


B. MELENDEZ

PALEONTOLOGIA

Tomo 2. VERTEBRADOS

Capítulo XI

COCODRILOS

por
Jiménez
E.  FUENTES

2ª EDICION

PARANINFO S.A.

MADRID 1985

CROCODYLIA (*)

Los *Cocodrílidos* o *Crocodylia* forman una rama filética lateral y muy importante de los Tecodontos, que tuvo un extraordinario desarrollo durante el Mesozoico. Se supone que proceden de los *Pseudo-suquios*, de los que se diferencian, sobre todo, por la estructura de la bóveda craneal, por el paladar secundario, por la desaparición progresiva de la abertura preorbitaria y por la reducción de la fosa temporal superior.

El desarrollo de las fosas supratemporales, que se observa en los *Cocodrilos longirrostrós*, está correlacionado con el desarrollo de los músculos temporales, en los ictiófagos que precisan una gran rapidez de movimiento en las mandíbulas, para poder "pescar". En cambio, en los *Cocodrilos brevirrostrós*, las fosas supratemporales tienden a reducirse, correlativamente al menor desarrollo de los músculos temporales; en éstos, se desarrollan preferentemente los músculos pterigoideos, que son más potentes en los animales de presa, cuya función es la de "morder".

Los Cocodrilos actuales son los únicos representantes de los Arcosaurios, y son los Reptiles de organización más elevada, pudiendo llegar a alcanzar un tamaño muy considerable. Generalmente son de hábitos anfibios, pero existen formas propiamente terrestres, y otras totalmente adaptadas a la vida acuática, pudiendo ser eventualmente marinos.

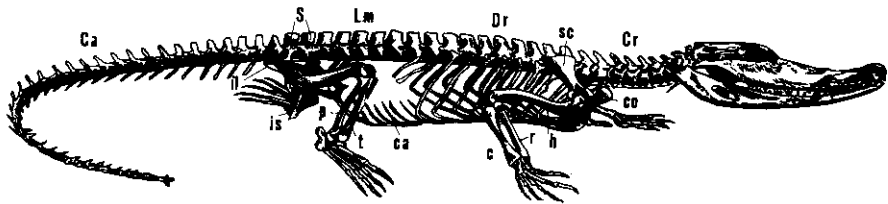


Fig. 225. Esqueleto de *Crocodylus*: Cr, vértebras cervicales que poseen costillas rudimentarias; Dr, íd. dorsales; Lm, íd. lumbares; S, las dos vértebras sacras; Ca, vértebras caudales; sc, escápula; co, coracoides; h, húmero; c, cúbito; r, radio; il, ílion; is, ísqüion; t, tibia; p, peroné; ca, costillas abdominales (resto de las lumbares). (Muy reducido; según Claus.)

El cuerpo de los cocodrilos es de forma típica, alargado, con extremidades cortas, hocico prolongado y estrecho con las aberturas nasales en su extremo, que suelen estar unidas en un único orificio (figs. 226 y 228); cola larga y comprimida (fig. 225), y esqueleto dérmico bien desarrollado, formado por placas dorsales y ventrales.

Poseen un típico paladar secundario formado por los premaxilares, maxilares y palatinos, a los que llegan a unirse también los pterigoideos

(*) Esta parte se ha elaborado con la colaboración del Dr. Emiliano Jiménez Fuentes, que agradecemos sinceramente. Varias de las figuras incluidas, son una aportación personal suya.

en las formas más recientes y evolucionadas. Este paladar, muy desarrollado, posee en su parte posterior un par de aberturas nasales internas (coanas), que permiten la respiración con la boca cerrada, sacando fuera del agua tan sólo el extremo del hocico, donde se abren las fosas nasales (fig. 226).

Los maxilares son muy alargados, carecen de orificio pineal y los dientes se implantan en profundos alvéolos (condición tecodonta), pudiendo existir una cierta heterodontia en algunos casos. En general, conservan la fenestra mandibular característica de los Arcosaurios; en cambio, la fosa preorbitaria está muy reducida, o completamente cerrada (fig. 227).

Las vértebras pueden ser ancicélicas, procélicas o platicélicas, con una sutura que separa el arco neural del cuerpo vertebral. Carecen de clavículas en la cintura escapular, y la interclavícula es alargada. Poseen dos vértebras sacras; costillas abdominales, y la cintura pelviana, tri-radiada, es una de las partes más características de su esqueleto.

Muy característica es también, la estructura del corazón que está tabicado, realizándose una separación casi completa de la sangre arterial y la venosa, lo cual no ocurre en los demás reptiles actuales. Algunos autores explican la supervivencia de los cocodrilos, después del Mesozoico, gracias a su metabolismo más activo que el de otros Reptiles.

Clasificación de los Cocodrilidos.

Es quizás éste, uno de los grupos de Reptiles, en que los diversos autores que han tratado de su clasificación, están menos de acuerdo (5). Nosotros seguiremos la clasificación propuesta por ROMER (1956), en términos generales (Cuadro XI).

(5) La primera clasificación, debida a Owen (1860), se basaba en el tipo de vértebras, distribuyéndolos en *Procoelia*, *Amphicoelia* y *Opistocoelia*. Posteriormente, Huxley (1875), basa su clasificación sobre la posición de las coanas y en la formación del paladar secundario, criterio que ha persistido en las clasificaciones posteriores, distinguiendo tres subórdenes: *Parasuchia*, *Mesosuchia* y *Eusuchia*. En 1890, Zittel propone una nueva clasificación, que no tuvo éxito, separando los *Brevirrostris* de los *Longirrostris*, por la longitud relativa del hocico; pero posteriormente se vuelve a la clasificación de Huxley, aunque Broili y Schlosser (1923), consideran los *Parasuchia* como grupo aparte de los Cocodrilos, que son los actualmente llamados *Fitosaurios*. Posteriormente, Brown (1931), Mook (1934) y Colbert y Mook (1951), describen los *Protosuchidae*; y Simpson (1937) y Price (1945), consideran como nuevo suborden los *Sebecosuchia*.

Otras clasificaciones importantes son las de Nopcsa (1928), Woodward (1932) y Kalin (1955), estableciéndose diferencias a nivel de suborden y de familias. Las discusiones más importantes han sido compendiadas por Kalin, sin que se hayan solucionado aún muchas controversias.

Distinguiremos así, cinco subórdenes: *Protosuchia*, exclusivamente triásicos y antecesores de los *Thalattosuchia*, *Sebecosuchia* y *Mesosuchia*, que persistieron hasta principios del Terciario; de los *Mesosuquios*, a partir del Cretácico inferior, se separaron los *Eusuchia*, que son los únicos que han perdurado hasta nuestros días. Véase la filogenia, en las figuras 171 y 219.

Protosuquios.

Son los cocodrilos más primitivos, exclusivamente triásicos, de pequeña talla; cuadrúpedos, esbeltos y ligeros, debían ser buenos corredores. Tienen hocico estrecho con el cráneo poco esculpido; las vértebras son anficélicas. Conservan muchos caracteres propios de los Tecodontos, aunque presentan la ventana temporal superior reducida y el pubis con tendencia a ser excluido de la cavidad cotiloidea.

Comprenden una sola familia, *Protosuchidae* o *Notochampsidae*, cuyos representantes se han encontrado fósiles en Norteamérica y en Sudáfrica.

Thalatosuquios.

Son cocodrilos acuáticos, mesozoicos, con el hocico extremadamente alargado en algunos casos, miembros cortos y cola fuerte, que actúa como órgano propulsor en la natación. La fosa temporal superior está muy desarrollada, limitada anteriormente por los frontales (fig. 226) y las coanas situadas en el borde posterior de los palatinos.

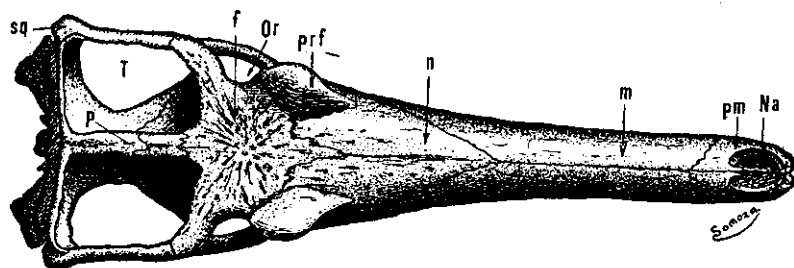


Fig. 226. Cráneo de *Metriorhynchus blainvillei*, un Thalattosúquido del Jurásico superior de Caen (Francia) (x 0,2; según Deslongchamps). T, fosas temporales; las demás abreviaturas, como en la fig. 162).

Comprenden la familia de los *Metriorhynchidae*, fósil del Jurásico medio al Cretácico inferior de Europa y del Jurásico superior de Patagonia. Son cocodrilos muy especializados para la natación, con una fuerte cola impulsora y cortas patas delanteras transformadas en aletas, que debían actuar como órganos equilibradores en la natación. En el cráneo, el prefrontal forma un curioso resalte ante las órbitas (fig. 226).

Sebecosuquios.

Son cocodrilos exclusivamente suramericanos (6), de cráneo alto y comprimido lateralmente; tienen dientes escasos, grandes y comprimidos, de bordes aserrados y presentan una escotadura que coincide aproximadamente con la sutura premaxilar-maxilar, para alojar la punta de un "canino" inferior (fig. 227, A). Resalte postorbital ligeramente desplazado hacia el interior. Las vértebras son platicélicas.

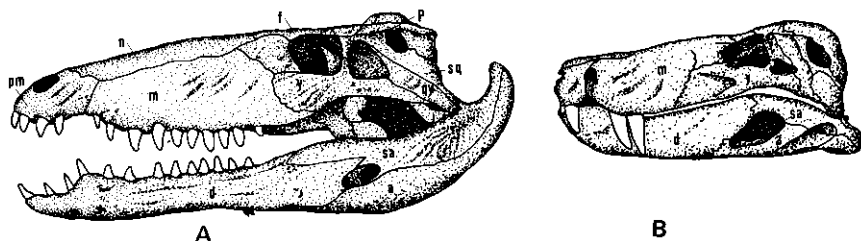


Fig. 227. A, cráneo de *Sebecus icaeorhinus* Simpson, del Eoceno inferior de Chubut (R. Argentina). (x 0,13; según E. H. Colbert.) B, cráneo de *Baurusuchus pachecoi* Price, de la formación Bauru (Cretácico continental), de Minas Gerais (Brasil). (x 0,11; según L. I. Price, modificado por E. H. Colbert). (Dibujos de E. Jiménez).

Comprenden dos familias: *Sebecidae*, fósil desde el Cretácico superior hasta el Mioceno, con el género principal *Sebecus* (fig. 227, A), y *Baurusuchidae*, del Cretácico superior del Brasil, caracterizada por los escasos dientes pero de gran tamaño (fig. 227, B). El proceso retroarticular de la mandíbula, está muy desarrollado en los primeros y en cambio, es muy corto en los segundos.

Mesosuquios.

Son cocodrilos mesozoicos que conservan algunos caracteres primitivos, especialmente la posición de las coanas, que aún están en la parte

(6) En algunas ocasiones (Berg, 1966), se ha citado la presencia del género *Sebecus* en Europa, concretamente en el Eoceno de Messel (Alemania). Posteriormente, Kuhn (1968) lo ha redenido *Bergisuchus dietrichbergi*, incluyéndolo también dentro de los *Sebecosuchia*. Sin embargo, hay que hacer notar que el carácter de dientes comprimidos con los bordes aserrados, no es privativo de *Sebecus*, apareciendo igualmente en otros grupos, corrientes en el Eoceno de Europa, Norteamérica, Asia y Africa (p. ej., en *Pristichampsus*; fig. 235), y no sólo en los cocodrilos, sino también en algunos Dinosaurios *Carnosauria*. La similitud es tan grande, que Ameghino supuso la supervivencia de Dinosaurios, en el Eoceno de Patagonia, confundiendo sus dientes con los de cocodrilos.

De todas formas, caben dos suposiciones (Z. B. de Gasparini, 1972): que los *Sebecosuchia* tuvieron una distribución a escala mundial; o bien, que se trate de un caso de convergencia morfológica, y que los caracteres propios de los *Sebecosúquidos* no sean exclusivos de ellos. En este caso, no tendrían categoría de suborden sino de infraorden dentro de los *Mesosuchia*, y lo mismo podría decirse de los *Thalattosuchia*.

posterior de los huesos palatinos; la abertura temporal superior no está tan reducida como en las formas modernas; aún persiste, en algunos casos, la abertura preorbitaria, y el resalte postorbital está ligeramente desplazado hacia el interior.

Comprende seis familias (véase el Cuadro XI).

Los *Teleosauridae* son cocodrilos marinos de hocico extremadamente largo, probablemente eran comedores de peces; las fosas temporales son rectangulares y mucho mayores que las órbitas (fig. 228); conservan esbozos de las aberturas

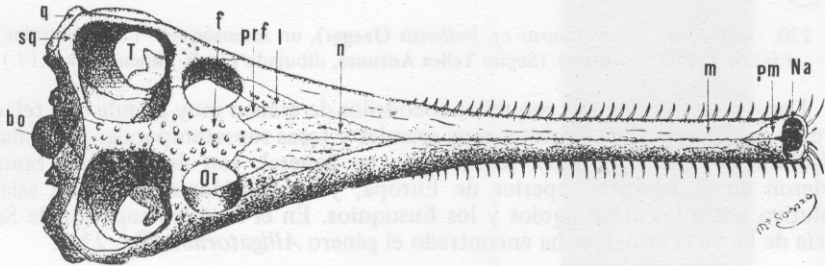


Fig. 228. Cráneo de *Teleosaurus cadomensis* (Cuv.), del Jurásico de Calvados (Francia). T, fosas temporales; las demás abreviaturas, como en la fig. 162. (x 0,2; según Deslongchamps.)

preorbitarias, y poseen numerosos dientes cónicos y agudos. Estaban provistos de una fuerte armadura ósea dorsal y ventral (fig. 229). Fósiles en el Jurásico de Europa y Madagascar; en el Lías superior de Portugal, se ha encontrado el género *Mystriosaurus* (fig. 230).

Los *Pholidosauridae* son también cocodrilos marinos, longirrostrós, de poderosos dientes; vienen a llenar el vacío ecológico dejado por los Teleosáuridos y los Metriorhínquidos en el Jurásico superior.

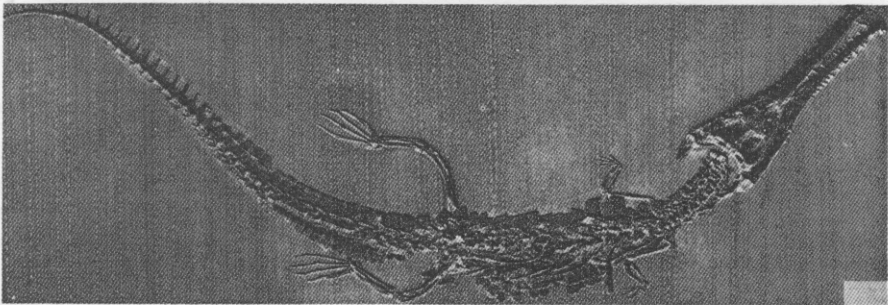


Fig. 229. *Mystriosaurus bollensis* (Jaeger), ejemplar completo que conserva parte de la armadura de placas óseas dérmicas. Toarciense inferior de Holzmaden (Württemberg, Alemania). Ejemplar preparado bajo la dirección de B. Hauff, que se encuentra en el Museo de la Universidad de Mannheim y mide 3,4 m. de largo. (Según B. Hauff.)

COCODRILIDOS

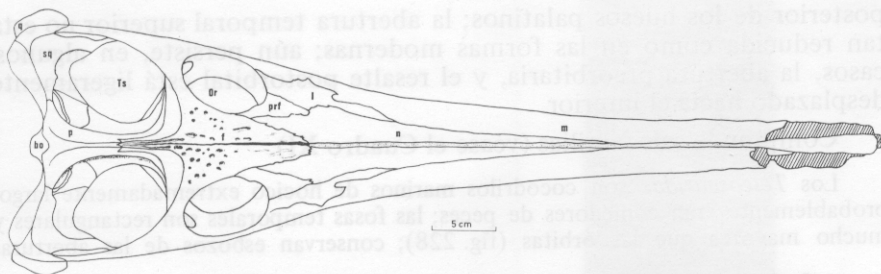


Fig. 230. Cráneo de *Mystriosaurus cf. bollensis* (Jaeger), un mesosúquido (Teleosauridae) del Lías de Tomar (Portugal). (Según Telles Antunes, dibujado por E. Jiménez) (x 0,17.)

Los *Atoposauridae* son pequeños cocodrilos de cráneo muy grande con relación al resto del cuerpo; tienen órbitas muy grandes y fosas supratemporales pequeñas; la armadura dérmica está muy reducida y, en general, son de pequeño tamaño. Vivieron en el Jurásico superior de Europa, y se consideran como un eslabón evolutivo entre los Mesosúquidos y los Eusúquidos. En el Jurásico superior de Santa María de Meyá (Lérida), se ha encontrado el género *Alligatorium* (fig. 231).

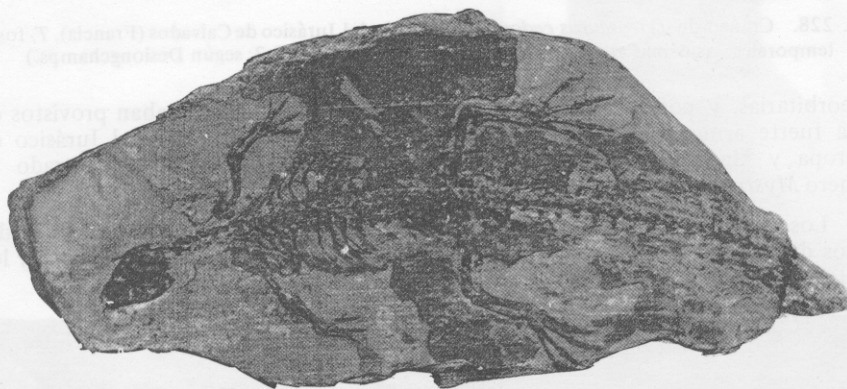


Fig. 231. *Alligatorium depéreti*, un pequeño Cocodrilo marino del Jurásico superior de Santa María de Meyá (Lérida). (Aprox. x 0,2.) (Ejemplar del Museo Martorell de Barcelona.)

Los *Goniopholidae* constituyen la rama principal de los Mesosúquidos, abundantes desde el Jurásico superior hasta el Cretácico superior en Europa y Norteamérica. El cráneo es corto; la fosa temporal superior es algo mayor que las órbitas y en algún caso pueden conservar esbozos de las aberturas preorbitales (fig. 232).

Los *Notosuchidae* son cocodrilos terrestres, carnívoros, con el hocico muy corto; órbitas grandes y fosa temporal pequeña; ocasionalmente pueden conservar también esbozos de la abertura preorbitaria. Poseen escaso número de dientes fuertes y especializados (fig. 233). Fósiles en el Cretácico superior de Sudamérica y del Norte de África.

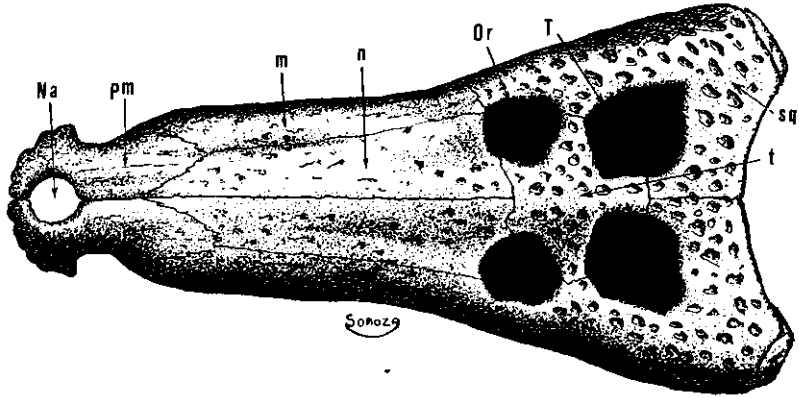


Fig. 232. Cráneo de *Goniopholis crassidens*, un cocodrilo de 2 m de largo del Weald de Inglaterra. T, fosa temporal supra; las demás abreviaturas como en la fig. 162. ($\times 0,3$; según Owen.)

Los *Dyrosauridae*, por último, son cocodrilos de hocico largo, con órbitas pequeñas y resalte postorbital subdermal. Suceden a los *Goniopholidae* en el Cretácico superior hasta el Eoceno en Africa.

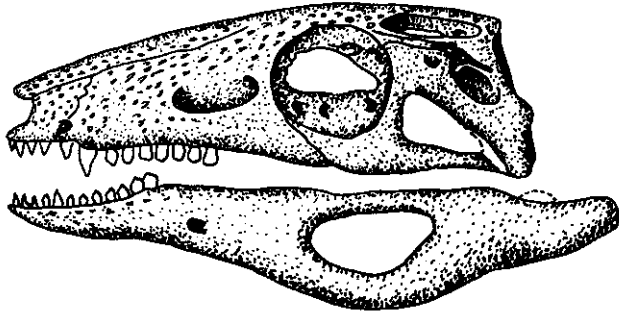


Fig. 233. Cráneo y mandíbula de *Uruguaysuchus aznarensis* Rusconi, del Cretácico de Uruguay. ($\times 0,5$; según C. Rusconi, copiado por E. Jiménez.)

Eusuquios.

Los *Eusuquios* son los cocodrilos modernos (únicos actuales), los más evolucionados, principalmente en lo que respecta a la estructura del paladar secundario, formado por los premaxilares, palatinos y pterigoideos, quedando las coanas rodeadas únicamente por los pterigoideos. El cráneo es variablemente alargado, y los resaltes postorbitarios están profundamente desplazados hacia el interior.

Comprende cuatro familias (véase el Cuadro XI), con representantes desde el Cretácico, principalmente los Cocodrilidos y Gaviálidos actuales.

Los *Hylaeochampsidae*, exclusivos del Weald de Inglaterra, se caracterizan por la peculiar bóveda palatina, con curiosas perforaciones.

Los *Stomatosuchidae*, poseen un cráneo ancho, muy largo y aplastado; las órbitas, muy pequeñas, están orientadas hacia arriba, y las fosas temporales superiores son también muy pequeñas. La dentición está muy reducida en la mandíbula superior, y la inferior está desprovista de dientes, es notable por su ligereza y se supone que debía soportar un saco membranoso, similar al de los pelícanos. Sólo se conocen fósiles del Cenomanense de Libia; géneros *Aegyptosuchus* y *Stomatosuchus*.

Los *Crocodylidae* constituyen el tronco central de los Eusuquios y son animales semiacuáticos, poco especializados. Tienen el hocico moderadamente alargado, como máximo tres veces más largo que ancho en la base; los nasales están unidos a los premaxilares; las aberturas temporales superiores son pequeñas, algo menores que las órbitas (fig. 234); el cuadrado puede bordear, o no, la fosa temporal inferior. La sínfisis mandibular se prolonga hasta el 15.º diente, y la dentición es pseudo-heterodonta, con un "canino" diferenciado y fórmula dentaria 21:20. Poseen armadura dérmica ventral más o menos desarrollada.

Comprenden tres subfamilias, que agrupan los cocodrilos predominantes desde el Cretácico superior, con una amplia distribución geográfica durante el Terciario, muy restringida actualmente, debido a la evolución climática del Cuaternario.

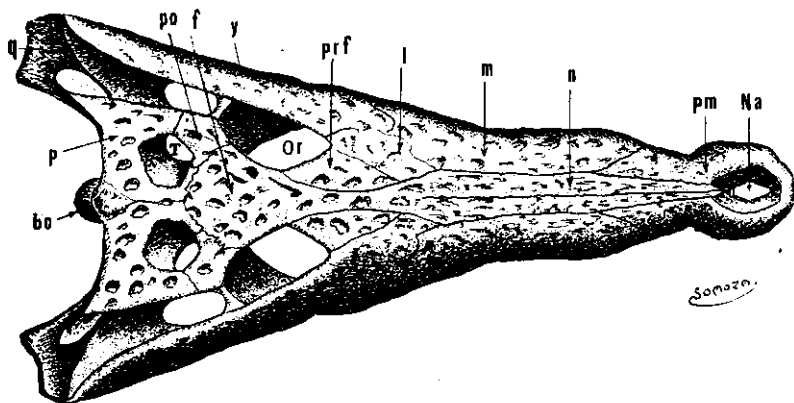


Fig. 234. Cráneo de *Crocodylus acer* Cope, un Eusuquio del Eoceno de Utha (U. S. A.). T, fosa temporal superior; las demás abreviaturas como en la fig. 162. (x 0,3; según Cope.)

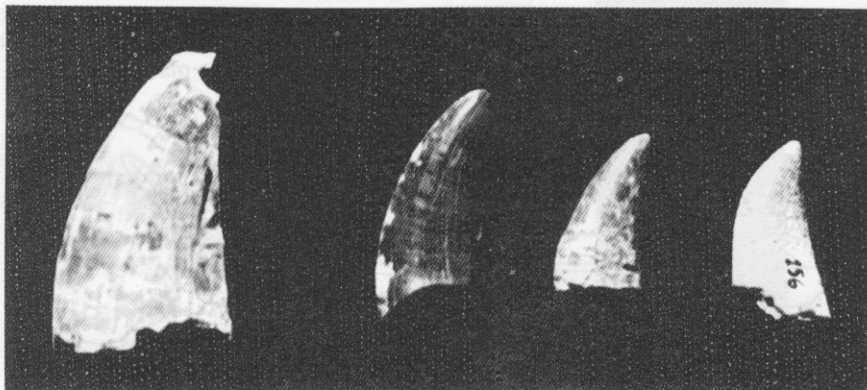
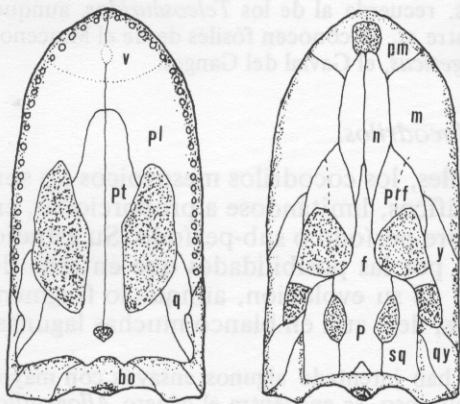


Fig. 235. Dientes de *Pristichampus rollinatti* (Gray), del Luteciense de Zamora y Salamanca. (Tam. nat.; según E. Jiménez.)

Los *Crocodylinae* tienen en la mandíbula superior una escotadura lateral en la que se aloja el cuarto diente inferior (canino), visible cuando la boca está cerrada; en la mandíbula superior, el diente más desarrollado es el quinto. El cuadrado bordea la fosa temporal inferior. En España se han citado los géneros *Arambourgia* y *Pristichampus* (fig. 235).

Los *Alligatorinae* tienen en la mandíbula superior, un alvéolo en el que se aloja el cuarto diente inferior, que no es visible cuando la boca está cerrada; en la mandíbula superior, el diente más desarrollado también es el cuarto. El cuadrado no llega al borde de la fosa temporal inferior.



En España se han citado los géneros *Hispanochamps* (fig. 236), *Diplocynodon*, y *Asiatosuchus* (7).

Fig. 236. *Hispanochamps mulleri* Kalin, del Sannoisiense de Tárrega. A la derecha vista dorsal del cráneo; a la izquierda, vista ventral. La longitud de los ejemplares oscila entre 123 y 230 mm. (Según Kalin, dibujado por E. Jiménez.)

(7) Las especies citadas son: *Hispanochamps mulleri* (Kalin, 1936) y *Diplocynodon marini* (Bataller, 1944), del Sannoisiense de Tárrega; *Asiatosuchus* sp. y *Diplocynodon* sp. (según Berg y Crusafont, 1970), del Luteciense de Montllobar; también se ha encontrado el mismo género *Diplocynodon* en el Eoceno-Oligoceno de Salamanca-Zamora (Jiménez, 1970).

COCODRILIDOS

Los *Tomistominae* tienen caracteres similares a los de las anteriores subfamilias, pero su hocico es alargado, como el de los *Gavialidos*. Del Mioceno de Portugal, destaca una forma de *Tomistoma* (fig. 237), propia de estuario o marina.

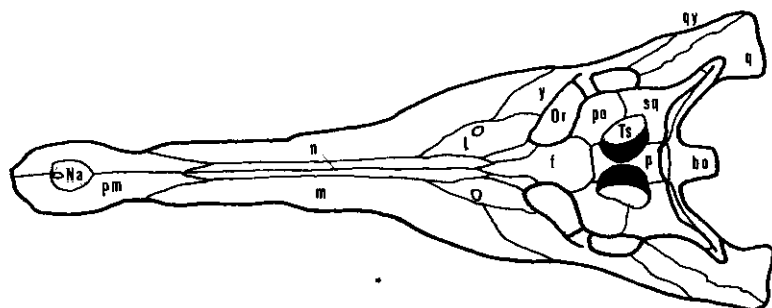


Fig. 237. Cráneo de *Tomistoma lusitanica* (Vianna y Moraes), del Mioceno de Portugal. (x 0,1; según Telles Antunes, dibujado por E. Jiménez.)

Los *Gavialidae* son cocodrilos de hocico largo y estrecho, sin relieves externos; las fosas temporales superiores son anchas; los nasales están separados de los premaxilares y el cuadrado no llega hasta la fosa temporal ínfera. La sínfisis mandibular se prolonga hasta el 23.º diente, y su dentición es homogénea con fórmula 27:24. Carecen de armadura dérmica ventral.

El hábitat fluvial de los *Gavialidos*, recuerda al de los *Teleosáuridos*, aunque ambas familias no estén relacionadas entre sí. Se conocen fósiles desde el Mioceno, con una sola especie actual, *Gavialis gangeticus*, el Gavial del Ganges.

Importancia estratigráfica de los Cocodrilos.

Debido a su escasez como fósiles, los cocodrilos mesozoicos no son buenos indicadores cronoestratigráficos, limitándose a proporcionar, en todo caso, alguna información sobre período o sub-período. Su estudio es, sin embargo, muy importante, por las posibilidades que entraña de ampliar el conocimiento detallado de su evolución, aunque lo fragmentario e incompleto de los hallazgos, deje aún en blanco muchas lagunas.

Con los cocodrilos cenozoicos, se han intentado algunos ensayos con mayor éxito (fig. 238). Así, en el Paleógeno europeo, se encuentra el género *Allognathosuchus* sólo en el Ypresiense-Luteciense, aunque se encuentre también en el Paleoceno y en el Eoceno superior americanos; *Diplocynodon* se encuentra sólo a partir del Luteciense; *Asiatosuchus*, del Paleoceno al Luteciense (conocido en Asia, antes y después de esta época); y *Pristichampsus*, en el Eoceno medio y superior.

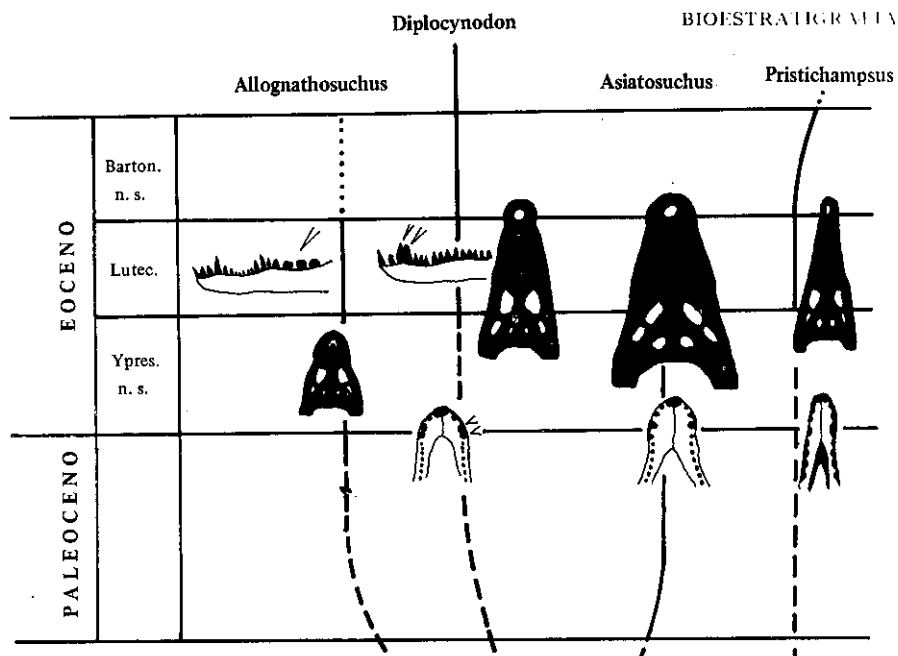


Fig. 238. Distribución de los cocodrilos más frecuentes en el Paleógeno de Europa Occidental. (Las líneas de trazo discontinuo representan la presencia desconocida o dudosa en Europa. Las de puntos, presencia conocida sólo en América y África.) (Según Berg, modificado por E. Jiménez.)

La principal importancia de los cocodrilos, sobre todo los cenozoicos, desde el punto de vista paleoecológico, es que son magníficos indicadores paleoclimáticos, dado que sólo pueden vivir en regiones donde la temperatura no descienda nunca por debajo de 10° C, lo cual explica su persistencia en Europa durante el Paleógeno y parte del Neógeno, y su completa desaparición de dicho continente por las variaciones climáticas cuaternarias, sin posibilidad de migraciones hacia regiones más cálidas, por la presencia de barreras orientadas de E a W.

Los Cocodrilos forman un grupo biológico muy homogéneo y, desde el punto de vista evolutivo, muy conservador, pues desde el Jurásico (hace unos 200 millones de años), apenas han variado en su estructura y, probablemente tampoco, en su anatomía interna, en su fisiología y en su ecología; sus hábitos fluviales han sido tal vez la causa, de que no se extinguiesen a finales del Cretácico (como los demás Arcosaurios), persistiendo en las regiones tropicales, durante el Terciario hasta la actualidad. Por su parentesco con los Dinosaurios, el estudio de su comportamiento y de su Fisiología, resulta muy importante para comprender el de aquéllos.