

UNIVERSIDAD PERUANA CAYETANO HEREDIA

**FACULTAD DE CIENCIAS Y FILOSOFÍA
“ALBERTO CAZORLA TALLERÍ”**



**EXPLORACIÓN CUANTITATIVA DE LA DUROFAGIA EN LOS
CROCODYLIA (ALIGADORES-CAIMANES, COCODRILOS Y GAVIALES):
EL CASO DE LOS CAIMANES CON DIENTES GLOBULARES DEL SISTEMA
PEBAS (MIOCENO MEDIO; AMAZONIA)**

**TRABAJO DE INVESTIGACIÓN PARA OPTAR POR EL GRADO DE
BACHILLER EN CIENCIAS CON MENCIÓN EN BIOLOGÍA**

AUTOR:

GERSON ACERO HUARCAYA

ASESORA:

PhD RODOLFO SALAS-GISMONDI

LABORATORIO DE BIOGEOCIENCIAS

LIMA-PERÚ

2021

Resumen:

En los ambientes amazónicos habitan hasta tres especies simpátricas de caimanes, pero hace ~13 millones de años (Mioceno medio) cohabitaron seis, en el “Sistema Pebas”, un ecosistema acuático dominado por lagos y pantanos. Entre ellas, *Kuttanacaiman iquitosensis*, *Caiman wannlangstoni* y *Gnatusuchus pebasensis*, fueron caimanes de tamaño pequeño (~2-3 m de largo) con mandíbulas robustas y dientes posteriores globulares con alto nivel de desgaste. Debido a esta anatomía y a la diversidad y abundancia de moluscos con adaptaciones anti-depredadoras que habitaron el Sistema Pebas, se postuló para ellos una dieta durófaga, con *Gnatusuchus* usando la mandíbula para excavar los fondos fangosos, una estrategia de alimentación novedosa entre los cocodrilianos. Esta hipótesis basada en evidencia cualitativa requiere ser examinada con análisis que permitan inferencias ecológicas sólidas con argumentos cuantitativos. Este proyecto plantea analizar la hipótesis de la durofagia usando morfometría geométrica, una herramienta aplicada en cocodrilianos extintos para establecer hábitat y dieta. Puesto que la mayoría de las especies vivientes tienen rostros de proporciones “intermedias”, correspondientes con una ecología de alimentación generalista, este tipo de análisis permitiría corroborar si estos tres caimanes realmente se alejan de este eco-morfotipo y podrían representar uno propio, típicamente durófago. Si sus morfologías no se alejan de la generalista, se podría asumir para ellos una dieta más variada. Para *Gnatusuchus*, el análisis permitiría cuantificar sus diferencias morfológicas en asociación con su posible estrategia excavadora. Los análisis brindarán herramientas para evaluar la flexibilidad ecológica de los crocodilianos frente a cambios ambientales en función de su morfología.

Palabras clave: Caimaninae, Crocodylia, Sistema Pebas, durofagia, morfometría geométrica.

Abstract:

Up to three sympatric species of caimanines inhabit Amazonian environments, but ~13 million years ago six species cohabited in the "Pebas System", an aquatic ecosystem dominated by lakes and swamps. Among them, *Kuttanacaiman iquitosensis*, *Caiman wannlangstoni* and *Gnatusuchus pebasensis*, were small-sized caimanines (~2-3 m long) with robust jaws and globular posterior teeth with severe wear. Because of this anatomy and the diversity and abundance of mollusks with anti-predatory adaptations that inhabited the Pebas System, a durophagous diet was postulated for them, with *Gnatusuchus* using the mandible to excavate muddy bottoms, a novel feeding strategy among crocodylians. This hypothesis based on qualitative evidence needs to be examined with analyses that allow solid ecological inferences with quantitative arguments. This project proposes to analyze the durophagy hypothesis using geometric morphometrics, a tool applied in extinct crocodylians to establish habitat and diet. Since most living species have snouts of "intermediate" proportions, corresponding to a generalist feeding ecology, this type of analysis would allow us to corroborate whether these three caimanines really deviate from this eco-morphotype and could represent a typical durophagous one. If their morphologies do not deviate from the generalist one, a more varied diet could be assumed for them. For *Gnatusuchus*, the analysis would allow us to quantify their morphological differences in association with their possible burrowing strategy. The analyses will provide tools to evaluate the ecological flexibility of crocodylians in the face of environmental changes as a function of their morphology.

Key words: Caimaninae, Crocodylia, Pebas System, durophagy, geometric morphometrics.

Tabla de contenido

I. Estado del Arte.....	5
1. Generalidades sobre los Crocodylia	5
2. La durofagia en los cocodrilianos.....	5
2.1. Anatomía atribuída a la durofagia	6
2.2. Evidencia de durofagia en cocodrilianos en el registro fósil	6
3. Características del Sistema Pebas.....	8
3.1. Geología y paleontología de la Formación Pebas	8
3.2. De Pebas a la Amazonía actual: ambientes y diversidad de cocodrilos	9
3.3. Abundancia y diversidad de moluscos.....	10
4. Diversidad y filogenia de cocodrilianos	11
5. Evolución de la morfología del cráneo y su relación con la ecología	12
6. Hipótesis de durofagia para Kuttanacaiman iquitosensis, Caiman wannlangstoni y Gnatusuchus pebasensis	13
7. Principios de morfometría geométrica aplicados al estudio de la ecología de los cocodrilianos	15
7.1. Landmarks en el estudio de la morfología de cocodrilianos.....	15
II. Problema de Investigación	17
III. Estrategia de abordaje.....	20
IV. Referencias bibliográficas:	22
V. Anexos	27
Tabla I. Lista de especies a usar en el estudio	27

I. Estado del Arte

1. Generalidades sobre los Crocodylia

Crocodylia (cocodrilianos) es un clado monofilético que se compone por especies extintas y vivientes pertenecientes a tres grupos principales: Crocodyloidea (cocodrilos), Alligatorioidea (aligatores y caimanes) y Gavialoidea (gaviales) (1). A través de la forma del rostro es posible diferenciarlos de manera general, pues los cocodrilos poseen un rostro relativamente largo y en forma de “V”, mientras que los aligáttores y caimanes uno más ancho y romo (2,3). En el caso de los gaviales, el rostro es extremadamente largo y fino (1,3).

Se distribuyen en hábitats con clima cálido, alrededor de los trópicos (en el pasado su rango de distribución era más amplio) y habitan generalmente ríos y pantanos (4,5). La mayoría de las especies vivientes tiene una alimentación generalista, que está directamente influenciada por el tamaño corporal (5,6), y en general cazan por emboscada a orillas de un cuerpo de agua o dentro de él (5,6,7). Los caimanes debido a limitantes fisiológicas para cruzar aguas oceánicas (no presentan adaptaciones para la osmorregulación en agua salada) se encuentran restringidos en Centro y Sudamérica (1,5,8).

2. La durofagia en los cocodrilianos

Hace 13 millones de años (Ma), en el Sistema Pebas (Amazonía Occidental), vivieron *Kuttanacaiman iquitosensis*, *Caiman wannlangstoni* y *Gnatusuchus pebasensis*, caimanes con características anatómicas atribuidas a la durofagia, dieta que no se observa en los taxa vivientes de cocodrilianos (9).

2.1. Anatomía atribuida a la durofagia

La durofagia es la alimentación a base de organismos con partes duras (9,10), como animales con conchas o caparazones (2). Debido a que las presas son resistentes, se presume que los depredadores presentarán características morfológicas apropiadas para triturarlas, como una mandíbula robusta en sección transversal, mayor espacio para la inserción de músculos, una articulación mandibular fuerte, y dientes romos, aplanados o globulares, mayormente en la zona posterior mandibular (2,9,10,11).

En la actualidad pocos animales poseen una dieta durófaga. El lagarto Teiidae del género *Dracaena* es un ejemplo de un durófago que se alimenta de moluscos (malacófago) (10). Presenta modificaciones en la dentición y en el sistema músculo-esquelético, como una mayor superficie en el cuadrado para la inserción del músculo aductor y la mayoría de los dientes expandidos y globulares, formando “superficies trituradoras” (10).

2.2. Evidencia de durofagia en cocodrilianos en el registro fósil

Se conocen taxa de cocodrilianos en el registro fósil con características que sugieren hábitos durófagos.

Uno de ellos es *Brachychampsia montana*, un alligatorioide de la formación Hell Creek de Montana (Cretácico tardío de Norteamérica) (2). Presenta un corto hueso dentario y dientes más robustos que en cualquier especie viva, su sínfisis mandibular es muy larga, en la cual participa el hueso esplenial (2). Su rostro es corto y posee dientes mandibulares con coronas romas y con crenulaciones (estrías en el esmalte), la mayoría de ellos con una sección transversal oval o suboval (2). Debido a que sus dientes no eran amplios y planos como en los malacófagos y los restos de tortugas hallados en la formación Hell Creek presentaban signos de depredación, se sugirió que se alimentaba de tortugas (2).

Otro ejemplo es el aligatórino *Allognathosuchus mooki*, una especie documentada del Paleoceno de la Formación Puerco, Nuevo México (12,13). Presenta una mandíbula robusta, con cicatrices óseas para fijación de músculos grandes, y una sínfisis mandibular gruesa que incluye al dentario y al esplenial (11,13). Los dientes posteriores se encuentran distribuidos más juntos y extendidos anteroposteriormente. Se sugirió en primer momento para *Allognathosuchus* una dieta durófaga (11,13). Finalmente, se sugirió que el aparato mandibular anterior era una herramienta para agarrar y rasgar, y el posterior para aplastar, y que por consiguiente habría tenido una dieta más variada (13).

Otro taxa es *Globidentosuchus brachyrostris* de la formación Urumaco de Venezuela (Mioceno tardío) (14). En esta especie, la principal característica que sugiere una dieta durófaga son los 8 dientes posteriores mandibulares, los cuales son globulares y están muy juntos, formando una unidad de trituración (14,15).

2.2.1. Los caimanes con dientes globulares de Pebas

En el 2015 se publicó el hallazgo de una comunidad hiperdiversa de cocodrilianos que habitó en el Sistema Pebas hace 13 Ma y que estaba dominada por tres pequeños caimanes endémicos de la Formación Pebas (Mioceno temprano - tardío): *K. iquitosensis*, *C. wannlangstoni* y *G. pebasensis* (9). Estos caimanes presentan una morfología que no se había documentado previamente en la Amazonia Occidental y que sugiere una dieta durófaga (9).

Kuttanacaiman iquitosensis presenta un rostro robusto, romo y corto; dientes posteriores maxilares y dentarios muy juntos, bajos, globulares y comprimidos lateralmente; una sínfisis que llega al nivel del sexto alveolo dentario y sin participación del esplenial; los márgenes rostrales laterales convexos y un índice de la longitud del rostro respecto del cráneo de 0.52, además una longitud corporal aproximada de entre 171.2-189.1 cm (9).

Caiman wannlangstoni se caracteriza por tener un rostro alto pero romo, corto y robusto; los dientes posteriores globulares en el maxilar y el dentario, muy juntos y redondeados en sección transversal; una sínfisis que llega al sexto alveolo y una longitud corporal aproximada de 210.5-226.7 cm (9). Se diferencia de *K. iquitosensis* en que posee bordes orbitales evertidos, alveolos circulares en sección transversal, crestas rostrales, entre otros caracteres (9).

Gnatusuchus pebasensis presenta un rostro redondeado, tan corto (índice de 0.49) que las órbitas quedan entre la punta anterior y el margen posterior del cráneo; los dientes anteriores en forma de clavijas procumbentes, y los posteriores globulares; el hueso dentario con un diastema por la pérdida evolutiva de al menos tres alvéolos; una mandíbula muy corta y ancha en forma de pala, con una dentición muy reducida (11 dientes); una sínfisis larga y aplanada que incluye al esplenial; una articulación mandibular del cuadrado que es proporcionalmente más grande que la observada en otros caimanes; un desgaste apical en los dientes y una longitud corporal aproximada de 148.9-167.7 cm (9).

3. Características del Sistema Pebas

El Sistema de Pebas fue un enorme ecosistema acuático de gran dinámica ambiental que surgió aproximadamente hace 23 Ma en la Amazonía Occidental. Alcanzó su máximo desarrollo hace 13 Ma, momento en que albergó una excepcional comunidad endémica de cocodrilianos, así como una alta diversidad y abundancia de moluscos (9,16).

3.1. Geología y paleontología de la Formación Pebas

Una de las principales fuentes de información sobre los ambientes y procesos geológicos pasados de la región amazónica es la Formación Pebas (16), una unidad litoestratigráfica

que se extiende por el noreste de Perú, el sureste de Colombia y la zona adyacente de Brasil (17,18), y que se observa con interrupciones como afloramientos rocosos a lo largo de ríos (16,17,19). La bioestratigrafía basada en polen y moluscos (17,20) indica que la formación abarca desde el Mioceno temprano al tardío temprano (23-10 Ma aproximadamente) (16,21).

La parte inferior de la formación se caracteriza por tener areniscas amarillas, capas alternadas de roca arcillosa roja y azul, limolita, zonas ricas en material orgánico y baja diversidad de fauna de invertebrados (16). La parte superior (Mioceno medio - tardío temprano) se diferencia por tener capas de roca arcillosa azul-gris rica en esmectita, arenisca gris, zonas ricas en material orgánico, capas de lignita y abundante fauna acuática muy bien preservada (16-18). La abundancia de facies sedimentarias dominadas por arenisca y lignitas superpuestas reflejan un ambiente inundado y empozado, y las arcillas azul-gris junto con lignitas, un ambiente de deposición lacustre (18,22). La evidencia sugiere que los Andes eran la principal fuente de sedimentos y agua del Sistema Pebas (18).

En esta formación se han encontrado abundantes fósiles de invertebrados, como ostrácodos y moluscos (18,19). También se han encontrado fósiles de vertebrados como peces, anfibios y reptiles (18,19,22). Pero la mayor evidencia paleontológica fue el hallazgo de restos de hasta siete crocodilianos, mostrando que hace 13 Ma la diversidad de estos animales en este sistema era muy alta (9).

3.2. De Pebas a la Amazonía actual: ambientes y diversidad de cocodrilos

Hace unos 23 Ma se empezó a establecer el Sistema Pebas. Los Andes del norte (Colombia, Venezuela) se elevaron y las cuencas subandinas se hundieron e inundaron en dirección sur y este, formando un sistema acuático conectado por el norte a condiciones

marinas procedentes del Caribe (21,22,23). Para el Mioceno medio, el crecimiento significativo de los Andes incrementó las lluvias hacia el este, el hundimiento de las cuencas fue mayor que el ingreso de sedimento, y los ambientes lacustres se extendieron por toda la Amazonía Occidental (16,21,22).

En su máxima extensión, el Sistema de Pebas ocupó alrededor de 1 millón de km cuadrados, y debió mantener grandes lagos y humedales entre hace 17 a 10 Ma (18,21,22). La predominancia de bivalvos *in situ*, adaptados a bajas condiciones de oxígeno, sugiere que los fondos de los cuerpos de agua eran disóxicos (18), y la estructuración de las facies sedimentarias sugiere que en el sistema existía un flujo bajo o moderado, y que había influencia de mareas (16,23). En este ambiente la diversidad de cocodrilianos, entre caimanes y un gavial, fue inmensa (9). Los géneros *Caiman* y *Paleosuchus* ya existían (9,24). Pero lo resaltante es que por lo menos siete especies habitaron este sistema de manera simpátrica, el gavialoide *Gryposuchus pachakamue*; y los caimanes, *Purussaurus neivensis*, *Mourasuchus atopus*, *Paleosuchus* sp., *K. iquitosensis*, *C. wannlangstoni*, y *G. pebasensis* (9).

Pero hace 12 Ma la diversidad de moluscos decayó (17,21). Hace 10-9 Ma los sedimentos andinos llegaron al Atlántico y hace 7 Ma el río Amazonas estaba totalmente establecido (21,25). En la Amazonía Occidental actual encontramos cuatro especies que rara vez habitan simpátricamente, *Caiman crocodylus*, *Melanosuchus niger*, *Paleosuchus palpebrosus* y *P. trigonatus* (26). Esta diversidad contrasta notablemente con la que había en Pebas, posiblemente por la configuración de los ambientes y la abundancia de recursos.

3.3. Abundancia y diversidad de moluscos

En el Sistema Pebas los moluscos experimentaron una gran radiación adaptativa, dominando los ambientes de lagos y pantanos hace 16 a 11 Ma (16). De las 160 especies

descritas cerca del 90% son endémicas del sistema y alrededor del 54% pertenecen a gasterópodos Cachliopidae (16,18,27). Sin embargo, los bivalvos Pachydontinae (Corbulidae), numerosos en las arcillas ricas en materia orgánica, representan el 66% de la abundancia de moluscos (18).

Estos bivalvos presentan cicatrices de regeneración y valvas rotas por depredación (27). Inicialmente se pensó que eran depredados por peces y aves (27), pero a partir del hallazgo de tres pequeños caimanes con mandíbulas robustas y dientes globulares con alto nivel de desgaste (*K. iquitosensis*, *C. wannlangstoni*, *G. pebasensis*), se sugirió que la alta depredación observada en los moluscos se debía a estos caimanes endémicos de Pebas (9). Cuando las condiciones fluviales aumentaron hace 10 Ma, la fauna endémica de moluscos y caimanes de Pebas se redujo notablemente y se extinguió (9,17,21,25).

4. Diversidad y filogenia de cocodrilianos

Los estudios filogenéticos sugieren que durante el Cretácico tardío (pre-campaniense) divergen Crocodyloidea y Alligatorioidea (1,28). De este último clado a su vez diverge Globidonta, posiblemente hace 83-72 Ma (1,8). Dentro de Globidonta, el grupo corona Alligatoridae divergió posiblemente hace 71-64 Ma en Alligatorinae, donde encontramos a los aligátos, y en Caimaninae, donde encontramos a los caimanes actuales y los tres caimanes de Pebas con dientes globulares (8,28-30).

En la actualidad existen 26 especies de cocodrilianos (4,5), aunque podrían ser más (5), de las que por lo menos siete son Alligatorioidea, incluyendo dos aligátos (*Alligator mississippiensis* y *A. sinensis*) y cinco caimanes (*Melanosuchus niger*, *Paleosuchus palpebrosus*, *Paleosuchus trigonatus*, *Caiman latirostris* y *Caiman crocodilus*) (8,31).

En su historia evolutiva, los cocodrilianos alcanzaron picos de diversidad durante el Eoceno temprano y durante el Mioceno, este último en Sudamérica (1,14,24). El Sistema

Pebas es un claro ejemplo, en ese ambiente por lo menos siete especies cohabitaron durante millones de años. Por otro lado, en la Amazonía actual, uno de los centros de diversidad de cocodrilianos en el mundo, es improbable encontrar debido a la competencia más de tres especies de caimanes en un mismo lugar y momento (14,32,33).

5. Evolución de la morfología del cráneo y su relación con la ecología

En la morfología craneal las mayores diferencias están relacionadas con la forma del rostro, el cual comprende la porción del cráneo anterior a las órbitas y cumple funciones tróficas (34).

A lo largo de su historia evolutiva, los cocodrilianos sufrieron cambios significativos en el rostro, asociados a su funcionalidad (34). Las características principales relacionadas a su aplanamiento y a la forma de alimentarse son 1) el desarrollo de un paladar secundario y 2) contactos suturados (3,34).

El paladar secundario separa las cavidades oral y nasal, creando un pasaje que termina en las narinas internas, denominadas choanas (4). Se pensó que la aparición de esta estructura anatómica ocurrió en relación con dar una ventaja respiratoria (34). Pero nueva evidencia sugiere que surgió para dar soporte al rostro, que al tender al aplanamiento tenía menos resistencia al estrés generado al momento de la alimentación (26,34,35). La evidencia también parece indicar que los contactos suturados aparecieron para dar soporte adicional al rostro plano ante esfuerzos mecánicos de compresión (34).

Solía agruparse a los cocodrilianos en amplias formas rostrales como longirostros (formas largas y tubulares) y brevirostros (las formas restantes); también en oreinirostros (rostro alto y profundo) y platirostros (rostro aplanado), diferenciando rostros tubulares, anchos y angostos, y la longitud relativa del rostro respecto a la del cráneo (34). A pesar de ser útiles estas descripciones, no son suficientes para definir todas las formas rostrales (34);

por eso, los estudios cuantitativos son necesarios. Uno de esos estudios (6), encontró que la categorización de Crocodyliformes en dos grupos: taxa de rostro ancho y taxa de rostro delgado, se dividía en cuatro: longirostrino, estenorostrino, macro-generalista y generalista, lo que sugería que la diversidad morfológica rostral había estado opacada históricamente (6,36).

Los cocodrilianos “generalistas” son aquellos con la típica forma rostral aplanada dorsoventralmente que se estrecha gradualmente hacia la zona anterior (6,36), y que de adultos consumen una alta variedad de presas (36), Drumheller y colaboradores (6) los diferencian de los macro-generalistas debido a que estos últimos pueden cazar presas por encima de su peso. Por lo general, al resto de formas se las considera especializadas, como el rostro largo y fino de un gavialoideo, que se asocia generalmente a una dieta piscívora (26) y el rostro romo, corto y ancho, morfotipo observado en los Globidonta y Caimaninae basales, por lo que podría ser ancestral (9,36).

La composición de morfologías tan disímiles en la comunidad de crocodilianos de Pebas sigue las características que según Brochu (36) tendrían las comunidades fósiles, incluyendo uno o dos crocodilianos “generalistas”, de rostro corto, de rostro alargado y fino, y algún morfotipo que no existe en la actualidad. Esta divergencia y alta disparidad en la morfología rostral se relacionaría con la ocupación de nichos ecológicos diferentes (32,36).

6. Hipótesis de durofagia para *Kuttanacaiman iquitosensis*, *Caiman wannlangstoni* y *Gnatusuchus pebasensis*

Salas-Gismondi y colaboradores (9) sugirieron que *K. iquitosensis*, *C. wannlangstoni* y *G. pebasensis* fueron caimanes durófagos que se alimentaron principalmente de moluscos bivalvos Pachydontinae, cuyos restos son muy abundantes en la Formación Pebas.

Soportaron su hipótesis en análisis de morfometría tradicional; en que los dientes posteriores de estos tres caimanes se asemejan a los dientes redondeados del lagarto malacófago *Dracaena* (9,10); en que los tres taxa comparten características como rostros cortos y fuertes mandíbulas; en la presencia de adaptaciones anatómicas contra la depredación por aplastamiento en los moluscos, como conchas gruesas, convexas y solapamiento de las valvas; en el alto desgaste presente en los dientes de los caimanes, que sugiere que los usaban constantemente para moler o aplastar; y en el contexto del Sistema Pebas, ambiente lleno de lagos y pantanos.

Se propuso que estos caimanes durófagos co-evolucionaron con los moluscos en Pebas (9). Similar a lo que habría ocurrido en las Grandes Llanuras de Norteamérica durante el Cretácico y Paleoceno, de donde se conocen pequeños Globidonta con características asociadas a la durofagia (*Allognathosuchus* y *Brachychampsia*) (2,9,11) y tres géneros de bivalvos que también habitaron el Sistema Pebas (*Pachydon*, *Ostomya*, y *Anticorbula*) (37).

Por último, se sugirió que *G. pebasensis* tenía una estrategia de alimentación excavadora con la mandíbula, removiendo los fondos lacustres y aplastando los moluscos con los dientes posteriores (9). Esta actividad habría sido facilitada por su mandíbula en forma de pala, músculos aductores fuertes y una articulación mandibular robusta (9). Debido a que *Gnatusuchus* y *G. brachyrostris* son los caimanes más basales y tienen dentición globular y mandíbulas robustas, se ha propuesto que la durofagia es la condición ancestral del grupo (9).

Sin embargo, la presencia de *K. iquitosensis* en la formación La Victoria, La Venta, Colombia (Mioceno medio 13 Ma) podría sugerir que tenía una dieta más variada, pues allí no se han encontrado moluscos Corbulidae (38). Por su parte, la presencia de *C. wannlangstoni* y *G. brachyrostris*, en Urumaco, Venezuela (Mioceno tardío), donde los

fósiles de moluscos son abundantes, sugeriría que la dinámica trófica de Pebas persistió en el norte de Sudamérica durante el Mioceno tardío (9,15).

7. Principios de morfometría geométrica aplicados al estudio de la ecología de los cocodrilianos

La morfometría geométrica es un conjunto de análisis que buscan explorar las variaciones de la forma de manera cuantitativa a partir de la posición relativa de puntos morfológicos (landmarks) que uno puede establecer con precisión en imágenes digitalizadas (6,26,39). Además, hace posible observar la disparidad morfológica en o entre los grupos de estudio en un espacio morfológico (morfoespacio) e interpretar la paleoecología de especies extintas de manera cuantitativa (6,26,30,39).

Esto se ha usado en estudios con cocodrilianos. Por ejemplo, al explorar patrones de longirrostría en gavialoideos y otros cocodrilos longirrostrados, se encontró que el rostro gavialoideo había permanecido prácticamente invariable en su historia evolutiva, en contraste con lo observado en cocodrilos longirrostrados, en los que la variación ha sido constante a lo largo del tiempo (31). En otro estudio, se evaluó la relación entre la forma y función del cráneo (6). Obtuvieron un morfoespacio con siete morfotipos rostrales (macrogeneralista, generalista, longirostrino delgado, estenorostrino, zifodonte, rostro de pato, y brevirostrino heterodonto), de los cuales solo tres eran ocupados por taxa vivientes (macrogeneralista, generalista y longirostrino delgado).

7.1. Landmarks en el estudio de la morfología de cocodrilianos

Los landmarks son puntos anatómicos que se establecen en imágenes digitalizadas, por ejemplo, de cocodrilianos (6,26,30,40). Capturan la información relevante de la forma, deben ser homólogos en todos los individuos a analizar, estar en un mismo plano en las

estructuras, y usualmente se establecen en la intersección de tres huesos y puntos finales extremos de estos (26,40). Sin embargo, no llegan a captar toda la información biológica relevante que las curvas proporcionan, por lo que se usan los semilandmarks, que son una cantidad de puntos equidistantes entre dos landmarks que permiten captar dicha información (6,40). Tanto el uso de landmarks como de semilandmarks es común en el estudio de la morfología del rostro de cocodrilianos (6).

La variación de la forma del rostro, mandíbula y cráneo son mucho más complejos de lo que parecen, por lo que es una sobresimplificación separar a los crocodilianos en amplias categorías cualitativas. Por eso, para revelar la diversidad morfológica, son necesarios acercamientos como la morfometría geométrica (6,26).

II. Problema de Investigación

El 2015 se publicó el hallazgo de una comunidad hiperdiversa de crocodilianos que habitó en el Sistema de Pebas hace 13 Ma y que estaba dominada por taxa de pequeños caimanes, nombrados *Kuttanacaiman iquitosensis*, *Caiman wannlangstoni* y *Gnatusuchus pebasensis* (9). Salas-Gismondi y colaboradores (9) plantearon la hipótesis de que estos tres taxa de caimanes tenían una dieta durófaga, a base de bivalvos. Las evidencias en las que se apoyaron fueron sus características morfológicas como sínfisis mandibulares largas, dientes posteriores globulares con alto nivel de desgaste, y mandíbulas robustas; las características del Sistema de Pebas; y la abundancia de moluscos bivalvos en los mismos estratos, con marcas de depredación y adaptaciones contra la depredación por aplastamiento (16,27). Asimismo, plantearon que *G. pebasensis* excavaba con su mandíbula en forma de pala los fondos lacustres en busca de moluscos, una estrategia de alimentación nunca documentada entre los crocodilianos (9).

Esta hipótesis de la durofagia tiene argumentos sólidos en base a evidencia cualitativa, pero nunca ha sido puesta a prueba con análisis cuantitativos. Estos análisis buscan identificar morfotipos ecológicos y establecer con cierta precisión sus límites a fin de evaluar la posible versatilidad en el tipo de dieta (6,26,31). Si bien los caracteres morfológicos cualitativos se pueden relacionar con características en la dieta, difícilmente permiten reconocer rangos potenciales en los tipos de presas (6,7). Por consiguiente, es necesario establecer el morfotipo de alimentación de los caimanes del Sistema Pebas para poder explorar la versatilidad en su dieta. Por ejemplo, *Kuttanacaiman* y *Caiman wannlangstoni* poseen caniniformes grandes y un patrón dentario cercano al de los caimanes modernos. Se diferencian de estos últimos en que presentan dientes posteriores globulares, rostros romos, sínfisis largas y mandíbulas robustas (9). No está claro si estas diferencias son sustanciales como para que su dieta haya sido exclusivamente de

moluscos o si sus morfotipos no difieren tanto del “generalista” como para que su dieta haya sido más versátil.

Asimismo, históricamente los cocodrilianos han sido agrupados por caracteres cualitativos en ecomorfotipos que no fueron capaces de distinguir disparidades morfológicas que los estudios cuantitativos sí encontraron (6,26,31). Estas disparidades morfológicas pueden ser sutiles pero sustanciales para la ecología (31). Por ejemplo, gaviales y cocodrilos poseen formas longirrostras, pero con estudios de morfometría geométrica se ha comprobado que ocupan diferentes ecomorfotipos (26,31). Los cocodrilos longirrostrados poseen un premaxilar alargado, dos regiones en la maxila con dientes prominentes cerca de la articulación cuadrado-articular y una poderosa fuerza de mordida que les permitiría acceder a distintas presas y de diferente tamaño (26,31). Por el contrario, los gaviales tienen un premaxilar corto con dientes agrandados únicamente en ese hueso, y una fuerza de mordida baja pero que permite un rápido cierre de las mandíbulas (31). Estas características indican que capturan a sus presas con la punta del rostro y que se alimentan de presas pequeñas y ágiles (26,31).

En este proyecto se propone poner a prueba la hipótesis de la durofagia en *Kuttanacaiman iquitosensis*, *Caiman wannlangstoni* y *Gnatusuchus pebasensis* mediante análisis cuantitativos de morfometría geométrica. Esto lleva a plantearnos si los caimanes con dientes globulares del Sistema de Pebas representan un ecomorfotipo propio durófago alejado del generalista.

El ecomorfotipo durófago en los crocodilianos nunca ha sido explorado ni definido a partir de análisis cuantitativos. Se ha establecido que existen ecomorfotipos como el generalista, macro-generalista, longirostro, zifodonto, rostro de pato, brevirostro y estenorostro (6); pero hay crocodilianos, como los caimanes de Pebas, que poseen características anatómicas que podrían corresponder a un ecomorfotipo diferente. A

través de estos análisis podremos establecer qué características asociadas definen el morfotipo durófago y qué características se relacionan a la posible estrategia de alimentación de *G. pebasensis*, el caimán con mandíbula en forma de pala. Si estas morfologías no son tan distantes de aquellas presentes en formas generalistas, esto implicaría asumir para ellos una mayor flexibilidad y una dieta más variada, en función de la disponibilidad de recursos. Al comparar el espacio morfológico que ocupan los caimanes durófagos del sistema Pebas y los actuales se podrá evaluar cuánto ha cambiado la comunidad de cocodrilos en la Amazonía a través del tiempo. Estos datos son una medida de los cambios ecológicos, la dinámica de los ecosistemas y sus recursos, por lo que proporcionarán información de la adaptabilidad de los cocodrilos a cambios drásticos en sus ambientes.

III. Estrategia de abordaje

Para responder si los caimanes con dientes globulares del Sistema de Pebas representan un ecomorfotipo propio durófago alejado del generalista o por el contrario no difieren sustancialmente de este, proponemos realizar un análisis cuantitativo por morfometría geométrica de dos dimensiones. Esta técnica se encuentra aplicada ampliamente en la literatura (6,26,31,39). Aplicaremos el uso de landmarks y semilandmarks en puntos anatómicos que proporcionen información relevante sobre la forma de la estructura y que puedan establecerse en todos los especímenes (6,26).

El objeto de estudio lo constituirán las mandíbulas y la dentición de los tres taxa de interés (*Kuttanacaiman iquitosensis*, *Caiman wannlangstoni* y *Gnatusuchus pebasensis*), ya que son estas estructuras anatómicas donde se presentan la mayoría de caracteres que los diferencian de otros caimanes vivos, tales como la zona sinfisaria, extensión y altura, nivel de procumbencia de los dientes anteriores, los alvéolos y dientes de la serie dentaria posterior, la región articular, la cavidad aductora, la presencia y proporciones de los caniniformes (9). Asimismo, los restos fósiles de los tres caimanes permiten el análisis en estas estructuras, pues presentan elementos mandibulares relativamente completos. Esto posibilita la comparación en los análisis con taxa vivos y, sobre todo con taxa extintos presumiblemente durófagos como *Brachychampsia* y *Allognathosuchus* (2,12), que también cuentan con material mandibular, así como con otros caimanes con morfotipos disímiles.

Se trabajará a partir de fotos digitales en vistas dorsal y lateral de los especímenes (Tabla I) donde se ubicarán landmarks y semilandmarks en puntos anatómicos que proporcionen información relevante sobre la forma de la estructura y que puedan establecerse en todos los especímenes (6,26). La forma se obtendrá a partir de la información geométrica dada por los landmarks, que se extrae a través de un procedimiento llamado la superposición

de Procrustes, el cual elimina la influencia del tamaño, orientación y posición (6,26,39). Las coordenadas que se obtienen son usadas para aplicar análisis estadísticos multivariados como análisis de componentes principales (PCA) que permiten observar la disparidad morfológica en o entre los grupos de estudio en un espacio morfológico (morfoespacio) y posibilitan interpretar la paleoecología de especies extintas de manera cuantitativa (6,26,39).

Es posible realizar el ajuste de Procrustes y análisis multivariados como PCA mediante programas como MorphoJ, con una interfaz amigable (39), que se puede descargar y trabajar en una computadora. Al analizar los tres caimanes del Sistema de Pebas junto con taxa extintos y vivientes (Tabla I) de diferentes morfotipos será posible interpretar y establecer o no, si hay diferencias sustanciales en su morfología respecto a otros. Los resultados podrán ser visualizados en un morfoespacio ecológico a través de un PCA y puestos a prueba con análisis estadísticos adicionales como el análisis de regresión multivariada, que permite ver si existe una influencia del tamaño en la forma (31,39). Adicionalmente, mediante un análisis canónico, podremos ver si estadísticamente existe soporte para las agrupaciones ecológicas (39). También, se podrá mapear una filogenia (9,31) en el espacio morfológico del PCA, que permitirá conocer la tendencia morfológica-ecológica del clado Caimaninae. Finalmente, aplicando análisis de permutación se podrá ver si hay señal filogenética en los resultados, lo cual es importante porque la morfología es el resultado combinado de componentes adaptativos y filogenéticos.

IV. Referencias bibliográficas:

1. Brochu, C. Phylogenetic approaches toward crocodylian history. *Annu Rev Earth Planet Sci.* 2003; 31: 357-397.
2. Carpenter K, Lindsey D. The dentary of *Brachychampsia montana* Gilmore (Alligatorinae, Crocodylidae), a Late Cretaceous turtle-eating alligator. *J Paleontol.* 1980; 54: 1213-1217.
3. Iordansky N. The skull of the Crocodylia. In the biology of the Reptilia. Gans, C. (ed.). New York: Academic Press. 1973; (4) 201-262.
4. Ristevski J. Crocodylia Morphology. In: Vonk J. Shackelford T. (eds) *Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior.* Springer, Cham; 2019.
5. Grigg G, Kirshner D. *Biology and Evolution of Crocodylians.* Cornell University Press. 2015.
6. Drumheller S, Wilberg E. A synthetic approach for assessing the interplay of form and function in the crocodyliform snout. *Zool J Linn Soc.* 2020; 188(2): 507-521.
7. Magnusson E. Crocodylia Diet. In: Vonk J., Shackelford T. (eds) *Encyclopedia of Animal Cognition and Behavior.* Springer, Cham; 2017.
8. Brochu, C. Phylogenetics, Taxonomy, and Historical Biogeography of Alligatoroidea. *J Vertebr Paleontol.* 1999;19 (sup002).
9. Salas-Gismondi R, Flynn J, Baby P, Tejada-Lara J, Wesselingh F, Antoine P-O. A Miocene hyperdiverse crocodylian community reveals peculiar trophic dynamics in proto-Amazonian mega-wetlands. *Proc R Soc B.* 2015;282.
10. Dalrymple G. On the jaw mechanism of the snail-crushing lizards, *Dracaena* Daudin 1802 (Reptilia, Lacertilia, Teiidae). *J Herpetol.* 1979;13, 303-311.

11. Abel O. *Allognathosuchus*, ein an die cheloniphage Nahrungsweise angepaßter Krokodiltypus de nordamerikanischen Eozäns. *Paläontol Zeitschr.* 1928; 9: 367-374.
12. Brochu C. Alligatorine phylogeny and the status of *Allognathosuchus* Mook, 1921. *J Vertebr Paleontol.* 2004; 14, 857-873.
13. Simpson G. *Allognathosuchus mooki*, a new crocodile from the Puerco Formation. *Am Mus Novit.* 1930; 445: 1-16.
14. Scheyer T, Aguilera O, Delfino M, Fortier D, Carlini A, Sánchez R, et al. Crocodylian diversity peak and extinction in the late Cenozoic of the northern Neotropics. *Nat Commun.* 2013; 4(1).
15. Scheyer T, Delfino M. The late Miocene caimanine fauna (Crocodylia: Alligatoroidea) of the Urumaco Formation, Venezuela. *Palaeontologia Electronica.* 2016.
16. Hoorn C, Wesselingh F, Hovikoski J, Guerrero J. The development of the Amazonian mega-wetland (Miocene; Brazil, Colombia, Peru, Bolivia). In *Amazonia, landscape and species evolution* (eds, Hoorn C& Wesselingh FP). 2010:123-142.
17. Wesselingh F, Hoorn C, Guerrero J, Räsänen M, Romero L, Salo J. The stratigraphy and regional structure of Miocene deposits in western Amazonia (Peru, Columbia and Brazil), with implications for late Neogene landscape evolution. *Scri Geol.* 2006; 133: 291-322.
18. Wesselingh F, Räsänen M, Irion G, Vonhof H, Kaandorp R, Renema W, Romero L, Gingras M. Lake Pebas: a palaeoecological reconstruction of a Miocene, long-lived lake complex in western Amazonia. *Cainoz Res.* 2002; 1: 35-81.

19. Rebata H, Räsänen M, Gingras M, Vieira V, Barberi M, Irion G. Sedimentology and ichnology of tide-influenced Late Miocene successions in western Amazonia: The gradational transition between the Pebas and Nauta formations. *J South Am Earth Sci.* 2006; 21(1-2): 96-119.
20. Hoorn C. Marine incursions and the influences of Andean tectonics on the Miocene depositional history of northwestern Amazonia: results of a palynostratigraphic study. *Palaeogeogr Palaeoclim Palaeoecol.* 1993; 105: 267-309.
21. Hoorn C, Wesselingh F, Ter Steege H, Bermudez M, Mora A, Sevink J et al. Amazonia Through Time: Andean Uplift, Climate Change, Landscape Evolution, and Biodiversity. *Science.* 2010; 330(6006): 927-931.
22. Wesselingh F, Salo J. A Miocene perspective on the evolution of the Amazonian biota. *Scr Geol.* 2006; 133: 439-458.
23. Jaramillo C, Romero I, D'Apolito C, Bayona G, Duarte E, Louwye S, Mora A. Miocene flooding events of western Amazonia. *Sci Adv.* 2017; 3(5).
24. Riff D, Romano P, Oliviera G, Aguilera O. in Amazonia, Landscape and species evolution. Hoorn C, Wesselingh F, Eds. Wiley, Oxford; 2010 pp 259-280.
25. Hoorn C, Bogotá-A G R, Romero-Baez M, Lammertsma E I, Flantua S G, Dantas E L, Chemale Jr F. The Amazon at sea: Onset and stages of the Amazon River from a marine record, with special reference to Neogene plant turnover in the drainage basin. *Global and Planetary Change.* 2017; 153, 51-65.
26. Pierce S, Angielczyk K, Rayfield E. Patterns of morphospace occupation and mechanical performance in extant crocodylian skulls: A combined geometric morphometric and finite element modeling approach. *J Morphol.* 2008; 269(7): 840-864.

27. Wesselingh, F. Miocene long-lived lake Pebas as a stage of mollusc radiations, with implications for landscape evolution in western Amazonia. *Scr Geol.* 2006; 133: 1-17.
28. Oaks J. A time-calibrated species tree of Crocodylia reveals a recent radiation of the true crocodiles. *Evolution.* 2011.
29. Lee M, Yates A. Tip-dating and homoplasy: reconciling the shallow molecular divergences of modern gharials with their long fossil record. *Proc R Soc B.* 2018; 285: 20181071.
30. Wilberg E. Investigating patterns of crocodyliform cranial disparity through the Mesozoic and Cenozoic. *Zool J Linn Soc.* 2017; 181:189-208.
31. Salas-Gismondi R., Moreno-Bernal J, Scheyer T, Sánchez-Villagra M, Jaramillo C. New Miocene Caribbean gavialoids and patterns of longirostry in crocodylians. *J Syst Paleontol.* 2018; 17(12): 1049-1075.
32. Farlow J, Pianka E. Body size overlap, habitat partitioning and living space requirements of terrestrial vertebrate predators: implications for the paleoecology of large theropod dinosaurs. *Hist Biol.* 2002; 16: 21-40.
33. Langston W, Gasparini Z, Kay R, Madden N, Cifelli R, Flinn J. Vertebrate paleontology in the neotropics: the Miocene fauna of La Venta, Colombia. 1997.
34. Busbey A. The structural consequences of skull flattening in crocodylians mammals. In: Thomason J.J. editor. *Functional morphology in vertebrate paleontology.* Cambridge: Cambridge Univ Press; 1995.
35. Turner A, Buckley G: *Mahajangasuchus insignis* (Crocodyliformes: Mesoeucrocodylia) cranial anatomy and new data on the origin of the eusuchian-style palate. *J Vertebr Paleontol.* 2008; 28(2): 382-408.

36. Brochu C. Crocodylian snouts in space and time: Phylogenetic approaches toward adaptive radiation. *Am Zool.* 2001; 41(3): 564-585.
37. Anderson L, Hartman J, Wesselingh F. Close evolutionary affinities between freshwater corbulid bivalves from the Neogene of western Amazonia and Paleogene of western Amazonia and Paleogene of northern Great Plains, USA. *J South Am Earth Sci.* 2006.
38. Moreno-Bernal J, Pardo M, Silva C, Vanegas A, Jaramillo C. The blunt-toothed caiman *Kuttanacaiman iquitosensis* (Crocodylia, Alligatoridae) In the Middle Miocene of Colombia. 2018.
39. Klingenberg C. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Mol Ecol Resour.* 2010; 11(2): 353-357.
40. Slice D. Geometric Morphometrics. *Annu Rev of Anthropol.* 2007; 36(1): 261-281.

V. Anexos

Tabla I. Lista de especies a usar en el estudio

Lista de 37 especies a incluir en el análisis. Formas potencialmente durófagas indicadas con un (*). Especies vivas en rojo.

Grupo Externo

1. Iharkutosuchus
makadii *

Alligatorioidea

1. Acresuchus
pachytemporalis
2. Alligator mcgrewi
3. Alligator mefferdi
4. Alligator
mississippiensis
5. Alligator prenasalis*
6. Alligator sinensis
7. Allognatusuchus ft
union*

8. Allognatusuchus
wartheni*

9. Borealosuchus
formidabilis

10. Caiman crocodylus

11. Caiman latirostris

12. Caiman wannlangstoni *

13. Caiman yacare

14. Diplocynodon hantoniensis

15. Eocaiman cavernensis

16. Gnatusuchus pebasensis *

17. Kuttanacaiman iquitosensis
*

18. Leidyosuchus canadensis

19. Melanosuchus niger

20. Navajosuchus mooki*

21. Paleosuchus palpebrosus

22. Paleosuchus trigonatus

23. Procaimanoidea utahensis

Crocodyloidea

1. Crocodylus acutus

2. Crocodylus intermedius

3. Crocodylus niloticus

4. Crocodylus palustris

5. *Crocodylus porosus*
6. *Crocodylus siamensis*
7. *Crocodylus suchus*
8. *Mecistops*
cataphractus
9. *Osteolaemus tetraspis*
10. *Tomistoma schlegelii*
11. *Voay*

Gavialoidea

1. *Gavialis gangeticus*
2. *Gryposuchus*
pachakamue