desarrollo (anteroposteriormente) y se correspondería con el cerramiento de la pared ventral (muscular) del cuerpo. Sin embargo, este cerramiento no se registró en ningún embrión, incluidos los de los últimos estadios. Los indicios de condensaciones gastrales (teñidas en azul más oscuro) aparecen en el estadio 19 en *Caiman yacare* en coincidencia con lo que Vickaryous y Hall (2008) citan para *Alligator mississippiensis* (estadio 19 de Ferguson). La osificación dérmica comienza en la periferia y continúa hacia el centro de los gastrales (Vickaryous y Hall, 2008). En ambas especies de caimanes esta osificación se da en el mismo sentido (posteroanterior y lateromedial) pero más tardíamente (estadio 22) que en *A. mississippiensis* (Vickaryous y Hall, 2008). En esta tesis no pudo establecerse la cantidad y tipo de hileras (simples o dobles) de elementos gastrales sino hasta el estadio 21, por una cuestión de preparación del material. Sin embargo, a partir del estadio 22 el número de hileras se estabiliza (observado principalmente en *C. latirostris*) y se desarrollan entre siete y ocho hileras dobles. Si bien en Crocodylia el número de hileras usualmente es ocho, se han reportado casos con cierta variación (Claessens, 2004; Vickaryous y Hall, 2008). Campos Lima (2010) figura seis pares para embriones de *C. yacare*. Cong *et al.* (1998) reportaron siete hileras para individuos posteclosionales de distintos tamaños de *Alligator sinensis*. Vickaryous y Hall (2008) describen siete hileras de gastralias para embriones de *A. mississippiensis* pero aclaran que los individuos adultos de esta especie poseen ocho hileras dobles y no saben en qué estadio ocurre esto. Claessens (2004) asocia la variación del número de hileras con el tamaño corporal del animal. Este autor vio que animales más grandes (therópodos) presentan más cantidad de hileras y lo contrario sucede con los therópodos de menor tamaño. En Crocodylia existen también variaciones a nivel individual de cada hilera (Claessens, 2004), las cuales pueden aparecer formadas por dos o tres componentes.

Otro aspecto interesante exhibido por las gastralias de los embriones de caimanes es que, en la mayoría de los casos, la hilera posterior es doble y casi siempre se diferencia del resto de las hileras por ser más gruesa y ancha, o estar bifurcada medial o lateralmente, o presentar una flexión posteromedial en el centro lateral, o por adicionar otra condensación

gastral (Fig. I 30B). En adultos de caimanes (MAS S/N) la última hilera de gastrales, que es la que por lo general se conserva, es ancha y maciza, coincidiendo con el patrón descrito en embriones. Esto corroboraría la idea de Claessens (2004) la cual afirma que todos los cocodrilos tienen las dos últimas hileras de gastrales más gruesas que las anteriores.

Además, en varios individuos de ambas especies del estadio 23 algunos gastrales se bifurcan, y en el lado izquierdo de la mayoría de los especímenes de *Caiman latirostris* del estadio 27-28, presentó proyecciones anteriores o posteriores del centro anterolateral de las hileras 5° y 6° y curvaturas posteriores de este mismo centro pero entre las hileras 3° a 5°. A pesar de estas anomalías, Claessens (2004) señala que no es raro encontrar morfologías anormales y Vickaryous y Hall (2008) señalan algunas de ellas (p. 409, Figura 5). Si bien Claessens (2004) argumenta que estas anomalías están confinadas a las hileras más anteriores o posteriores, aquí se ha observado que la variación ocurre en cualquier hilera. Las posibles implicancias de estas variaciones en cuestiones morfofuncionales permanecen desconocidas hasta el momento (Vickaryous y Hall, 2008). También se registraron casos en embriones de *C. latirostris* con un número diferente de hileras de cada lado. Algo similar nota Sternberg (1933) para *Ornithomimus edmontonicus*. Vickaryous y Hall (2008) encuentran ausencia de elementos por hileras, posiciones asimétricas, malformaciones, bifurcaciones, distribuciones asimétricas de los elementos en *Alligator mississippiensis*.

#### **I.4.6. Cintura pectoral**

La mayoría de los autores plantea la existencia de una interclavícula y la ausencia de clavículas en cocodrilos (ej., Parker, 1868; Romer, 1956; Benton y Clark, 1988; Vickaryous y Hall, 2006, 2010; Campos Lima, 2010), excepto Klein (2016) que muestra un par de clavículas y una interclavícula en *Alligator mississippiensis*. En esta tesis se ha distinguido en *Caiman* la presencia solamente de una interclavícula formada por tres elementos, dos laterales dérmicos y uno medio condral. En relación a sus componentes dérmicos, en el estadio 18 en *Caiman yacare* la interclavícula está formada por dos filamentos que se fusionan anteriormente hacia el estadio 20. En el primer estadio muestreado para *C.*

*latirostris* (estadio 20), la interclavícula se observa formada por un elemento impar, el cual probablemente resulta de la fusión de los centros membranosos pares observados en estadios más tempranos de *C. yacare*. Además, en el estadio 22 de *C. latirostris* se distinguen siempre dos filamentos separados constituyéndola, y en muchos casos con los extremos anteriores bien separados, corroborando ese origen par. En *A. mississippiensis* siempre se distinguen dos elementos alargados separados conformando la interclavícula, por lo que su origen también es par (Vickaryous y Hall, 2006, 2010), y al igual que en caimanes, los extremos anteriores se ensanchan en estadios tempranos (20-22). El componente impar cartilaginoso de la interclavícula se desarrolla en las dos especies de caimanes en distintos estadios (estadio 20 en *C. yacare* y 22 en *C. latirostris*), y se dispone anteriormente entre ambos filamentos dérmicos. A medida que el elemento impar crece, éste se fusiona con los filamentos dérmicos y los límites entre los tres centros desaparecen. El crecimiento en largo y la osificación de la interclavícula en estas especies de caimanes ocurre en sentido anteroposterior al igual que lo observado para *A. mississippiensis* (Vickaryous y Hall, 2010). Hacia el final del desarrollo, en *C. latirostris* y *A. mississippiensis* los extremos posteriores de los filamentos permanecen separados, mientras que en *C. yacare* se fusionan pero persistiendo un espacio medio. Ninguna otra estructura adicional, además de los dos filamentos interclaviculares dérmicos, fue observada en *A. mississippiensis* por Vickaryous y Hall (2010). Por otro lado, el desarrollo y modo de osificación de los filamentos dérmicos en *Caiman* es semejante al de *Alligator* y *Melanosuchus* (Vickaryous y Hall, 2010; Vieira, 2011). Sin embargo, y a diferencia de estos dos géneros, en *C. yacare* y *C. latirostris* se desarrolla un tercer centro, condral, anterior y medial a los filamentos interclaviculares. En cuanto a las posibles homologías de este elemento cartilaginoso impar, éste podría corresponderse con elementos esternales o precoracoideos. En ambos casos su origen debería ser par, y si este fuera el caso, deberían estudiarse estadios previos a los estudiados en esta tesis. Considerando un origen par de este cartílago y, debido a la posición relativa de este centro cartilaginoso respecto a los demás elementos de la cintura pectoral, este podría identificarse como un elemento precoracoideo. Cabe aclarar que los precoracoideos se reportan como posiblemente

perdidos en cocodrilos (Vickaryous y Hall, 2006), pero cuando están presentes en otros amniotas (ej., *Captorhinus*) son dorsales a la interclavícula. Planteada esta hipótesis, el cartílago observado en esta tesis se ubica ventral a la porción dérmica de la interclavícula, por lo que también podría tratarse de un elemento sesamoideo en su etapa cartilaginosa, en relación con la inserción de la musculatura pectoral. Sea cual sea la homología de este centro cartilaginoso, se concluye que en *Caiman* la interclavícula incorpora un elemento cartilaginoso en su osificación, contrario a lo propuesto por Vickaryous y Hall (2010). Esto indicaría la existencia de variación en la naturaleza de este elemento en cocodrilos. Finalmente se corrobora que las clavículas están ausentes en este grupo.

En relación a los elementos componentes del coracoides de reptiles, esto constituye una cuestión debatida ampliamente desde hace muchos años por varios autores (Parker, 1868; Flower, 1876; Howes, 1887, 1893; Lydekker, 1893; Broom, 1899, 1912; Williston, 1911, 1925; Case y Williston, 1913; Hanson, 1920; Romer, 1922, 1956). Si bien la mayoría de las propuestas consideran que el coracoides de reptiles actuales es homólogo al precoracoides de amniotas basales, las últimas propuestas (Vickaryous y Hall, 2006) consideran que el metacoracoides es el elemento que da origen a la mayor parte del coracoides de saurópsidos y el destino del precoracoides es variable en los distintos grupos de amniotas. Vickaryous y Hall (2006) mencionan que no queda claro si el precoracoides en cocodrilos es rudimentario y se integra con la escápula o si éste se pierde. En esta tesis, la identidad del elemento impar y condral que queda entre ambos filamentos interclaviculares no queda resuelta, aunque podría llegar a ser un remanente del precoracoides (ver discusión interclavícula). Debido a que la supuesta incorporación del precoracoides a la escápula se produce previamente a la esquelotogénesis, el estudio de estadios previos a los abarcados en esta tesis junto con la incorporación de otros métodos, podría llegar a aportar más información sobre la identidad de este elemento.

Siguiendo con los elementos de la cintura pectoral, no se ha visto un cartílago supraescapular en los embriones de caimanes. Este cartílago tiene distintos grados de desarrollo en especímenes adultos de reptiles basales (ej., Parker, 1868; Romer, 1956), y ha sido descrito para otras especies de cocodrilos (*Alligator mississippiensis*- ZSM 12/1951;

*Paleosuchus palpebrosus*-ZSM 39/1911) e incluso de caimanes (MAS S/N). En individuos eclosionados de *Caiman latirostris* (MLP-R.6507) se observa que el extremo distal de la escápula también permanece cartilaginoso, y con cierto grado de calcificación. Al menos en *Caiman*, esta porción de cartílago escapular no sería un elemento supraescapular articulando con la escápula, sino el mismo cartílago escapular prolongado que en muchos casos calcifica en el desarrollo posteclosional.

#### **I.4.7. Miembro anterior**

La detección temprana del comienzo del proceso de osificación mediante la formación de un área clara fue posible en la mayoría de los elementos del miembro anterior de ambas especies. El estilopodio y el zeugopodio son lo primero que comienza a osificar en ambas especies en relación a todo el miembro y la cintura en ambas especies. La secuencia de formación de los dígitos ocurre de proximal a distal y la osificación de los metacarpianos y las falanges en ambas especies se da de proximal a distal comenzando en el dígito II, seguido por el III, I, IV y V (dígitos medios hacia extremos). El grado de osificación es mayor en *Caiman latirostris* en el cual todos los elementos, excepto la falange ungueal del dígito IV y V, osificaron completamente o, al menos, iniciaron dicho proceso. De manera interesante, la secuencia de osificación observada por Campos Lima (2010) para *C. yacare* fue algo distinta (II=III=IV>I>V) a la aquí observada. Sería interesante indagar sobre los posibles factores que generan estas diferencias.

En cocodrilos la fórmula falangeal varía dependiendo de la especie (Romer, 1956; Müller y Albert, 1990; Vieira, 2011). Lo interesante es que Campos Lima (2010) encontró para *Caiman yacare* una fórmula falangeal final distinta (2-3-4-3-2) a la observada en esta tesis (2-3-4-4-3). Según Vieira (2011), la fórmula falangeal de *Melanosuchus niger* va cambiando a lo largo del desarrollo embrionario debido a las distintas fusiones de los elementos falangeales. Aunque la fórmula final de *M. niger* es 2-3-4-4-2, en algunos estadios embrionarios previos a la fusión, la fórmula es coincidente con la de las especies de caimanes aquí estudiadas. En cuanto al pisiforme, éste se fusiona con el ulnar en los últimos

estadios embrionarios de *Caiman yacare*, hecho que también ocurre en otros arcosaurios, como las Aves (Baumel, 1993).

El elemento intermedio de la serie proximal del basipodio no se individualiza en ningún estadio de las especies estudiadas. Algunas hipótesis plantean la unión del intermedio con el ulnar (Cuvier, 1824; Gegenbaur, 1864), mientras que otras más actuales y más aceptadas consideran que la unión se da con el radial (Müller y Albert, 1990; Buscalioni *et al.*, 1997; Kundrát, 2009; Vieira, 2011; Botelho *et al.*, 2014). Es probable que este elemento se haya fusionado en estadios más tempranos con el radial o el ulnar, motivo por el cual no ha sido distinguido aquí. El elemento que en esta tesis se describe como distal I, según Romer (1956) se fusionaría con el elemento central. Debido a que en los estadios más tempranos disponibles (17/18-22) lo que se observa es un área alargada y difusa sobre la superficie articular distal del radial que se extiende hacia el centro del carpo, parecería corroborarse la hipótesis de Romer (1956), en la que el distal I se fusiona con el central. El azul de Alcian conduce a menudo a una mancha difusa y a la incertidumbre en el número y los límites de los elementos presentes (Botelho *et al.*, 2014). Más aún, Müller y Albert (1990) señalan que el central es un elemento problemático a la hora de identificar. De este modo, aunque en muchos casos parecen ser dos elementos, los límites no son claros y, por lo tanto, no puede decirse con certeza que existan dos elementos. Además, no puede descartarse la idea que plantean Müller y Alberch (1990), seguida por Buscalioni *et al.* (1997) y Vieira (2011), en la cual el distal I no se desarrolla y, por lo tanto, el elemento alargado sería exclusivamente un central.

Siguiendo con la serie distal del basipodio de *Caiman yacare*, el destino final del distal II es incierto. En los casos en donde no se individualiza más, por su forma y posición respecto a la de los demás distales, se habría incorporado a la fusión de los distales IV+V. Al no osificar nunca embrionariamente, esto no pudo ser corroborado. Evidentemente, por la condición final cartilaginosa que se observa en esta especie, el desarrollo tiende a la fusión de los elementos distales quedando el distal I por un lado, y los distales III-V por otro, con el distal II de fusión dudosa. En *C. latirostris* el desarrollo progresa de igual manera, fusionando los elementos y quedando finalmente solo dos de ellos. La diferencia es que en esta especie es

claro el destino del distal II, que se suma a la fusión del resto de los distales que se habían fusionado previamente (III-V). Probablemente lo mismo ocurra en *C. yacare*. Campos Lima (2010) detecta un solo elemento distal y asegura que es el IV + V. Vieira (2011) asegura que el distal II en *Melanosuchus niger* se une con los distales III-V.

En ambas especies se desarrolló una condricación asociada al distal I. Aunque nada similar ha sido citado en otras especies de cocodrilos, el prepollex que Fabrezzi (2001) describe en el miembro anterior de varias especies de anuros se asemeja a esta condricación. Por lo tanto, y en base a la forma, posición y modo de desarrollo de la condricación en *Caiman*, ésta fue considerada como un prepollex. Si bien Holmgren (1933) citó oportunamente un prepollex en *Crocodylus niloticus*, este elemento desaparece en la ontogenia embrionaria. En *Caiman latirostris* y *C. yacare* este elemento de naturaleza cartilaginosa va aumentando de tamaño durante el desarrollo y se observa durante todo el desarrollo. Campos Lima (2010) no cita nada semejante en *C. yacare*. Sería interesante estudiar material embrionario proveniente de otras poblaciones de caimanes para ver cuándo aparece este elemento y su relación con distintos factores, tanto ecológicos como biomecánicos.

### I.4.8. Cintura pélvica

Con respecto al acetábulo, se observó que solo el ilion y el isquion contribuyen a su formación. Esto ha sido comprobado a través del estudio de ciertos especímenes de estadios tempranos (principalmente en *Caiman latirostris*) en los cuales puede observarse que el pubis queda desplazado del área acetabular. En relación a la cantidad de elementos presentes en la cintura, en ningún momento se evidenció la presencia de un elemento adicional además de los tres descriptos. Para algunos autores (e.g., Gorski, 1852, 1858; Houghton, 1865, 1868; Fürbringer, 1870; Leydig, 1872; Hoffmann, 1876; Seeley, 1887; Baur, 1891; Huene, 1908) existiría un cuarto elemento, un nódulo cartilaginoso denominado pars acetabularis (*sensu* Wiedersheim, 1892; Goodrich, 1930), el cual se fusiona con el isquion a medida que avanza el desarrollo. Según estos autores este nódulo sería homólogo al pubis, y lo que en esta tesis se describe como pubis sería un prepubis. Claessens y Vickaryous

(2012) aseguran que lo que estos autores identificaron como la pars acetabularis (*sensu* Goodrich, 1930) no es un elemento independiente sino un remanente cartilaginoso aun no osificado del isquion. En esta tesis solo se han visto tres elementos constituyentes de la cintura pélvica (ilion, isquion y pubis) que osifican independientemente, por lo que, en concordancia con Claessens y Vickaryous (2012), se refuta la idea de la existencia de un prepubis en los estadios muestreados por estos autores. En cuanto al tipo de osificación según Classenes y Vickaryous (2012), los tres elementos osifican tanto endo como pericondralmente.

### **I.4.9. Miembro posterior**

La detección temprana del comienzo del proceso de osificación mediante la formación de un área clara fue posible en la mayoría de los elementos del miembro posterior de ambas especies. Estilopodio y zeugopodio es lo primero que comienza a osificar en ambas especies en relación a todo el miembro y la cintura en ambas especies. Al igual que en el miembro anterior, la secuencia de formación y osificación de los elementos de los dígitos es de proximal a distal en ambas especies. Sin embargo, el orden de osificación es diferente al del miembro anterior, ya que en el miembro posterior comienza en el dígito III, seguido por el II, el IV, y por último el I. Campos Lima (2010) observó un orden distinto de osificación de los metatarsianos para *Caiman yacare*, del metatarsiano I al IV. En lo observado en esta tesis, la osificación de ambos miembros (anterior y posterior) comienza por los dígitos medios (II en el miembro anterior y III en el posterior). Tal vez esto se relacione con el mayor tamaño que tienen estos dígitos en ambos miembros. Los embriones de *C. latirostris*, en comparación con los de *C. yacare*, presentaron más elementos tarsianos con algún grado de osificación (astrágalo, calcáneo, distal IV, metatarsiano V, IV falange de dígito IV). La tercera falange del dígito IV comenzó el proceso de osificación en ambas especies pero solo siguió (tinción rojiza) en *C. latirostris*. Evidentemente esto se relaciona con la muestra de embriones para esta especie (estadio 27/28) en comparación con *C. yacare* (estadio 25).

La fórmula falangeal es igual a la que cita Vieira (2011) en *Melanosuchus niger* (2-3-4-5-0), pero diferente a la que cita Romer (1956) en *Crocodylus* y Campos Lima (2010) en *Caiman*

*yacare*, ambos con una fórmula falangeal 2-3-4-4-0. En cuanto a los tarsianos distales, se han registrado 3 elementos. Si bien Romer (1956) describe al tarsiano distal III y IV en *Crocodylus*, Vieira (2011) describe en *Melanosuchus niger* los mismos elementos (forma y topología) que los observados en esta tesis (tarsiano distal II-IV). Campos Lima (2010) describe solo dos tarsianos distales (III y IV) en *Caiman yacare*. Esta aparente variación intraespecífica en cuanto al número de distales tarsianos en *C. yacare* no fue detectada en esta tesis y es más bien coincidente con lo expresado para otras especies de caimaninos (ej., Vieira, 2011).

En relación a los elementos involucrados en la conformación del astrágalo de amniotas, varios autores (ej., Gegenbaur, 1864; Born, 1876, 1880; Sewertzoff, 1908; Schaeffer, 1941; Peabody, 1951; Romer, 1956; Carroll y Baird, 1968) han planteado que este hueso representa la fusión de tres elementos tarsianos: tibial, intermedio y central. Algunos trabajos (ej., Gegenbaur, 1864; Born, 1876, 1880; Sewertzoff, 1908; Romer, 1956; Gauthier *et al.*, 1988; Rieppel, 1993b) sostienen que en la mayoría de los reptiles actuales este hueso osifica a partir de un solo centro, y según Romer (1956) esto sería presumiblemente una simplificación secundaria del proceso de desarrollo. Según lo observado en esta tesis, en el primer estadio de *Caiman yacare* se divisan dos condensaciones cartilagosas en el astrágalo y dos en el calcáneo. Vieira (2011) también observa dos elementos cartilagosos que van a conformar el astrágalo (central+intermedio) en embriones de *Melanosuchus niger*, pero un solo centro de osificación para este elemento. La identidad de los centros cartilagosos que forman tanto el astrágalo como el calcáneo en esta tesis permanece sin resolver; no se descarta la hipótesis de Vieira (2011) acerca de que el astrágalo sería el central+intermedio y no habría un elemento tibial. Más aún, la ausencia de elementos preaxiales en el autopodio durante la ontogenia ha sido reportada en tortugas (ej., Burke y Alberch, 1985). En *Caiman* la formación y fusión de los centros cartilagosos que forman el astrágalo y el calcáneo ocurre tempranamente en el desarrollo, por lo que el estudio de estadios previos podría brindar información crucial para dilucidar la homología de estos elementos del basipodio proximal. Según los resultados obtenidos en esta tesis se observó un solo centro de osificación en el astrágalo, en coincidencia con lo propuesto por autores

previos (ej., Gegenbaur, 1864; Born, 1876, 1880; Sewertzoff, 1908; Romer, 1956; Gauthier *et al.*, 1988; Rieppel, 1993b; Vieira, 2011), pero a diferencia de lo reportado por Steiner (1934), quien muestra dos centros de osificación tanto en el astrágalo como en el calcáneo en *Caiman*.

### **I.5.Conclusiones**

A partir del estudio embrionario realizado, se registraron diferencias (y similitudes) entre *Caiman yacare* y *C. latirostris* y, entre éstas y otras especies de cocodrilos, en todo el esqueleto. A su vez, varios de estos caracteres presentaron variación ontogenética intraespecífica. Muchos de estos caracteres podrían ser de importancia en sistemática y el estudio de las estructuras anatómicas relacionadas con éstos resulta fundamental para codificar correctamente estos caracteres y testear las hipótesis filogenéticas previas de Crocodylia (ej., monofilia del género *Caiman*) y sobre su diversidad.

Varios caracteres morfológicos observados, presentes en *Caiman latirostris* y *C. yacare*, podrían ser distintivos del género *Caiman* y, por lo tanto, de interés en sistemática. Estos son: presencia de un foramen epifanial en el condrocáneo; superficie posterior y ventral del proceso ótico del palatoc cuadrado articulada con el proceso dorsal de la columela auris; proceso ótico articulado con la pared lateral de la cápsula auditiva; supraoccipital mixto (por la incorporación de un posible interparietal); coronoides con dos centros de osificación; presencia de prearticular en la quijada inferior con variación interespecífica (uno o dos, dependiendo de la interpretación del centro más anterior, el cual podría ser, a su vez, un elemento coronoideo retrasado y ventral); articular (condral) fusionado con prearticular (dérmico); comienzo de la osificación de las costillas cervicales 7° y 8° desde la epífisis; comienzo de la osificación dentro de la serie cervical en las costillas cervicales del extremo de la serie (costilla cervical 1° y 8°), siguiendo por el centro de la misma (costilla cervical 2°-7°); posible desarrollo nodular de la costilla dorsal 12° a 14°; ausencia de cartílago supraescapular en los embriones; interclavícula con varios centros de osificación (dos

dérmicos y uno condral, pudiendo éste último ser interpretado como un precoracoides fusionados o un cartílago sesamoideo); y presencia de prepollex.

Muchas diferencias fueron encontradas entre *Caiman yacare* y *C. latirostris*. En el cráneo, el acercamiento de los prefrontales hacia la línea media en los últimos estadios embrionarios es mucho mayor en *Caiman yacare* (a punto de contactar) que en *C. latirostris* (ver siguiente párrafo). En la mandíbula, *Caiman yacare* presenta un prearticular que está ausente en *C. latirostris*. En el aparato hiobranquial, la muesca anterior del cuerpo hioideo es más redondeada en *C. latirostris* y presenta bordes más angulosos en *C. yacare*, y la muesca posterior es más amplia y menos profunda en *C. latirostris* en comparación con la otra especie. La mayoría de los especímenes de *C. yacare* presentan forámenes de posición y cantidad variable en el cuerpo hioideo; se estudiaron pocos casos de individuos de *C. latirostris* con un solo foramen medio y anterior. El extremo distal del cuerno branquial I es ahusado en la mayoría de los especímenes de *C. yacare* y se ensancha en distintos grados en *C. latirostris*. A nivel laríngeo, la cara posteroventral del cricoides presenta una muesca en *C. yacare*, la cual desaparece tempranamente en la ontogenia de la otra especie. En el esqueleto postcraneano también se detectaron diferencias interespecíficas en relación a algunas costillas. *Caiman yacare* presenta bifurcaciones distales del segmento esternal de algunas costillas y un cartílago en la zona dorsal y anterior de las costillas dorsales 1° a 3°, que finalmente termina formando parte de la superficie costal. Además, hay seis pares de costillas dorsales en *C. latirostris* y siete u ocho en *C. yacare* que contactan con el xifiesternón. En la región caudal de los embriones se encontró mucha variación (entre ambas especies y dentro de cada una, en un mismo estadio ontogenético y a lo largo del desarrollo) en cuanto a la cantidad de vértebras caudales, arcos hemales y procesos laterales de las vértebras. En relación a la gastralia, ésta también presenta considerable variación tanto inter como intraespecífica, además de varias anomalías, en ambas especies. Este patrón se extiende a muchos otros grupos de arcosaurios, como por ej., a los dinosaurios, por lo cual es muy importante tener cautela sobre el uso de estas variaciones en los análisis filogenéticos ya que podría inducir a una incorrecta interpretación de los datos y a una falsa separación entre taxones (Claessens, 2004). La misma variación fue

observada en caimanes para los procesos uncinados. Tanto la gastralia como los procesos uncinados constituyen también una posible fuente de caracteres morfológicos, hoy no utilizados en sistemática de cocodrilos (ej., Brochu, 1999; Bona, 2007; Fortier *et al.*, 2014; Salas-Gismondi *et al.*, 2015).

Se han encontrado también ciertos caracteres que muestran variación ontogenética. En relación al contacto de los palpebrales con los huesos del techo craneano, en embriones de ambas especies estos huesos articulan con el prefrontal solamente y en especímenes posteclosionales contactan con el prefrontal y/o el lagrimal. En sistemática filogenética, la cantidad de centros presentes en los palpebrales es un carácter que se incluye en las matrices morfológicas (ej., carácter 139, ver Salas-Gismondi *et al.*, 2015) pero no se han considerado aún los huesos con los que estos articulan. Llegado el caso, la variación en cuanto al contacto de los palpebrales con otros huesos craneanos debe ser tomada en cuenta a la hora de incorporar este tipo de carácter en las matrices morfológicas. En relación al contacto en la línea media de los prefrontales, si bien este es un carácter que presenta variación interespecífica embrionaria, también muestra un cambio a lo largo de la ontogenia en *Caiman yacare*. En *C. yacare* los prefrontales se van acercando hacia la línea media desde estadios embrionarios hasta llegar a contactar ampliamente en individuos adultos (ver *Capítulo II*). Sin embargo, se observan individuos posteclosionales de *C. latirostris* con las dos condiciones (contacto/no contacto de los prefrontales en la línea media) por lo que éste carácter no muestra variación ontogenética en esta especie. Este carácter tiene importancia en sistemática (ej., Brochu, 1999, 2004, 2011; Bona, 2007; Hastings *et al.*, 2013; Fortier *et al.*, 2014; Salas-Gismondi *et al.*, 2015) y su variación ontogenética se analiza y detecta mediante MG en el *Capítulo II*. Algo similar ocurre con el carácter que describe la participación/no participación de los nasales en la formación del borde posterior de las narinas. Si bien en los embriones de ambas especies los nasales forman el borde posterior de las narinas, se ha visto que en adultos de *C. yacare* esto cambia. Este carácter también se utiliza en sistemática de caimaninos (ej., Brochu, 1999, 2004, 2011; Bona, 2007; Hastings *et al.*, 2013; Fortier *et al.*, 2014; Salas-Gismondi *et al.*, 2015) y su cambio ontogenético también es examinado en el *Capítulo II*. En la mandíbula, la

porción articular del Cartílago de Meckel en embriones de ambas especies es más larga que ancha y tiene prácticamente el mismo tamaño que su proceso retroarticular, el cual se dispone casi verticalmente. En adultos, el articular tiene su área articular más ancha que larga y su proceso retroarticular, casi horizontal, sobrepasa en tamaño a la región articular. El contorno anterior del hioides es curvo en los primeros estadios embrionarios de *C. yacare* y posteriormente en el desarrollo embrionario se vuelve plano (en *C. latirostris* es siempre curvo). Por último, en términos generales, la mayoría de las costillas dorsales de los embriones de ambas especies de caimanes están formadas solamente por dos segmentos costales mientras que en los adultos existen tres segmentos.

En cuanto a las homologías de ciertas estructuras del postcráneo de *Caiman* se concluye que, en relación a la cintura pectoral, no se distingue un cartílago supraescapular y la interclavícula se forma a partir de varios centros de osificación, uno de ellos condral; en el miembro anterior, el carpiano proximal intermedio se fusiona con el radial o el ulnar, el carpiano distal I probablemente está incorporado al carpiano central, y la fusión del carpiano distal II en *C. yacare* permanece incierta (probablemente esté fusionado con los distales III-V, al igual que en *C. latirostris*); en la cintura pélvica no se desarrolla un prepubis; y en el miembro posterior, el astrágalo y el calcáneo están formados por dos centros cartilagosos cada uno.

## **Capítulo II**

### **Estudio postembrionario**



## **II.1.Introducción**

### **II.1.1.¿Por qué trabajar con cráneos?**

El cráneo de los cocodrilos es una estructura anatómica muy característica que ha sido el foco de numerosos estudios morfológicos (ej., Miall, 1878; Mook, 1921; Lordansky, 1973; Grigg y Gans, 1993; Brochu, 1999, 2001; Bona y Desojo, 2011; Gold, 2011), filogenéticos (ej., Clark, 1994; Brochu, 1997, 1999, 2001; Aguilera *et al.*, 2006; Bona, 2007; Scheyer *et al.*, 2013; Godoy, 2014; Salas-Gismondi *et al.*, 2015) y morfofuncionales (ej., Busbey, 1994; Daniel y McHenry, 2001; Erickson *et al.*, 2003; Metzger *et al.*, 2005; McHenry *et al.*, 2006; Aureliano *et al.*, 2015). La variación morfológica craneana presente en este clado es grande y debido a la relativa facilidad con la que cada especie puede ser identificada en base a su morfotipo craneano general, varios autores han usado esas morfologías para caracterizar a los distintos taxones de este linaje (ej., Brochu, 2001, 2003; Erickson *et al.*, 2012; Salas-Gismondi *et al.*, 2015). Esta gran disparidad es la que permite y ha permitido a los investigadores identificar y distinguir de manera inequívoca a la mayoría de las especies, y es la razón principal por la cual el cráneo es la porción del esqueleto más estudiada hasta el momento. A este hecho se le suma que el cráneo es en general la estructura más frecuentemente preservada, tanto en el registro fósil como en las colecciones herpetológicas y paleontológicas de cocodrilos. De esta manera, la sistemática de Crocodylia basada en morfología se centra generalmente en caracteres craneanos (ej., Rovereto, 1912; Brochu, 1999, 2003, 2010, 2011; Bona y Carabajal, 2013; Fortier *et al.*, 2014; Godoy, 2014). En lo que respecta a la morfología del postcráneo y su variación en cocodrilos, si bien existen estudios anatómicos al respecto, éstos no son tan abundantes (ej., Mook, 1921; Romer, 1956; Brochu, 1995, 1999; Buscalioni *et al.*, 1997; Franzo, 2010; Claessens y Vickaryous, 2012; Chamero *et al.*, 2013; Molnar *et al.*, 2014; Klein, 2016). El conocimiento que se tiene hasta el momento sobre el esqueleto axial postcraneano y el apendicular en cocodrilos es por lo general escaso, principalmente en las formas actuales (temática abordada en el *Capítulo I*). Sin embargo, el postcráneo constituye una valiosa

fuentes de información que debe ser tenida en cuenta en los estudios sistemáticos (Salisbury y Willis, 1996; Brochu, 1999, 2000; Pol *et al.*, 2012).

### II.1.2. Estudio de la forma craneana en *Crocodylia*

Históricamente, las especies extintas y actuales de cocodrilos fueron divididas en dos grupos informales sobre la base de la forma del hocico: longirostros y brevirostrós (ej., Lydekker, 1888; von Zittel, 1890; Busbey, 1994). Luego, hubieron varios intentos de subdividir estos dos morfotipos (hocico largo y corto, respectivamente) en categorías más finas mediante el empleo de medidas lineales y valoraciones cualitativas. Busbey (1994) hizo una descripción de la forma del hocico en base a las dimensiones de la vista lateral del cráneo (platirostral y oreinirostral) y a la relación entre el largo del hocico y del cráneo (largo: >70%; normal: <70-55%>; corto: <55%) y estableció otros términos. Las formas platirostrales podían subdividirse en anchos, tubulares o angostos. Brochu (2001) propuso cinco nuevos morfotipos cocodrilianos (generalizados, longirostros, hocico fino, hocico ancho, zifodontes y hocicos extremadamente anchos) que incluyeron las categorías definidas por Busbey (1994). Más tarde, McHenry *et al.* (2006) establecieron una clasificación distinta basada en ecomorfotipos (longirostros, mesorostros altos y angostos, mesorostros altos y anchos y brevirostrós). Más recientemente, Pierce *et al.* (2008) realizaron un análisis cuantitativo de la forma de los cráneos de 23 especies actuales de cocodrilos utilizando morfometría geométrica en dos dimensiones, generando un morfoespacio. El morfoespacio obtenido, conformado por cuatro cuadrantes, cada uno correspondiente a un morfotipo craneano (largo/angosto, corto/angosto, largo/ancho y corto/ancho), describió el gradiente de formas craneanas hoy existentes en cocodrilos. En dicho estudio, los alligatóridos y las especies de Caimaninae quedaron posicionados en los cuadrantes corto/angosto y corto/ancho del morfoespacio, siendo *C. latirostris* la forma más corta y ancha (Pierce *et al.*, 2008, Figura 3). La contribución de este último estudio sentó precedentes significativos ya que entabla un principio de clasificación de las formas con un fundamento matemático más complejo, analizando y cuantificando la totalidad de la morfología craneana.

### II.1.3. Morfometría

El estudio de la morfología originalmente se centró en la descripción de la estructura observada (tejidos, células, órganos, dimensiones, etc.), y las comparaciones entre grupos se basaban en el análisis de las diferencias de sus dimensiones lineales. La forma podía ser detalladamente descrita pero no podía ser analizada cuantitativamente. Con el avance de las tecnologías y la estadística, la descripción pasó a la cuantificación y se complejizó (Toro Ibacaché *et al.*, 2010). A partir de la década de 1930, estadísticos como Pearson y Fisher desarrollaron métodos de análisis (análisis estadísticos multivariados) que luego fueron aplicados por los especialistas en biometría a grupos de variables cuantitativas, como largo, ancho, alto y ángulos. A este enfoque se le llama morfometría tradicional (MT) (Marcus, 1990; Rohlf y Marcus, 1993; Adams *et al.*, 2004; Zelditch *et al.*, 2004; Toro Ibacaché *et al.*, 2010). Sin embargo, en estos estudios de MT, no es posible analizar la forma independientemente de aquellos componentes que no definen la geometría intrínseca del objeto. Si bien actualmente existen técnicas para eliminar gran parte de los componentes de tamaño y alometría en MT (Lleonart *et al.*, 2000; Ezcurra y Butler, 2015), la morfometría tradicional nos entrega herramientas limitadas, debido a que el tamaño como dato numérico es la base de sus análisis, no considerando la geometría del objeto (Toro Ibacaché *et al.*, 2010). Más aún, los resultados obtenidos con esta técnica se expresan como un conjunto de coeficientes y gráficas a través de los cuales las variaciones de forma (incluyendo al tamaño) son un tanto difíciles de interpretar.

A finales del siglo XX comienza el auge de la morfometría geométrica (MG), la cual propone estudiar los cambios de figura y tamaño de un objeto a partir del desplazamiento en el plano (dos dimensiones) o en el espacio (tres dimensiones) de un conjunto de puntos morfométricos, coordenadas o landmarks (LM). La MG analiza cuantitativamente el concepto de forma (*form*) que comprende al tamaño y a la figura (*shape*). La figura (*shape*) se define como “toda la información geométrica que permanece, una vez que los efectos de traslación (posición), rotación (orientación) y escala (tamaño) son eliminados del objeto” (Kendall, 1977). Esta definición menciona a la escala como uno de los efectos a removerse para extraer las diferencias en forma entre dos configuraciones. Se puede restaurar la

información del tamaño usando una medida que captura la noción de escala. Por escala nos referimos a la propiedad que cambia cuando una imagen es aumentada o reducida, pero que mantiene sus proporciones. Aunque existen varias maneras de calcular el tamaño, como por ejemplo a partir de longitudes, del peso o de una combinación lineal de varias medidas (longitudes) que capturan correlaciones positivas entre ellas (como en el caso del primer componente), en MG se utiliza un concepto específico de tamaño relacionado con la escala geométrica. La variable de tamaño que captura la noción de escala es el tamaño del centroide de una configuración de LM que es igual a la raíz cuadrada de la suma de las distancias al cuadrado de cada LM al centroide de la configuración (Bookstein, 1991). El centroide es la configuración promedio de todos los LM (se calcula para cualquier configuración de LM) y se calcula previo al alineamiento/superposición. La variación en la forma depende del método de alineamiento elegido y se representa por las diferencias entre cada individuo y la forma consenso. El consenso es el promedio de todas las configuraciones de LM alineadas. Una característica de esta noción de escala es que el tamaño se mide independientemente de la figura y no está correlacionado estadísticamente con ésta, siempre y cuando el cambio de forma sea isométrico. Este es una excelente propiedad de la medida de tamaño ya que se necesita una medida de tamaño que esté correlacionada con la forma solo cuando forma y tamaño cambien juntos. Cuando hay isometría, el tamaño del centroide es la única variable de tamaño que no se correlaciona con la forma (Bookstein, 1986; Kendall, 1986). La existencia de cualquier aspecto de la forma que dependa alométricamente del tamaño, puede evaluarse sin ambigüedades a partir de la regresión múltiple del tamaño del centroide en cualquier expresión o función que exprese *shape*. El hecho de medir forma y tamaño separadamente no significa que se pierda alguna información sobre las relaciones entre ellas. Más aún, la variación en tamaño de un organismo está normalmente asociada a la variación en su forma (y configura la *form*) y son el objeto de estudio de la alometría (Huxley, 1972; Gould, 1977; Gayon, 2000; Chamero, 2011).

Como fue mencionado anteriormente, los LM son puntos que capturan con coordenadas bi o tridimensionales puntos anatómicos discretos homólogos en un objeto de interés, que

son siempre reconocibles y repetibles en todos los especímenes estudiados. Por lo tanto, la forma a estudiar va a estar condensada en esa configuración de LM. Existen 3 tipos de LM según Bookstein (1991):

-Los LM *tipo I* son puntos anatómicos cuya homología de un individuo a otro es respaldada por una sólida evidencia o significación biológica, como un patrón local de yuxtaposición de tejidos o la intersección de suturas craneanas

-Los LM *tipo II* son puntos matemáticos cuya supuesta homología de un individuo a otro es respaldada únicamente por la geometría y no por evidencia anatómica, como zonas de máxima curvatura.

-Los LM *tipo III* son puntos extremos definidos en relación a otros puntos. No tienen los mismos grados de libertad que un LM. Los semilandmarks entran dentro de esta categoría y se usan para capturar la forma de contornos o superficies (Bookstein, 1997).

Una vez registradas las coordenadas de los objetos que se quieren analizar, el primer paso en MG es comparar las configuraciones de LM. Las configuraciones de LM deben ser superpuestas mediante algún procedimiento estadístico para obtener las variables de forma. Las técnicas de superposición se basan en la idea de colocar una configuración de LM directamente sobre otra haciendo que sus LM homólogos coincidan lo máximo posible de manera tal que pueda obtenerse una mínima medida de distancia entre ambas configuraciones. Las distintas técnicas de superposición implican tres pasos:

- 1) Fijar una de las formas en una orientación dada y llamarla forma de referencia.
- 2) Trasladar y rotar la otra forma (forma objeto) de manera que coincida con la forma de referencia, siguiendo algún criterio.
- 3) Estudiar la magnitud y dirección de la diferencia entre las formas en cada LM.

Existen distintos métodos de superposición pero el más utilizado es el Análisis Generalizado de Procrustes (AGP) (Zelditch *et al.*, 2004). En el AGP las formas son superpuestas de manera tal que la suma de las distancias al cuadrado entre LM correspondientes de las dos formas (entre cada configuración y la configuración de

referencia) sean mínimas. Este método es un ajuste por mínimos cuadrados y es iterativo: se alinean todas las configuraciones del conjunto de datos a una configuración particular, por ejemplo la primera configuración de LM, utilizando para ello el ajuste de Procrustes por mínimos cuadrados (traslada el espécimen al origen, escala al tamaño de centroide igual a 1 y se rota hasta encontrar una orientación óptima). En la siguiente iteración, esta nueva forma se utiliza como la nueva configuración de referencia y cada configuración se ajusta nuevamente. Una nueva forma promedio se calcula entonces, y el procedimiento se repite hasta que la forma promedio ya no cambie. Luego de minimizar las distancias con AGP, las diferencias entre LM homólogos se denominan 'residuos Procrustes' y representan las variables de forma que reflejan las diferencias geométricas entre los individuos estudiados.

Una vez obtenidas las variables de forma pueden llevarse a cabo los correspondientes análisis estadísticos multivariados de modo de poder testear las hipótesis biológicas inicialmente planteadas. Finalmente se utilizan métodos gráficos que permiten la visualización de los patrones de cambio de forma y facilitan su descripción.

### **II.1.4. Morfometría geométrica en cocodrilos**

La MG es una herramienta muy poderosa que ha sido muy utilizada en las últimas décadas en múltiples campos y en diversos grupos taxonómicos (Rohlf, 2000; Lockwood *et al.*, 2002; Singleton, 2002; Adams *et al.*, 2004; Bonnan, 2004; Stayton, 2005). En lo que respecta a Crocodylia, el cráneo es la porción del esqueleto más analizada hasta el momento con MG (ej., Pierce *et al.*, 2008; Piras *et al.*, 2008, 2010, 2014; Percy y Wijtten, 2011; Wilberg, 2012; Fernandez Blanco *et al.*, 2014; Watanabe y Slice, 2014; Foth *et al.*, 2015; Okamoto *et al.*, 2015; Clarac *et al.*, 2016; Foth *et al.*, 2017). Desafortunadamente, los estudios morfogeométricos de disparidad inter/intraespecífica de elementos postcraneanos en el esqueleto de cocodrilos son escasos en la actualidad (ej., Bonnan *et al.*, 2008; Chamero *et al.*, 2013). La finalidad última de todos estos estudios morfogeométricos es encontrar una explicación subyacente a la disparidad morfológica, correlacionando ésta con distintos factores ecológicos, filogenéticos, biogeográficos y/o biomecánicos. Al mismo

tiempo, la MG es una valiosa herramienta para testear hipótesis filogenéticas (ej., Piras *et al.*, 2010; Bona *et al.*, 2017; véase *Capítulo III*).

En relación a los Caimaninae, Monteiro y Soares (1997) fueron los primeros que comenzaron con los estudios de morfometría en especies de este clado. Estos autores aplicaron técnicas morfométricas tradicionales (medidas lineales) sobre cráneos del complejo de especies del género *Caiman* (*C. latirostris*, *C. sclerops* y *C. yacare*, *sensu* Medem, 1983). Ese mismo año y con el mismo conjunto de especies, Monteiro *et al.* (1997) realizaron un estudio de MG en dos dimensiones, convirtiéndose en los pioneros en el uso de esta metodología en este grupo. A partir de aquí, y en simultáneo con el auge mundial de la MG, esta técnica fue ampliamente utilizada en el estudio de la variación de forma del cráneo de las especies de caimanes, y de otras especies de cocodrilos en general, en relación a aspectos de disparidad inter/intraespecífica, señal filogenética, tendencias micro/macroevo-lutivas, etc. (ej., Pierce *et al.*, 2008; Piras *et al.*, 2008, 2010, 2014; Pearcy y Wijtten, 2011; Wilberg, 2012; Walmsley, 2013; Gold *et al.*, 2014; Watanabe y Slice, 2014; Escobedo-Galbán *et al.*, 2015; Foth *et al.*, 2015; Okamoto *et al.*, 2015; Clarac *et al.*, 2016). A pesar de las contribuciones hechas hasta el momento, pocos han sido los trabajos que analizan la variación de la forma del cráneo a lo largo de la ontogenia en las distintas especies de cocodrilos (ej., Hall y Portier, 1994; Piras *et al.*, 2010; Watanabe y Slice, 2014; Foth *et al.*, 2015), y menos aún en las especies del género *Caiman* (Monteiro y Soares, 1997; Monteiro *et al.*, 1997; Verdade, 2000).

Como fue expresado previamente, la mayoría de las especies de Crocodylia se pueden definir a partir de su morfología craneana. No obstante, los organismos son entidades dinámicas, y la forma de un individuo no es algo estático, sino un resultado de procesos que actúan a lo largo de su ontogenia. Por lo tanto, es fundamental conocer la variación ontogenética de los caracteres, principalmente de aquellos (craneanos) a partir de los cuales se construyen las hipótesis de relaciones filogenéticas entre los distintos taxones de cocodrilos. Debido a que la preservación de series ontogenéticas de cocodrilos fósiles es reducida, los estudios ontogenéticos en formas actuales, como los caimanes, adquieren suma importancia.

### II.1.5. Objetivos

En base a todo lo expuesto, en este capítulo se propone hacer un análisis de la variación ontogenética posteclosional en *Caiman* mediante el uso de morfometría, tanto MT como MG en dos (MG 2D) y tres dimensiones (MG 3D) a partir de dos series ontogenéticas de cráneos de *Caiman latirostris* y *C. yacare*. El objetivo principal es describir y cuantificar la disparidad morfológica craneana entre y dentro de cada una de las especies de caimanes. Se prestará especial atención a aquellas zonas que se detectaron como áreas del cráneo con potencial interés en sistemática (ej., región preorbitaria-contactos del prefrontal; ver *Capítulo I*). A partir de los resultados obtenidos se discutirá la relación de la variación morfológica con la dieta y con el tipo de hábitat utilizado por las especies durante su desarrollo. Adicionalmente, se compararán las distintas técnicas morfométricas aplicadas, evaluando cuál es la herramienta más adecuada para contrastar las hipótesis planteadas.

### II.2. Materiales

Se estudiaron dos secuencias ontogenéticas posteclosionales de cráneos de *Caiman latirostris* y *C. yacare* que se encuentran listados en la Tabla II 1. Los materiales se encuentran depositados en la Colección de Herpetología del Museo de La Plata (MLP), en el Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” (MACN) y en el Museo de Ciencias Naturales y Antropológicas “Profesor Antonio Serrano” (MAS). Algunos materiales con cuero y otros tejidos blandos fueron acondicionados para poder ser incorporados al estudio y así aumentar el tamaño de la muestra. Debido a que los materiales no se encontraban todos en las mismas condiciones (roturas, deformidad, falta de preparación), el N varió entre los distintos estudios morfométricos (MT, MG 2D o MG 3D). El sexo de cada ejemplar no estaba indicado en los libros de colección con lo cual y, al no poder determinarlo en base al material disponible, no fue posible trabajar con esta variable. Los cráneos son de animales salvajes procedentes de distintas localidades (norte de Argentina y Paraguay) listadas en la Tabla II 1. La división aproximada entre individuos juveniles y

adultos fue realizada a partir del tamaño (CP1 y tamaño del centroide; ver métodos). Se optó por esta medida, ya que hasta el momento no existe una división etaria concreta que pueda establecer la edad de los cocodrilos a partir de restos óseos craneanos. El cráneo más pequeño mide 90,5 mm y 108,3 mm en *C. yacare* y *C. latirostris*, respectivamente, y el cráneo más largo mide 265,7 mm y 297 mm en *C. latirostris* y *C. yacare*, respectivamente.

### II.3.Métodos

#### II.3.1.Morfometría lineal (MT)

En base a un análisis cualitativo previo se seleccionaron doce medidas lineales del cráneo (Tabla II 2; Fig. II 1) que reflejan y resumen los principales cambios de forma del cráneo (ej., Monteiro y Soares, 1997; Bona y Desojo, 2011). Estas medidas fueron tomadas en forma longitudinal y transversal en relación al eje longitudinal del cráneo y se midieron con un calibre Vernier (0,01 mm de precisión) (Tabla II 3).

Las variables fueron transformadas a logaritmo en base 10 para lograr una ecuación de la recta y así hacer una mejor interpretación de los datos (Mosimann y James, 1979). Con esos valores, y sobre la base de una matriz de varianza-covarianza se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) mediante el software STATISTICA 5.2. Este análisis busca la mayor variación dentro de un conjunto de datos (Neff y Marcus, 1980) y evalúa la variación inter e intraespecífica (Bookstein *et al.*, 1985; Legendre y Legendre, 1998). Aquí los Componentes Principales se ordenan según el porcentaje creciente de varianza explicada. El primer componente principal (CP1) correspondió al mayor eje de variación dentro del conjunto de variables y fue interpretado como el factor de tamaño debido a que todas las variables estuvieron altamente correlacionadas (0,930-0,993) y con el mismo signo (positivo en todos los casos). El CP1 se usó en los análisis de regresión como un estimador (*proxi*) del tamaño total del cráneo. La relación entre cada variable (*eje y*) y el tamaño total del cráneo, representado por el CP1 (*eje x*), fue analizada a través de regresiones lineales simples,  $\log y = \log a + b \log x$ , donde  $\log a$  es la intercepción en el *eje y* (ordenada al origen), y  $b$  es la pendiente de la recta (coeficiente alométrico). Las ecuaciones alométricas fueron

calculadas usando el *Modelo II* de Regresiones (eje mayor estandarizado) dado que ambas variables fueron consideradas aleatorias y con error de medición (Legendre y Legendre, 1998). Los cambios evolutivos en las trayectorias alométricas (ej., transposición lateral, escalamiento ontogenético y cambios en la pendiente; Klingenberg, 1998; Verzi *et al.*, 2010) se analizaron en las ontogenias postnatales de las dos especies mediante los patrones de variación de los interceptos y las pendientes. Las diferencias entre estos parámetros fueron evaluadas por un test de heterogeneidad y la similitud entre las pendientes fue testada mediante un test de verosimilitud (Warton *et al.*, 2006). En los casos en que se encontró heterogeneidad no significativa en la pendiente entre especies (por ej., cuando la dirección de las trayectorias se conservó;  $p_b > 0,05$ ) se realizó un test de Wald. Este test se hizo para evaluar las diferencias significativas entre los interceptos de las rectas (por ej., en busca de transposición lateral de las ontogenias;  $p_a < 0,05$ ) para cada comparación por pares de especies (Warton *et al.*, 2006). Todos los análisis relacionados con las regresiones se hicieron usando el software SMATR 2.0 (Falster *et al.*, 2006). El intervalo de confianza de la pendiente del 95% incluye el valor 1,0, indicando una relación de escala isométrica. Las desviaciones de la isometría (alometría positiva y negativa) se evaluaron mediante la inspección de los valores que resultaron excluidos de los intervalos de confianza del 95%. Para testear la variación ontogenética de la forma del hocico, se llevó a cabo un segundo análisis de regresión entre los anchos del hocico (AaH y ApH) y su largo (LH).

### Mapeo de Caracteres

Para testear el patrón de cambio de las proporciones del hocico entre caimanes se reconstruyó el índice ancestral del hocico en una filogenia de Alligatorioidea (Brochu, 1999). Los índices del hocico se obtuvieron como el cociente entre el ancho anterior del hocico y el largo total del mismo (AaH/LH). Las medidas fueron tomadas directamente sobre el material craneano con un calibre Vernier (0,01 mm de precisión) y digitalmente sobre fotografías de cráneos en vista dorsal obtenidas de la bibliografía y de una colección propia. Se tuvieron en cuenta 19 especies de alligatorioideos en total y el índice fue considerado

como un carácter continuo. Se utilizó el principio de parsimonia lineal (Swofford y Maddison, 1987) y el programa TNT 1.1 (Goloboff *et al.*, 2008).

### II.3.2. Morfometría geométrica en dos dimensiones

Se tomaron fotografías en vista dorsal y ventral de los cráneos de las dos especies de caimanes con una cámara Nikon D40. Las fotografías dorsales se sacaron posicionando la tabla craneana en un plano horizontal y situando la cámara en forma perpendicular al eje longitudinal del espécimen. Lo mismo ocurrió con las fotos en vista ventral excepto que éstas se sacaron colocando el paladar en forma horizontal. Una escala fue incluida con las imágenes para registrar el tamaño de cada espécimen. Se utilizaron 28 LM en vista dorsal y 27 en vista palatal (Fig. II 2; Tabla II 4), con homologías claras de tipo I y tipo II (*sensu* Bookstein, 1991) tales como suturas y procesos, y semilandmarks sobre bordes de curvas. Estos fueron digitalizados utilizando los softwares tpsUtil y el tpsDig (Rohlf, 2000). Dentro de los especímenes muestreados, y con el objetivo de aumentar el número de la muestra, se consideraron especímenes incompletos (21 en vista dorsal y 20 en vista palatal). Los LM faltantes fueron estimados en dos pasos en la plataforma de software R 3.0.1 (R Core Team, 2013). El primer paso consistió en reflejar los LM especulares homólogos mediante la función AMP.R, método propuesto por Annat Haber de la Universidad de Chicago (disponible online en <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>) cuya utilidad ha sido demostrada en distintos análisis (Cassini y Vizcaíno, 2012; Segura *et al.*, 2013). En aquellos especímenes con ambos LM homólogos especulares faltantes (9 en vista dorsal; 6 en vista ventral), la estimación se realizó con el método TPS que se basa en los tres especímenes completos más cercanos usando la función fixLMtps del paquete Morpho en R (Schlager, 2016). En ningún caso el número de LM estimados superó la cantidad de seis entre ambos procedimientos.

Para el análisis de los datos en un primer paso se procedió a la relajación de los semilandmarks utilizando el paquete Morpho en R. Luego, estas configuraciones de LM fueron exportadas al programa MorphoJ 1.05a (Klingenberg, 2011) donde se realizó el análisis generalizado de Procrustes (AGP), tanto en la muestra completa como así también

para cada especie por separado, con el fin de remover la información espacial que no corresponde a la forma (Rohlf, 1990; Goodall, 1991). En los análisis de MG, la componente de tamaño en la escala geométrica se elimina durante el AGP, mientras que la componente alométrica no. En ausencia de alometría el tamaño de centroide no se correlaciona con la forma (Bookstein, 1986; Kendall, 1986). Para evaluar el cambio de forma alométrico, se realizó una regresión de las coordenadas de LM alineadas para cada especie contra el logaritmo en base 10 del tamaño del centroide (como proxy de tamaño), mediante el programa MorphoJ 1.05a. La comparación entre las trayectorias ontogenéticas de ambas especies se realizó mediante la comparación angular de los vectores de transformación de forma (Drake y Klingenberg, 2008; Klingenberg y Marugán-Lobón, 2013). En particular el valor del ángulo entre los dos vectores se comparó contra la hipótesis nula de ortogonalidad, es decir de  $90^\circ$  (Klingenberg y Marugán-Lobón, 2013). Cuando ambos vectores de cambio morfológico son ortogonales se deduce que son independientes entre sí. Con el fin de detectar patrones comunes de cambio de forma a lo largo de la ontogenia se realizó un análisis de componentes principales utilizando el mismo programa. Este procedimiento permite identificar la componente de variación común en un análisis combinado de ambas especies. Además, de acuerdo a la posición de los especímenes en el morfoespacio a lo largo del componente principal de interés se permite la visualización del cambio morfológico que diferencia ambas especies. Por último, se realizó la comparación angular entre los vectores de transformación de forma de todos los componentes contra los vectores de transformación de forma de las regresiones para cada especie. Este análisis permite detectar similitudes en el cambio morfológico entre los componentes y la regresión.

### **II.3.3. Morfometría geométrica en tres dimensiones**

Se eligió una serie de LM que reflejan la morfología completa de los cráneos y se digitalizaron utilizando un digitalizador Microscribe G2L (Immersion Corporation, San José, CA, EE.UU.). Se incluyeron puntos en ambos lados del cráneo y a lo largo de la línea media (72 y 17, respectivamente) (Fig. II 3). Los LM se seleccionaron de una lista previa más grande

en base al estudio morfogeométrico hecho en dos dimensiones, e incluyeron una combinación de LM Tipo I (intersección de suturas) y Tipo II (curvatura máxima) (Tabla II 5). La captura de LM se hizo en dos bloques por separado en cada espécimen, uno en vista dorsal y uno en vista ventral, respectivamente. La unificación de ambas configuraciones de LM fue realizada en R 3.3.2 (R Development Core Team 2016) con una función denominada `unifyVD.r` (escrita por Annat Haber, Universidad de Chicago: disponible en línea en <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>, véase también el Online Resource 2 de Cassini y Vizcaíno, 2012). Esta función enlaza ambas configuraciones de LM por medio de la superposición de Procrustes, usando los LM comunes entre ambas vistas para obtener una nueva configuración de LM con la forma completa (cráneo).

Algunos especímenes estaban rotos (en diferentes grados y partes) de modo que, para maximizar el número de especímenes en la muestra, se estimaron los LM faltantes. Los que pudieron estimarse por simetría bilateral mediante su reflexión se estimaron usando la función en R llamada `AMP.R` escrita por Annat Haber, University of Chicago (disponible en línea en <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>; véase también el Online Resource 1 de Cassini y Vizcaíno, 2012). El resto de LM faltantes se estimó con el método TPS que se basa en los tres especímenes completos más cercanos usando la función `fixLMtps` del paquete `Morpho` en R (Schlager, 2016). El set completo de las configuraciones de LM fue exportado al software `MorphoJ 1.05a` (Klingenberg, 2011) para realizar los análisis morfogeométricos. Aquí se superpusieron las configuraciones de LM usando un ajuste completo de Procrustes (Dryden y Mardia, 1998) de modo tal de eliminar la información espacial que no corresponde a la forma minimizando la suma de las distancias al cuadrado entre LM homólogos mediante su traslación, rotación y escala a la unidad del tamaño del centroide (Goodall, 1991; Rohlf, 1999). Con el mismo software se realizó un Análisis de Componentes Principales con el fin de explorar las principales variaciones de forma. Para elegir el número de componentes principales a analizar se siguió la propuesta de Cardini *et al.* (2010) y Abba *et al.* (2015). En primer lugar se calcularon las matrices de distancias incrementando secuencialmente el número de CPs y se calculó la correlación con la matriz de distancias de Procrustes en el espacio de forma completo. Estos coeficientes de correlación se graficaron

en un biplot contra el número de CPs y el punto de inflexión del gráfico indicó el mayor número de componentes a retener para los análisis, siempre que el coeficiente de correlación fuera mayor a 0,95 (Cardini *et al.*, 2010). Esto se hace para identificar los componentes con la mayor variación en un análisis combinado de ambas especies y permite la visualización de los cambios de forma en función de la posición de los taxones en el morfoespacio a lo largo de los CPs de interés. Para detectar cuáles CPs son ontogenéticamente informativos, se calculó el alcance y la significación de la asociación entre cada CPs y el logaritmo del tamaño del centroide, mediante un test de permutación con 10.000 remuestros (sin reemplazo) realizado con MorphoJ 1.05a. Para explorar cómo la variación alométrica de la forma se asocia con el tamaño, se realizó una regresión multivariada de las coordenadas de Procrustes contra el tamaño de centroide logaritmizado para cada especie por separado. La significancia de la regresión se probó mediante una prueba de permutación con 10.000 remuestros (sin reemplazo) (Bookstein, 1991; Mitteroecker *et al.*, 2004). La comparación entre las trayectorias ontogenéticas de cada especie se hizo mediante el cálculo de los ángulos entre los correspondientes vectores de regresión. Los gráficos se realizaron siguiendo a Muñoz *et al.* (2017) con el paquete Morpho para R 2.4.1.1 (Schlager, 2016), lo que permitió asociar los cambios de forma con el patrón de color.

## **II.4.Resultados**

### **II.4.1.Morfometría lineal**

#### **II.4.1.1.Análisis de Componentes Principales**

El CPA 1 contiene la mayor variación para el conjunto de variables y resume el 92,4% de la varianza total presente en la muestra (Fig. II 4). A lo largo de este eje, los especímenes se ordenaron desde los tamaños de cráneos más pequeños hasta los más grandes. A pesar de que el CP2 representa un 5% de la variación total, a partir de este eje se separan las dos especies. Los valores de los eigenvectores del CP2 fueron generalmente bajos, con el menor valor siendo -0,33 para ApH y el mayor 0,35 para LPal.

#### II.4.1.2. Regresiones de las variables craneanas vs el CP1

Los valores de los scores del CP1 (usados como estimador de tamaño) y las variables usadas en los análisis de regresión se proporcionan en la Tabla II 6. Como resultado de las regresiones bivariadas, todas las variables analizadas mostraron alometría negativa y un  $R^2$  cuyos valores oscilaron entre 0,89-0,99 (Fig. II 5). El análisis comparativo de las trayectorias entre especies mostró tres patrones que se estructuraron en tres grupos (Fig. II 5). El Grupo 1 mostró transposición lateral (Klingenberg, 1998), pendiente común y elevación significativa, por ej., diferente intercepto ( $p_b > 0,05$ ,  $p_a < 0,05$ ); el Grupo 2, escalamiento ontogenético (Klingenberg, 1998), pendiente común y sin cambio en la elevación, por ej., intercepto común ( $p_b > 0,05$ ,  $p_a > 0,05$ ); y el Grupo 3, cambio en la pendiente (Klingenberg, 1998), ( $p_b < 0,05$ ).

Las variables incluidas dentro del Grupo 1 fueron LT, LOrb, LH, LPal, AOrb, AI, ApH y AAP (Fig. II 5A). Las trayectorias de las variables de largo de este grupo (LT, LH, LPal, LOrb) presentaron valores de intercepto más altos en *Caiman yacare* que en *C. latirostris*, y las trayectorias de las variables de ancho (ApH y AAP) mostraron valores de intercepto mayores en *C. latirostris* que en *C. yacare*. Las otras dos variables de ancho del Grupo 1 (AOrb y AI) prácticamente superponen sus trayectorias. Las variables del Grupo 2 fueron AaTc y ACCy (Fig. II 5B), y las del Grupo 3 AaH y ApTc (Fig. II 5C). Cada variable del Grupo 2 se comportó de la misma forma en las dos especies ya que tuvieron la misma pendiente e intercepto. En relación al Grupo 3, *C. latirostris* exhibió la mayor pendiente en el AaH y la menor en ApTc.

#### II.4.1.3. Análisis alométrico del hocico y mapeo de caracteres

El análisis alométrico del ancho anterior (AaH) y posterior (ApH) del hocico vs el largo del hocico (LH) mostró isometría en *C. latirostris* ( $b_{AaH} = 1,02$ ;  $b_{ApH} = 0,93$ ) y alometría negativa en *C. yacare* ( $b_{AaH} = 0,84$ ;  $b_{ApH} = 0,89$ ) (Fig. II 6). Al comparar las pendientes de estas variables en ambas especies con el tamaño general del cráneo, AaH exhibe un cambio en la pendiente y ApH muestra transposición lateral. Ambas trayectorias tienen valores más altos de pendiente e intercepto en *C. latirostris* que en *C. yacare* (Fig. II 6).

Dentro de un contexto filogenético, Globidonta (Brochu, 1999) presenta un índice del hocico (AaH/LH) de 0,51-0,53, el cual permanece como la condición hipotética ancestral de los clados Alligatoridae y Alligatorinae (Fig. II 7). Esta tendencia es mayor en grupos derivados de aligatorinos, como el clado *Alligator*, con valores que varían desde 0,65 a 0,66. La proporción ancestral del hocico asumida para Caimaninae va de 0,51 a 0,53 y está presente en formas basales como *Eocaiman cavernensis* (0,53). En este clado, hay una tendencia a que decrezca el índice y el mismo está dado por valores de 0,48 para *Paleosuchus* y 0,48-0,53 para el clado *Purussaurus* + *Mourasuchus* + *Jacarea* (Brochu, 1999). Esta tendencia está muy marcada en el linaje *Purussaurus* + *Mourasuchus*, con índices que varían desde 0,38 a 0,53 (ej., *Mourasuchus nativus*: 0,32; *Purussaurus mirandai*: 0,29). Sin embargo, en taxones derivados dentro del grupo corona de los caimanes, esta tendencia aumenta significativamente, como en *C. latirostris* y *C. cf. lutescens* con valores de 0,70 y 0,67, respectivamente (Fig. II 7). *Caiman yacare* tiene un valor más bajo de 0,51.

### II.4.2. Morfometría geométrica en dos dimensiones

#### II.4.2.1. Vista dorsal

La variación alométrica de forma asociada al tamaño en vista dorsal para ambas especies se representa en la Figuras II 8A y D. En el análisis de *C. yacare*, el tamaño explicó el 35,96% de la variación alométrica de la forma ( $p < 0,0001$ ), un valor apenas por debajo del análisis para *C. latirostris* (37,80%,  $p > 0,0001$ ). En ambas especies las formas de menor tamaño poseen, respecto al consenso, una órbita proporcionalmente más grande (particularmente en el diámetro antero-posterior), un hocico más corto y angosto, una menor concavidad del borde posterior de la tabla craneana y un desplazamiento posteromedial del contacto cuadrado/cuadradoyugal (Figs. II 8C y F). En las formas de mayor tamaño se observa una órbita más pequeña (aunque la distancia interorbitaria permanece igual), un alargamiento y ensanchamiento del hocico, una mayor concavidad del borde posterior de la tabla craneana y un desplazamiento anterolateral del contacto cuadrado/cuadradoyugal (Figs. II 8B y E). Los cambios alométricos de forma en ambas especies no muestran diferencias en

las trayectorias ontogenéticas dado que el ángulo entre los vectores de cambio morfológico de cada regresión fue de  $26,11^\circ$  ( $p > 0,0001$ ).

En el análisis de componentes principales de la vista dorsal (Fig. II 9), el primer componente explica el 56,06% de la varianza, el segundo el 21,04% y entre los cuatro primeros se explica el 87,40% de la varianza acumulada. Solo el segundo componente se correlaciona positivamente con el logaritmo del tamaño del centroide ( $R^2 = 80,47$ ;  $p < 0,0001$  después de 10.000 rondas del test de permutación) y resulta no significativo para el resto de los componentes ( $p > 0,294$ ). Además, el ángulo entre los vectores de cambio morfológico de cada regresión y cada componente (excepto el segundo) no difiere significativamente de  $90^\circ$  (es decir, son ortogonales). En cambio, para ambas especies, el ángulo entre los vectores de cambio morfológico entre la regresión y el segundo componente fue de  $14,96^\circ$  ( $p < 0,0001$ ) para *C. yacare* y de  $19,72^\circ$  ( $p < 0,0001$ ) para *C. latirostris*, en ambos casos calculado mediante un test de permutación de 10.000 réplicas.

Ambas especies se separan en el primer componente, ubicándose los especímenes de *C. yacare* en los valores negativos y los de *C. latirostris* en los valores positivos (Fig. II 9A). Los cambios de forma asociados a los valores negativos del primer componente dan cuenta de un cráneo, en general, alargado y angosto, con un hocico angosto y largo, órbitas más angostas, una gran concavidad del borde lateral a la altura de la sutura maxilo-yugal y una menor concavidad del borde posterior de la tabla craneana (Fig. II 9B). En cambio, aquellos asociados a valores positivos, dan cuenta de un cráneo más corto y ancho, con hocico corto y ancho, órbitas más anchas, sin concavidad del borde lateral a la altura de la sutura maxilo-yugal y una mayor concavidad del borde posterior de la tabla craneana (Fig. II 9C). En el segundo componente ambas especies se superponen y, como lo indican las comparaciones angulares, explica el cambio de forma en común de ambas especies a lo largo de la ontogenia.

Los valores negativos del segundo componente dan cuenta de un cráneo más angosto en general, un hocico más corto y angosto, órbitas más grandes, una pequeña concavidad del borde lateral a la altura de la sutura maxilo-yugal (no tan grande como en el caso del primer componente) y una menor concavidad del borde posterior de la tabla craneana (Fig.

II 9D). Por otro lado, en los valores positivos se observa un cráneo más ancho en general, con un hocico más largo y ancho, órbitas más pequeñas, sin concavidad del borde lateral a la altura de la sutura maxilo-yugal y una mayor concavidad del borde posterior de la tabla craneana (Fig. II 9E).

#### II.4.2.2.Vista ventral

La variación alométrica de forma asociada al tamaño en vista ventral para ambas especies se representa en la Figuras II 10A y D. En el análisis de *C. yacare*, el tamaño explicó el 15,36% de la variación alométrica de la forma ( $p < 0,0001$ ), un valor apenas superior al análisis para *C. latirostris* (14,35%,  $p = 0,0308$ ). En ambas especies los ejemplares juveniles poseen, respecto al consenso, fenestras palatinas más anchas posteriormente (posteromedialmente en *C. yacare* y posterolateralmente en *C. latirostris*), un hocico levemente más alargado y angosto (esto se ve más claro en *C. latirostris*), alas pterigoideas más cortas y angostas, un desplazamiento medial del contacto cuadrado/cuadradoyugal y un corrimiento hacia delante del contacto entre maxilares y palatinos (Figs. II 10C y F). En las formas adultas se observan fenestras palatinas más angostas posteriormente (posteromedialmente en *C. yacare* y posterolateralmente en *C. latirostris*), un hocico más corto y ancho en *C. latirostris* y, levemente más corto y angosto en *C. yacare*, alas pterigoideas más largas y anchas, un desplazamiento lateral del contacto cuadrado/cuadradoyugal y un corrimiento hacia atrás del contacto entre maxilares y palatinos (Figs. II 10B y E). Los cambios alométricos de forma en ambas especies muestran diferencias en las trayectorias ontogenéticas dado que el ángulo entre los vectores de cambio morfológico de cada regresión fue de  $60,33^\circ$  ( $p = 0,00507$ ).

En el análisis de componentes principales de la vista ventral, el primer componente explica el 61,25 % de la varianza, el segundo el 8,35% y entre los cuatro primeros se explica el 80,64% de la varianza acumulada. Solo el segundo componente se correlaciona negativamente con el logaritmo del tamaño del centroide ( $R^2 = 46,04$ ;  $p < 0,0001$  después de 10.000 rondas del test de permutación) y resulta no significativo para el resto de los componentes ( $p > 0,06351$ ). El ángulo entre los vectores de cambio morfológico de cada

regresión y cada componente (excepto el segundo) no difiere significativamente de 90° (es decir, son ortogonales). En cambio, para ambas especies el ángulo entre los vectores de cambio morfológico entre la regresión y el segundo componente indica mayor similitud para *C. yacare* (27,24°;  $p < 0,0001$ ), que para *C. latirostris* (60,65°;  $p = 0,01102$ ), en ambos casos mediante un test de permutación de 10.000 réplicas.

En el primer componente se separan ambas especies, ubicándose los especímenes de *C. yacare* en los valores negativos y los de *C. latirostris* sobre los valores positivos (Fig. II 11A). Los cambios de forma asociados a los valores negativos dan cuenta de un cráneo más largo y angosto, con un hocico más largo y angosto, con fenestras palatinas más angostas y alargadas anteroposteriormente, con alas pterigoideas más largas y angostas, un desplazamiento medial del contacto cuadrado/cuadradoyugal y un corrimiento medial del contacto anterolateral entre maxilares y palatinos. Hay un angostamiento y alargamiento en general de todo el contorno craneano, a lo largo de toda su longitud (Fig. II 11B). En cambio, aquellos asociados a valores positivos del primer componente dan cuenta de un cráneo más corto y ancho, con hocico, fenestras palatinas y alas pterigoideas más cortas y anchas, y un desplazamiento lateral del contacto cuadrado/cuadradoyugal y del contacto anterolateral entre maxilares y palatinos. También se verifica un ensanchamiento y acortamiento en general de todo el contorno craneano a lo largo de toda su longitud (Fig. II 11C). En el segundo componente ambas especies se superponen y, como lo indican las comparaciones angulares, éste explica el cambio de forma en común de ambas especies a lo largo de la ontogenia.

Los valores negativos del segundo componente dan cuenta de un cráneo con una longitud total levemente menor que el consenso, con un hocico apenas más angosto, con fenestras palatinas más cortas, con alas pterigoideas más anchas y largas, un desplazamiento anterolateral del contacto cuadrado/cuadradoyugal y un corrimiento posterior del contacto anterolateral entre maxilares y palatinos (Fig. II 11D). Por otra parte, los valores positivos del segundo componente dan cuenta de un cráneo con una longitud total levemente mayor que el consenso, con un hocico apenas más ancho, con fenestras palatinas más largas, con alas pterigoideas más angostas y cortas, un desplazamiento

posteromedial del contacto cuadrado/cuadradoyugal y un corrimiento anterior del contacto anterolateral entre maxilares y palatinos (Fig. II 11E).

### II.4.3. Morfometría geométrica en tres dimensiones

En el biplot de los coeficientes de correlación vs el número de CPs para el Análisis de Componentes Principales, el punto de inflexión fue en el sexto CP. Por lo tanto, los seis primeros CPs fueron seleccionados para explorar el morfoespacio. Las correlaciones entre la matriz de distancia de los primeros seis CPs y la matriz de distancia del espacio completo de la forma fue mayor que 0,97. El Análisis de Componentes Principales (ACP) dio como resultado que los primeros seis CPs representan el 76,201% de la varianza acumulada, con sólo el CP2 correlacionando positivamente con la masa corporal ( $R^2 = 0,9437$ ,  $p$ -valor  $<0,0001$ ). El primer componente (CP1) explica el 43,65% de la varianza total, el segundo (CP2) explica el 19,22% y en conjunto representan más del 60% de la varianza acumulada. Las especies se separan a lo largo del CP1 con *C. yacare* situado en los valores negativos hasta 0,01 y *C. latirostris* ubicado desde 0,04 hacia los valores positivos, con una brecha entre ellos (Fig. II 12). Los cambios de forma asociados con los valores negativos de este componente muestran un cráneo largo, angosto y bajo (Fig. II 13A). En el rostro, los premaxilares se desplazan anteriormente generando una gran distancia entre su borde anterior y las narinas, haciendo que el hocico sea largo y estrecho; los nasales están separados del borde posterior de las narinas. En la región orbital las órbitas se orientan más verticalmente y los prefrontales evitan el contacto entre el frontal y nasales. En el paladar las ventanas palatinas son largas, angostas y están desplazadas posteromedialmente, y el pterigoides contribuye muy poco o no lo hace en la formación de su margen posterior. En la región temporal la tabla craneana es chata y angosta con una pequeña exposición del supraoccipital, las ventanas supratemporales son largas y angostas y las ventanas infratemporales altas, el yugal es bajo y está menos flexionado, y el cuadrado y la barra infratemporal están comprimidos. Las alas pterigoides son cortas, angostas y están desplazadas posteromedialmente (pero manteniendo casi 130° en relación con el paladar). En cambio, los valores positivos muestran un cráneo corto, ancho y alto (Fig. II 13B). En el

rostro, los premaxilares no se proyectan más allá del borde anterior de las narinas y el hocico es alto, corto y ancho. Las nasales forman el borde posterior de las narinas y se introducen en ellas (permanecen entre ambos premaxilares). En la región orbital, las órbitas están orientadas más horizontalmente y el frontal y los nasales están en contacto. En el paladar, las fenestras palatinas son cortas, anchas y están desplazadas anterolateralmente y delimitadas posteriormente siempre por el pterigoides (amplia participación), ectopterigoides y palatino. En la región temporal, el techo del cráneo es chato pero ancho, con el supraoccipital más expuesto dorsalmente, las fenestras supratemporales sub-circulares, las fenestras infratemporales bajas, el yugal alto y flexionado, y el cuadrado y la barra infratemporal están lateralmente expandidos. Las alas pterigoideas son largas, anchas y están desplazadas anterolateralmente (pero manteniendo casi 130 ° en relación con el paladar).

La variación a lo largo de CP2 comprende transformaciones que agruparon a los ejemplares juveniles de ambas especies en los valores negativos y a los especímenes adultos en los valores positivos. La Figura II 13C muestra los cambios de forma asociados con los valores negativos de este componente. En el rostro y paladar estos cambios comprenden un hocico corto, chato y ancho pero grácil, una corta distancia entre el borde anterior de las narinas y el borde anterior de los premaxilares, grandes fenestras palatinas y alas pterigoideas cortas. En la región orbital los nasales contactan con el frontal, y las órbitas son grandes y están orientadas más verticalmente, con una distancia interorbitaria corta. Los cambios asociados con la región temporal incluyen tabla craneana alta y ancha con un borde posterior recto, fenestras infratemporales y supratemporales grandes, cuadrado comprimido lateralmente formando un cóndilo corto, y occipucio alto con un foramen magno grande. La Figura II 13D muestra los cambios de forma asociados con los valores positivos de este componente. En el rostro y el paladar estos cambios incluyen hocico alto, largo, angosto y robusto, con el borde anterior de los premaxilares separado ampliamente del borde anterior de las narinas, fenestras palatinas pequeñas y alas pterigoideas largas. En la región orbital los nasales no entran en contacto con el frontal y las órbitas son pequeñas y están orientadas más horizontalmente con una gran distancia interorbitaria. La

región temporal incluye tabla craneana angosta con borde posterior cóncavo, fenestras supratemporales pequeñas y sub-circulares, fenestras infratemporales bajas, cuadrado expandido formando un cóndilo expandido lateralmente y occipucio bajo con foramen magno pequeño.

Los CP3 (5,82%), CP4 (2,99%), CP5 (2,49%) y CP6 (2,04%) no muestran una asociación clara con los cambios morfológicos ni con la ontogenia (todos  $R^2 < 0,001$  y  $p$ -valores  $> 0,7217$ ), por lo que no se describirán.

Las Figuras II 14 y II 15 muestran los resultados de la regresión de la forma vs el tamaño del centroide logaritmizado para *C. latirostris* y *C. yacare*, respectivamente. Ambos modelos de regresión fueron significativos después de 10.000 rondas de permutación (valor  $p < 0,0001$ ). La escala alométrica explica el 37,19% de la variación de forma en *C. latirostris* y el 32,98% en *C. yacare*. Ambas especies comparten un patrón común de alometría pero los cambios de forma son más conspicuos en *C. latirostris*. Además existen algunas diferencias entre las dos especies a lo largo de la ontogenia (ver más abajo). La comparación angular entre estos dos vectores de regresión fue de  $65,407^\circ$  ( $p$ -valor  $< 0,0001$ ) mostrando que ambas especies tienen cambios de forma divergentes. Los vectores de las dos regresiones comparten con el CP2 el cambio de forma común (con un ángulo de  $66,83^\circ$  para *C. latirostris* y  $11,258^\circ$  para *C. yacare*, ambos con un  $p$ -valor  $< 0,0001$ ), pero son ortogonales a todos los otros CPs. Los ejemplares jóvenes (Figs. II 14B y II 15B) tienen narinas bajas, premaxilares cortos y angostos, maxilares anchos, y paladar deprimido formando un rostro chato y grácil. El paladar muestra fenestras palatinas largas, coanas desplazadas anteriormente, alas pterigoideas cortas y desplazadas lateralmente, y una distancia corta entre el contacto exoccipital-basioccipital y el punto medio posterior de las alas pterigoideas. La región orbital está desplazada anteriormente, con grandes órbitas orientadas más verticalmente, distancia interorbitaria corta y yugal expandido lateralmente. La región temporal comprende tabla craneana alta y ancha, fenestras infratemporales y supratemporales grandes, cuadrado y cuadradoyugal comprimidos lateralmente haciendo que el cóndilo sea corto, y occipucio alto con foramen magno grande. En los especímenes adultos (Figs. II 14C y II 15C) los cambios de forma asociados incluyen narinas altas, premaxilares largos y

anchos, maxilares angostos y paladar desplazado ventralmente conformando un rostro alto y robusto. El paladar muestra fenestras palatinas cortas, coanas desplazadas posteriormente, alas pterigoideas largas y desplazadas medialmente, y una gran distancia entre el contacto exoccipital-basioccipital y el punto medio posterior de las alas pterigoideas. La región orbital se desplaza posteriormente y tiene órbitas pequeñas y orientadas más horizontalmente, una distancia interorbitaria larga y el yugal comprimido lateralmente. La región temporal se acorta e incluye tabla craneana chata y angosta, fenestras infratemporales y supratemporales pequeñas, cuadrado y cuadradoyugal expandidos lateralmente haciendo que el cóndilo sea largo, y occipucio bajo con foramen magno pequeño.

Las diferencias entre ambas especies a lo largo de la ontogenia (Fig. II 16) son las siguientes. Las nasales contactan con las narinas sólo en los juveniles de *C. yacare* (Fig. II 16A) y se desplazan posteriormente en los adultos (Fig. II 16B). En *C. latirostris*, los nasales siempre están en contacto con las narinas y forman el borde posterior de las mismas (Fig. II 16C y D). En la región orbital de ejemplares jóvenes de *C. yacare* el frontal contacta con los nasales (Fig. II 16E) pero el contacto se pierde en adultos ya que sus nasales se separan progresivamente debido a la interposición del prefrontal entre ellos (Fig. II 16F). En contraste, en la otra especie, el frontal siempre contacta con los nasales (Fig. II 16G y H). En la región temporal, el supraoccipital es proporcionalmente corto en los adultos de *C. yacare* (Fig. II 16I y J), mientras que mantiene la misma proporción en *C. latirostris* (Fig. II 16K y L).

## II.5.Discusión

### **II.5.1.Comparación metodológica**

Trabajar con MT en general resulta fácil debido a que es una técnica simple y directa. Las medidas se toman directamente sobre el material y solo es necesario estar provisto del elemento medidor (calibre en este caso) que suele ser un dispositivo económico y accesible. La velocidad del proceso de medición depende lógicamente de la cantidad de medidas establecidas, pero en términos generales, es un procedimiento rápido y el tiempo requerido

siempre es menor que el necesario para hacer MG. Una vez obtenidas las variables de forma, el gran problema de la MT es el alto grado de correlación que existe entre estas variables y el tamaño (Bookstein *et al.*, 1985), por lo que a medida que aumenta el tamaño, las variables de forma cambian proporcionalmente. Por lo tanto, no puede hacerse un análisis de la forma (pura) dejando de lado el tamaño ya que ésta siempre va a estar supeditada al tamaño. Si bien existen actualmente, como se comentó anteriormente, algunas técnicas para eliminar la información relacionada con el tamaño en MT (Lleonart *et al.*, 2000; Ezcurra y Butler, 2015), hasta el momento no se ha llegado a un acuerdo general acerca de cuál es el mejor método para eliminar el efecto del tamaño en MT (ej., Sundberg, 1989; Jungers *et al.*, 1995). En esta tesis se intentó sortear este problema utilizando como proxy de tamaño el CP1 y regresionándolo con cada una de las medidas lineales. Con MG este problema queda solucionado, ya que a través de ella la forma puede analizarse de manera independiente del efecto del tamaño. Más aún, el estudio de cómo el tamaño afecta a la forma concierne al campo de la alometría, la cual también queda mejor estudiada mediante MG. Por otro lado, vale aclarar, que la principal ventaja de la MG sobre la MT es que la morfología queda mejor muestreada y representada ya que se estudia la geometría completa de la estructura en cuestión. En este trabajo, el cambio de forma quedó mejor estudiado mediante MG 2D y 3D, a partir de regresiones multivariadas entre el conjunto de variables de forma y el tamaño del centroide.

La MT también tiene ciertas desventajas respecto a la MG. Por un lado, el mismo conjunto de medidas puede ser obtenido de dos formas diferentes, es decir, distintas formas pueden representarse bajo el mismo conjunto de medidas. Por otro lado, no hay información espacial en cuanto a la ubicación de las medidas y las relaciones geométricas entre las variables no se conservan, de modo que es imposible representar gráficamente el cambio de forma. Además existe cierta dificultad para establecer las homologías entre las distancias lineales, ya que muchas de ellas no se definen por puntos homólogos. Por último, los resultados que se obtienen luego de los análisis estadísticos son solo combinaciones lineales de las variables de forma cuya interpretación numérica y gráfica es bastante compleja y poco intuitiva. Contrariamente, con MG la forma del objeto en estudio no se

describe en términos de sus dimensiones sino de la relación espacial entre sus partes, por lo que ésta queda representada por las configuraciones de puntos en el espacio. Esto es ampliamente ventajoso ya que permite una visualización directa e inmediata del objeto y su geometría desde el principio (Zelditch *et al.*, 2004). Asimismo, pueden aplicarse los mismos análisis estadísticos que en MT pero sin perder la configuración espacial de las variables de forma, y los resultados pueden representarse usando diagramas de deformación de las configuraciones de LM, simplificando considerablemente la interpretación final de los mismos. De este modo, puede detectarse cómo cambia la forma, en qué lugar se da el cambio y cómo son esos cambios. Así, la MG mejora el estudio del cambio morfológico en comparación con la MT en general y en particular para nuestro caso de estudio. Sin embargo, es conveniente aclarar que en muchos casos los distintos métodos morfométricos pueden ser complementarios, y muchas veces existen interrogantes que solo pueden solucionarse con una u otra técnica morfométrica. El método elegido siempre dependerá de la pregunta inicial a responder y de las propiedades del material a ser estudiado (ej., fósiles con deformación post-mortem). Más aún, actualmente la MT es un método ampliamente utilizado ya que existen cuestiones que se resuelven sencilla y solamente analizando unas pocas variables lineales.

El cambio morfológico detectado con las dos técnicas morfogeométricas utilizadas en este estudio es más integrador, detallado y visual que el observado con MT, lo cual está en relación con el tipo de variable analizada y con los análisis hechos sobre las mismas. Las variables dejan de ser unidimensionales y su análisis completo pasa a ser multivariado. En relación a los análisis morfogeométricos, vemos que la superioridad de la MG 3D sobre la MG 2D se relaciona con el detalle y la visualización de los resultados. Los gráficos obtenidos a partir del estudio en 3D son ampliamente superiores y la visualización del cambio morfológico se aproxima más a la realidad. Un posible argumento en contra del análisis tridimensional podría ser aquel relacionado con la enorme cantidad de tiempo requerido para la toma de datos. Una vez que la técnica de muestreo está puesta a punto, ubicar los LM en un ejemplar en dos dimensiones, independientemente de su número, puede tomar como mucho 3-4 minutos, mientras que el mismo proceso en tres dimensiones puede

superar la hora de trabajo. Otra desventaja práctica de los estudios tridimensionales, en general, es que los digitalizadores (Microscribe en este caso) son instrumentos costosos (y difíciles de conseguir en este país). En este sentido, las técnicas bidimensionales son más ampliamente utilizadas en comparación con MG 3D.

Los cráneos de cocodrilos son estructuras tridimensionales relativamente chatas y es poca la distorsión que existe cuando se proyecta su forma tridimensional en un plano (Pierce *et al.*, 2008). En base a este argumento, se esperaba encontrar poca diferencia entre los resultados de MG 2D y MG 3D. Esto se vio corroborado ya que no hubo enormes diferencias en los resultados encontrados con ambos análisis morfométricos. Si bien el detalle es mucho mayor con MG 3D, en términos generales, el cambio morfológico total inter e intraespecífico fue similar con ambos métodos y, en ambos casos se encontró que un gran porcentaje del cambio de forma es explicado por el cambio en el tamaño (alto grado de alometría) en ambas especies.

### II.5.2. Morfometría lineal

Con base en los resultados de los análisis de regresión, las similares trayectorias ontogenéticas encontradas en casi todas las variables, excepto en el ancho anterior del hocico y en el ancho posterior de la tabla craneana, reflejan un patrón ontogenético común del cambio de forma del cráneo en *Caiman latirostris* y *C. yacare*. Por lo tanto, el cambio total de forma del cráneo es similar en ambas especies y se expresa en un aumento de las medidas craneanas de largo (hocico, órbita, paladar, cráneo) y ancho (posterior del hocico, anterior de la tabla craneana, contacto cuadrado-cuadradoyugal, interorbitario, órbita, alas pterigoideas). Las diferencias en los valores de intercepto de la mayoría de estas variables revelan que las principales diferencias morfológicas del cráneo se establecen en estadios tempranos del desarrollo de ambas especies (ver Monteiro y Soares, 1997). Las variables con las mismas pendientes e interceptos, AaTc y ACCy, muestran que ambas especies tienen el mismo patrón de cambio en el ancho anterior de la tabla craneana y en el ancho posterior del cráneo a la altura de la articulación mandibular (contacto cuadrado-cuadradoyugal), y no permiten una separación evidente de las trayectorias. Además, el ancho de la órbita

(AOrb) y el ancho interorbitario (AI) no son útiles para delimitar las especies ya que no hay una delimitación clara entre sus trayectorias.

*Caiman yacare* difiere de *C. latirostris* por tener cráneo, hocico, paladar y órbitas con un mayor largo proporcional (LT, LOrb, LH y LPal, respectivamente) a lo largo de toda la ontogenia postnatal. Del mismo modo, *C. latirostris* difiere por tener mayor ancho proporcional posterior del hocico (ApH) y entre las alas pterigoideas (AAP). Asimismo, el ancho anterior del hocico (AaH) y el ancho posterior de la tabla craneana (ApTc) tienen trayectorias ontogenéticas diferentes (cambio en la pendiente, Klingenberg, 1998) permitiendo la separación de los adultos de ambas especies. Sin embargo, hay un período en la ontogenia donde ambas trayectorias se juntan y las especies son indistinguibles a partir del ApTc. En cambio, el AaH es distinto desde que los individuos son juveniles. Por lo tanto, parte de la morfología del hocico de los adultos (AaH) se adquiere durante la ontogenia postnatal temprana y va modificándose durante el crecimiento hasta llegar a la forma final. De este modo, el AaH confirma que la forma del hocico es un rasgo distintivo de la especie establecido tempranamente en el desarrollo.

Los adultos de *Caiman latirostris* son formas de hocico ancho que exhiben una condición brevisrostra extrema entre las especies actuales (Pierce *et al.*, 2008). Los individuos jóvenes de esta especie tienen un ancho de hocico proporcionalmente mayor que en *C. yacare* (Fig. II 6), y esta diferencia se exagera a lo largo de la ontogenia ya que el hocico de *C. latirostris* se vuelve cada vez más ancho. Los análisis de regresión con el ancho anterior y posterior del hocico vs su largo revelan que el crecimiento del hocico es isométrico en *C. latirostris*, mostrando que hay un balance entre el crecimiento del largo y del ancho (proporciones del hocico se establecen temprano en la ontogenia). En contraste, las proporciones del hocico en *C. yacare* cambian con alometría negativa y el hocico se vuelve más angosto en relación a su largo. Monteiro y Soares (1997) señalaron que la retención de caracteres juveniles en adultos (con el subsecuente remodelado ontogenético; Wake, 1989) es la única forma de explicar esta divergencia en la trayectoria ontogenética de *C. latirostris* respecto de *C. yacare*. En este sentido, la relación isométrica entre el ancho y largo del hocico podría reflejar la retención de proporciones juveniles del hocico en individuos adultos de esta

especie, lo cual contrasta con la alometría negativa de *C. yacare* que indica una elongación progresiva del cráneo (angostamiento-alargamiento), previamente demostrada por Monteiro y Soares (1997).

Según Monteiro y Soares (1997) la elongación del cráneo observada en *C. yacare* es probablemente la condición plesiomórfica en *Caiman* porque también ocurre en *Melanosuchus niger*, que es considerado por estos autores como el taxón hermano del grupo. En este contexto, el cráneo ancho sería una autapomorfía de *C. latirostris* dentro de los Caimaninae (Monteiro y Soares, 1997; Monteiro *et al.*, 1997). Sin embargo, es difícil interpretar cuál es una condición apomórfica y cuál una plesiomórfica en relación a las proporciones del hocico en Caimaninae. Esto es especialmente cierto cuando las formas fósiles se tienen en cuenta. Es muy difícil caracterizar las formas de los hocicos tan peculiares y propias de cada una de las especies. Como se mencionó anteriormente, muchos autores han tratado de establecer categorías descriptivas (Busbey, 1994; Brochu, 2001; McHenry *et al.*, 2006). Pierce *et al.* (2008) presentó la variación de los cráneos de cocodrilos actuales en un morfoespacio y Alligatoridae se localizó en los cuadrantes corto/angosto y corto/ancho. Sin embargo, si los alligatóridos fósiles también fueran considerados, probablemente los cráneos de los caimaninos presentarían no solo morfologías de hocico corto (corto/angosto y corto/ancho) sino también morfologías de hocicos largos y anchos como sucede con las formas de hocico extremadamente anchos (*sensu* Brochu, 2001) como el extinto *Mourasuchus*. De acuerdo a los resultados obtenidos con el mapeo de caracteres, los Alligatoroidea Caimaninae muestran una tendencia a reducir el índice del hocico AaH/LH (lo opuesto ocurre en Alligatorinae, donde hay una tendencia a aumentar esta relación). Esta tendencia es especialmente marcada en el linaje del grupo corona de los caimanes *Purussaurus* + *Mourasuchus*, probablemente por el desarrollo de hocicos anchos y alargados. No obstante, en los caimaninos *Jacarea* (Brochu, 1999), esta tendencia se revierte en el clado *C. latirostris* + *C. cf. lutescens* (Fig. II 7), ya que estas especies tienen el hocico más ancho y corto del grupo. Por otro lado, las proporciones generalizadas del hocico de *C. yacare*, *C. crocodilus* y *Melanosuchus niger* presentan valores similares a la mayoría de los clados de Alligatorinae y a otros caimaninos extintos como

*Eocaiman* Simpson, 1933. Cabe mencionar que todas estas interpretaciones se basan directamente en datos morfológicos, las que podrían cambiar si se consideraran formas extremas de hocicos cortos del Mioceno como *C. brevirostris* Souza Filho, 1987.

### II.5.3. Morfometría geométrica en dos dimensiones

Las regresiones realizadas entre las variables de forma y el logaritmo del tamaño del centroide indican una mayor proporción de la varianza explicada por el cambio de forma alométrico para la vista dorsal (~37%) que para la ventral (~15%) en ambas especies. Foth *et al.* (2015) obtuvieron valores más elevados para *Melanosuchus niger* (~65%) para un conjunto de LM similares en vista dorsal. Cabe destacar que la muestra analizada por estos autores comprende un rango de tamaño (largo total del cráneo de 47 a 520 mm) más amplio que el aquí utilizado (~104 a 292 mm en ambas especies). Además, Foth *et al.* (2015) resaltaron que si excluían de su muestra los especímenes radiografiados, el rango de tamaño disminuía (~100 a 500 mm) y la proporción explicada caía a un 48%. Como consecuencia, el porcentaje de varianza del cambio de forma alométrico está en parte sesgado por el rango de tamaño considerado en la muestra.

El cambio de forma desde un estadio juvenil a un adulto en ambas especies de caimanes, se expresa principalmente en un hocico más largo y ancho, alas pterigoideas más largas y anchas, y mayor concavidad de la tabla craneana. En relación a las diferencias en las trayectorias ontogenéticas encontradas en la vista ventral, posiblemente se deban a un desarrollo diferencial de las alas pterigoideas y de las fenestras palatinas de ambas especies. Si bien ejemplares adultos de ambas especies desarrollan alas pterigoideas más largas y anchas y fenestras palatinas más angostas posteriormente respecto a los juveniles, las diferencias en las trayectorias ontogenéticas muestran que *C. yacare* tiene una mayor diferenciación de estas estructuras a lo largo de la ontogenia que *C. latirostris* (Fig. II 10). En cuanto a la disparidad interespecífica vemos que *C. yacare* posee un cráneo angosto y alargado, lo mismo que el resto de las estructuras analizadas (hocico, órbitas, fenestras palatinas, alas pterigoideas y concavidad en el contacto entre el maxilar y el yugal). Lo

contrario ocurre en *C. latirostris* donde estas mismas estructuras y el cráneo en general, son proporcionalmente más anchas y cortas.

#### II.5.4. Morfometría geométrica en tres dimensiones

La variación de forma craneana detectada con esta metodología es más evidente entre adultos de ambas especies de *Caiman* que a lo largo de la ontogenia de cada una de ellas. Los rasgos morfológicos que las distinguen reconocen dos modelos básicos relacionados con la gracilidad y robustez en todas las etapas ontogenéticas posnatales. *Caiman yacare* es una especie grácil que se caracteriza por tener un cráneo largo, angosto y bajo, mientras que *C. latirostris* es una especie más robusta y tiene un cráneo corto, ancho y alto. Estos resultados son consistentes con trabajos previos (ej., Fernandez Blanco *et al.*, 2014) y el ACP separa claramente a las especies a lo largo del CP1 mientras que los cambios ocurridos durante la ontogenia son explicados por el CP2. A lo largo del CP2 se observó un gradiente de edad, con los individuos juveniles situados en los valores negativos de este componente y los adultos en los positivos. En los análisis de regresión se registró el mismo cambio morfológico durante la ontogenia. Ambas especies comparten un patrón común de alometría pero los cambios de forma son más evidentes en *C. latirostris* (37,19%) que en la otra especie (32,98%). Este patrón común observado tanto en el ACP (CP2) como en el análisis de regresión se vio reflejado en un aumento de las proporciones del hocico (largo, alto y angosto pero robusto) y de las alas pterigoideas, y en la disminución del tamaño de las órbitas (más horizontales), ambas fenestras temporales, tabla craneana y foramen magno. Otra característica que cambia a lo largo de la ontogenia es el desplazamiento hacia atrás de la coana en el paladar (Iordansky, 1973). Además, la extensión relativa del hocico en relación con la tabla craneana, el tamaño y la posición de las órbitas y la reducción de la fenestra supratemporal en cocodrilos adultos ya ha sido reportada por otros autores (ej., Iordansky, 1973; Monteiro y Soares, 1997; Fernandez Blanco *et al.*, 2014; Fernandez Blanco *et al.*, 2015). En esta tesis también se encontró que la elongación relativa del rostro se correlaciona con una expansión anterior de los premaxilares, que aumentan en ancho y alto, pero también con una expansión posterior y lateral del cuadrado y el cuadradoyugal.

La expansión posterior y dorsal del lacrimal y el yugal, y la menor altura de las regiones orbital y temporal, contribuyen al cambio de tamaño y posición de las órbitas.

La distinción morfológica entre especies registrada con MG 3D puede resumirse y explicarse mediante un conjunto de rasgos morfológicos de importancia en sistemática, algunos de los cuales pueden ser “discretizados” en caracteres y codificados en matrices morfológicas. Estos rasgos también podrían codificarse como caracteres continuos o polimórficos o directamente como configuraciones de LM en MG utilizando TNT 1.5 (Goloboff y Catalano, 2016). Como fuera mencionado en el *Capítulo I* (discusión y conclusiones), algunos de estos caracteres fueron utilizados por varios autores en análisis filogenéticos de Alligatoidea (ej., Norell, 1988; Brochu, 1999, 2004, 2010, 2011; Bona, 2007; Hastings *et al.*, 2013; Fortier *et al.*, 2014; Salas-Gismondi *et al.*, 2015) e incluyen: el contacto nasal-narina (Fig. II 16A-D), contacto frontal-nasal (Fig. II 16E-H), la exposición del supraoccipital en la tabla craneana (Fig. II 16I-L) y los huesos que delimitan posteriormente la fenestra palatina (participación del pterigoides) (Fig. II 16M y N). Sin embargo, según los resultados aquí obtenidos, se ha observado que estos caracteres varían no sólo interespecíficamente (ej., huesos que delimitan la fenestra palatina), sino también a lo largo de la ontogenia, condición que debe tenerse en cuenta a la hora de codificar estos caracteres.

**Contacto de los nasales con la narina.** En relación a los nasales formando parte del borde posterior de la narina, en individuos juveniles de *Caiman yacare* estos huesos permanecen en contacto con la narina, pero en los adultos este contacto se pierde por un desplazamiento hacia atrás de los nasales y la narina queda delimitada únicamente por los premaxilares. Los nasales de *C. latirostris* siempre contactan con la narina y forman su borde posterior. Las distintas condiciones en relación al contacto /no contacto de los nasales con la narina han sido interpretadas, codificadas e incluidas en matrices morfológicas de Crocodylia, recuperándose en los árboles filogenéticos como sinapomorfías no ambiguas de *Alligator* (carácter 95-0: narina externa dividida en dos por los nasales; Brochu, 1999, modificado de Norell, 1988: carácter 3 y de Clark, 1994: caracteres 13 y 14) y del clado *Orthogenysuchus* + *Mourasuchus* (carácter 95-2: nasales excluidos, al menos externamente,

de las narinas; nasales y premaxilares aún en contacto; Brochu, 1999; modificado de Norell, 1988: carácter 3 y de Clark, 1994: caracteres 13 y 14). A pesar de que la definición de este carácter ha ido cambiando a lo largo de los distintos estudios filogenéticos basados en morfología (Norell, 1988; Clark 1994; Brochu, 1999; Salas-Gismondi, 2015), todas las especies de *Caiman* (incluidas *C. yacare* y *C. latirostris*) son codificadas de la misma manera para este carácter: nasales contactan la narina externa pero no la dividen en dos (ej., carácter 95-1 en Brochu, 1999). Sin embargo, aquí se vio que los nasales de *C. yacare* pierden el contacto con la narina a lo largo de la ontogenia, por lo que se recomienda tener en cuenta esta variación a la hora de interpretar este carácter en estudios filogenéticos.

**Contacto de los prefrontales en la línea media.** Estos huesos no contactan en la línea media en 22 especímenes analizados de *Caiman latirostris* (excepto MLP-R.5364 y MLP-R.5809), pero en 74 analizados de *C. yacare* los prefrontales van acercándose a lo largo de la ontogenia hasta que finalmente se contactan entre sí en los adultos. Norell (1988) propone como una sinapomorfía del género *Caiman* (clado *C. yacare* + *C. crocodilus*) el contacto en la línea media de estos huesos (carácter 27). Asimismo, aclara que este carácter puede variar ontogenéticamente en este taxón (condición corroborada en esta tesis para *C. yacare*: prefrontales sin contacto medio en juveniles y con contacto medio en adultos). Sin embargo, este carácter no es codificado como multiestado por este autor en *Caiman*, condición que se repite en la mayoría de los análisis filogenéticos posteriores (ej., Norell, 1988; Brochu, 1999; Bona, 2007; Hastings *et al.*, 2013; Salas-Gismondi *et al.*, 2015). Además, Brochu (1999) menciona al contacto medio de los prefrontales como una apomorfía de *C. yacare*. Según los resultados obtenidos en esta tesis, se recomienda considerar el contacto/no contacto medio de los prefrontales para distintos estadios ontogenéticos, al menos en *C. yacare*. Más aún, el contacto/no contacto medio de los prefrontales en una misma especie podría extenderse a todas las especies del género, ya que si bien en la mayoría de los ejemplares de *C. latirostris* los prefrontales nunca contactan medialmente salvo en dos de ellos (un juvenil y un adulto), siendo entonces un carácter polimórfico para esta especie.

**Huesos que delimitan posteriormente la fenestra palatina.** La fenestra palatina de *Caiman latirostris* queda delimitada posteriormente por el palatino, ectopterigoides y pterigoides, con una amplia participación de los pterigoides. En *C. yacare* esta fenestra se delimita por palatino y ectopterigoides y, en algunos casos participa mínimamente el pterigoides. Norell (1988) plantea que en Jacarea (clado formado por *Caiman* y *Melanosuchus*) el pterigoides participa levemente en la formación del borde posterior de la fenestra palatina (sinapomorfía no ambigua para este nodo). Sin embargo, este autor aclara que este carácter presenta variación ontogenética en *C. yacare* (los pterigoides pueden participar del borde posterior de la fenestra palatina en gran medida, poco o nada) aunque no lo codifica como carácter multiestado en su análisis. Brochu (1999) coincide con que el borde posterior de la fenestra palatina en *C. yacare* está delimitado únicamente por ectopterigoides y palatinos, pero aclara que este carácter puede presentar variación ontogenética en otros taxones, como en *Alligator mississippiensis*. En esta tesis no se observó variación ontogenética en el grado de participación del pterigoides en el borde posterior de la fenestra palatina, pero sí se observó variación interespecífica. Es interesante destacar que este carácter propuesto por Norell (1988) no fue incluido en análisis filogenéticos posteriores, aunque sí analizado en las descripciones morfológicas de caimaninos (ej., *C. crocodilus* y *Mourasuchus*; Brochu, 1999; Bona *et al.*, 2012). Según lo observado en esta tesis, el distinto grado de participación del pterigoides en la formación del borde posterior de la fenestra palatina de *C. yacare* (participa poco o no participa) y en *C. latirostris* (participa mucho) representa un carácter interesante para diferenciar ambas especies que debería ser incorporado en futuros análisis filogenéticos (ver Bona, 2007).

**Exposición del supraoccipital en la tabla craneana.** Respecto a la exposición del supraoccipital en la tabla craneana, en *Caiman yacare* esta superficie es comparativamente pequeña y proporcionalmente más corta en los especímenes adultos en relación a la otra especie estudiada. Por el contrario, en *C. latirostris* este hueso es más largo y mantiene siempre las mismas proporciones en la ontogenia. La exposición del supraoccipital en la tabla craneana de cocodrilos ha sido interpretada y codificada por distintos autores teniendo en cuenta no solo su extensión dorsal sino también la participación del parietal en

el borde posterior de la tabla craneana (ej., Brochu, 1999: carácter 82). Así, distintos estados de este carácter se recuperan en las filogenias como sinapomorfías no ambiguas de varios nodos como Jacarea y Caimaninae, autapomorfías de taxones como *Paleosuchus*, *Brachychampsia* e incluso son caracteres apomórficos de alligatóridos como *Procaimanoidea kayi* y *Purussaurus neivensis* (Norell, 1988; Brochu, 1999, 2010; Aguilera *et al.*, 2006; Bona, 2007; Hastings *et al.*, 2013; Salas-Gismondi *et al.*, 2015). La variación interespecífica y ontogenética observada en esta tesis acerca del grado de exposición del supraoccipital en el techo craneano de *Caiman* resulta difícil de discretizar pero no modifica el carácter para este taxón, tal como ha sido definido por autores previos: en caimanes el grado de exposición de este hueso se describe como tan amplio que excluye al parietal del contacto con el borde posterior de la tabla craneana.

### **II.5.5. Cambio morfológico total registrado con los tres métodos morfométricos e interpretación de las diferencias inter e intraespecíficas en *Caiman***

El cambio de forma compartido entre ambas especies de caimanes desde un individuo juvenil a un adulto se registró a lo largo de todo el cráneo con las tres técnicas morfométricas. Con MG se distinguieron más cambios, muchos de los cuales están principalmente en relación a la tercera dimensión analizada y a la mayor cantidad de estructuras analizadas. En cuanto al hocico, durante la ontogenia se detectó un aumento de su largo relativo (con los tres métodos), un aumento de su ancho posterior (con MT), y un aumento en alto y en la robustez (con MG 3D), esto último debido a los cambios morfológicos del premaxilar durante el crecimiento. En relación a la región orbitaria se observó que en *Caiman* las órbitas se reducen en tamaño y horizontalizan a lo largo de la ontogenia, y el espacio interorbitario aumenta (esto último detectado con MT y MG 3D; con MG 2D la distancia interorbitaria permanece igual). Cabe mencionar que con MT se observó que las órbitas aumentan de tamaño; no obstante, con los otros métodos se detectó que éstas se reducen (con MG) y horizontalizan (con MG 3D). Esta diferencia en cuanto a las órbitas, detectada con una u otra metodología, probablemente se deba a la influencia del tamaño en MT y a la mayor superficie orbitaria muestreada con MG. En relación a la

variación ontogenética del paladar, las alas pterigoideas se alargan y se hacen más angostas. Esto fue detectado con MG 3D, mientras que con MT y MG 2D se observó que las alas pterigoideas se ensanchan durante el desarrollo. En el caso de MT, y al igual que el tamaño de las órbitas, esto podría estar relacionado con un efecto del tamaño que estaría influenciando a las variables utilizadas; en el caso de MG 2D, con efectos ópticos fotográficos. Las estructuras más próximas a la cámara tienden a agrandarse; este sería el caso de las alas pterigoideas cuando se posiciona el cráneo en vista ventral. Esto explica que con MG 2D las alas pterigoideas son más anchas y con MG 3D más angostas. El contacto cuadrado-cuadradoyugal se expande con los tres métodos. La tabla craneana aumenta su ancho anterior con MT, y con MG 3D se observó que toda la tabla craneana se angosta y achata (esto no se analizó con 2D). Aquí las diferencias también seguramente se explican por los mismos motivos que en el caso del tamaño de las órbitas. Todo el contorno craneano es en general más largo con los tres métodos. Asimismo, con MG se detectó una disminución del tamaño de las fenestras palatinas y un borde posterior de la tabla craneana cóncavo. Estas últimas estructuras no fueron muestreadas con MT. Con MG 3D, debido a la mayor cantidad de LM utilizados en comparación con MG 2D, también se observó una disminución en el tamaño del foramen magno y de ambas fenestras temporales, occipucio bajo, yugal comprimido lateralmente y desplazamiento hacia atrás de las coanas en el paladar.

El patrón de cambio común de ambas especies de caimanes estudiadas probablemente se deba a la variación ontogenética similar en la dieta que experimentan estas especies y los cocodrilos en general (Dodson, 1975; Diefenbach, 1979, 1988; Webb *et al.*, 1982; Delany y Abercrombie, 1986; Hutton, 1987; Lang, 1987; Magnusson *et al.*, 1987; Delany, 1990; Thorbjarnarson, 1993; Tucker *et al.*, 1996; Da Silveira y Magnusson, 1999; Delany *et al.*, 1999; Melo, 2002; Borteiro *et al.*, 2008; Foth *et al.*, 2015). Ambas especies de caimanes ingieren ítems alimentarios similares durante su vida, como insectos, moluscos, caracoles, aves, mamíferos, crustáceos, anfibios, reptiles y peces (Carvalho, 1951; Vanzolini y Gomes, 1979; Ayarzagüeña, 1983; Monteiro y Soares, 1997; Melo, 2002; Borteiro *et al.*, 2008). Sin embargo, cuando son jóvenes consumen predominantemente invertebrados y luego

cambian a una dieta basada principalmente en vertebrados (Melo, 2002; Borteiro *et al.*, 2008). Aunque el tamaño de las presas consumidas aumenta a lo largo del desarrollo, así como su frecuencia de consumo, no cesa la predación sobre las pequeñas presas (Melo, 2002; Borteiro *et al.*, 2008). Estos cambios en la dieta deben estar acompañados por cambios en la morfología craneana (por ej., cráneos y músculos aductores más fuertes). Ambas especies de caimanes desarrollan alas pterigoideas más largas en la ontogenia, proporcionando así una mayor superficie de anclaje para el músculo pterigoideo ventral y dorsal (Holliday y Witmer, 2007), los cuales se encargan de restringir los movimientos al plano sagital durante el cierre de la boca, con el fin de evitar la dislocación de la mandíbula durante la ingesta de alimentos. De este modo, a medida que estos animales crecen, aumenta el tamaño de la presa a la par de la musculatura que está involucrada en la fuerza de mordida. Cabe mencionar que el mayor desarrollo de las alas pterigoideas podría tener algún impacto en la orientación de las fibras del músculo pterigoideo ventral (orientación más transversal) y así incidir en la biomecánica cráneo-mandibular de estas especies. El mayor desarrollo de las alas pterigoideas, a su vez, se ve acompañado por el desarrollo de una tabla occipital más baja, una mayor concavidad del margen posterior de la tabla craneana y una expansión lateral del cuadradoyugal, el cuadrado (más su cóndilo) y la barra ínfera. Esto permite un mayor desarrollo de musculatura también involucrada en la mordida, como el depresor mandibular y músculos aductores asociados (MAMES, MAMEM, MAMEP, MAMP, véase Iordansky, 1964; Schumacher, 1973; Cleuren y De Vree, 2000; Holliday y Witmer, 2007; Bona y Desojo, 2011). Al mismo tiempo, esto se complementa con cambios en el rostro (premaxilares largos, hocico largo, alto y robusto) que generan un cráneo más fuerte y en su conjunto contribuirían a una biomecánica cráneo-mandibular distinta en los adultos. Del mismo modo, Foth *et al.* (2015) describen que los cambios de forma observados en la región postrostral del cráneo de adultos de *Melanosuchus niger* se relacionan con la biomecánica de la fuerza de mordida, mientras que la morfología del hocico se relaciona con las preferencias en la dieta y el comportamiento alimenticio de esta especie. En síntesis, todos estos cambios morfológicos presentes en el cráneo de *C. yacare* y *C. latirostris* podrían interpretarse como una adaptación a la captura de diferentes

tamaños de presas (Dodson, 1975; Webb *et al.*, 1978; Hutton, 1987; Magnusson *et al.*, 1987).

La disparidad interespecífica también se registró a lo largo de todo el cráneo y la mayor cantidad de cambio morfológico fue registrado con los estudios morfogeométricos. Al igual que con los cambios morfológicos compartidos, se distinguieron más cambios con MG por la mayor cantidad de estructuras analizadas con estos métodos y particularmente por la tercera dimensión analizada. De este modo, según los tres métodos morfométricos, el cráneo de *C. yacare* se caracteriza (lo contrario ocurre en *C. latirostris*) por tener un hocico, paladar, órbitas y cráneo en general alargados. Con MG estas estructuras también resultan angostas (excepto el paladar) y, además en MG 3D, las órbitas son verticales y los cráneos bajos. Con MG 2D también se detectó que *C. yacare* tiene fenestras palatinas y alas pterigoideas angostas y alargadas, poca concavidad en el borde posterior de la tabla craneana y un desplazamiento medial del contacto cuadrado/cuadradoyugal. Asimismo, con MG 3D se vio que esta especie tiene la tabla craneana chata y angosta, alas pterigoides cortas y angostas, fenestras supratemporales largas y angostas, fenestras infratemporales altas, yugal bajo y menos flexionado y cuadrado y barra infratemporal comprimidos. La diferencia en el largo de las alas pterigoideas encontrada con MG 2D y 3D también se explica por una deformación por la proyección de la lente de la cámara fotográfica utilizada en MG 2D, que hace que se agranden las estructuras en comparación con el método tridimensional. Con MG 3D también se detectaron varias diferencias interespecíficas con valor sistemático, mencionadas y discutidas anteriormente (contacto de los nasales con la nariz, contacto de los prefrontales en la línea media, huesos que delimitan posteriormente la fenestra palatina, exposición del supraoccipital en la tabla craneana). Algunas de estas diferencias no solo varían entre especies sino que también a lo largo de la ontogenia. Estas diferencias solo fueron captadas con MG 3D ya que con MG 2D no se pusieron LM en esas zonas craneanas.

Aunque las especies de caimanes comparten un patrón común de cambio morfológico que podría explicarse por el cambio de los ítems alimenticios consumidos a lo largo de la ontogenia (ambos son oportunistas y generalistas; Dodson, 1975; Pooley y Gans, 1976;

Diefenbach, 1979, 1988; Taylor, 1979; Webb *et al.*, 1982; Delany y Abercrombie, 1986; Hutton, 1987; Magnusson *et al.*, 1987; Delany, 1990; Thorbjarnarson, 1993; Tucker *et al.*, 1996; Da Silveira y Magnusson, 1999; Delany *et al.*, 1999; Melo, 2002; Borteiro *et al.*, 2008), las diferencias interespecíficas no pueden ser explicadas de esta manera. Algunos autores han sugerido que la disparidad craneana dada por las distintas morfologías del hocico estaría relacionada con la dieta, proponiendo que los cocodrilos actuales con hocicos de formas extremas se correlacionan con dietas altamente especializadas (Neill, 1971; Iordansky, 1973; Diefenbach, 1979; Thorbjarnarson, 1990, 1993; Pooley, 1992; Monteiro *et al.*, 1997; Cleuren y de Vree, 2000). Otros autores consideran que estas diferencias se rigen a partir de otras especializaciones ecológicas, como por ejemplo las estrategias de forrajeo (Busbey, 1994; Brochu, 2001; McHenry *et al.*, 2006; Pierce *et al.*, 2008). Probablemente, las diferencias interespecíficas encontradas en esta tesis a lo largo de todo el cráneo estén relacionadas con requerimientos ecológicos diferentes de cada especie (Magnusson *et al.*, 1987; Borteiro *et al.*, 2008). Las preferencias y el uso del hábitat son distintos entre ambas especies de caimanes; condición que se acentúa cuando éstas coexisten (Larriera e Imhof, 2006). Mientras que *C. latirostris* prefiere ambientes lénticos, poco torrentosos, de poca profundidad y muy vegetados (Medem, 1983; Yanosky, 1990; Larriera e Imhof, 2006; Poletta, 2011), *C. yacare* muestra una mayor preferencia por los cursos de agua lóticos, de mayor caudal y profundidad y sin mucha vegetación (Larriera e Imhof, 2006). El cráneo alargado, angosto y chato de *C. yacare* (especialmente el hocico) facilitaría los movimientos acuáticos, ya que un hocico largo y angosto ofrece menos resistencia al agua (Cleuren y De Vree, 2000). Por otra parte, el cráneo robusto (corto y ancho) de *C. latirostris* sería más adecuado para el movimiento y la búsqueda de alimentos en ambientes poco profundos con mucha vegetación (Borteiro *et al.*, 2008). Apoyando esta idea, Magnusson *et al.* (1987) proponen que, en términos generales, la variedad de formas craneanas en cocodrilos estaría relacionada con el hábitat. Así, especies con cabezas chatas y anchas habitan zonas pantanosas y especies con hocicos largos y delgados se desarrollan en hábitats ribereños. La idea de que la morfología de *C. latirostris* se asocia con sus hábitats más costeros es también soportada por el diferente desarrollo que alcanzan los rebordes interorbitarios en

las dos especies. Los rebordes interorbitarios de *C. latirostris* son más prominentes que los de *C. yacare*. Asimismo, Mertens (1943) sugiere que el reborde interorbitario de los caimanes sirve para mantener alejadas de los ojos al barro y las plantas de agua, ya que está ligeramente por encima de la superficie del agua en especímenes flotantes (Iordansky, 1973).

Si bien se propone que las especializaciones ecológicas relacionadas con la alimentación y el comportamiento de forrajeo son los principales conductores de la forma del hocico en cocodrilos (Busbey, 1994; McHenry *et al.*, 2006; Pierce *et al.*, 2008), la preferencia por un determinado tipo de hábitat es una variable que también debería considerarse cuando se interpretan las morfologías craneanas de los diferentes taxones. De este modo, sería muy interesante estudiar hasta qué punto la selección del hábitat influye en la eficiencia de las estrategias de forrajeo de las especies de cocodrilos. Además, en la actualidad no existe mucha información sobre el comportamiento de alimentación de *C. yacare* y *C. latirostris*, ni tampoco sobre las técnicas utilizadas para capturar sus presas. De la misma manera, las preferencias por el tipo de hábitat de estas especies de caimanes tampoco han sido muy estudiadas. Estos campos restan explorarse, y junto con estudios biogeográficos, podrían ayudar a comprender de una manera más holística el cómo y por qué la morfología craneana de las especies de cocodrilos es tal y como la vemos hoy en día.

### **II.6. Conclusiones**

La forma craneana de caimanes y su variación resultan mejor visibilizadas mediante el uso de morfometría geométrica en tres dimensiones. A lo largo de la ontogenia se detectaron cambios morfológicos craneanos compartidos por ambas especies (en particular zonas relacionadas con inserciones de la musculatura aductora mandibular, como el paladar, el cuadrado y la barra infratemporal), probablemente en relación con el mismo tipo de ítems alimentarios consumidos por estas especies en los distintos estadios de su ontogenia posteclosional. También se registraron diferencias interespecíficas en la forma del cráneo (en particular relacionadas con la región preorbitaria), las cuales podrían estar

explicadas en parte por las distintas preferencias por el tipo de hábitat de cada especie (*C. yacare* es más acuático mientras que *C. latirostris* elige ambientes más costeros y vegetados). Asimismo, se detectaron zonas con condiciones (caracteres) que varían entre especies solamente (ej., huesos que delimitan posteriormente la fenestra palatina; en *C. yacare* los pterigoides no forman parte o delimitan muy poco esta fenestra, mientras que en *C. latirostris* este hueso forma gran parte del margen posterior) y otros que presentan variación tanto interespecífica como ontogenética: 1- el contacto de los nasales con la narina ocurre siempre en *Caiman latirostris* y se pierde en adultos de *C. yacare*; 2- el contacto medio de los prefrontales varía en la ontogenia en *C. yacare*, estando siempre en contacto en adultos de esta especie, mientras que en adultos de *C. latirostris* los prefrontales presentan ambos estados (contacto/no contacto entre sí). Más aún, en embriones de *C. latirostris* los prefrontales permanecen más distanciados entre sí en comparación con *C. yacare* en donde se observa un acercamiento progresivo (aunque sin contactar) durante la ontogenia embrionaria (ver *Capítulo I*). Estos caracteres deberían ser re-analizados y/o considerados en estudios filogenéticos futuros.

## **Capítulo III**

# **Aportes al estudio de la diversidad morfológica y taxonómica de Caimaninae**



### III.1.Introducción

Los Caimaninae son un grupo monofilético que, como fue mencionado en la Introducción general (pág., 3), incluye a los géneros actuales *Paleosuchus*, *Melanosuchus* y *Caiman*. Estudios morfológicos y moleculares sitúan a *Melanosuchus* más cerca de *Caiman* que de *Paleosuchus*, formando el clado Jacarea (ej., Poe, 1996; Brochu, 1999, 2003, 2010; Aguilera *et al.*, 2006; Bona, 2007; Oaks, 2011; Salas-Gismondi *et al.*, 2015). Más aún, la mayoría de las filogenias basadas en datos morfológicos recuperan a *Melanosuchus* como taxón hermano de *C. latirostris*, por lo que *Caiman* resulta parafilético. *Caiman* es el género de caimaninos más diverso en la actualidad y en el registro fósil, mientras que *Melanosuchus* y *Paleosuchus* se encuentran representados solamente por dos especies cada uno. A su vez, *Melanosuchus* incluye una especie actual, *Melanosuchus niger*, y una especie extinta, *Melanosuchus fisheri*. *M. niger* (caimán negro) es el Caimaninae que alcanza los mayores tamaños, con machos adultos que superan los 4-5 m de longitud y hembras con una longitud adulta total promedio de 2,8 m (Brazaitis, 1973; Thorbjarnarson, 2010), y se distribuye en toda la cuenca del río Amazonas junto con *Caiman crocodilus* y otros caimaninos (ej., *Paleosuchus trigonatus*, *P. palpebrosus*).

Durante el Neógeno, el mioceno sudamericano muestra una gran diversidad de Crocodylia en general, y de caimaninos en particular, en coincidencia con la gran disponibilidad de paleoambientes que se desarrollaron en el humedal Amazónico (Sistemas Pebas y Acre; Riff *et al.*, 2012; Bona *et al.*, 2013a,b, 2016; Salas-Gismondi *et al.*, 2015). No obstante, dicha diversidad podría estar sobreestimada para ciertos taxones que se encuentran representados por restos extremadamente fragmentarios, mal preservados o bien que ameritan estudios anatómicos y de revisión sistemática más exhaustivos (ej., *Caiman*, *Melanosuchus*, *Paleosuchus*). Este es el caso de *M. fisheri* que junto con otros géneros como *Gnatusuchus*, *Kutanacaiman*, *Globidentosuchus*, *Purussaurus*, *Mourasuchus*, e incluso especies de *Caiman* (ej., *C. latirostris*, *C. brevirostris*, *C. lutescens*, *C. australis*), es una de las especies de caimaninos que forma parte de la fauna de cocodrilos del Mioceno de América del Sur (ej., Salas-Gismondi *et al.*, 2015; Bona *et al.*, 2016). Aunque hay una sola especie viviente de *Melanosuchus*, el género se registra desde el Mioceno tardío en

Sudamérica a partir de dos cráneos casi completos (MCNC 243-holotipo- y MCZ 4336) provenientes de la Formación Urumaco (Estado Falcón, Venezuela) que Medina (1976) clasificó como pertenecientes a la misma especie, *M. fisheri*. Sin embargo, estos materiales están bastante dañados y deformados tafonómicamente (región palatina y temporal) y muestran ciertas diferencias morfológicas entre sí, motivo por el cual su clasificación ha sido cuestionada. Al mismo tiempo, resulta particularmente difícil distinguir morfológicamente el holotipo de *M. fisheri* de especímenes de *M. niger* (Brochu, 1999), por lo cual, resolver el estatus taxonómico de *M. fisheri* resultaría de extrema utilidad.

A partir del conocimiento obtenido con los estudios morfométricos en *Caiman* (Capítulo II), y con la finalidad de aportar al conocimiento de la diversidad morfológica y taxonómica de los Caimaninae y de este modo a la historia evolutiva de los Alligatoroidea sudamericanos (objetivo general en el que se enmarca esta tesis), se realizó una comparación anatómica detallada del cráneo de varias especies actuales y extintas de caimaninos. A su vez, se comparó la forma craneana del holotipo de *M. fisheri* con la de series ontogenéticas de las cuatro especies actuales de Jacarea: *Caiman yacare*, *C. crocodilus*, *C. latirostris* y *M. niger*, mediante un estudio de morfometría geométrica en dos dimensiones.

### III.2. Materiales

Se realizó un estudio morfológico comparativo de material craneano de varias especies de caimaninos extintas y actuales (ej., *Caiman*, *Melanosuchus*, *Globidentosuchus* Scheyer *et al.*, 2013). Los materiales se encuentran depositados en la Colección de Paleontología de Vertebrados de la Alcaldía de Urumaco, Estado Falcón, Venezuela (**AMU-CURS**); Museo de La Plata, Buenos Aires, Argentina (**MLP**); Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina (**MACN**); Senckenberg Naturmuseum Frankfurt, Germany (**SMF**); Zoologische Staatssammlung München, Germany (**ZSM**); Naturhistorisches Museum Wien, Austria (**NHMW**); Museo de Ciencias Naturales y Antropológicas “Profesor Antonio Serrano”, Entre Ríos, Argentina (**MAS**); Fundación Miguel

Lillo, Tucumán, Argentina (**FML**); Museo Provincial de Ciencias Naturales "Florentino Ameghino", Santa Fé, Argentina (**MFA**); Florida Museum of Natural History, Gainesville, USA (**FLMNH**); Museo Provincial de Ciencias Naturales Dr. Ángel Gallardo, Rosario, Argentina (**MG**); Museo de Ciencias Naturales de Caracas, Venezuela (**MCNC**); y Museum of Comparative Zoology, Harvard University, USA (**MCZ**). El holotipo de *M. fisheri* (MCNC 243) carece de pterigoides, parte de los ectopterigoides, palatinos, yugales y premaxilares, postorbital y cuadrado izquierdos (Fig. III 1). El ejemplar MCZ 4336 de *M. fisheri* carece de pterigoides, cuadrado y cuadradoyugal izquierdos, parte del yugal izquierdo, parte del basioccipital, parte del escamoso izquierdo y los dos tercios posteriores de ambas hemimandíbulas (Figs. III 2A, B y E).

Los materiales utilizados en el análisis de morfometría geométrica (MG) se encuentran listados en la Tabla III 1. El espécimen MCZ 4336 no pudo incluirse en el MG dada su extrema deformación general.

### III.3.Métodos

Para el análisis de MG se comparó el cráneo de *Melanosuchus fisheri* (MCNC 243) con el de las especies de Jacarea actuales: *M. niger*, *Caiman yacare*, *C. latirostris* y *C. crocodilus*. Por una cuestión de disponibilidad de material fotográfico de cada vista en cada especie, que sesgaría parte de los resultados (ver sección II.5.3. de la discusión del *Capítulo II*; Foth *et al.*, 2015), se decidió utilizar vistas dorsal y lateral de los cráneos. Además, el análisis de MG 2D del *Capítulo II* demostró que el cambio de forma alométrico resultó ser bajo para la vista ventral. La muestra total fue de 194 especímenes en vista dorsal (78 de *C. yacare*, 35 de *C. latirostris*, 33 de *C. crocodilus*, 47 de *M. niger* y 1 de *M. fisheri*) y 193 especímenes en vista lateral izquierda (76 de *C. yacare*, 35 de *C. latirostris*, 34 de *C. crocodilus*, 47 de *M. niger* y 1 de *M. fisheri*) (Tabla III 1), que incluyen individuos de diferentes etapas ontogenéticas posnatales de cada especie. La forma del cráneo se capturó usando 22 (vista lateral) y 30 (vista dorsal) landmarks y semilandmarks (Tabla III 2; Fig. III 3) y para la digitalización se utilizaron el tpsUtil 1.44 (Rohlf, 2004) y el tpsDig2.14 (Rohlf, 2005). Para la

vista dorsal, se optó por una configuración unilateral (lado izquierdo) debido a que el único ejemplar de *M. fisheri* tiene el lado derecho del cráneo bastante deformado e incompleto. Al ser un único ejemplar de esta especie, no puede hacerse una estimación de los LM faltantes y tampoco resulta conveniente espejarlos. Con el fin de incluir especímenes dañados de las especies actuales de caimaninos y así aumentar el tamaño de la muestra, se estimaron landmarks faltantes para un grupo de ejemplares usando la función `estimate.missing` del paquete 'geomorph' (Adams y Otárola-Castillo, 2013) con R (R Development Core Team, 2011). Esta función interpola la grilla de deformación del espécimen de referencia, que se basa en todos los especímenes que tienen todos los landmarks completos, con el fin de mapear los landmarks faltantes en los especímenes objeto (Gunz *et al.*, 2009). Para evitar errores de localización debido a la variación interespecífica, este procedimiento se realizó por separado para cada especie. El conjunto de datos, obtenido de cada individuo y de cada especie por separado, se combinó en un archivo más grande que fue cargado en R. Seguidamente y utilizando el paquete 'geomorph', se superpusieron las coordenadas de landmarks de todos los individuos mediante un Análisis Generalizado de Procrustes (AGP), que minimiza la variación de forma relacionada con la escala, la traslación y la rotación (Rohlf y Slice, 1990). Debido a que los semilandmarks poseen menos grados de libertad que los landmarks, debe minimizarse su impacto en los análisis de forma. Para esto, los semilandmarks se deslizaron a lo largo de una línea tangente a la curva durante la superposición, minimizando la energía de deformación (Zelditch *et al.*, 2012). Los datos se exportaron a MorphoJ 1.06d (Klingenberg, 2011) donde se realizó un análisis de componentes principales (ACP) a partir de la generación de una matriz de covarianza. Este análisis permite identificar el cambio morfológico que diferencia las especies entre sí. Para explorar los cambios de forma a lo largo de la ontogenia, se realizó una regresión multivariada de las coordenadas de Procrustes vs el log-transformado del tamaño del centroide. La verificación de correlaciones indica la presencia de señal alométrica en los datos y produce un conjunto de coordenadas residuales a las que se reduce la variación alométrica. Además, se realizó una regresión multivariada intragrupo centrada por especies que utiliza la desviación de las observaciones

del promedio de las variables de cada especie en lugar de la desviación de la media mayor de todas las especies (Klingenberg, 2009). Posteriormente, se analizaron las pendientes de las series ontogenéticas con un ANCOVA de un factor sobre la base de una prueba F en PAST v. 3.05 (Hammer *et al.*, 2001). Esto permite probar si las trayectorias ontogenéticas muestran un crecimiento alométrico diferente (diferencias significativas de pendiente e intercepto). Luego se exportaron los residuos no alométricos (centrados y no centrados) de las regresiones a un PCA y se comparó la distribución de las especies con el PCA original (ver más arriba).

Con el fin de probar si las diferentes especies de caimaninos actuales se superponen o se separan significativamente entre sí en el morfoespacio, se realizó un análisis multivariado no paramétrico de la varianza (npMANOVA) en PAST v. 3.05. Este test se eligió luego de poner a prueba los supuestos de normalidad y obtener como resultado que los datos no presentan una distribución normal. Un npMANOVA prueba la significación de la distribución de los grupos sobre la base de la permutación (10.000 repeticiones) y la distancia euclídeana (como una de varias posibles medidas de distancia) y no requiere una distribución normal (Anderson, 2001; Hammer y Harper, 2006). La relación espacial de las especies entre sí se expresa mediante un valor de  $p$  que fue corregido mediante el ajuste de Bonferroni multiplicando los valores de  $p$  por el número de comparaciones. La separación de las especies se probó sobre la base de las coordenadas de Procrustes y los residuos no alométricos de ambas regresiones multivariadas (centrada y no centrada).

Por otra parte, se exploró la posición de *M. fisheri* en el morfoespacio en relación a los otros Caimaninae mediante el cálculo de la probabilidad relativa (modelo determinístico, ver Benson *et al.*, 2011) sobre la base de los componentes principales obtenidos de las coordenadas Procrustes y los residuos no alométricos (centrados y no centrados). Para ello, los componentes principales se llevaron a cabo con el método “broken stick” (Jackson, 1993) que determina los componentes principales (CPs) con variación significativa de la forma. En el siguiente paso, se estimaron los centroides del morfoespacio de cada especie actual sobre la base de la mediana y el promedio de los CPs, definiendo las formas promedio de cada especie. Posteriormente, se estimó la distancia euclídeana de *M. fisheri* al centroide

de cada especie. La similitud de *M. fisheri* con las otras especies de caimaninos se expresa por la probabilidad relativa, que es la distancia inversa normalizada de *M. fisheri* y el centroide de cada especie (ver Benson *et al.*, 2011).

### III.4.Resultados

#### III.4.1.Descripción y comparaciones morfológicas

Aunque parcialmente deformado, MCNC 243 presenta un cráneo como el resto de los caimaninos, con un contorno que se asemeja al de individuos subadultos de *Melanosuchus niger* (por ej., rostro con aproximadamente las mismas proporciones y orbitas más largas anteroposteriormente que en otros caimanes de tamaños similares) (Fig. III 1). La superficie dorsal del cráneo está parcialmente erosionada aunque parte de su ornamentación puede distinguirse. El patrón de ornamentación se caracteriza por la presencia de hoyos con formas y tamaños diferentes distribuidos irregularmente pero más concentrados en la tabla craneana. La tabla craneana presenta margen posterior recto y los escamosos están lateralmente elevados en vista occipital (un margen dorsal de la tabla craneana curvo en vista occipital es una autapomorfía de *M. fisheri*, ver discusión abajo). MCNC 243 tiene crestas antorbitales bien marcadas con forma de “U” y prefrontales contactando en la línea media (ver también Mook, 1921: Fig. 11 y discusión abajo). En el holotipo las fenestras supratemporales son más pequeñas y más cerradas que en especímenes subadultos de *M. niger*. En caimanes (por ej., *C. latirostris*, *M. niger*) la fenestra supratemporal tiende a achicarse y cerrarse durante el crecimiento, pero el tamaño de estas fenestras también varía entre especímenes del mismo estadio ontogenético (por ej., *C. latirostris*). El reborde interorbitario que fue descrito como “arqueado anteroposteriormente, no cóncavo arriba, más grueso dorsoventralmente” (Medina, 1976: 2), se arquea en el holotipo de *M. fisheri* pero fue fuertemente dañado durante la preparación, por lo que es difícil saber si la concavidad estaba presente originalmente. Los huesos palatales de MCNC 243 están dañados y erosionados medialmente por lo que las suturas no se ven claramente. Medialmente, entre el premaxilar y el maxilar la sutura no puede seguirse porque la

superficie ósea palatal no se preservó, por lo que la presencia del carácter “vómer expuesto en vista palatal” (carácter diagnóstico de *M. niger*) no puede determinarse en este espécimen. El tamaño y la forma de la fenestra palatina son similares a la de *M. niger* y, como en esta especie, MCNC 243 también tiene 13 alvéolos maxilares (conservados y contados en el maxilar izquierdo, pero inferidos en el lado derecho; Fig. III 1B). No se conservan restos de la mandíbula inferior en el holotipo.

MCZ 4336 tiene un cráneo relativamente más pequeño y robusto con un rostro más ancho y redondeado (Figs. III 2A, B). Contrariamente a MCNC 243, la ornamentación craneana está dada por hoyos subcirculares distribuidos uniformemente en toda la superficie ósea. La cresta preorbitaria es débil y se encuentra prácticamente ausente en el maxilar. Al igual que en MCNC 243, el reborde interorbitario está dañado (Scheyer y Delfino, 2016) y su morfología original no puede ser analizada. En MCZ 4336, el frontal tiene una morfología distinta a la de las especies de *Melanosuchus* y *Caiman* con un proceso anterior extremadamente corto, articulando probablemente con los prefrontales rostralmente conformando una sutura con forma de “V”. El supraoccipital está ampliamente expuesto en la tabla craneana y, al igual que en otros caimanes, este excluye al parietal del borde posterior de la misma. En contraste a MCNC 243 y *M. niger*, MCZ 4336 tiene un número reducido de 11 alvéolos maxilares (preservados parcialmente en el lado izquierdo; Fig. III 2B). La fenestra mandibular externa es larga y baja pero dada la distorsión del material podría haber sido más alta en vida (Fig. III 2E). Hay al menos dos dientes posteriores preservados en la mandíbula derecha de este espécimen. Estos son robustos con coronas subesféricas, contrastando con la morfología dentaria presente en cocodrilos actuales. MCZ 4336 también tiene preservados los fragmentos posteriores de ambas hemimandíbulas pero éstas no son muy informativas.

### III.4.2. Morfometría geométrica

#### III.4.2.1. Vista dorsal

Los primeros cuatro componentes principales contienen la variación de forma significativa y explican el 73,0% de la variación total de forma (CP1 = 38,5%, CP2 = 17,5%,

CP3 = 9,4%, CP4 = 7,6%). Los valores negativos del CP1 (Fig. III 4B) describen cráneos con hocico corto (LM 1 y LM 29), narina (LM 2 a LM 4) y nasal (LM 5 a LM 8) cortos y anchos, nasal contactando con la narina (LM 5 y 4, respectivamente), órbita larga y desplazada anteriormente (LM 10 a LM 13 y LM 25), fenestra supratemporal alargada (LM 14 a LM 17), fenestra infratemporal larga y desplazada lateralmente (LM 23 a LM 25 y LM 13), margen posterior de la tabla craneana desplazado hacia atrás (LM 18 a LM 21), un desplazamiento posteromedial del punto posterior de la sutura cuadrado-cuadradoyugal (LM 22) y un contorno craneano general ancho. En cambio, los valores positivos (Fig. III 4C) muestran ejemplares con un hocico largo (LM 1 y LM 29), narina (LM 2 a LM 4) y nasal (LM 5 a LM 8) largos y angostos, nasal no contactando con la narina (LM 5 y 4, respectivamente), órbita pequeña y desplazada posteriormente (LM 10 a LM 13 y LM 25), fenestra supratemporal corta (LM 14 a LM 17), fenestra infratemporal pequeña y desplazada anteromedialmente (LM 23 a LM 25 y LM 13), borde posterior de la tabla craneana desplazada anteriormente (LM 18 a LM 21), un desplazamiento anterolateral del punto posterior de la sutura cuadrado-cuadradoyugal (LM 22) y un contorno craneano angosto.

Con respecto al CP2, los valores negativos de este componente (Fig. III 4D) muestran cráneos con hocico corto (LM 1 y LM 29), narina corta y ancha (LM 2 a LM 4), nasal grande y ancho (LM 5 a LM 8), órbita corta y ancha (LM 10 a LM 13 y LM 25), fenestra supratemporal pequeña y medialmente desplazada (LM 14 a LM 17), fenestra infratemporal ancha (LM 23 to LM 25 y LM 13), margen posterior de la tabla craneana cóncavo (LM 18 a LM 21) y un desplazamiento posterolateral del punto posterior de la sutura cuadrado-cuadradoyugal (LM 22). No hay contacto entre nasal y frontal, están muy separados entre sí (LM 8 y LM 9, respectivamente). El nasal contacta con la narina (LM 5 y 4, respectivamente). El contorno craneano es ancho. Los valores positivos de este componente (Fig. III 4E) reflejan cráneos con un hocico largo (LM 1 y LM 29), narina larga y angosta (LM 2 a LM 4), nasal angosto y ligeramente corto (LM 5 a LM 8), órbita (LM 10 a LM 13 y LM 25) y fenestra supratemporal largas y desplazadas lateralmente (LM 14 a LM 17), fenestra infratemporal angosta y ligeramente larga (LM 23 a LM 25 y LM 13), margen posterior de la tabla craneana casi recto (desplazado hacia atrás) (LM 18 a LM 21) y un desplazamiento anteromedial del punto

posterior de la sutura cuadrado-cuadradoyugal (LM 22). El nasal y el frontal están muy cercanos entre sí (LM 8 y LM 9, respectivamente). El nasal no contacta con la narina (LM 5 y 4, respectivamente). El contorno craneano es básicamente angosto.

Como resultado del ACP, los especímenes se distribuyen principalmente en dos grupos que se separan a lo largo de ambos ejes de los CP (Fig. III 4). *Caiman latirostris* está bien separado de las otras especies en el área determinada por los valores negativos de CP1 y el CP2. En cambio, *M. niger*, *C. yacare* y *C. crocodilus* se superponen entre sí en el resto del morfoespacio. Aquí, *M. niger* se separa de *C. crocodilus* con respecto al CP1, mientras que *C. yacare* se superpone con ambas especies. *M. fisheri* se encuentra en la mitad del morfoespacio, justo en el límite entre estos dos grupos. Si la variación alométrica de la forma se excluye de los datos, el morfoespacio es similar al caso anterior, pero la superposición de *M. niger* con *C. yacare* y *C. crocodilus* es menor (Fig. III 5A). Cuando se centran las especies se ve una separación más clara de *M. niger* y *C. latirostris* respecto de las otras especies, mientras que *C. yacare* y *C. crocodilus* continúan superponiéndose. Aquí, *M. fisheri* está más cerca de *M. niger* que de *C. latirostris* (Fig. III 5B).

La prueba npMANOVA revela que todas las especies actuales se distinguen significativamente entre sí por su forma (Tabla III 3). Sobre la base de la probabilidad relativa, *M. fisheri* está más cerca de *M. niger* en todos los casos excepto en el caso del centroide promedio de cada especie de los residuos no alométricos donde *M. fisheri* está más cerca de *C. latirostris*. En comparación directa con *M. niger* y *C. latirostris*, *M. fisheri* se asemeja a *M. niger*, excepto cuando se usan los residuos no alométricos (Tabla III 4).

Basado en el análisis de regresión entre las coordenadas de Procrustes y el logaritmo del tamaño del centroide, la variación alométrica del tamaño explica el 10,67% de la variación total de la forma ( $p < 0,0001$ ) para los datos brutos y 28,08% cuando los datos se centran para las especies. Todas las especies muestran trayectorias ontogenéticas muy similares (Fig. III 6A). Sólo la trayectoria de *C. latirostris* es significativamente diferente a la de *M. niger* (regresión no centrada) y *C. crocodilus* (regresión centrada). *M. fisheri* aparece dentro de los tamaños más grandes de *C. latirostris*, *C. yacare* y *C. crocodilus*, pero dentro de los tamaños intermedios de *M. niger* (Tabla III 5). En general, los caimaninos juveniles (Fig. III

6B) tienen un hocico (LM 1 y LM 29), narina (LM 2 a LM 4) y nasal (LM 5 a LM 8) cortos, órbita corta y ancha (LM 10 a LM 13 y LM 25), fenestra supratemporal alargada (LM 14 a LM 17), fenestra infratemporal lateralmente desplazada (LM 23 a LM 25 y LM 13), borde posterior de la tabla craneana desplazado hacia atrás (menos cóncavo) (LM 18 a LM 21), y un desplazamiento anteromedial del punto posterior de la sutura cuadrado-cuadradoyugal (LM 22). El nasal contacta con la narina (al mismo nivel de los premaxilares) (LM 5 y 4, respectivamente). Los especímenes adultos (Fig. III 6C) muestran hocico (LM 1 y LM 29), narina (LM 2 a LM 4) y nasal (LM 5 a LM 8) largos, órbita larga y angosta (LM 10 a LM 13 y LM 25), fenestra supratemporal corta (LM 14 a LM 17), fenestra infratemporal medialmente desplazada (LM 23 a LM 25 y LM 13), borde posterior de la tabla craneana (LM 18 to LM 21) desplazado anteriormente (más cóncavo), y un desplazamiento posterolateral del punto posterior de la sutura cuadrado-cuadradoyugal (LM 22). Los nasales están muy próximos al borde posterior de la narina pero no la contactan (LM 5 y 4, respectivamente).

#### III.4.2.2.Vista lateral

Los tres primeros componentes principales contienen variación significativa de la forma y explican el 72,4% de la variación total de la forma (CP1 = 33,1%, CP2 = 25,1%, CP3 = 14,2%). Los cambios de forma asociados con los valores negativos del CP1 (Fig. III 7B) muestran cráneos comprimidos dorsoventralmente, con hocico largo (LM 1), órbita larga (LM 12 a LM 17), fenestra infratemporal alta y desplazada posteroventralmente (LM 11 a LM 13), desplazamiento anterodorsal del contacto posterior entre cuadrado y cuadradoyugal (LM 8), y desplazamiento anteroventral del punto más posterodorsal del escamoso (LM 10). En cambio, los valores positivos (Fig. III 7C) representan cráneos altos con hocico corto (LM 1), órbita pequeña (LM 12 a LM 17), fenestra infratemporal baja y desplazada anterodorsalmente (LM 11 a LM 13), desplazamiento posteroventral del contacto posterior entre cuadrado y cuadradoyugal (LM 8), y un desplazamiento posterodorsal del extremo dorsoposterior del escamoso (LM 10).

En cuanto al CP2, los valores negativos de este componente (Fig. III 7D) representan cráneos con hocico largo y alto (LM 1 a 4 LM, LM 18, LM 19 y LM 22) en relación a la región

postrostral que es baja y comprimida (LM 5 a LM 17, LM 20 y LM 21), órbita (LM 12 a LM 17) y fenestra infratemporal (LM 11 a LM 13) pequeñas, desplazamiento anterodorsal del contacto posterior entre cuadrado y cuadradoyugal (LM 8), y desplazamiento anteroventral del punto más posterodorsal del escamoso (LM 10). El punto más bajo del maxilar (LM 4) se desplaza anteroventralmente y el contacto entre maxilar y premaxilar (LM 3) se desplaza anterodorsalmente. Los valores positivos de este componente (Fig. III 7E) muestran cráneos con hocico corto y bajos (LM 1 a LM 4, LM 18, LM 19 y LM 22) en relación a la región postrostral alta (LM 5 a LM 17, LM 20 y LM 21), órbita (LM 12 a LM 17) y fenestra infratemporal (LM 11 a LM 13) alargadas, desplazamiento posteroventral del contacto posterior entre cuadrado y cuadradoyugal (LM 8), y desplazamiento posterodorsal del extremo dorsoposterior del escamoso (LM 10). El punto más bajo del maxilar (LM 4) se desplaza posterodorsalmente y el contacto entre maxilar y premaxilar (LM 3) se desplaza posteroventralmente.

Como en la vista dorsal, el ACP revela que las especies se agrupan principalmente en dos grupos que se separan a lo largo de ambos ejes de los CP (Fig. III 7). En el primer grupo, *C. latirostris* está hacia los valores más positivos del CP1 y si bien se encuentra bien separado de los otros Caimaninae, se superpone marginalmente con *M. niger* y *C. yacare*. En el segundo grupo, hacia los valores negativos del CP1, *M. niger* y *C. yacare* se superponen entre sí respecto a ambos ejes de los CP. La especie *C. crocodilus* está más separada aunque se superpone parcialmente con *M. niger* y *C. yacare*. Los datos no alométricos revelan una distribución muy similar de especies dentro del morfoespacio, aunque *M. niger* y *C. yacare* están mejor separados entre sí con respecto al CP2 (Fig. III 5C). Cuando los datos se centran, la separación entre *M. niger* y *C. yacare* mejora, mientras que *C. yacare* se superpone más ampliamente con *C. crocodilus* (Fig. III 5D). En todos los gráficos, *M. fisheri* se agrupa entre *M. niger*, *C. yacare* y *C. latirostris*.

Como en la vista dorsal, la prueba npMANOVA revela que todas las especies actuales se distinguen entre sí significativamente por la forma (Tabla III 6). Sobre la base de la probabilidad relativa, *M. fisheri* está más cerca de *M. niger* cuando se utilizan los datos no alométricos, mientras que cuando se centran las especies hay una relación más estrecha

con *C. latirostris*. Para los componentes principales basados en Procrustes, *M. fisheri* está más cerca de *M. niger* en el caso del centroide promedio de cada especie, mientras que los centroides basados en la mediana conducen a una relación más cercana con *C. latirostris*. En comparación directa con *M. niger* y *C. latirostris*, *M. fisheri* se asemeja a *M. niger*, excepto cuando se centran las especies (Tabla III 7).

Basado en el análisis de regresión entre las coordenadas de Procrustes y el logaritmo del tamaño del centroide (Fig. III 8), la variación alométrica del tamaño explica el 17,69% de la variación total de la forma ( $p < 0,0001$ ) para los datos brutos y 33,01% cuando los datos se centran. Los individuos juveniles (Fig. III 8B) tienen hocico corto y bajo (LM 1 a LM 4, LM 18, LM 19 y LM 22), órbita (LM 12 a LM 17) y fenestra infratemporal (LM 11 a LM 13) largas, desplazamiento anteroventral del contacto posterior entre cuadrado y cuadradoyugal (LM 8), y desplazamiento posteroventral del punto más posterodorsal del escamoso (LM 10). La mitad posterior del cráneo (LM 14, LM 15 y LM 20) es alto, el punto más bajo del maxilar está desplazado posterodorsalmente (LM 4), y el contacto entre maxilar y premaxilar (LM 3) está desplazado posteriormente. Los especímenes adultos (Fig. III 8C) tienen hocico ligeramente largo y alto (LM 1 a LM 4, LM 18, LM 19 y LM 22), órbita (LM 12 a LM 17) y fenestra infratemporal (LM 11 a LM 13) pequeñas, desplazamiento dorsal del contacto posterior entre cuadrado y cuadradoyugal (LM 8), y un desplazamiento anterior del punto más posterodorsal del escamoso (LM 10). La mitad posterior del cráneo (LM 14, LM 15 y LM 20) está comprimida, el punto más bajo del maxilar se desplazada anteroventralmente (LM 4) y el contacto entre maxilar y premaxilar (LM 3) está desplazado anteriormente.

Las trayectorias alométricas no centradas de *M. niger* se asemejan a las de *C. latirostris* y *C. yacare* mientras que *C. crocodilus* tiene una pendiente significativamente menor que *M. niger*, *C. latirostris* y *C. yacare*. Además, la trayectoria de *C. yacare* difiere significativamente de la de *C. latirostris*. Cuando los datos se centran, la mayoría de las trayectorias se vuelven similares, aunque *M. niger* difiere significativamente de *C. crocodilus*, ya que *M. niger* tiene una pendiente más alta (Tabla III 8).

### III.5.Discusión

Los análisis de forma realizados revelan que, en base a la morfología craneana muestreada aquí con MG 2D, las especies de *Jacarea* pueden separarse en general entre sí en un nivel significativo. Aunque tienen formas diferentes, las trayectorias ontogenéticas de las especies de *Caiman* y *Melanosuchus* son en general similares, especialmente en vista dorsal, lo cual significa que los cráneos de cada especie estudiada atraviesan cambios de forma alométricos similares a lo largo de la ontogenia (ver Watanabe y Slice, 2014; Fernandez Blanco *et al.*, 2014; Foth *et al.*, 2015). Resultados similares fueron encontrados para *C. latirostris* y *C. yacare* en el análisis de morfometría lineal y de MG 2D (ver *Capítulo II*). En consecuencia, y al igual que se observó para la mayoría de las medidas lineales en el análisis de morfometría lineal en el *Capítulo II*, las diferencias en la forma craneana se dan simplemente por el tamaño que depende del largo (ej., duración del crecimiento encontrada en ambas vistas) y el punto de inicio de las trayectorias (ej., tamaño de los individuos más pequeños encontrado solo en vista dorsal). Sólo la trayectoria ontogenética de *C. crocodilus* es ligeramente diferente a las de las otras especies y muestra menos cambio de forma alométrico. En el futuro podría investigarse la posible existencia de eventos heterocrónicos.

La morfología craneana analizada en este capítulo también fue estudiada en *Caiman latirostris* y *C. yacare* en el *Capítulo II* mediante distintos métodos morfométricos. La comparación directa más apropiada de los análisis de este capítulo se puede establecer especialmente con los análisis de MG 2D del *Capítulo II* y particularmente con la vista dorsal. Si bien el contorno craneano fue muestreado de igual manera en ambos estudios, se incluyeron y estudiaron más estructuras (ej., narinas, fenestras temporales) en las especies de caimaninos de este capítulo. En cuanto a los análisis de regresión, la variación total de la forma se explica por un porcentaje mucho mayor de la variación alométrica del tamaño cuando se analizan las especies por separado (ver *Capítulo II*). En ambos estudios se ha detectado que los adultos poseen cráneo con hocico alargado, borde posterior de la tabla craneana cóncavo y desplazamiento lateral del cuadrado-cuadradoyugal (posterolateral en este capítulo y anterolateral en el *Capítulo II*). Si bien las órbitas se alargan y angostan en la

ontogenia posteclosional de todas las especies de *Jacarea*, en *C. yacare* y *C. latirostris* (ver *Capítulo II*) se ha visto que reducen su tamaño, lo cual además quedó corroborado mediante el análisis de MG 3D. Por otro lado, en relación al análisis de componentes principales para la vista dorsal en ambos estudios, los cuatro primeros componentes principales son los que contienen el mayor porcentaje de variación total de forma, el cual es muy alto y oscila entre un 73,0% y 87,4% para este capítulo y para el *Capítulo II*, respectivamente. Cabe mencionar que en el análisis de MG 3D del *Capítulo II* el porcentaje de variación de forma se explica a partir de los primeros seis componentes principales y resulta en un porcentaje (76% aprox.) similar al encontrado en este capítulo. Si bien algunos rasgos de la vista dorsal (contorno craneano general, órbitas) fueron abordados en el estudio de MG 2D del *Capítulo II* como se mencionó anteriormente, otros como el cambio de forma de los nasales, las narinas y las fenestras temporales han sido muestreados solamente mediante MG 3D en ese mismo capítulo. Es interesante destacar que los nasales pierden el contacto con la narina en los adultos según los resultados de este capítulo, a diferencia de lo observado en el *Capítulo II* para *C. latirostris* en el cual los nasales siempre están en contacto con la narina y forman su borde posterior. Además, en las especies de *Jacarea* estudiadas aquí, los prefrontales se interponen entre nasales y frontal tanto en juveniles como adultos, mientras que en el *Capítulo II* se observó que esto ocurre solamente en adultos de *C. yacare* y solo dos individuos de *C. latirostris*. La posible explicación de estas diferencias se relaciona con la cantidad de taxones aquí analizada. El cambio de forma observado en las regresiones de este capítulo de juveniles a adultos resulta un promedio del cambio común que ocurre en todas las especies juntas, lo cual no impide que exista variación en cada especie.

En el morfoespacio, *M. fisheri* está más cerca de *M. niger* y *C. latirostris* que de *C. yacare* y *C. crocodilus*, lo cual fue verificado mediante los distintos análisis estadísticos. Aunque hay mucha similitud morfológica entre *M. niger* y *C. latirostris* en vista lateral, ambas especies pueden distinguirse mejor en vista dorsal, dado que el hocico de *C. latirostris* es mucho más ancho (ver Fernandez Blanco *et al.*, 2014) que el de *M. niger* (ver Foth *et al.*, 2015). Además, MCNC 243 es más parecido morfológicamente a *M. niger* en vista dorsal y a *C. latirostris* en vista lateral. Estos resultados están en concordancia con análisis filogenéticos previos

basados en morfología donde *M. niger* y *C. latirostris* forman un clado que excluye a *C. yacare* y *C. crocodilus* (Poe, 1996; Brochu, 1999, 2004, 2011; Hastings *et al.*, 2013).

La validez taxonómica de *Melanosuchus fisheri* se basa en un conjunto de características morfológicas presentes en dos especímenes (MCNC 243 y MCZ 4336) que fueron considerados por Medina (1976) como pertenecientes al mismo taxón en base a similitudes morfológicas y a las proporciones del cráneo. Teniendo en cuenta los resultados del análisis de MG y luego de una exhaustiva comparación anatómica, se concluye que estos dos ejemplares no representan el mismo taxón ya que muestran varias diferencias morfológicas significativas en cuanto a la ornamentación craneana, al número de dientes maxilares, a la presencia de reborde interorbitario y cresta antorbital, y a la forma del frontal y supraoccipital. Este resultado tiene importantes consecuencias en la diagnosis de *M. fisheri* como especie (véase más adelante). Asimismo, se considera que ninguno de los rasgos diagnósticos proporcionados por Medina (1976) justifican que *M. fisheri* sea un taxón distinto a otros caimaninos.

El holotipo de *M. fisheri* (MCNC 243) conserva varios rasgos que pueden encontrarse en *M. niger* y en otros Jacarea, o caen dentro de su rango de variación morfológica intraespecífica. Al igual que *M. niger*, MCNC 243 tiene hocico más angosto que *C. latirostris*, órbitas más largas anteroposteriormente que otros caimanes de igual tamaño, tamaño similar de la fenestra palatina y crestas antorbitales transversales bien marcadas en forma de “U” (también presentes en *C. latirostris* y *C. crocodilus*; ver Scheyer y Delfino, 2016). Las crestas antorbitales usualmente son continuas y en forma de “U” en *C. latirostris* (como en MCNC 243), y la mayoría de los individuos de *M. niger* muestran una interrupción por el frontal dándole una apariencia de “W”. Sin embargo, existe cierta variación que incluye puentes con una apariencia de “W” en *C. latirostris* y puentes en forma de “U” en *M. niger*. Asimismo, las proporciones del rostro del holotipo, aunque parcialmente deformadas, son muy similares a las de *M. niger*. En relación a la tabla craneana, MCNC 243 muestra un borde posterior recto como fue descrito por Medina (1976). Sin embargo, esta característica varía en *M. niger* y *C. latirostris*. En *M. niger* el margen posterior varía de recto a cóncavo y en *C. latirostris* de recto a convexo. Por lo tanto, la condición de margen posterior recto puede

encontrarse en las tres especies. Otra característica importante compartida por el espécimen MCNC 243 y grandes ejemplares de *M. niger* es la elevación lateral de los escamosos en vista occipital (autapomorfía de *M. fisheri*). En relación a la dentición, tanto MCNC 243 como *M. niger* y *C. latirostris* presentan 13 alvéolos maxilares, mientras que *C. yacare* presenta 14 alvéolos maxilares. Los prefrontales están en contacto en la línea media en el espécimen MCNC 243 y en la mayoría de los ejemplares de *M. niger* y *C. latirostris* estos huesos están separados por la interposición del frontal. Sin embargo, debido a la variación existente la primera de estas condiciones puede presentarse ocasionalmente en las dos especies actuales (ver *Capítulo II*). Cabe mencionar que varias otras características como "porción posterior del maxilar más amplia" (Medina, 1976: 2), enumeradas en la diagnosis original de *M. fisheri*, son difíciles de visualizar. Debido a que ambos especímenes (MCNC 243 y MCZ 4336) han sufrido alguna distorsión post-mortem, especialmente en la región orbital y rostral, cualquier característica basada en proporciones no es muy confiable. En relación al reborde interorbitario, éste se arquea en el holotipo de *M. fisheri* pero está dañado y por lo tanto se desconoce si presenta la concavidad original. A su vez, el reborde interorbitario está roto en el espécimen referido (MCZ 4336). En el holotipo la fenestra supratemporal es más pequeña y "cerrada", condición también presente en algunos ejemplares de caimanes actuales, vista por ejemplo en especímenes adultos de *C. latirostris* (ver *Capítulo II*). Los huesos palatales de MCNC 243 están dañados y erosionados medialmente y las suturas no se ven claramente. La aparición de una "fenestra" en el lugar donde el vómer habría estado expuesto en el holotipo, da lugar a una interpretación ambigua de esta sinapomorfía de *M. niger*.

A pesar de las similitudes morfológicas y la cercanía en el morfoespacio con *C. latirostris*, MCNC 243 puede estar más cercanamente emparentado al género *Melanosuchus*, como fue propuesto originalmente por Medina (1976), por varias razones. Dentro del morfoespacio, la mayoría de los especímenes de *C. latirostris* cercanos a MCNC 243 son individuos principalmente juveniles, los cuales son significativamente más pequeños (16-68% del tamaño del centroide de MCNC 243). Por tanto, las similitudes morfológicas entre MCNC 243 y *C. latirostris* se basan en caracteres juveniles principalmente, incluyendo las

órbitas relativamente largas y un rostro moderadamente ancho. Durante la ontogenia, sin embargo, las órbitas de *C. latirostris* se reducen y el hocico se vuelve ancho (ver Capítulo II), representando un extremo dentro de los cocodrilos actuales (Mook, 1921; Kälin, 1933; Bona y Desojo, 2011; Fig. III 9A). Además, MCNC 243 difiere de *C. latirostris* por tener órbitas ovales (Fig. III 9B) y un margen orbital del yugal suavemente curvado (Fig. III 9E). En *C. latirostris* las órbitas son bastante redondeadas (Fig. III 9A) y la mitad posterior del margen orbital del yugal tiene una especie de proyección dorsal subtriangular (Fig. III 9D). En contraste, los individuos cercanos de *M. niger* en el morfoespacio son aproximadamente del mismo tamaño o más grandes que MCNC 243 (87-245% del tamaño del centroide de MCNC 243). Al igual que los especímenes de *M. niger* del mismo tamaño, MCNC 243 tiene órbitas ovales y alargadas (Fig. III 9B) y similares proporciones del rostro. Las órbitas alargadas son una característica de *M. niger* y representan otro extremo dentro de los cocodrilos actuales (Mook, 1921; Kälin, 1933; Fig. III 9C). Además, el margen orbitario del yugal de MCNC 243 y *M. niger* se asemeja en carecer la proyección dorsal subtriangular presente en *C. latirostris* (Figs. III 9E, F).

Comparando el material referido MCZ 4336 con otros caimaninos neógenos, éste tiene la misma morfología general, contorno, proporciones y ornamentación que el cráneo de *Globidentosuchus brachyrostris* Scheyer *et al.*, 2013 (Figs. III 2C y D). Algunos caracteres diagnósticos de *M. fisheri*, tales como "cráneo más robusto; hocico más bajo y pesado; crestas antorbitales en el hocico débiles en lugar de fuertes" (Medina, 1976: 2) se basan en este material referido y encajan con la descripción de *G. brachyrostris*. Al igual que esta última especie mencionada, el ejemplar MCZ 4336 es un caimanino relativamente pequeño con un cráneo (y rostro) corto y ancho en forma de U, mandíbulas bajas y robustas, crestas antorbitales suaves, reborde interorbitario ausente, frontal sin proceso anterior que articula anteriormente mediante una sutura en forma de V con los prefrontales, prefrontales de forma rectangular que se encuentran en la línea media, supraoccipital bien expuesto en el techo craneano excluyendo al parietal del borde posterior de la tabla craneana (más expuesto en comparación con MCNC 243), dientes mandibulares posteriores subesféricos o globulares (hay al menos dos dientes globulares conservados en la

mandíbula derecha del espécimen MCZ 4336), borde superior de la pendiente coronoidea casi horizontal, y el borde de la órbita al ras con la superficie del cráneo (Fig. III 2). Además, la configuración ósea del techo craneano de MCZ 4336 es muy similar a la de *Globidentosuchus*. Finalmente, la mandíbula no se conserva en el holotipo de *M. fisheri*, pero la morfología de ambos fragmentos posteriores de ambas hemimandíbulas del material referido, junto con la fenestra mandibular externa y los robustos dientes mandibulares conservados, también se asemejan a los de *Globidentosuchus* (ver también Scheyer y Delfino, 2016). De igual forma, tanto en *G. brachyrostris* como en el espécimen MCZ 4336, la fenestra mandibular es larga y probablemente baja, pero dada la distorsión del material, la fenestra podría haber sido más alta durante la vida. En base a todos estos caracteres, que forman parte de la diagnosis de *G. brachyrostris* y son únicos de este género, se refiere MCZ 4336 a *G. brachyrostris*.

Si MCNC 243 puede ser asignado al género *Melanosuchus* surge la siguiente pregunta: ¿este pertenece a *M. niger* o representa una especie distinta, *M. fisheri*? Desafortunadamente, debido a su mala preservación, no hay caracteres diagnósticos que justifiquen alguno de estos estamentos. La mayoría de los caracteres diagnósticos de *M. fisheri* se basan en el espécimen referido (MCZ 4336; Medina, 1976), el que actualmente pertenece a *Globidentosuchus brachyrostris* (Bona *et al.*, 2017). En ausencia de caracteres morfológicos discretos que permitan una conclusión taxonómica final, es más apropiado considerar a MCNC 243 como *M. niger*, *Melanosuchus cf. niger* o incluso *Melanosuchus sp.* Los análisis morfométricos revelan que MCNC 243 se sitúa en el margen del morfoespacio de *Melanosuchus niger* y tiene una morfología robusta para su tamaño (ver también AMU-CURS-234; Scheyer y Delfino, 2016). Por lo tanto, tratando la robustez como una característica craneana posible y extrema para *M. niger*, MCNC 243 todavía podría asignarse a la especie actual.

### **III.6.Conclusiones**

De acuerdo con la evidencia morfológica discutida, se considera que *M. fisheri* no es una especie válida. Se asigna el espécimen MCZ 4336 a *Globidentosuchus brachyrostris*. El presente estudio revela además que el holotipo de *M. fisheri* se asemeja más a *M. niger* que otras especies de caimaninos, no solo respecto a la forma craneana general sino también a características morfológicas discretas. Esta evidencia apoya las hipótesis de que *M. fisheri* debe ser *M. niger* (sinónimo junior), *Melanosuchus cf. niger* o incluso *Melanosuchus sp.*, y propone que *Melanosuchus* está registrado en América del Sur desde el Mioceno tardío.

Por otro lado, el registro fósil y las calibraciones moleculares revelan que el antecesor de *Melanosuchus* y *Caiman* ya estaba presente en el Mioceno tardío en Sudamérica (Oaks, 2011; Bona *et al.*, 2014, Scheyer y Delfino, 2016). La afinidad entre MCNC 243 y *C. latirostris* observada en este estudio indica una relación cercana entre *Melanosuchus* y *C. latirostris*, como se observa en los análisis filogenéticos basados en morfología (ej., Brochu, 1999, 2003, 2004, 2010, 2011; Aguilera *et al.*, 2006; Bona, 2007; Hastings *et al.*, 2013). Si en un futuro esta relación se verifica mediante estudios filogenéticos basados en datos moleculares, el género *Melanosuchus* deberá sinonimizarse con *Caiman*. Por el momento todos los estudios moleculares favorecen la hipótesis en la cual *M. niger* es la especie hermana de todas las especies actuales de *Caiman*, con *C. latirostris* situado más cercanamente a la raíz del género (Poe, 1996; Hrbek *et al.*, 2008; Oaks, 2011), sin producir conflictos en la taxonomía actual de Caimaninae.



## **Consideraciones finales y perspectivas futuras**



## Consideraciones finales y perspectivas futuras

En el marco de los objetivos planteados y en relación a las tres hipótesis puestas a prueba en este trabajo de tesis doctoral se concluye que:

1-En relación al análisis de la morfología del esqueleto de *Caiman yacare* y *C. latirostris* y su variación ontogenética (pre y posteclosional) de forma cuali y cuantitativa (**O1**), se ha corroborado que existe variación morfológica intra e interespecífica en el esqueleto de ambas especies de caimanes (**H1**). A partir del estudio del esqueleto de embriones y especímenes posteclosionados de *C. yacare* y *C. latirostris* se observó variación no solo dentro de cada especie, sino que se reconocieron diferencias entre ellas, y entre éstas y otras especies de cocodrilos. Gran parte de estas diferencias morfológicas encontradas entre ambas especies de *Caiman* y respecto a otras especies de cocodrilos deberían ser discretizadas como caracteres morfológicos (hipótesis de homología primaria) e incluidas en análisis filogenéticos futuros, a fin de poner a prueba si son recuperadas como sinapomorfías del género o autapomorfías de cada especie, y de este modo ser incluidas en diagnosis más exhaustivas para este grupo (lo cual está en relación al tercer objetivo de esta tesis; ver más abajo).

2-En relación al estudio comparado de la variación de la morfología craneana entre ambas especies de *Caiman* utilizando morfometría lineal y geométrica, se identificaron los principales cambios morfológicos que operan entre especies y entre juveniles y adultos de una misma especie (**O2; Capítulo II**). Se relacionaron estas modificaciones morfológicas con cambios en la dieta ocurridos durante la ontogenia y distintas preferencias por el tipo de hábitat de cada especie. De este modo, y en base a la discusión planteada, se corrobora que la variación morfológica craneana intraespecífica presente en *C. latirostris* y *C. yacare* a lo largo de la ontogenia se vincula con cambios en la dieta (**H2**). Así, se corroboraron cambios morfológicos craneanos compartidos por ambas especies que afectan zonas relacionadas con la inserción del músculo depresor mandibular, que actúa en la apertura de las quijadas, y músculos aductores asociados al cierre de las mismas (MAMES, MAMEM, MAMEP, MAMP), como la tabla occipital, el paladar, el cuadrado y la barra infratemporal. Este patrón podría relacionarse con la variación del tipo de ítems alimentarios consumidos durante la ontogenia en cocodrilos, la cual cambia de invertebrados a vertebrados

## Consideraciones finales y perspectivas futuras

predominantemente en la mayoría de las especies actuales. No obstante, sería interesante realizar un estudio morfofuncional que vincule estos cambios de forma con el cambio en la fuerza de mordida a lo largo de la ontogenia de caimanes y, de esta manera, contrastar esta hipótesis con más evidencia empírica y mediante el uso de otras herramientas (como las que ofrecen, por ejemplo, los análisis morfofuncionales).

3-Como fuera mencionado anteriormente, y en relación a la definición y/o redefinición de caracteres osteológicos que puedan ser utilizados en la puesta a prueba de hipótesis previas acerca de las relaciones filogenéticas de los caimanes (**O3**), se detectó variación morfológica inter e intraespecífica que debería ser planteada a modo de hipótesis de homología primaria y utilizadas en un análisis filogenético de los Alligatoridea a modo de poner a prueba su importancia en la sistemática del grupo. Se considera que el resultado del estudio de las estructuras anatómicas, y su variación inter e intraespecífica, obtenido en los *Capítulos I y II* es fundamental para codificar correctamente estos caracteres y poner a prueba las hipótesis filogenéticas previas (ej., monofilia del género *Caiman*).

4-En cuanto a los aportes de esta tesis al conocimiento de la historia evolutiva de los alligatósidos sudamericanos, se pusieron a prueba hipótesis relacionadas con la diversidad taxonómica de su registro fósil a partir de un análisis morfológico integral de las especies de *Jacarea* (extintas y actuales) (**O4; Capítulo III**). Sin embargo, los resultados obtenidos en esta tesis aún no permiten concluir acerca de la existencia de una sobrestimación de la diversidad taxonómica en el registro fósil de caimaninos, como por ejemplo de *Caiman* (**H3**). Esto se debe principalmente a la naturaleza de su registro fósil, caracterizado por restos extremadamente fragmentarios de cráneo y algunos elementos aislados de postcráneo que no permite incluir en este estudio (*Capítulos II y III*) un gran número de especies, como *C. australis*, *C. gasparinae*, *C. tremembensis* y *C. lutescens*. No obstante, en relación a los caimanes registrados en el neógeno de América del Sur aquí se considera que *M. fisheri* del Mioceno tardío de Venezuela (Fm Urumaco) no es una especie válida. Esta especie está definida en base a caracteres de dos especímenes de distinta asignación sistemática, uno de los cuales es referido a la especie miocena *Globidentosuchus brachyrostris*. El estudio aquí realizado revela que el holotipo de *M. fisheri* (MCNC 243) se asemeja más a *M. niger*

## Consideraciones finales y perspectivas futuras

que a otras especies de caimaninos, no solo respecto a la forma craneana general sino también a características morfológicas discretas. Sin embargo, esta evidencia apoya ambiguamente las hipótesis que *M. fisheri* debe ser considerado *M. niger* (sinónimo junior), *Melanosuchus cf. niger* o incluso *Melanosuchus sp.* En el caso de ser *M. fisheri* un sinónimo de *M. niger*, la diversidad específica de caimaninos estaría sobreestimada. No obstante, se corrobora que el género *Melanosuchus* ya se registra en el Neógeno de América del Sur, hecho que coincide con calibraciones moleculares propuestas para la dicotomía *Melanosuchus-Caiman*, ya que estos taxones están presentes en el Mioceno tardío en este continente. La afinidad entre MCNC 243 y *C. latirostris* observada en este estudio indica una relación cercana entre *Melanosuchus* y *C. latirostris*, tal como se observa en los análisis filogenéticos basados en morfología y no debería descartarse en un futuro la sinonimia entre *Melanosuchus* y *Caiman*.

5-Finalmente, a modo complementario a los objetivos originales propuestos, en esta tesis, se ha desarrollado una comparación metodológica de los distintos métodos morfométricos utilizados, resultando la morfometría geométrica en tres dimensiones la mejor herramienta para este caso particular de estudio.

De la presente tesis doctoral surgieron varios interrogantes, los cuales instauran nuevas líneas de investigación para desarrollar en el futuro. Estas líneas se enmarcan dentro de cinco grandes ítems y se detallan brevemente a continuación.

1-Proponer homologías de elementos óseos/cartilaginosos observados en la ontogenia embrionaria, como por ejemplo:

-Origen y homología de los cartílagos que se encuentran entre el pterigoides y el ectopterigoides y sobre el ectopterigoides.

-Presencia/ausencia de un proceso infrapolar. Presencia/ausencia del cartílago polar en el proceso basitrabecular.

-Homologías de los elementos del aparato hiobranquial

## Consideraciones finales y perspectivas futuras

-Cantidad de centros del prearticular. ¿Es una estructura que se vuelve a adquirir en cocodrilos dentro de Pseudosuchia?

-Cantidad de centros del coronoides.

-Presencia/ausencia de un interparietal.

-Homología de los segmentos costales y de las costillas cortas (nódulos). ¿Cuál es el segmento que se incorpora en los adultos? ¿Existe variación en el número de costillas dorsales que contactan con el esternón en individuos posteclosionales de caimanes o en otras especies de caimaninos? ¿Hay bifurcaciones en el segmento esternal de las costillas en individuos posteclosionados de caimanes o de otras especies de caimaninos? ¿Tienen estos elementos importancia en sistemática?

-Mayor estudio (ej., homologías) sobre el cartílago pequeño y circular asociado a la zona dorsal y anterior de la costilla dorsal 1-3° presente en *Caiman yacare*. Seguimiento en otras poblaciones de embriones y estudio en individuos posteclosionales.

-Estudio de la estructura de los procesos uncinados y su variación en individuos posteclosionales de ambas especies de caimanes. ¿Tienen importancia sistemática?

-Incorporación/no incorporación del precoracoides a la escápula.

-Destino del elemento intermedio de la serie proximal del basipodio de ambas especies.

-¿El carpiano distal I se fusiona con el elemento central del basipodio?

-¿Destino del carpiano distal II en *Caiman yacare*? ¿Se suma a la fusión del resto de los carpianos distales III-V?

-¿La condricación asociada al carpiano distal I es un prepollex?

-Presencia/ausencia de un foramen acetabular embrionario.

-Homologías del astrágalo y el calcáneo.

-Más estudios sobre la gastralía y los procesos uncinados embrionarios y posteclosionales. ¿Importancia sistemática?

## Consideraciones finales y perspectivas futuras

Estudios embrionarios que incluyan estadios ontogenéticos más tempranos serían ideales para dilucidar estas cuestiones. A su vez, sería importante extender el estudio ontogenético embrionario de la morfología del esqueleto y su variación a otras poblaciones de *Caiman* y a otras especies de cocodrilos, para ahondar en los conocimientos adquiridos e incrementar aquellos que se desconocen. En relación a esto, se podría generar una base de conocimiento embrionario que pueda ser incorporado en matrices morfológicas de Alligatoridae que prueben las hipótesis filogenéticas entre sus especies y así contribuir con el conocimiento de su historia evolutiva. A su vez, la obtención de material postcraneano de formas posteclosionales de *Caiman* (series ontogenéticas preferentemente) sería ideal para ampliar la base de datos morfológica alcanzada hasta el momento y estudiar su variación.

2-Incluir la variación observada a modo de caracteres discretos en matrices morfológicas (por ej., Salas Gismondi *et al.*, 2015) y poner a prueba su homología e importancia en sistemática de caimanes.

3-Realizar estudios de disparidad morfológica presente en Caimaninae mediante MG, utilizando la base de datos aquí elaborada e incluyendo nuevos ejemplares de caimaninos extintos sudamericanos recientemente disponibles (ej., Salas Gismondi *et al.*, 2015).

4-Realizar un estudio de MG sobre el cráneo embrionario (comparando con los resultados obtenidos de la ontogenia posteclosional en esta tesis), material postcraneano y mandíbula.

5-Realizar estudios morfofuncionales utilizando la información obtenida en relación a la variación morfológica detectada a lo largo de la ontogenia posteclosional en *Caiman* y sus hábitos alimenticios.

## Consideraciones finales y perspectivas futuras

## **Bibliografía**



- Abba, A.M., Cassini, G.H., Valverde, G., Tilak, M.K., Vizcaíno, S.F., Superina, M. y Delsuc, F. 2015. Systematics of hairy armadillos and the taxonomic status of the Andean hairy armadillo (*Chaetophractus nationi*). *Journal of Mammalogy* 96: 673–689.
- Adams, D.C. y Otárola-Castillo, E. 2013. geomorph: an R package for the collection and analysis of geometric morphometric shape data. *Methods in Ecology and Evolution* 4: 393–399. doi: 10.1111/2041-210X.12035
- Adams, D.C., Rohlf, F.J. y Slice, D.E. 2004. Geometric morphometrics: ten years of progress following the “revolution”. *Italian Journal of Zoology* 71: 5–16.
- Aguilera, O.A., Riff, D. y Bocquentin-Villanueva, J. 2006. A new giant *Purussaurus* (Crocodyliformes, Alligatoridae) from the Upper Miocene Urumaco formation, Venezuela. *Journal of Systematic Palaeontology* 4: 221–232.
- Amato, G. y Gatesy, J. 1994. PCR assays of variable nucleotide sites for identification of conservation units. En: B. Schierwater, B. Streit, G.P. Wagner, R. DaSalle (Eds.), *Molecular Ecology and Evolution: Approaches and Applications*. Birkäuser Basel, Switzerland 69: 215–226.
- Anderson, M.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26: 32–46. doi: 10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x
- Andrews, C.W. 1913. *A descriptive catalogue of the marine reptiles of the Oxford Clay. Based on the Leeds collections in the British Museum (Natural History), London. Part II*. Taylor and Francis, London, p. 80–206.
- Aureliano, T., Ghilardi, A.M., Guilherme, E., Souza-Filho, J.P., Cavalcanti, M. y Riff, D. 2015. Morphometry, bite-force, and paleobiology of the late Miocene Caiman *Purussaurus brasiliensis*. *PLoS ONE* 10: e0117944. doi:10.1371/journal.pone.0117944
- Ayarzagüeña, J. 1983. Ecología del caiman de anteojos o baba (*Caiman crocodilus* L.) en los llanos de Apure (Venezuela). *Doñana* 10: 1–136.
- Barbosa Rodrigues, R. 1892. Les Reptiles fossiles de la vallée de l'Amazone. *Vellosia—Contribuições do Museu Botânico do Amazonas* 2: 41–56.

- Barrios, F. 2013. Presencia de *Caiman latirostris* (Daudin, 1802) (Crocodylia, Alligatoridae) en la Formación Piquete (Plioceno-Pleistoceno Temprano) de la Provincia De Salta, Argentina: Implicancias Paleoambientales y Sistemáticas. *Ameghiniana* 50: 522–534.
- Baumel, J.J. 1993. Handbook of avian anatomy: nomina anatomica avium. Publications of the Nuttall Ornithological Club, Cambridge, 779 p.
- Baur, G. 1891. The pelvis of the Testudinata, with notes on the evolution of the pelvis in general. *Journal of Morphology* 4: 345–359.
- Baur, G. 1896. The Stegocephali: a phylogenetic study. *Anatomischer Anzeiger* 11: 657–673.
- Baur, G. 1897. Ueber die systematische Stellung der Microsaurier. *Anatomischer Anzeiger* 14: 148–151.
- Bellairs, A.D.A. y Kamal, A.M. 1981. The chondrocranium and the development of the skull in recent reptiles. *Biology of the Reptilia* 11: 1–264.
- Benson, R.B.J., Domokos, G., Várkonyi, P.L. y Reisz, R.R. 2011. Shell geometry and habitat determination in extinct and extant turtles (Reptilia: Testudinata). *Paleobiology* 37: 547–562. doi: 10.1666/10052.1
- Benton, M.J. y Clark, J.M. 1988. Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. En: M.J. Benton (Ed.), *The phylogeny and classification of the tetrapods, Volumen 1*. Systematics Association Special. Clarendon Press, Oxford, p. 295–338.
- Bocquentin-Villanueva, J.C. 1984. Un nuevo Nettosuchidae (Crocodylia, Eusuchia) proveniente da la Formación Urumaco (Mioceno Superior), Venezuela. *Ameghiniana* 21: 3–8.
- Bona, P. 2007. Una nueva especie de *Eocaiman* Simpson (Crocodylia, Alligatoridae) del Paleoceno inferior de Patagonia. *Ameghiniana* 44: 435–445.
- Bona, P. y Barrios, F. 2015. The Alligatoroidea of Argentina: an update of its fossil record. *Publicación Electrónica de la Asociación Paleontológica Argentina* 15: 143–158.

Bona, P., Degrange, F.J. y Fernández, M.S. 2012. Skull anatomy of the bizarre crocodylian *Mourasuchus nativus* (Alligatoridae, Caimaninae). *The Anatomical Record* 296: 227–239.

Bona, P. y Desojo, J. 2011. Osteology and cranial musculature of *Caiman latirostris* (Crocodylia: Alligatoridae). *Journal of Morphology* 272: 769–896.

Bona, P., Fernandez Blanco, M.V., Scheyer, T.M. y Foth, C. 2017. Shedding light on the taxonomic diversity of the south american miocene caimans: the status of *Melanosuchus fisheri* Medina, 1976 (Crocodylia, alligatorioidea). *Ameghiniana*. doi:10.5710/AMGH.08.06.2017.3103

Bona, P. y Paulina Carabajal, A. 2013. *Caiman gasparinae* sp. nov., a huge alligatorid (Caimaninae) from the late Miocene of Paraná, Argentina. *Alcheringa: An Australasian Journal of Palaeontology* 37: 462–473. doi:10.1080/03115518.2013.785335

Bona, P., Riff, D. y Brandoni de Gasparini, Z. 2013a. Late Miocene crocodylians from northeast Argentina: new approaches about the austral components of the Neogene South American crocodylian fauna. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 103: 551–570. doi: 10.1017/S175569101300042X

Bona, P., Riff, D. y Brandoni de Gasparini, Z. 2013b. Los Alligatoridae del Mioceno tardío de Argentina: el registro más austral de cocodrilos neógenos en América del Sur. En: J. Noriega, D. Brandoni (Eds.), *El Neógeno de la Mesopotamia Argentina*, Publicación Especial Asociación Paleontológica Argentina 14. Asociación Paleontológica Argentina, Buenos Aires, p. 84–96.

Bona, P., Starck, D., Galli, C., Gasparini, Z. y Reguero, M. 2014. *Caiman cf. latirostris* (Alligatoridae, Caimaninae) in the late Miocene Palo Pintado Formation, Salta Province, Argentina: paleogeographic and paleoenvironmental considerations. *Ameghiniana* 51: 26–36.

- Bonnan, M.F. 2004. Morphometric analysis of humerus and femur shape in Morrison sauropods: implications for functional morphology and paleobiology. *Paleobiology* 30: 444–470.
- Bonnan, M.F., Farlow, J.O. y Masters, S.L. 2008. Using linear and geometric morphometrics to detect intraspecific variability and sexual dimorphism in femoral shape in *Alligator mississippiensis* and its implications for sexing fossil archosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology* 28: 422–431.
- Bookstein, F.L. 1986. Size and shape spaces for landmark data in two dimensions. *Statistical Science* 1: 181–242.
- Bookstein, F.L. 1991. *Morphometric tools for landmark data: geometry and biology*. Cambridge University Press, New York, 455 p.
- Bookstein, F.L. 1997. Landmark methods for forms without landmarks: morphometrics of group differences in outline shape. *Medical Image Analysis* 1: 225–43.
- Bookstein, F.L., Chernoff, B., Elder, R.L., Humphries, J.M., Smith, G.R. y Strauss, R.E. 1985. *Morphometrics in evolutionary biology: the geometry of size and shape change, with examples from fishes*. Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Philadelphia, 277 p.
- Born, G. 1876. Zum Carpus und Tarsus der Saurier. *Morphologisches Jahrbuch* 2: 1–25.
- Born, G. 1880. Nachträge zu "Carpus und Tarsus". *Morphologisches Jahrbuch* 6: 61–78.
- Borteiro, C. 2005. [Abundancia, estructura poblacional y dieta de yacarés (*Caiman latirostris*: *Crocodylia*, *Alligatoridae*) en ambientes antrópicos del departamento de Artigas, Uruguay. Tesis de Maestría, Universidad de la República, Montevideo, 79 p. Inédita].
- Borteiro, C., Gutiérrez, F., Tedrosa, M. y Kolenc, F. 2008. Food habits of the broad-snouted Caiman (*Caiman latirostris*: *Crocodylia*, *Alligatoridae*) in northwestern Uruguay. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 1: 1–6.
- Botelho, J.F., Ossa-Fuentes, L., Soto-Acuña, S., Smith-Paredes, D., Nuñez-León, D., Salinas Saavedra, M., Ruiz-Flores, M. y Vargas, A.O. 2014. New Developmental Evidence Clarifies

the Evolution of Wrist Bones in the Dinosaur–Bird Transition. *PLoS Biology* 12: e1001957. doi:10.1371/journal.pbio.1001957

Boulenger, G.A. 1887. *Catalogue of the lizards in the British Museum (Natural History). Volumen 3*. Taylor and Francis, London, 153 p.

Bravard, A. 1858. *Monografía de los terrenos marinos terciarios del Paraná*. Imprenta del Registro Oficial, Paraná, 107 p.

Brazaitis, P. y Merritt, D.A. 1973. The identification of living crocodylians. *New York Zoological Society* 58: 59–105.

Brochu, C.A. 1992. [Ontogeny of the postcranium in Crocodylomorph Archosaurs. Master of Arts Thesis. Universidad de Texas, Austin, 341 p. Inédita].

Brochu, C.A. 1995. Heterochrony in the crocodylian scapulocoracoid. *Journal of Herpetology* 29: 464–468.

Brochu, C.A. 1997. Morphology, fossils, divergence timing, and the phylogenetic relationships of *Gavialis*. *Systematic Biology* 46: 479–522.

Brochu, C.A. 1999. Phylogenetics, taxonomy, and historical biogeography of Alligatoroidea. *Journal of Vertebrate Paleontology* 19: 9–100. doi:10.1080/02724634.1999.10011201

Brochu, C.A. 2000. Phylogenetic relationships and divergence timing of *Crocodylus* based on morphology and the fossil record. *Copeia* 2000: 657–673.

Brochu, C.A. 2001. Crocodylian snouts in space and time: phylogenetic approaches toward adaptive radiation. *American Zoologist* 41: 564–585.

Brochu, C.A. 2003. Phylogenetic approaches toward crocodylian history. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 31: 357–397. doi: 10.1146/annurev.earth.31.100901.141308

Brochu, C.A. 2004. Alligatorine phylogeny and the status of *Allognathosuchus* Mook, 1921. *Journal of Vertebrate Paleontology* 14: 857–873. doi: 10.1671/0272-4634(2004)024[0857:APATSO]2.0.CO;2

- Brochu, C.A. 2010. A new alligatorid from the lower Eocene Green River formation of Wyoming and the origin of caimans. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30: 1109–1126. doi:10.1080/02724634.2010.483569
- Brochu, C.A. 2011. Phylogenetic relationships of *Necrosuchus ionensis* Simpson, 1937 and the early history of caimanines. *Zoological Journal of the Linnean Society* 163: S228–S256. doi:10.1111/j.1096-3642.2011.00716.x
- Brochu, C.A. 2013. Phylogenetic relationships of Palaeogene ziphodont eusuchians and the status of *Pristichampsus* Gervais, 1853. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 103: 521–550.
- Broom, R. 1899. On the development and morphology of the marsupial shoulder-girdle. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh* 39: 749–770.
- Broom, R. 1912. The morphology of the coracoid. *Anatomischer Anzeiger* 41: 625–631.
- Burke, A.C. y Alberch, P. 1985. The development and homology of the chelonian carpus and tarsus. *Journal of Morphology* 186: 119–131.
- Busack, S.D. y Pandya, S. 2001. Geographic variation in *Caiman crocodilus* and *Caiman yacare* (Crocodylia: Alligatoridae): systematic and legal implications. *Herpetologica* 57: 294–312.
- Busbey, A.B. 1994. The structural consequences of skull flattening in crocodylians. En: J.J. Thomason (Ed.), *Functional morphology in vertebrate paleontology*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 173–192.
- Buscalioni, A.D., Ortega, F., Rasskin-Gutman, D. y Pérez-Moreno, B.P. 1997. Loss of carpal elements in crocodylian limb evolution: morphogenetic model corroborated by palaeobiological data. *Biological Journal of the Linnean Society* 62: 133–144.
- Camp, C.L. 1923. Classification of the lizards. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 48: 289–480.

Campos, Z., Llobet, A.Q., Piña, C.I. y Magnusson, W.E. 2010. Yacare caiman *Caiman yacare*. Crocodiles. En: S.C. Manolis, C. Stevenson (Eds.), *Crocodiles. Status Survey and Conservation Action Plan*. Crocodile Specialist Group, p. 23–28.

Campos Lima, F. 2010. [Desenvolvimento do esqueleto em embriões de *Caiman yacare* (Daudin 1802) (Crocodylia, Alligatoridae)]. Dissertação (mestrado). Faculdade de Medicina Veterinária, Universidad Federal de Uberlândia, Minas Gerais, Brasil, 107 p. Inédita].

Cardini, A., Diniz Filho, J.A.F., Polly, P.D. y Elton, S. 2010. Biogeographic analysis using geometric morphometrics: clines in skull size and shape in a widespread African arboreal monkey. En: A.M.T. Elewa (Ed.), *Morphometrics for nonmorphometricians*. Springer, Berlin, p. 191–217.

Carroll, R.L. y Baird, D. 1968. The Carboniferous amphibian *Tuditanus* (*Eosauravus*) and the distinction between microsaur and reptiles. *American Museum Novitates* 2337: 1–50.

Carvalho, A.L. 1951. Os jacarés do Brasil. *Arquivos do Museu Nacional* 42: 127–152.

Case, E.C. y Williston, S.W. 1913. Description of certain collections of bones referred to *Sphenacodon* Marsh. Permo-Carboniferous Vertebrates from New Mexico. *Carnegie Institution of Washington* 181: 61–70.

Cassini, G.H. y Vizcaíno, S.F. 2012. An approach to the biomechanics of the masticatory apparatus of Early Miocene (Santacrucian Age) South American ungulates (Astrapotheria, Litopterna, and Notoungulata): moment arm estimation based on 3D landmarks. *Journal of Mammalian Evolution* 19: 9–25.

Chamero Macho, B. 2011. [Patrones de modularidad en la evolución de arcosaurios: disparidad e integración morfológica en el post-cráneo de cocodrilos y aves. Tesis Doctoral, Universidad Autónoma de Madrid, 202 p. Inédita].

Chamero Macho, B., Buscalioni, A.D. y Marugán-Lobón, J. 2013. Pectoral girdle and forelimb variation in extant Crocodylia: the coracoid–humerus pair as an evolutionary module. *Biological Journal of the Linnean Society* 108: 600–618.

- Chiappe, L.M. 1988. Un nuevo *Caiman* (Crocodylia, Alligatoridae) de la Formación Tremembé (Oligoceno), Estado de São Paulo, Brasil, y su significado paleoclimático. *Paulacoutiana* 3: 49–66.
- Claessens, L.P.A.M. 1996. [*Dinosaur gastralia, morphology and function*. M.S. Thesis, Utrecht University, Utrecht, 176 p. Inédita].
- Claessens, L.P.A.M. 2004. Dinosaur gastralia; origin, morphology, and function. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24: 89–106.
- Claessens, L.P. y Vickaryous, M.K. 2012. The evolution, development and skeletal identity of the crocodylian pelvis: revisiting a forgotten scientific debate. *Journal of morphology* 273: 1185–1198.
- Clarac, F., Souter, T., Cubo, J., Buffrénil, V., Brochu, C.A. y Cornette, R. 2016. Does skull morphology constrain bone ornamentation? A morphometric analysis in the Crocodylia. *Journal of Anatomy* 229: 292–301.
- Clark, J.M. 1994. Patterns of evolution in Mesozoic Crocodyliformes. En: N.C. Fraser, H.D. Sues (Eds.), *The shadow of the dinosaurs: Early Mesozoic tetrapods*. Cambridge University Press, New York, p. 84–97.
- Clarke, S.F. 1891. The habits and embryology of the American alligator. *Journal of Morphology* 5: 181–214.
- Cleuren, J. y De Vree, F. 1992. Kinematics of the jaw and hyolingual apparatus during feeding in *Caiman crocodilus*. *Journal of Morphology* 212: 141–154.
- Cleuren, J. y De Vree, F. 2000. Feeding in crocodylians. En: K. Schwenk (Ed.), *Feeding*. Academic Press, San Diego, p 337–358.
- Cong, L.Y., Hou, L.H., Wu, X.C. y Hou, J.F. 1998. *The gross anatomy of Alligator sinensis Fauvel*. Science Press, Beijing, 388 p.
- Coulson, R.A. y Hernandez, T. 1983. Alligator metabolism studies on chemical reactions *in vivo*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Comparative Biochemistry* 74: 1–175.

Cuvier, G.L. 1807. Sur les différentes espèces de crocodiles vivans et sur leurs caractères distinctifs. *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle Paris* 10: 8–66.

Cuvier, G. 1824. *Recherches sur les ossemens fossiles: où l'on rétablit les caractères de plusieurs animaux dont les révolutions du globe ont détruit les espèces*. G. Dufour y E. d'Ocagne, París, 547 p.

Daniel, W.J.T. y McHenry, C. 2001. Bite force to skull stress correlation: modelling the skull of *Alligator mississippiensis*. En: G.C. Grigg, F. Seebacher, C.E. Franklin (Eds.), *Crocodylian Biology and Evolution*. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, p. 135–143.

Da Silveira, R. y Magnusson, W.E. 1999. Diets of spectacled and black caiman in the Anavilhanas Archipelago, Central Amazonia, Brazil. *Journal of Herpetology* 3: 181–192.

Daudin, F.M. 1802. *Histoire Naturelle, Générale et Particulière des Reptiles*. Tome Second. Dufart F., Paris, 452 p.

De Beer, G.R. 1937. *The development of the Vertebrate Skull*. The University of Chicago Press, Chicago & London, 555 p.

De Pinna, M.C.C. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics* 7: 367–394.

Delany, M.F. 1990. Late summer diet of juvenile American alligators. *Journal of Herpetology* 24: 418–421.

Delany, M.F. y Abercrombie, C.L. 1986. American alligator foods habits in northcentral Florida. *Journal of Wildlife Management* 50: 348–353.

Delany, M.F., Linda, S.B. y Moore, C.T. 1999. Diet and condition of American Alligators in 4 Florida lakes. *Proceedings of the Annual Conference of the Southeast Association of Fish and Wildlife Agencies* 53: 375–389.

Deraniyagala, P.E.P. 1939. *The tetrapod reptiles of Ceylon. Volumen 1. Testudines and crocodilians*. Colombo Museum, Dulau & Co, London, 412 p.

- Diefenbach, C.O.C. 1979. Ampullarid gastropod-staple food of *Caiman latirostris*? *Copeia* 1979: 162–163.
- Diefenbach, C.O.C. 1988. Thermal and feeding relations of *Caiman latirostris* (Crocodylia: Reptilia). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology* 89: 149–155.
- Dodson, P. 1975. Functional and ecological significance of relative growth in *Alligator*. *Journal of Zoology* 175: 315–355.
- Drake, A.G. y Klingenberg, C.P. 2008. The pace of morphological change: historical transformation of skull shape in St Bernard dogs. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 275: 71–76.
- Dryden, I.L. y Mardia, K.V. 1998. *Statistical Shape Analysis*. John Wiley & Sons, Chichester, 172 p.
- Dufeu, D.L. y Witmer, L.M. 2015. Ontogeny of the middle-ear air-sinus system in *Alligator mississippiensis* (Archosauria: Crocodylia). *PLoS ONE* 10: e0137060.
- Edgeworth, F.H. 1935. *The cranial muscles of vertebrates*. University Press, Cambridge, 493 p.
- Erickson, G.M., Gignac, P.M., Stepan, S.J., Lappin, A.K., Vliet, K.A., Brueggen, J.D., Inouye, B.D., Kledzik, D. y Webb, G.J.W. 2012. Insights into the ecology and evolutionary success of crocodylians reveals through bite-force and tooth-pressure experimentation. *PLoS ONE* 7: e31781.
- Erickson, G.M., Lappin, A.K. y Larson, P. 2005. Androgynous rex—The utility of chevrons for determining the sex of crocodylians and non-avian dinosaurs. *Zoology* 108: 277–286.
- Erickson, G.M., Lappin, A.K. y Vliet, K.A. 2003. The ontogeny of bite-force performance in American alligator (*Alligator mississippiensis*). *Journal of Zoology* 260: 317–327.
- Escobedo-Galván, A.H., Velasco, J.A., González-Maya, J.F. y Resetar, A. 2015. Morphometric analysis of the Rio Apaporis Caiman (Reptilia, Crocodylia, Alligatoridae). *Zootaxa* 4059: 541–554.

Ezcurra, M.D. y Butler, R.J. 2015. Taxonomy of the proterosuchid archosauriforms (Diapsida: Archosauromorpha) from the earliest Triassic of South Africa, and implications for the early archosauriform radiation. *Palaeontology* 58: 141–170.

Fabrezi, M. 2001. A survey of prepollex and prehallux variation in anuran limbs. *Zoological Journal of the Linnean Society* 131: 227–248.

Falster, D.S., Warton, D.I. y Wright, I.J. 2006. SMATR: standardised major axis tests and routines, version 2.0. Disponible en: <<http://www.bio.mq.edu.au/ecology/SMATR/>>.

Ferguson, M.W.J. 1985. Reproductive biology and embryology of the crocodylians. En: C. Gans, F. Billett, P.F.A. Maderson (Eds.), *Biology of the Reptilia. Volumen 14. Development* A. Academic Press, New York, p. 329–491.

Ferguson, M.W.J. 1987. Post-laying stages of embryonic development for crocodylians. En: G.J.W. Webb, S.C. Manolis, P.J. Whitehead (Eds), *Wildlife Management: Crocodiles and Alligators*. Surrey Beatty and Sons Pty Limited in association with the Conservation Commission of the Northern Territory, Sydney, p. 427–444.

Fernandez Blanco, M.V., Bona, P., Olivares, A.I. y Desojo, J.B. 2015. Ontogenetic variation in the skulls of *Caiman*: the case of *Caiman latirostris* and *Caiman yacare* (Alligatoridae, Caimaninae). *Herpetological Journal* 25: 65–73.

Fernandez Blanco, M.V., Cassini, G.H. y Bona, P. 2014. Variación morfológica craneana en *Caiman* (Alligatoridae, Caimaninae): estudio morfogeométrico de la ontogenia de las especies *Caiman latirostris* y *Caiman yacare*. *Revista de Ciencias Morfológicas* 16: 16–30.

Fitzinger, L.J. 1826. *Neue Classification der Reptilien nach ihren natürlichen Verwandtschaften nebst einer Verwandtschafts-Tafel und einem verzeichnisse der reptilian-sammlung des KK Zoologischen Museum's zu Wien*. Verlag von J.G. Heubner, Vienna, 66 p.

Flower, W.H. 1876. *An Introduction to the Osteology of the Mammalia: Being the Substance of the Course of Lectures Delivered at the Royal College of Surgeons of England in 1870*. Macmillan and Co., London, 344 p.

- Fortier, D.C. y Rincón, A.D. 2013. Pleistocene crocodylians from Venezuela, and the description of a new species of *Caiman*. *Quaternary International* 305: 141–148.
- Fortier, D.C., Souza-Filho, J.P., Guilherme, E., Maciente, A.A.R. y Schultz, C.L. 2014. A new specimen of *Caiman brevirostris* (Crocodylia, Alligatoridae) from the Late Miocene of Brazil. *Journal Vertebrate Paleontology* 34: 820–834. doi:10.1080/02724634.2014.838173
- Foth, C., Bona, P. y Desojo, J.B. 2015. Intraspecific variation in the skull morphology of the black Caiman *Melanosuchus niger* (Alligatoridae, Caimaninae). *Acta Zoologica (Stockholm)* 96: 1–13. doi: 10.1111/azo.12045
- Foth, C., Fernandez Blanco, M.V., Bona, P. y Scheyer, T.M. 2017. Cranial shape variation in jacarean caimanines (Crocodylia, Alligatoroidea) and its implications in the taxonomic status of extinct species: The case of *Melanosuchus fisheri*. *Journal of Morphology* 00: 1–15. doi: 10.1002/jmor.20769
- Fox, R.C. y Bowman, M.C. 1966. Osteology and relationships of *Captorhinus aguti* (Cope) (Reptilia: Captorhinomorpha). *The University of Kansas Paleontological Contributions, Vertebrata* 11: 1–79.
- Franzo, V.S. 2010. Estudo da fórmula vertebral do jacaré-açú (*Melanosuchus niger*). *Revista Científica Eletrônica de Medicina Veterinária* 14: 1–8.
- Frey, E. 1988. Das Tragsystem der Krokodile-eine biomechanische und phylogenetische analyse. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie A (Biologie)* 426: 1–60.
- Fuchs, H. 1915. Über den bau und die entwicklung des schädels der *Chelone imbricate*. Ein beitrag zur entwicklungsgeschichte und vergleichenden anatomie des wirbeltierschädels. Erster teil: das primordialskelett des neurocraniums und des kieferbogens. En: A. Voeltzkow (Ed.), *Reise in ostafrika in den jahren 1903-1905, wissenschaftliche ergebnisse*. Schweizerbart E, Stuttgart, p. 1–325.
- Fuchs, K. 1974. *Die Krokodilhaute*. Verlag ER., Darmstadt, 183 p.

Fürbringer, M. 1870. *Die Knochen und Muskeln der Extremitäten bei den schlangenähnlichen Sauriern: Vergleichend Anatomische Abhandlung*. Wilhelm Engelmann, Leipzig, 135 p.

Fürbringer, M. 1922. Das Zungenbein der Wirbeltiere, insbesondere der Reptilien und Vögel. *Abhandlungen der Heidelberg Akademie der Wissenschaften Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse* 11: 1–164.

Gasparini, Z. 1973. [Revisión de los Crocodylia (Reptilia) fósiles del territorio argentino. Su evolución, sus relaciones filogenéticas, su clasificación y sus implicancias estratigráficas. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, 169 p. Inédita].

Gasparini, Z. 1981. Los Crocodylia fósiles de la Argentina. *Ameghiniana* 18: 177–205.

Gatesy, J., DeSalle, R. y Wheeler, W. 1993. Alignment-ambiguous nucleotide sites and the exclusion of systematic data. *Molecular phylogenetics and evolution* 2: 152–157.

Gauthier, J.A., Kluge, A.G. y Rowe, T. 1988. The early evolution of the Amniota. En: M.J. Benton (Ed.), *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods. Volumen 1*. Clarendon Press, Oxford, p. 103–155.

Gavrilov, K. 1959. *Curso de Anatomía y Fisiología Comparada. IV: Esqueleto. Primera Parte*. Universidad Nacional de Tucumán. Escuela Universitaria de Ciencias Naturales, Tucumán, 119 p.

Gayon, J. 2000. History of the concept allometry. *American Zoologist* 40: 748–758.

Gegenbaur, C. 1864. *Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Erstes Heft. Carpus und Tarsus*. Wilhelm Engelmann, Leipzig, 127 p.

Gmelin, J. 1789. *Linnei Systema Naturae*. G.E. Beer, Leipzig, 1057 p.

Godoy, P.L. 2014. [Osteología e filogenia de dois Crocodyliformes fósseis *Aplestosuchus sordidus* do Cretáceo do Brasil e *Eocaiman cavernensis* do Eoceno da Argentina. Dissertation (mestrado), Universidade de São Paulo, São Paulo 94 p. Inédita].

Gold, M.E.L. 2011. *Cranial osteology and braincase morphometrics of Gavialis gangeticus: implications for crocodylian phylogenetics*. Master of Science Thesis. University of Iowa, Iowa, 90 p.

Gold, M.E.L., Brochu, C.A. y Norell, M.A. 2014. An expanded combined evidence approach to the *Gavialis* problem using geometric morphometric data from crocodylian braincases and eustachian systems. *PLoS ONE* 9: e105793. doi:10.1371/journal.pone.0105793

Goldby, F. 1925. The development of the columella auris in the Crocodylia. *Journal of Anatomy* 59: 301–325.

Goloboff, P.A. y Catalano, S.A. 2016. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. *Cladistics* 32: 221–238.

Goloboff, P.A., Farris, J.S. y Nixon, K.C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24: 774–786. doi:10.1111/j.1096-0031.2008.00217.x

Goodall, C. 1991. Procrustes methods in the statistical analysis of shape. *Journal of the Royal Statistical. Series B (Methodological)* 53: 285–339.

Goodrich, E.S. 1930. *Studies on the structure and development of vertebrates*. Macmillan, London, 837 p.

Göppert, E. 1900. Der Kehlkopf der amphibien und reptilian. II. Reptilien. *Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch* 28: 1–27.

Gorski, C. 1852. *Ueber das Becken der Saurier. Eine vergleichend-anatomische Abhandlung*. Zur Erlangung der Magister-Würde verfasst und mit Genehmigung einer hochverordneten physico-mathematischen Facultät der Kaiserlichen Universität zu Dorpat, 52 p.

Gorski, C. 1858. Einige Bemerkungen über die Beckenknochen der beschuppten Amphibien. *Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin* pp 382–389.

Gould, S.J. 1977. *Ontogeny and phylogeny*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, 501 p.

Gower, D.J. 1999. The cranial and mandibular osteology of a new rauisuchian archosaur from the Middle Triassic of southern Germany. *Stuttgarter Beitrage zur Naturkunde Serie B (Geologie und Palaeontologie)* 280: 1-49.

Grassé, P-P. 1975. *Traité de Zoologie. Anatomie, Systématique Biologie*. Masson, Paris, 1163 p.

Gray, J.E. 1844. *Catalogue of the tortoises, crocodiles and amphisbaenians in the collection of the British Museum*. Edward Newman, London, 80 p.

Grigg, G. y Gans, C. 1993. Morphology & physiology of the Crocodylia. En: C.J. Glasby, G.J.B. Ross, P.L. Beesley (Eds.), *Fauna of Australia. Volumen 2. Amphibia and Reptilia*. Australian Government Publishing Service, Canberra, p. 326–336.

Groombridge, B. 1987. The distribution and status of world crocodilians. En: G.J.W. Webb, S.C. Manolis, P.J. Whitehead (Eds.), *Wildlife Management: Crocodiles and Alligators*. Surrey Beatty and Sons Pty, Chipping Norton, p. 9–21.

Gunz, P., Mitteroecker, P., Neubauer, S., Weber, G.W. y Bookstein, F.L. 2009. Principles for the virtual reconstruction of hominin crania. *Journal of Human Evolution* 57: 48–62.

Hall, B.K. 2005. *Bones and cartilage: Developmental and evolutionary skeletal biology*. Elsevier Academic Press, USA, 736 p.

Hall, B.K. 2007. *Fins into limbs. Evolution, Development, and Transformation*. University of Chicago Press, Chicago and London, 434 p.

Hall, P.M. y Portier, K.M. 1994. Cranial morphometry of new Guinea Crocodiles (*Crocodylus novaeguineae*): Ontogenetic variation in relative growth of the skull and an assessment of its utility as a predictor of the sex and size of individuals. *Herpetological Monographs* 8: 203–225.

Hammer, Ø. y Harper, D.A.T. 2006. *Paleontological data analysis*. Blackwell Publishing, Malden, 368 p.

Hammer, Ø., Harper, D.A.T. y Ryan, P.D. 2001. Paleontological Statistics Software: Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 1–9.

- Hanson, F.B. 1920. The problem of the coracoid. *The Anatomical Record* 19: 327–345.
- Hastings, A.K., Bloch, J.I., Jaramillo, C.A., Rincon, A.F. y MacFadden, B.J. 2013. Systematics and biogeography of crocodylians from the Miocene of Panama. *Journal of Vertebrate Paleontology* 33: 239–263.
- Haughton, S. 1865. On the muscular anatomy of the leg of the crocodile. *The Annals and Magazine of Natural History* 16: 326–331.
- Haughton, S. 1868. On the muscular anatomy of the Alligator. *The Annals and Magazine of Natural History* 4: 282–292.
- Hay, O.P. 1930. *Second bibliography and catalogue of the fossil Vertebrata of North America*. Carnegie Institute of Washington Publication, Washington DC 1074 p.
- Higgins, G.M. 1923. Development of the primitive reptilian vertebral column, as shown by a study of *Alligator mississippiensis*. *American Journal of Anatomy* 31: 373–407.
- Hoffmann, C.K. 1876. Beiträge zur Kenntniss des Beckens der Amphibien un Reptilien. *Niederländisches Archiv für Zoologie* 3: 143–194.
- Hofstetter, R. y Gasc, J.-P. 1969. Vertebrae and ribs of modern reptiles. En: C. Gans, Ad'A. Bellairs, T.S. Parsons (Eds), *Biology of the Reptilia. Volumen 1. Morphology A*. Academic Press, London and New York, p. 201–310.
- Holliday, C.M. y Witmer, L.M. 2007. Archosaur adductor chamber evolution: integration of musculoskeletal and topological criteria in jaw muscle homology. *Journal of Morphology* 268: 457–484.
- Holliday, C.M. y Witmer, L.M. 2009. The epipterygoid of crocodyliforms and its significance for the evolution of the orbitotemporal region of eusuchians. *Journal of Vertebrate Paleontology* 29: 715–733.
- Holmgren, N. 1933. On the origin of the tetrapod limb. *Acta Zoologica* 14: 185–295.
- Howes, G.B. 1887. The morphology of the mammalian coracoid. *Journal of Anatomy and Physiology* 21: 190–199.

Howes, G.B. 1893. On the coracoid of the terrestrial Vertebrata. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1893: 585–592.

Hrbek, T., Vasconcelos, W.R., Rebelo, G. y Farias, I.P. 2008. Phylogenetic relationships of South American alligatorids and the *Caiman* of Madeira River. *Journal of Experimental Zoology* 309: 588–599.

Hua, S., Buffetaut, E., Legall, C. y Rogron, P. 2007. *Oceanosuchus boecensis* n. gen, n. sp., a marine pholidosaurid (Crocodylia, Mesosuchia) from the Lower Cenomanian of Normandy (western France). *Bulletin de la société géologique de France* 178: 503–513.

Hutton, J.M. 1987. Growth and feeding ecology of the Nile crocodile *Crocodylus niloticus* at Ngezi, Zimbabwe. *Journal of Animal Ecology* 56: 25–38.

Huxley, J. 1972. *Problems of relative growth*. Dover Publications, Inc., Nueva York, 276 p.

Iordansky, N.N. 1964. The jaw muscles of the crocodiles and some relating structures of the crocodylian skull. *Anatomischer Anzeiger* 115: 256–280.

Iordansky, N.N. 1973. The skull of the Crocodylia. En: C. Gans, T.S. Parsons (Eds), *Biology of the Reptilia. Volumen 4. Morphology D*. Academic Press London and New York, p. 201–260.

Iungman, J., Piña, C.I. y Siroski, P. 2008. Embryological development of *Caiman latirostris* (Crocodylia: Alligatoridae). *Genesis* 46: 401–417.

Jackson, D.A. 1993. Stopping rules in principal components analysis: a comparison of heuristical and statistical approaches. *Ecology* 74: 2204–2214.

Joaquín, L. del V. 2008. [Análisis comparativo y descriptivo de embriones de *Caiman latirostris*, *Yacaré overo*, y *C. yacare*, *Yacaré negro* (Reptilia, Alligatoridae). Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, 50 p. Inédita].

Jungers, W.L., Falsetti, A.B. y Wall, C.E. 1995. Shape, relative size, and size-adjustments in morphometrics. *American Journal of Physical Anthropology* 38: 137–161.

Kälin, J.A. 1929. Über den Brustschulterapparat der Krokodile. *Acta Zoologica* 10: 343–399.

- Kendall, D.G. 1977. The diffusion of shape. *Advances in Applied Probability* 9: 428–430.
- Kendall, D.G. 1986. [Size and shape spaces for landmark data in two dimensions]: comment. *Statistical Science* 1: 222–226.
- King, F.W. y Burke, R.L. 1989. *Crocodylian, tuatara and turtle species of the world. A taxonomic geographic reference*. Association Systematics Collections, Washington DC, 216 p.
- Klein, G.F. 2016. *Skeletal anatomy of Alligator and comparison with Thecachamps*. Calvert Marine Museum, Maryland, 70 p.
- Klembara, J. 1991. The cranial anatomy of early ontogenetic stages of *Alligator mississippiensis* (Daudin, 1802) and the significance of some of its cranial structures for the evolution of tetrapods. *Palaeontographica Abteilung* 215: 103–171.
- Klembara, J. 1993. The parasphenoid and associated dermal structures of the parabasisphenoid of *Alligator mississippiensis* (Daudin, 1802). *Palaeontographica Abteilung* 228: 143–164.
- Klembara, J. 2001. Postparietal and prehatching ontogeny of the supraoccipital in *Alligator mississippiensis* (Archosauria, Crocodylia). *Journal of Morphology* 249: 147–153.
- Klingenberg, C.P. 1998. Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny. *Biological Reviews* 73: 79–123.
- Klingenberg, C.P. 2009. Morphometric integration and modularity in configurations of landmarks: tools for evaluating a priori hypotheses. *Evolution & Development* 11: 405–421. doi: 10.1111/j.1525-142X.2009.00347.x
- Klingenberg, C.P. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources* 11: 353–357. doi: 10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x
- Klingenberg, C.P. y Marugán-Lobón, J. 2013. Evolutionary covariation in geometric morphometric data: analyzing integration, modularity, and allometry in a phylogenetic context. *Systematic Biology* 62: 591–610.

- Kundrát, M. 2009. Primary chondrification foci in the wing basipodium of *Struthio camelus* with comments on interpretation of autopodial elements in Crocodylia and Aves. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 312: 30–41.
- Lang, J.W. 1987. Crocodylian behaviour: implications for management. En: G.J.W. Webb, S.C. Manolis, P.J. Whitehead (Eds.), *Wildlife management: crocodiles and alligators*. Surrey Beatty, Sydney, p. 273–294.
- Langston, W. 1965. *Fossil crocodylians from Colombia and the Cenozoic history of the Crocodylia in South America*. University of California Press, Berkeley and Los Angeles, 157 p.
- Larriera, A. 1991. Cría en granjas: una alternativa de manejo para los caimanes argentinos. (Revisión Bibliográfica). *Revista Argentina Producción Animal* 11: 479–484.
- Larriera, A. 1995. Áreas de nidificación y momento óptimo de cosecha de huevos de *Caiman latirostris* en Santa Fe, Argentina. En: A. Larriera, L.M. Verdade (Eds.), *La conservación y el manejo de caimanes y cocodrilos de América Latina 1*. Fundación Banco Bica, Santo Tomé, p. 221–232.
- Larriera, A. y del Barco, D. 1992. Observaciones sobre el crecimiento de *Caiman latirostris* (Daudin 1802), nacidos en cautiverio (Reptilia Alligatoridae). *Acta Zoologica Lilloana* 41: 329–339.
- Larriera, A. e Imhof, A. 2000. Proyecto Yacaré, Santa Fe, Argentina: a sustainable use proposal. En: *Crocodyles. Proceedings of the 15th Working Meeting of the IUCN-SSC-Crocodyle Specialist Group-The World Conservation Union*. Gland, Switzerland and Cambridge, p. 311–313.
- Larriera, A. e Imhof, A. 2006. Proyecto yacaré. Cosecha de huevos para cría en granjas del género *Caiman* en la Argentina. En: M.L. Bolkovic, D. Ramadori (Eds.), *Manejo de Fauna Silvestre en la Argentina. Programas de uso sustentable*. Dirección de Fauna Silvestre, Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, Buenos Aires, p. 51–64.
- Larriera, A., Imhof, A. y Siroski, P. 2008. Estado actual de los programas de conservación y manejo del género *Caiman* en Argentina. En: J. Castroviejo, J. Ayarzagüena, A. Velasco

(Eds.), *Contribución al Conocimiento del Género Caiman de Sudamérica*. Publicación de la Asociación Amigos de Doñana, Sevilla, p. 141–180.

Larson, P.L. 1994. *Tyrannosaurus* sex. En: *Dino* G.D. Rosenberg, D.L. Wolberg (Eds.), *Fest. The Paleontological Society Special Publication 7*. The Paleontological Society, Knoxville, p. 139–155.

Larson, P.L. 1998. The theropod reproductive system. *Gaia* 15: 389–397.

Larson, P.L. 2002. *Rex Appeal: the amazing story of Sue, the dinosaur that changed science, the law, and my life*. Invisible Cities Press, Montpelier, 384 p.

Larson, P.L. y Frey, E. 1992. Sexual dimorphism in the abundant Upper Cretaceous theropod, *Tyrannosaurus rex*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 12: 38A.

Legendre, P. y Legendre, L. 1998. *Numerical ecology*. Elsevier, Amsterdam, 852 p.

Leydig, F. 1872. *Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier*. Lauppschen Buchhndlung, Tübingen, 284 p.

Li, Z. y Clarke, J.A. 2015. New insight into the anatomy of the hyolingual apparatus of *Alligator mississippiensis* and implications for reconstructing feeding in extinct archosaurs. *Journal of Anatomy* 227: 45–61.

Liem, K.F., Bemis, W.E., Walker, W.F. y Grande, L. 2001. *Functional anatomy of the vertebrates: an evolutionary perspective*. Thomson Brooks/Cole, Philadelphia, 703 p.

Linnaeus, C. 1758. *Systema Naturae per regna trio naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I. Laurentii Salvii*, Estocolmo, 824 p.

Lleonart, J., Salat, J. y Torres, G.J. 2000. Removing allometric effects of body size in morphological analysis. *Journal of Theoretical Biology* 205: 85–93.

Lockwood, C.A., Lynch, J.M. y Kimbel, W.H. 2002. Quantifying temporal bone morphology of great apes and humans: an approach using geometric morphometrics. *Journal of Anatomy* 201: 447–464.

- Lydekker, R. 1888. *Catalogue of the Fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History). Part 1*. Taylor and Francis, London, 309 p.
- Lydekker, R. 1893. Note on the coracoidal element in adult sloths, with remarks on its homology. *Proceedings of the Zoological Society of London* 1893: 172–174.
- Magnusson, W.E. y Taylor, J.A. 1980. A description of developmental stages in *Crocodylus porosus*, for use in aging eggs in the field. *Australian Wildlife Research* 7: 479–485.
- Magnusson, W.E., Da Silva, E.V. y Lima, A.P. 1987. Diets of Amazonian crocodilians. *Journal of Herpetology* 21: 85–95.
- Marcus, L.F. 1990. *Traditional morphometrics*. En: F.J. Rohlf, F.L. Bookstein (Eds.), *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop*. Special Publication Number 2. The University of Michigan Museum of Zoology, Michigan, p. 77–122.
- McHenry, C.R., Clausen, P.D., Daniel, W.J.T., Meers, M.B., Pendharkar, A. 2006. Biomechanics of the rostrum in crocodilians: a comparative analysis using finite element modeling. *The Anatomical Record Part A* 288: 827–849.
- Medem, F. 1981. *Los Crocodylia de Sur América. Volumen 1. Los Crocodylia de Colombia*. Colciencias, Bogotá, 199 p.
- Medem, F. 1983. *Los Crocodylia de Sur América. Volumen 2*. Colciencias, Bogotá, 270 p.
- Medina, C.J. 1976. Crocodilians from the Late Tertiary of Northwestern Venezuela: *Melanosuchus fisheri* sp. nov. *Breviora* 438: 1–14.
- Meek, A. 1911. On the morphogenesis of the head of the crocodile (*Crocodylus porosus*). *Journal of Anatomy and Physiology* 45: 357–377.
- Meek, A. 1893. On the occurrence of a Jacobson's organ, with notes on development of nasal cavity, lachrymal duct, and harderian gland in *Crocodylus porosus*. *Journal of Anatomy and Physiology* 27: 151–160.

Melo, M.T.Q. 2002. Dieta do *Caiman latirostris* no Sul do Brasil. En: L.M. Verdade, A. Larriera (Eds.), *La conservación y el manejo de caimanes y cocodrilos de América Latina. Volumen 2*. CN Editoria, São Paulo, p. 116–125.

Mertens, R. 1943. Die recenten krokodile des natur-museums Senckenberg. *Senckenbergiana* 26: 252–312.

Metzger, K.A., Daniel, W.J.T. y Ross, C.F. 2005. Comparison of beam theory and finite element analysis with in vivo bone strain data from the alligator cranium. *The Anatomical Record Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology* 283: 331–348.

Miall, L.C. 1878. *The skull of the Crocodile. A manual for students. Studies in comparative Anatomy I*. Macmillan, London, 50 p.

Mitteroecker, P., Gunz, P., Bernhard, M., Schaefer, K. y Bookstein, F.L. 2004. Comparison of cranial ontogenetic trajectories among great apes and humans. *Journal of Human Evolution* 46: 679–698.

Molnar, J.L., Pierce, S.E. y Hutchinson, J.R. 2014. An experimental and morphometric test of the relationship between vertebral morphology and joint stiffness in Nile crocodiles (*Crocodylus niloticus*). *Journal of Experimental Biology* 217: 758–768. doi:10.1242/jeb.089904

Monteiro, L.R., Cavalcanti, M.J., Sommer, H.J.S. 1997. Comparative ontogenetic shape changes in the skull of *Caiman* species (Crocodylia, Alligatoridae). *Journal of Morphology* 231: 53–62.

Monteiro, L.R. y Lessa, L.G. 2000. Comparative analysis of cranial suture complexity in the genus *Caiman* (Crocodylia, Alligatoridae). *Revista Brasileira de Biologia* 60: 689–694.

Monteiro, L.R. y Soares, M.A. 1997. Allometric analysis of the ontogenetic variation and evolution of the skull in *Caiman Spix, 1825* (Crocodylia, Alligatoridae). *Herpetologica* 53: 62–69.

Mook, C.C. 1921. Skull characters of recent Crocodylia, with notes on the affinities of the recent genera. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 44: 123–268.

Mook, C.C. 1921. The dermo-supraoccipital bone in the Crocodilia. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 44: 101–103.

Mosimann, J.E. y James, F.C. 1979. New statistical methods for allometry with application to Florida red-winged blackbirds. *Evolution* 33: 444–459.

Müller, F. 1965. Zur Morphogenese des Ductus nasopharyngeus und des sekundären Gaumendaches bei den Crocodilia. *Revue Suisse de Zoologie* 72: 647–652.

Müller, F. 1967. Zur embryonalen Kopfwicklung von *Crocodylus cataphractus* Cuvier. *Revue Suisse de Zoologie* 74:189–294.

Müller, G.B. y Alberch, P. 1990. Ontogeny of the limb skeleton in *Alligator mississippiensis*: developmental invariance and change in the evolution of archosaur limbs. *Journal of Morphology* 203: 151–164.

Muñoz, N.A., Cassini, G.H., Candela, A.M. y Vizcaíno, S.F. 2017. Ulnar articular surface 3-D landmarks and ecomorphology of small mammals: A case of study in two Early Miocene typotheres (Notoungulata) from Patagonia. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 106: 315–323.

Nash, D. 1975. The morphology and relationships of a crocodilian *Orthosuchus strombergi* from the Upper Trias of Lesotho. *Annals of the South African Museum* 67: 227–329.

Neff, N.A. y Marcus, L.F. 1980. *A survey of multivariate methods for systematics*. American Museum of Natural History Press, New York, 243 p.

Neill, W.T. 1971. *The last of the ruling reptiles: alligators, crocodiles and their kin*. Columbia University Press, New York, 486 p.

Nesbitt, S.J., Turner, A.H. y Weinbaum, J.C. 2012. A survey of skeletal elements in the orbit of Pseudosuchia and the origin of the crocodylian palpebral. *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 103: 365–381.

Nguyen, V.S., Ho, T.C. y Nguyen, Q.T. 2009. *Herpetofauna of Vietnam*. Chimaira, Germany, 768 p.

- Noble, G.K. 1931. *The Biology of the Amphibia*. McGraw-Hill, New York, 577 p.
- Norell, M.A. 1988. [*Cladistic approaches to paleobiology as applied to the phylogeny of alligatorids*. PhD Thesis, Yale University, New Haven, 272 p., Inédita].
- Oaks, J.R. 2011. A time-calibrated species tree of Crocodylia reveals a recent radiation of the true crocodiles. *Evolution* 65: 3285–3297. doi: 10.1111/j.1558-5646.2011.01373.x
- Okamoto, K.W., Langerhans, R.B., Rashid, R. y Amarasekare, P. 2015. Microevolutionary patterns in the common caiman predict macroevolutionary trends across extant crocodylians. *Biological Journal of the Linnean Society* 116: 834–846.
- Parker, W.K. 1868. *A monograph on the structure and development of the shoulder girdle and sternum in the Vertebrata*. Ray Society, London, 237 p.
- Parker, W.K. 1882a. On the structure and development of the skull in the Crocodylia. *Journal of Zoology* 11: 263–310.
- Parker, W.K. 1882b. On the development of the crocodylian skull. *Nature* 26: 252–254.
- Peabody, F.E. 1951. The origin of the astragalus of reptiles. *Evolution* 5: 339–344.
- Pearcy, A. y Wijtten, Z. 2011. A morphometric analysis of crocodylian skull shapes. *Herpetological Journal* 21: 213–218.
- Peterka, M., Sire, J.Y., Hovorakova, M., Prochazcka, J., Fougereol, L., Peterkova, R. y Viriot, L. 2010. Prenatal development of *Crocodylus niloticus niloticus* Laurenti, 1768. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 314: 353–368.
- Pierce, S.E., Angielczyk, K.D. y Rayfield, E.J. 2008. Patterns of morphospace occupation and mechanical performance in extant crocodylian skulls: a combined geometric morphometric and finite element modeling approach. *Journal of Morphology* 269: 840–864.
- Pinheiro, A.E.P., Fortier, D.C., Pol, D., Campos, D.A., Bergqvist, L.P. 2013. A new *Eocaiman* (Alligatoridae, Crocodylia) from the Itaboraí Basin, Paleogene of Rio de Janeiro, Brazil. *Historical Biology* 25: 327–337.

- Piña, C.I. y Donayo, P. 2000. Temperature-dependent sex determination in *Caiman latirostris*: Research update. *Crocodyles. Proceedings of the 15th Working Meeting of the IUCN-SSC-Crocodile Specialist Group-The World Conservation Union*. Gland, Switzerland and Cambridge, p. 505–510.
- Piña, C., Finck, C.V. y Amavet, P. 1996. Grow rates of *Caiman latirostris* under two different diets. *Crocodyles. Proceedings of the 13th Working Meeting of the IUCN-SSC Crocodile Specialist Group*. Gland, Switzerland p. 284–289.
- Piña, C.I., Larriera, A. y Cabrera, M. 2003. Effect of incubation temperature on incubation period, sex ratio, hatching success, and survivorship in *Caiman latirostris* (Crocodylia, Alligatoridae). *Journal of Herpetology* 37: 199–202.
- Piña, C.I., Larriera, A. y Siroski, P. 2004. Cocodrilos en la Región Litoral: especies, distribución geográfica, modo de vida. *Miscelánea* 12: 317–322.
- Piña, C.I., Simoncini, M. y Larriera, A. 2004. Effects of two different incubation media on hatching success, body mass, and length in *Caiman latirostris*. *Aquaculture* 246: 161–165.
- Piña, C.I., Siroski, P., Príncipe, G. y Simoncini, M. 2010. Populations Status of *Caiman yacare* and *Caiman latirostris* in North Argentina. *Crocodylia* 1: 1–5.
- Piras, P., Buscalioni, A.D., Teresi, L., Raia, P., Sansalone, G., Kotsakis, T. y Cubo, J. 2014. Morphological integration and functional modularity in the crocodylian skull. *Integrative Zoology* 9: 498–516.
- Piras, P., Colangelo, P., Adams, D.C., Buscalioni, A., Cubo, J., Kotsakis, T., Meloro, C. y Raia, P. 2010. The *Gavialis-Tomistoma* debate: the contribution of skull ontogenetic allometry and growth trajectories to the study of crocodylian relationships. *Evolution & Development* 12: 568–579.
- Piras, P., Teresi, L., Buscalioni, A.D., Cubo, J. 2008. The shadow of forgotten ancestors differently constrains the fate of Alligatoroidea and Crocodyloidea. *Global Ecology and Biogeography* 18: 30–40.

- Poe, S. 1996. Data set incongruence and the phylogeny of crocodylians. *Systematic Biology* 45: 393–414.
- Pol, D., Leardi, J.M., Lecuona, A. y Krause, M. 2012. Postcranial anatomy of *Sebecus icaeorhinus* (Crocodyliformes, Sebecidae) from the Eocene of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 32: 328–354.
- Poletta, G.L. 2011. [Monitoreo de daño inducido por plaguicidas en *Caiman latirostris* (Yacaré overo) como organismo centinela de los humedales de Argentina. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires, 229 p., Inédita]
- Pooley, A.C. 1992. Dieta y hábitos alimentarios. En: C.A. Ross, S. Garnett (Eds.), *Cocodrilos y caimanes*. Encuentro Editorial, Barcelona, p. 76–91.
- Pooley, A.C. y Gans, C. 1976. The Nile crocodile. *Scientific American* 234: 114–124.
- Powell, J.S. 2000. [Sexual dimorphism in archosaurs: a phylogenetic, morphological, and morphometric approach. Ph.D. Dissertation, George Washington University, Washington DC, 470 p., Inédita].
- Prado, W.S. 2005. Aspectos poblacionales de *Caiman latirostris* y *Caiman yacare* en relación a su hábitat en el Chaco Oriental. *Proceedings de la 5ª Reunión Regional de América Latina y el Caribe del Grupo de Especialistas en Cocodrilos (CSG/ SSC/ IUCN)*, Santa Fe, Argentina, p. 284–314.
- Prado, W.S., Piña, C.I. y Waller, T. 2012. Categorización del estado de conservación de los caimanes (yacarés) de la República Argentina. *Cuadernos de Herpetología* 26: 403–410.
- R Development Core Team. 2011. R: A language and environment for statistical computing. The R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- R Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.Rproject.org/>.

R Development Core Team. 2017. R: A language and environment for statistical computing, software. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>

Reese, A.M. 1915. *The alligator and its allies*. GP Putnam and Sons, New York, 358 p.

Rieppel, O. 1993a. Studies on skeleton formation in reptiles. V. Patterns of ossification in the skeleton of *Alligator mississippiensis* Daudin (Reptilia, Crocodylia). *Zoological Journal of the Linnean Society* 109: 301–325.

Rieppel, O. 1993b. Studies on Skeleton Formation in Reptiles. IV. The Homology of the Reptilian (Amniote) Astragalus Revisited. *Journal of Vertebrate Paleontology* 13: 31–47.

Rieppel O. y Zaher, H. 2001. The development of the skull in *Acrochordus granulatus* (Schneider) (Reptilia: Serpentes), with special consideration of the otico-occipital complex. *Journal of Morphology* 249: 252–266.

Riff, D., Souza, R.G., Cidade, G.M., Martinelli, A.G. y Souza Filho, J.P. 2012. Crocodilomorfos: a maior diversidade de répteis fósseis do Brasil. *Terræ* 9: 12–40.

Rohlf, F.J. 1990. Rotational fit (Procrustes) Methods. En: F.J. Rohlf, F.L. Bookstein (Eds), *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop*. University of Michigan Museum of Zoology, Michigan, p. 227–236.

Rohlf, F.J. 1999. Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent spaces. *Journal of Classification* 16: 197–223.

Rohlf, F.J. 2000. Statistical power comparisons among alternative morphometric methods. *American Journal of Physical Anthropology* 111: 463–478.

Rohlf, F.J. 2004. *tpsUtil, file utility program, version 1.26*. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, New York.

Rohlf, F.J. 2005. *tpsDig, digitize landmarks and outlines, version 2.05*. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brooks, New York.

- Rohlf, F.J. y Marcus, L.F. 1993. A revolution in morphometrics. *TRENDS in Ecology and Evolution* 8: 129–32.
- Rohlf, F.J. y Slice, D.E. 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology* 39: 40–59.
- Romer, A.S. 1922. The comparison of mammalian and reptilian coracoids. *The Anatomical Record* 24: 39–47.
- Romer, A.S. 1956. *Osteology of the reptiles*. The University of Chicago Press, Chicago & London, 772 p.
- Romer, A.S. y Price, L.W. 1940. Review of the Pelycosauria. *Geological Society of America Special Papers* 28: 1–534.
- Rovereto, C. 1912. Los cocodrilos fósiles en las capas del Paraná. *Anales del Museo Nacional de Historia Natural de Buenos Aires* 22: 339–368.
- Rusconi, C. 1937. Nuevo aligatorio del Paleoceno Argentino. *Boletín Paleontológico de Buenos Aires* 8: 1–5.
- Salas-Gismondi, R., Antoine, P.-O., Baby, P., Brusset, S., Benammi, M., Espurt, N., de Franceschi, D., Pujos, F., Tejada, J. y Urbina, M. 2007. Middle Miocene crocodiles from the Fitzcarrald Arch, Amazonian Peru. En: E. Díaz-Martínez, I. Rábano (Eds.), *4<sup>o</sup> European Meeting on the Palaeontology and Stratigraphy of Latin America. Cuadernos del Museo Geominero* 8. Instituto Geológico y Minero de España, Madrid, p.355–360.
- Salas-Gismondi, R., Flynn, J., Baby, P., Tejada-Lara, J.V., Claude, J. y Antoine, P.O. 2016. A new 13 Million year old gavialoid crocodylian from proto-Amazonian mega-wetlands reveals parallel evolutionary trends in skull shape linked to longirostry. *PLoS ONE* 11: e0152453. doi: 10.1371/journal.pone.0152453
- Salas-Gismondi, R., Flynn, J., Baby, P., Tejada-Lara, J.V., Wesselingh, F.P. y Antoine, P.O. 2015. A Miocene hyperdiverse crocodylian community reveals peculiar trophic dynamics in proto-Amazonian mega-wetlands. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 282: 20142490. doi:10.1098/rspb.2014.2490

- Salisbury, S.W. y Willis, P.M.A. 1996. A new crocodylian from the Early Eocene of southeastern Queensland and a preliminary investigation of the phylogenetic relationships of crocodyloids. *Alcheringa* 20: 179–226.
- Schaeffer, B. 1941. The morphological and functional evolution of the tarsus in amphibians and reptiles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 78: 395–472.
- Scheyer, T.M., Aguilera, O.A., Delfino, M., Fortier, D.C., Carlini, A.A., Sánchez, R., Carrillo-Briceño, J.D., Quiroz, L. y Sánchez-Villagra, M.R. 2013. Crocodylian diversity peak and extinction in the late Cenozoic of the northern Neotropics. *Nature Communications* 4: 1907. doi:10.1038/ncomms2940
- Scheyer, T.M. y Delfino, M. 2016. The late Miocene caimanine fauna (Crocodylia: Alligatoroidea) of the Urumaco Formation, Venezuela. *Palaeontologia Electronica* 19: 1–57.
- Schlager, S. 2016. Morpho: Calculations and Visualisations Related to Geometric Morphometrics. R package version 2.4.1.1. <https://CRAN.R-project.org/package=Morpho>
- Schneider, J.G. 1801. *Historiae amphibiorum naturalis et literariae. Fasciculis secundus: continens crocodios, scincos, charnaesauras, boas, pseudoboas, elapes, angues, arnphisbaenaset caecilias*. Fried. Frommanni, Jenae, 374 p.
- Schoch, R.R. 2007. Osteology of the small archosaur *Aetosaurus* from the Upper Triassic of Germany. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen* 246: 1–35.
- Schumacher, G.H. 1973. The head muscles and hyolaryngeal skeleton of turtles and crocodilians. *Biology of the Reptilia* 4: 101–200.
- Sedlmayr, J.C. 2002. [Anatomy, evolution, and functional significance of cephalic vasculature in Archosauria. Ph.D. dissertation. Faculty of the College of Arts and Sciences of Ohio University, Ohio, 398 p., Inédita].
- Seeley, H.G. 1887. On the bone in the Crocodilia which is commonly regarded as the os pubis, and its representative among the extinct Reptilia. *Proceedings of the Royal Society of London* 43: 235–242.

- Segura, V. 2015. A three-dimensional skull ontogeny in the bobcat (*Lynx rufus*) (Carnivora: Felidae): a comparison with other carnivores. *Canadian Journal of Zoology* 93: 225–237.
- Segura, V., Cassini, G.H. y Prevosti, F.J. 2017. Three-dimensional cranial ontogeny in pantherines (*Panthera leo*, *P. onca*, *P. pardus*, *P. tigris*; Carnivora:, Felidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 120: 210–227.
- Segura, V., Prevosti, F.J. y Cassini, G.H. 2013. Cranial ontogeny in the Puma lineage, *Puma concolor*, *Herpailurus yagouaroundi*, and *Acinonyx jubatus* (Carnivora: Felidae): a three-dimensional geometric morphometric approach. *Zoological Journal of the Linnean Society* 169: 235–250.
- Sewertzoff, A.N. 1908. Studien iiber die Entwicklung der Muskeln, Nerven und des Skeletts der Extremitiiten der niederen Tetrapoda. *Bulletin de la Societe Imperiale des Naturalistes de Moscou, N.S.* 21: 1-430.
- Shiino, K. 1914. Studien zur Kenntnis des Wirbeltierkopfes. *Anatomy and Embryology* 50: 253–382.
- Simpson, G.G. 1933 A new crocodylian from the *Notostylops* beds of Patagonia. *American Museum Novitates* 623: 1–9.
- Simpson, G.G. 1937. An ancient eusuchian crocodile from Patagonia. *American Museum Novitates* 965: 1–20.
- Singleton, M. 2002. Patterns of cranial shape variation in the Papionini (Primates: Cercopithecinae). *Journal of Human Evolution* 42: 547–578.
- Souza-Filho, J.P. 1987. *Caiman brevisrostris* sp. nov., um novo Alligatoridae da Formação Solimões (Pleistoceno) do Estado do Acre, Brasil. *10º Congresso Brasileiro de Paleontologia* (Rio de Janeiro), *Anais*: 173–180.
- Spix, J.B. 1825. *Animalia nova sive Species novae lacertarum quas in itinere per Brasiliam annis MDCCCXVII–MDCCCXX jussu et auspiciis Maximiliani Josephi I. Bavariae Regis suscepto collegit et descripsit Dr. J. B. de Spix*. Typis Franc. Seraph. Hübschmanni, Monachii, 26 p.

- Stayton, C.T. 2005. Morphological evolution of the lizard skull: A geometric morphometric survey. *Journal of Morphology* 263: 47–59.
- Steiner, H. 1934. Ueber die embryonale Hand-und Fuss-Skelett-Anlage bei den Crocodiliern, sowie über ihre Beziehungen zur Vogel-Flügelanlage und zur ursprünglichen Tetrapoden-Extremität. *Revue Suisse de Zoologie* 41: 383–396.
- Sternberg, C.M. 1933. A new *Ornithomimus* with complete abdominal cuirass. *Canadian Field Naturalist* 47: 79–83.
- Sundberg, P. 1989. Shape and size-constrained principal components analysis. *Systematic Zoology* 38: 166–168.
- Swofford, D.L. y Maddison, W.P. 1987. Reconstructing ancestral character states under Wagner parsimony. *Mathematical Biosciences* 87: 199–229.
- Taylor, J.A. 1979. The foods and feeding habits of subadult *Crocodylus porosus* Schneider in northern Australia. *Australian Wildlife Research* 6: 347–359.
- Taylor, W.R. y Van Dyke, G.C. 1985. Revised procedures for staining and clearing small fishes and other vertebrates for bone and cartilage study. *Cybium* 9: 107–119.
- Thorbjarnarson, J.B. 1990. Notes on the feeding behavior of the gharial (*Gavialis gangeticus*) under semi-natural conditions. *Journal of Herpetology* 24: 99–100.
- Thorbjarnarson, J.B. 1993. Fishing behavior of spectacled caiman in the Venezuelan Llanos. *Copeia* 1993: 1166–1171.
- Thorbjarnarson, J.B. 2010. Black Caiman *Melanosuchus niger*. En: S.C. Manolis, C. Stevenson (Eds.), *Crocodiles. Status Survey and Conservation Action Plan. Third Edition*. Crocodile Specialist Group, Darwin, p. 29–39.
- Toro Ibacache, M.V., Manriquez Soto, G. y Suazo Galdames, I. 2010. Morfometría geométrica y el estudio de las formas biológicas: de la morfología descriptiva a la morfología cuantitativa. *International Journal of Morphology* 28: 977–990.

- Tucker, A.D., Limpus, C.J., McCallum, H.I. y McDonald, K.R. 1996. Ontogenetic dietary partitioning by *Crocodylus johnstoni* during the dry season. *Copeia* 1996: 978–988.
- Vanzolini, P.E. y Gomes, N. 1979. Notes on the ecology and growth of Amazonian caimans (Crocodylia, Alligatoridae). *Papeis Avulsos Zoology* 32: 205–216.
- Venegas-Anaya, M., Crawford, A.J., Escobedo Galva, A.H., Sanjur, O.I., Densmore, L.D. y Birmingham, E. 2008. Mitochondrial DNA Phylogeography of *Caiman crocodilus* in Mesoamerica and South America. *Journal of Experimental Zoology* 309: 614–627.
- Verdade, L.M. 2000. Regression equations between body and head measurements in the broad-snouted caiman (*Caiman latirostris*). *Revista Brasileira de Biologia* 60: 469–482.
- Verdade, L.M. 2003. Cranial sexual dimorphism in captive adult broad-snouted caiman (*Caiman latirostris*). *Amphibia-Reptilia* 24: 92–99.
- Verzi, D.H., Álvarez, A., Olivares, A.I., Morgan, C.C. y Vassallo, A.I. 2010. Ontogenetic trajectories of key morphofunctional cranial traits in South American subterranean ctenomyid rodents. *Journal of Mammalogy* 91: 1508–1516.
- Vickaryous, M.K. y Hall, B.K. 2006. Homology of the reptilian coracoid and a reappraisal of the evolution and development of the amniote pectoral apparatus. *Journal of Anatomy* 208: 263–285.
- Vickaryous, M.K. y Hall, B.K. 2008. Development of the dermal skeleton in *Alligator mississippiensis* (Archosauria, Crocodylia) with comments on the homology of osteoderms. *Journal of Morphology* 269: 398–422.
- Vickaryous, M.K. y Hall, B.K. 2010. Comparative development of the crocodylian interclavicle and avian furcula, with comments on the homology of dermal elements in the pectoral apparatus. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* 314: 196–207.
- Vickaryous, M.K. y Olson, W.M. 2007. Sesamoids and ossicles in the appendicular skeleton. En: B.K. Hall (Ed.), *Fins into limbs: evolution, development and transformation*. The University of Chicago Press, Chicago and London, p. 323-341.

- Vieira, L.G. 2011. [Desenvolvimento embrionário de *Melanosuchus niger* (Crocodylia, Alligatoridae): descrição de estágios e ontogenia do esqueleto. Tesis Doctoral, Universidade de Brasilia, Brasilia, 163 p. Inédita].
- Voeltzkow, A. 1902. Beitrage zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. 1. Biologie und Entwicklung der ausseren Korperform von *Crocodylus madagascariensis*. *Abhandlungen der Senckenbergische Naturforschende Gesellschaft* 26: 1–150.
- Voeltzkow, A. y Döderlein, L. 1901. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien III: Zur Frage nach der Bildung der Bauchrippen. *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft* 26: 313–336.
- Von Huene, F. 1908. Beiträge zur Lösung der Praepubis Frage bei Dinosaurien und andere Reptilien. *Anatomischer Anzeiger* 33: 401–405.
- Von Baczko, M.B. y Desojo, J.B. 2016. Cranial anatomy and palaeoneurology of the archosaur *Riojasuchus tenuisiceps* from the Los Colorados Formation, La Rioja, Argentina. *PLoS ONE* 11: e0148575. doi:10.1371/journal.pone.0148575
- Von Zittel, K.A. 1890. *Handbuch der Paläontologie. 3 Vertebrata (Pisces, Amphibia, Reptilia, Aves)*. Oldenbourg, Munich, 900 p.
- Wake, D.B. 1989. Phylogenetic implications of ontogenetic data. *Geobios* 12: 369–378.
- Walker, A.D. 1964. Triassic reptiles from the Elgin area: *Ornithosuchus* and the origin of carnosaurs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* 248: 53–134.
- Waller, T. 2002. Situación actual y perspectivas en torno al uso y conservación del yacaré negro *Caiman yacare* en la República Argentina. *International Workshop for Management and Trade of Caiman yacare* (Gainesville), Proceedings: 7–15.
- Waller, T. y Micucci, P.A. 1992. Relevamiento de la distribución, hábitat y abundancia de los Crocodilos de la República Argentina. Fase I (1990/91): provincia de Corrientes, 61p.

- Waller, T. y Micucci, P. 1995. Los yacarés en Argentina. Hacia un aprovechamiento sustentable. En: A. Larriera, L.M. Verdade (Eds.), *Conservación y el Manejo de Caimanes y Cocodrilos de América Latina. Volumen 1*. Fundación Banco Bica, Santo Tomé, p. 81–112.
- Walmsley, C.W., Smits, P.D., Quayle, M.R., McCurry, M.R., Richards, H.S., Oldfield, C.C., Wroe, S., Clausen, P.D. y McHenry, C.R. 2013. Why the long face? The mechanics of mandibular symphysis proportions in Crocodiles. *PLoS ONE* 8: e53873. doi:10.1371/journal.pone.0053873
- Warton, D.I., Wright, I.J., Falster, D.S. y Westoby, M. 2006. Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biological Reviews* 81: 259–291.
- Watanabe, A. y Slice, D.E. 2014. The utility of cranial ontogeny for phylogenetic inference: a case study in crocodylians using geometric morphometrics. *Journal of Evolutionary Biology* 27: 1078–1092.
- Webb, G.J.W., Messel, H., Crawford, J. y Yerbury, M.J. 1978. Growth rate of *Crocodylus porosus* (Reptilia: Crocodylia) from Arnhem Land, Northern Australia. *Australian Wildlife Research* 5: 385–399.
- Webb, G.J.W., Manolis, S.C. y Buckworth, R. 1982. *Crocodylus johnstoni* in the McKinlay River Area, N.T.I. Variation in the diet, and a new method of assessing the relative importance of prey. *Australian Journal of Zoology* 30: 877–899.
- Westergaard, B. y Ferguson, M.W.J. 1986. Development of the dentition in *Alligator mississippiensis*. Early embryonic development in the lower jaw. *Journal of Zoology* 210: 575–597.
- Westergaard, B. y Ferguson, M.W.J. 1987. Development of the dentition in *Alligator mississippiensis*. Later development in the lower jaws of embryos, hatchlings and young juveniles. *Journal of Zoology* 212: 191–222.
- Westergaard, B. y Ferguson, M.W.J. 1990. Development of the dentition in *Alligator mississippiensis*: Upper jaw dental and craniofacial development in embryos, hatchlings,

and young juveniles, with a comparison to lower jaw development. *The American Journal of Anatomy* 187: 393–421.

Wiedersheim, R. 1892. Das Gliedmassenskelet der Wirbelthiere, mit besonderer Berücksichtigung des Schulter- und Beckengürtels bei Fischen, Amphibien und Reptilien. Gustav Fisher, Jena, 266 p.

Wilberg, E.W. 2012. *Phylogenetic and morphometric assessment of the evolution of the longirostrine crocodylomorphs*. PhD Thesis, University of Iowa, Iowa, 250 p.

Williston, S.W. 1911. *American Permian Vertebrates*. University of Chicago Press, Chicago, 145 p.

Williston, S.W. 1925. *The Osteology of the Reptiles*. Harvard University Press, Cambridge, 328 p.

Yanosky, A.A. 1990. Histoire naturelle du Caiman à museau large (*Caiman latirostris*), un Alligatoriné mal connu. *Revue française d'aquariologie* 17: 19–31.

Zelditch, M.L., Swiderski, D.L. y Sheets, H.D. 2012. Geometric morphometrics for biologists: a primer. Elsevier Academic Press, Amsterdam, 488 p.

Zelditch, M.L., Swiderski, D.L., Sheets, H.D. y Fink, W.L. 2004. *Geometric Morphometrics for Biologists. A primer*. Academic Press, London, 443 p.