
Cocodrilos (Archosauria: Crocodylia) de la Región Neotropical

Miguel A. Rodríguez M.

Pizano S.A., A.A. 94134 Santafé de Bogotá - Colombia. marcbm@colomsat.net.co

Palabras claves: Crocodylia, Cocodrilos, Caimanes, Aligatores, Neotrópico, Lista de Especies

Crocodylia [Gmelin, 1789], originalmente Crocodili, es un orden con distribución circuntropical, aunque algunas especies actualmente ocupan áreas cálidas de la zona temperada. Los cocodrilos vivientes tienen sus ancestros en los protosuchios del triásico superior. Este grupo desapareció hace cerca de 195 millones de años y sólo hasta el jurásico inferior se encuentran nuevos cocodrilos del suborden Mesosuchia, los cuales, después de una espectacular radiación adaptativa, desaparecen y dan paso, durante el cretácico, a formas más avanzadas, los eusuchios, grupo al cual pertenecen los actuales cocodrilos.

Con cráneo diápsido, los cocodrilos forman parte, junto con las aves, los dinosaurios y los pterosauros, del clado de los Archosauromorpha; no obstante los numerosos estudios, aún no se han aclarado las relaciones filogenéticas entre las actuales formas, ni se ha definido exactamente el número de especies que constituyen el orden.

Algunos autores (Bellairs 1987; Taplin 1984) agrupan veintisiete especies y subespecies vivientes como una familia, Crocodylidae, a la cual dividen en tres subfamilias: Crocodylinae (géneros *Crocodylus* y *Osteolamus*), Alligatorinae (*Alligator*, *Caiman*, *Paleosuchus* y *Melanosuchus*) y Gavialinae (donde incluyen al género *Gavialis* y a la que tal vez pertenece *Tomistoma*). King y Burke (1989), por su parte, consideran que el orden Crocodylia está constituido por tres familias: Alligatoridae, Gavialidae y Crocodylidae. En esta última reconocen dos subfamilias: Crocodylinae (géneros *Crocodylus* y *Osteolamus*) y Tomistominae (*Tomistoma*). Su lista de especies incluye entonces 23 especies.

De otro lado, Poe (1996), aunque también divide el grupo en las tres mencionadas familias, considera que Crocodylidae incluye los géneros *Crocodylus* y *Osteolamus*. En la familia Gavialidae incluye a *Gavialis* y *Tomistoma*, mientras que

Alligatoridae estaría constituida solamente por los géneros *Alligator*, *Paleosuchus* y *Caiman*, pues demuestra que *Melanosuchus* es sinónimo de *Caiman*.

Si bien se reconocen tres linajes entre los actuales cocodrilos, ya se trate de familias o subfamilias, las mayores discrepancias acerca de la filogenia de géneros y especies surgen al emplear en su construcción ya sean datos morfológicos, moleculares o análisis combinados. Densmore (1983), al comparar varias proteínas de 21 especies del orden, encontró una gran coincidencia con los resultados obtenidos a partir de datos morfológicos, con excepción de la relación entre *Crocodylus* y *Tomistoma*. Este último resulta más cercano a *Gavialis* que a *Crocodylus*. Como era de esperarse, *Melanosuchus*, *Paleosuchus* y *Caiman* constituyen un grupo muy cercano a las dos especies del género *Alligator*, las cuales a su vez difieren la una de la otra. El análisis también mostró que los verdaderos cocodrilos (*Crocodylus*), entre los que no existen grandes diferencias, se agrupan junto con *Osteolamus*.

Al efectuar un análisis de máxima parsimonia con fragmentos de 320 pares de bases de ADN mitocondrial, Densmore & White (1996) encontraron algunas concordancias con otras estimaciones moleculares. Su análisis confirmó la relación entre *Tomistoma* y *Gavialis*, géneros éstos que habrían divergido del clado que contiene a los Crocodylidae, subsecuentemente divergentes de los Alligatoridae. Estos autores indican que *Melanosuchus* se halla estrechamente relacionado con *Caiman* y que *Paleosuchus* es un taxón hermano de los dos anteriores géneros. Las especies de *Alligator* forman un grupo hermano, monofilético, a todos los caimanes (*Caiman*, *Melanosuchus* y *Paleosuchus*).

Las diferencias en proteínas, de acuerdo con Coulson & Hernández (1983), son suficientes, entre otras, para distinguir los géneros de los Crocodylia, para diferenciar las es-

pecies de caimanes y aligatores y aún las subespecies de *Caiman crocodilus*, pero no para diferenciar las especies del género *Crocodylus*, lo que sí se consigue al emplear ADN mitocondrial. Densmore & White (1996) encontraron que *Crocodylus acutus* y *C. intermedius* son taxa hermanos que se alinean con *C. rhombifer*, mientras que la otra especie del neotrópico *C. moreletii* se alinea con *C. niloticus* del África, hecho, no obstante, bastante improbable.

De otro lado, la sistemática del género *Caiman*, presente en Centro y Suramérica, es aún objeto de profunda controversia y confusión; los taxa reconocidos por algunos autores no son aceptados por otros a consecuencia de las divergencias resultantes de los análisis morfológicos y moleculares e incluso de la aplicación del código de nomenclatura. Medem (1981, 1983) reconoce tres especies (*Caiman sclerops*, *C. yacare* y *C. latirostris*) y varias subespecies (*Caiman sclerops fuscus*, *C.s. apaporensis*, *C.s. chiapasius*, *C.s. sclerops*, *C. latirostris latirostris* y *C. latirostris chacoensis*); al tiempo que considera extravagantes las subespecies propuestas por Fuchs (1974): *Caiman crocodilus matogrossensis* y *Caiman crocodilus paraguayensis*. La denominación empleada por Medem para *C. sclerops* se ha considerado *nomen oblitum*, recomendándose el uso de *Caiman crocodilus*.

Aunque Groombridge (1987) acota que su propuesta no es totalmente satisfactoria, diferencia dos especies dentro de

Caiman: *C. crocodilus* y *C. latirostris*; a la vez, para la primera, reconoce al menos cuatro subespecies: *C.c. apaporensis*, *C.c. crocodilus*, *C.c. fuscus* y *C.c. yacare*. También indica que aunque para algunos autores *C.c. chiapasius* es una subespecie válida, solo se trataría de un sinónimo de *C.c. fuscus*.

King & Burke (1989) dividen el género *Caiman* en tres especies, *C. crocodilus*, *C. latirostris* y *C. yacare*, y le asignan al menos cuatro subespecies a la primera: *C.c. crocodilus*, *C.c. chiapasius*, *C.c. fuscus* y *C.c. apaporensis*. Tanto un análisis de agrupamiento con base en caracteres morfológicos (Busack & Pandya 1996), como estudios de ADN (Amato & Gatesy 1994) sugieren que *C.c. fuscus* y *C.c. chiapasius* forman un grupo natural al igual que *C.c. crocodilus* y *C.c. yacare*. Del mismo modo, otros estudios moleculares indicarían que *C.c. apaporensis* es sinónimo de *C.c. crocodilus*. El análisis con base en ADN realizado por Densmore y White (1996), indica que *C.c. crocodilus* y *C.c. fuscus* son taxa hermanos, a los que se alinea *C.c. yacare* y finalmente se ligaría *C. latirostris*.

El listado de King & Burke (1989), por ser el más ampliamente aceptado, se empleará en el presente trabajo, destacando que aquél también se empleó como base para el Plan de Acción para la Conservación de los Cocodrilos (Ross 1998), así como para la realización del censo de los Crocodylia en Colombia por Barahona y colaboradores (1996).

Crocodyles (Archosauria: Crocodylia) of the Neotropical Region

Miguel A. Rodríguez M.

Key words: *Crocodylia, Crocodyles, Caimans, Alligators, Neotropics, Species List*

Crocodylia [Gmelin, 1789], (originally *Crocodili*), is a circumtropically-distributed order, with a few extant species found in warm areas of the temperate zone. The protosuchians of the Upper Triassic are the ancestors of living crocodyles. This group disappeared about 195 million years ago and it was not until the Lower Jurassic that new crocodyles, in the suborder Mesosuchia, appeared. These underwent a spectacular adaptive radiation, and then disappeared as well, giving rise during the Cretaceous to the more advanced forms - the eusuchians - to which current crocodyles belong.

The crocodyles, with their diapsid skulls comprise, along

with birds, dinosaurs, and pterosaurs, the Archosauromorph clade. Despite numerous studies, the phylogenetic relationships among current forms are still not clear, nor has the exact number of species in the order been definitively determined.

Some authors (Bellairs 1987; Taplin 1984) group twenty seven living species and subspecies in the family, Crocodylidae, which they further divide into three subfamilies: Crocodylinae (the genera *Crocodylus* and *Osteolamachus*), Alligatorinae (*Alligator*, *Caiman*, *Paleosuchus* and *Melanosuchus*) and Gavialinae (including the genus *Gavialis* and to which *Tomistoma*

possibly belongs as well). King & Burke (1989) consider the order Crocodylia to consist of three families: Alligatoridae, Gavialidae y Crocodylidae, in the latter of which they recognize two subfamilies: Crocodylinae (the genera Crocodylus y Osteolamus) y Tomistominae (Tomistoma). Their species list totals twenty three.

In still another opinion, Poe (1966) also recognizes the same three families, but argues that Crocodylidae includes the genera Crocodylus and Osteolamus. He includes Gavialis and Tomistoma in the family Gavialidae and considers the Alligatoridae to consist of just the genera Alligator, Paleosuchus and Caiman (considering Melanosuchus a synonym for Caiman).

Even though three lineages among extant crocodiles are recognized (whether at the family or subfamily level), major discrepancies with regard to the actual phylogeny of genera and species exist among morphological and molecular data, as well as combined analyses. Densmore (1983), in a comparison of various proteins from 21 species from the order, found results consistent for the most part with morphological data, with the exception of the relationship between Crocodylus and Tomistoma, with the latter closer to Gavialis than to Crocodylus. As expected, Melanosuchus, Paleosuchus and Caiman comprise a group close to the two Alligator species, which differ from one another. This analysis showed as well that the true crocodiles (Crocodylus), among which there are not great differences, group with Osteolamus.

In a maximum parsimony analysis carried out with fragments of 320 base pairs of mitochondrial DNA, Densmore & White (1996) found some concordance with other molecular analyses, confirming that the relationship between Tomistoma and Gavialis, genera which probably diverged from the clade containing the Crocodylidae, subsequently diverged from the Alligatoridae. These authors indicate that Melanosuchus is closely related to Caiman and that Paleosuchus is a sister taxon of the two previously-mentioned genera. The Alligator species form a monophyletic sister group to all the caimans (Caiman, Melanosuchus and Paleosuchus).

Protein differences, according to Coulson & Hernández (1983), are sufficient, along with other differences, to distinguish the genera of the Crocodylia, to differentiate the species of caimans and alligators, and even the subspecies of Caiman crocodilus, but not for differentiating the species in the genus Crocodylus, which can be distinguished by mitochondrial DNA techniques. Densmore & White (1996) found that Crocodylus acutus

and C. intermedius are sister taxa that align with C. rhombifer, while the other neotropical species, C. morelletii, aligns with C. niloticus of Africa, which, even so, seems highly improbable.

The systematics of the genus Caiman, which occurs in Central and South America is still the subject of great controversy and confusion. The taxa recognized by some authors are not accepted by others, as a result of the discrepancies among morphological and molecular analyses and even due to the application of the nomenclatural code. Medem (1981, 1983) recognized three species (Caiman sclerops, C. yacare and C. latirostris) and several subspecies (Caiman sclerops fuscus, C.s. apaporensis, C.s. chiapasius, C.s. sclerops, C. latirostris latirostris and C. latirostris chacoensis), while considering extravagant the subspecies proposed by Fuchs (1974): Caiman crocodilus matogrossensis and Caiman crocodilus paraguayensis. The name used by Medem for C. sclerops has been considered nomen oblitum; recommended usage is Caiman crocodilus.

Groombridge (1987), acknowledging that his proposal is not totally satisfactory, differentiates two species of Caiman: C. crocodilus and C. latirostris, and recognizes at least four subspecies for the former: C.c. apaporensis, C.c. crocodilus, C.c. fuscus and C.c. yacare. Moreover he indicates that although some authors consider C.c. chiapasius a valid subspecies, it is actually a synonym for C.c. fuscus.

King & Burke (1989) divide the genus Caiman into three species: C. crocodilus, C. latirostris y C. yacare, and assign at least four subspecies to the first: C.c. crocodilus, C.c. chiapasius, C.c. fuscus y C.c. apaporensis. Both a grouping analysis based on morphological characters (Busack & Pandya 1996) and DNA studies (Amato & Gatesy 1994) suggest that C.c. fuscus and C.c. chiapasius form a natural group, as do C.c. crocodilus and C.c. yacare. In like manner other molecular studies should indicate that C.c. apaporensis is synonymous with C.c. crocodilus. The DNA-based analysis carried out by Densmore & White (1996) indicates that C.c. crocodilus and C.c. fuscus are sister taxa, with which C.c. yacare aligns and then is finally joined by C. latirostris.

King & Burke's (1989) list, which is the most widely-accepted, will be used in the present work. It has also been used as the taxonomic basis for the Crocodile Conservation Action Plan (Ross 1998), as well as for the Crocodylia census carried out in Colombia by Barahona et al. (1996).

Cuadro 1. Estructura taxonómica y diversidad de los Crocodylia del neotrópico y de Colombia. ⁽¹⁾Se incluye *Alligator* de la región Neártica por encontrarse restringido a un área que limita con el norte del neotrópico, de acuerdo a Müller (1979).

Box 1. Taxonomic structure and diversity of neotropical and Colombian's Crocodylia. ⁽¹⁾Nearctic Alligator are included since they are restricted to an area at the northern border of the neotropics, according to Müller's (1979).

Taxón <i>Taxon</i>	Número de Especies <i>Number of Species</i>	
	Colombia <i>Colombia</i>	Neotrópico <i>Neotropic</i>
Alligatoridae (Cuvier, 1807)		
<i>Alligator</i> (Cuvier, 1807)	0	1 ⁽¹⁾
<i>Caiman</i> (Spix, 1825)	1	3
<i>Melanosuchus</i> (Gray, 1862)	1	1
<i>Paleosuchus</i> (Gray, 1862)	2	2
Crocodylidae (Cuvier, 1807)		
Subfamilia Crocodylinae (Cuvier, 1807)		
<i>Crocodylus</i> (Laurenti, 1768)	2	4

Listado Taxonómico / *Taxonomic List*

Se presenta el listado de los Crocodylia de la región Neotropical. No se incluyen datos de distribución altitudinal pues en general los cocodrilos solo se hallan, en razón a sus requerimientos fisiológicos, entre 0 y 500 msnm. (1) Se encuentra en Estados Unidos en los estados de Florida, Louisiana, Georgia, Texas y Carolina del Sur. (2) Fue introducido a Cuba, Puerto Rico y Estados Unidos. (3) También se encuentra en el estado de Florida en Estados Unidos. (4) Extinto en Isla Caimán.

The taxonomic list for the Crocodylia of the Neotropical region is presented. Data about elevational distribution are not included, because the species are physiologically restricted to the range from 0 to 500 m above sea level. (1) It is Founded in the States of Florida, Louisiana, Georgia, Texas and South Caroline, of The United States. (2) Introduced to Cuba, Puerto Rico and The United States. (3) It is also founded in Florida State of The United States. (4) Extinct from Caiman Island.

Taxón <i>Taxon</i>	Distribución Neotropical <i>Neotropical Distribution</i>	Distribución en Colombia <i>Distribution in Colombia</i>	Referencia <i>Reference</i>
Alligatoridae Género <i>Alligator</i> Cuvier, 1807 <i>Alligator mississippiensis</i> Daudin, 1801 (1)			King & Burke 1989
Género <i>Caiman</i> Spix, 1825 <i>Caiman crocodilus</i> Linnaeus, 1756 (2)	br co cr ec es gf gi gu ho me ni pn pe su tt vn	amz and car ori pac	King & Burke 1989

Taxón <i>Taxon</i>	Distribución Neotropical <i>Neotropical Distribution</i>	Distribución en Colombia <i>Distribution in Colombia</i>	Referencia <i>Reference</i>
<i>Caiman latirostris</i> Daudin, 1801 <i>Caiman yacare</i> Daudin, 1801	ar br bo pr ur ar br bo pr		King & Burke 1989 King & Burke 1989
Género <i>Melanosuchus</i> Gray, 1862 <i>Melanosuchus niger</i> Spix, 1825	bo br co ec gf gi pe	amz	King & Burke 1989
Género <i>Paleosuchus</i> Gray, 1862 <i>Paleosuchus palpebrosus</i> Cuvier, 1807	bo br co ec gf gi pa pe su	amz ori	King & Burke 1989
<i>Paleosuchus trigonatus</i> Schneider, 1801	bo br co ec gf gi pe su ve	amz ori	King & Burke 1989
Crocodylidae Crocodylinae Género <i>Crocodylus</i> Laurenti, 1768 <i>Crocodylus acutus</i> Cuvier, 1807 (3)	be co cr cu do ec es gu ha ho ja me ni pn pe ve	and car pac	King & Burke 1989
<i>Crocodylus intermedius</i> Graves, 1819 <i>Crocodylus moreletii</i> Dumeril & Bibron, 1851 <i>Crocodylus rhombifer</i> Cuvier, 1807 (4)	co ve be gu me cu	ori	King & Burke 1989 King & Burke 1989 King & Burke 1989

Literatura Citada / Literature Cited

- Amato G., J. Gatesy (1994) "PCR assays of variable nucleotide sites for identification of Conservation units" En: Schierwater B., B. Strend, G. Wagner, R. DaSalle (eds.) Molecular Ecology and Evolution, Birkauser Verlag, Basel
- Barahona S., P. Bonilla, A. Martínez, H. Naranjo, M.A. Rodríguez, (1996) Estado, distribución, sistemática y conservación de los *Crocodylia* colombianos. Censo 1994 1996. Ministerio del Medio Ambiente, Convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres. CITES, Santa Fe de Bogotá
- Bellairs A. (1987) The Crocodylia. En: Grahme J.W. Webb, S. Charlie Manolis, Peter Whitehead, Surrey Beatty and Sons in Association with The Conservation Commission of the Northern Territory (eds.) Wildlife Management. Crocodiles and Alligators, Australia
- Coulson R. A., T. Hernandez (1983) Alligator Metabolism. Studies on Chemical Reactions In Vivo. Pergamon Press, Oxford
- Densmore L. D. (1983) Biochemical and immunological systematics of the order Crocodylia. En: M. K. Hecht, B. Wallace, G.H. Prance. Evolutionary Biology. Vol. 16. Plenum, New York
- Desmore L.D., P. Scott White (1996) Relationships of extant crocodylia inferred from mitochondrial sequence data. Crocodylian DNA research: a report on the genetics of Crocodylians. *Occasional Paper in Environmental Policy* 96- 1. Center for Environmental Policy. Institute of Public Affairs, University of South Carolina
- Fuchs K. (1974) Die Krokodilhaute. E. R. Verlag, Darmstadt
- Groombridge B. (1987) The distribution and status of world crocodylians. En: Grahme J.W. Webb, S. Charlie Manolis, Peter Whitehead, Surrey Beatty and Sons in Association with The Conservation Commission of the Northern Territory (eds.) Wildlife Management. Crocodiles and Alligators, Australia
- King F.W., R.L. Burke (1989) Crocodylian, Tuatara and Turtle Species of the World. A taxonomic and geo-

- graphic reference. *Assoc. Systematics Collections*, Washington, D.C.
- Medem F. (1981) Los Crocodylia de Suramérica. Vol. I. Los Crocodylia de Colombia. Colciencias, Bogotá
- Medem F. (1983) Los Crocodylia de Suramerica. Vol. II. Universidad Nacional de Colombia y Colciencias, Bogotá
- Müller P. (1979) Introducción a la Zoogeografía. Editorial Blume. Barcelona
- Poe S. (1966) Data set incongruence and the phylogeny of crocodylians. *Systematics Biology* 45:393–414
- Ross J.P. (ed) (1998) Crocodiles. Status Survey and Conservation Action Plan. 2nd Edition, IUCN/SSC Crocodile Specialist Group, IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, U.K.
- Taplin L. (1984) Evolution and zoogeography of crocodylians: a new look at an ancient order. En: M. Archer, G. Clayton (eds.) *Vertebrate Evolution and Zoogeography in Australia*, Hesperian Press. Perth.

Anexo / Appendix

Lista de sinónimos de géneros y especies de los Crocodylia del Neotrópico / *List of synonyms of genera and species of neotropical Crocodylia.*

Alligator mississippiensis (Daudin, 1801) = *Crocodylus mississippiensis* (Daudin, 1801), *Crocodylus lucius* (Cuvier, 1807).

Caiman crocodilus (Linnaeus, 1756) = *Lacerta crocodilus* (Linnaeus, 1758), *Caiman sclerops* (Schneider, 1801), *Crocodylus sclerops* (Schneider, 1801).

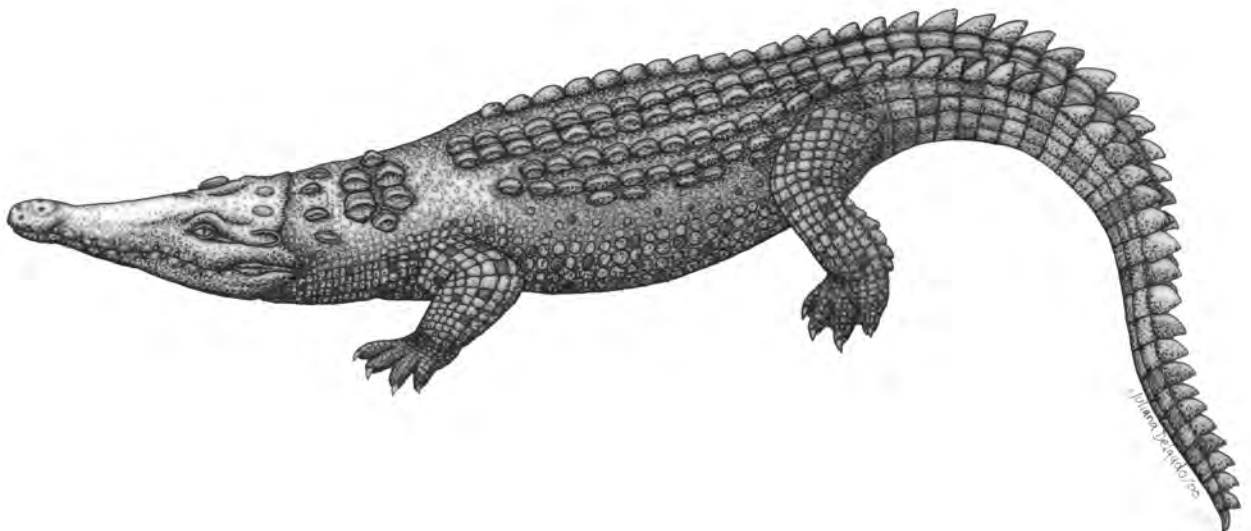
Caiman latirostris (Daudin, 1801) = *Caiman fissipes* (Spix, 1825).

Caiman yacare (Daudin, 1801) = *Caiman crocodilus yacare*.

Melanosuchus niger (Spix, 1825) = *Caiman niger* (Spix, 1825).

Paleosuchus palpebrosus (Cuvier, 1807) = *Crocodylus palpebrosus*.

Paleosuchus trigonatus (Schneider, 1801) = *Crocodylus trigonatus* (Schneider, 1801).





Listados Neotropicales / Neotropical Lists

Cocodrilos (Archosauria: Crocodylia) de la Región Neotropical / *Crocodyles (Archosauria: Crocodylia) of the Neotropical Region* - M.A. Rodríguez..... 135

Las Avispas Dryinidae de la Región Neotropical (Hymenoptera: Chrysidoidea) / *The Dryinid Wasps (Hymenoptera: Chrysidoidea) of the Neotropical Region* - M. Olmi, E.G. Virla & F. Fernández 141

Listados Nacionales / National Lists

Lista de los Corales (Cnidaria: Anthozoa: Scleractinia) de Colombia / *A List of the Corals (Cnidaria: Anthozoa: Scleractinia) of Colombia* - J. Reyes..... 164

Polillas Saturnidas (Lepidoptera: Saturniidae) de Colombia / *Saturniid Moths (Lepidoptera: Saturniidae) of Colombia* - A.R. Amarillo-S..... 177

Tortugas (Testudinata) Marinas y Continentales de Colombia / *Marine and Continental Turtles (Testudinata) of Colombia* - C.P. Ceballos 187

Listados Regionales / Regional Lists

Calamares y Pulpos (Mollusca: Cephalopoda) del Mar Caribe Colombiano / *Squids and Octopuses (Mollusca: Cephalopoda) of the Colombian Caribbean Sea* - J.M. Díaz, N. Ardila & A. García..... 195

Aves de la Isla de Malpelo / *Birds of Malpelo Island* - M. Alvarez-R..... 203

Microalgas Acuáticas de la Amazonía Colombiana / *Aquatic Microalgae of the Colombian Amazon* - S.R. Duque & M. Núñez-A..... 208

Pteridófitos de Colombia III. Los Pteridófitos de la Región de Araracuara (Amazonía Colombiana) / *Pteridophytes of Colombia III. The Pteridophytes of Araracuara Region (Colombian Amazon)* - R.A. Alfonso & J. Murillo-A..... 217

Especies de Rubiaceae del Flanco Oriental de la Cordillera Oriental, Norte de Los Andes, Colombia / *The Rubiaceae Species in the Eastern Slope of the Eastern Cordillera in the North Andes, Colombia* - H. Mendoza-Cifuentes..... 224

Reseñas / *Reviews*..... 230

Novedades Bibliográficas / *Bibliographic News*..... 232