

VARIACIÓN MORFOLÓGICA CRANEANA EN CAIMAN (ALLIGATORIDAE, CAIMANINAE): ESTUDIO MORFOGEOMÉTRICO DE LA ONTOGENIA DE LAS ESPECIES *Caiman latirostris* Y *Caiman yacare*

CRANIAL MORPHOLOGICAL VARIATION IN CAIMAN (ALLIGATORIDAE, CAIMANINAE): A GEOMETRIC MORPHOMETRICS STUDY OF THE ONTOGENY IN THE SPECIES *Caiman latirostris* AND *Caiman yacare*

María Victoria FERNANDEZ BLANCO^{1,4}; Guillermo Hernán CASSINI^{2,3,4}; Paula BONA^{1,4}

¹División Paleontología Vertebrados. Museo de La Plata, Universidad Nacional de La Plata. Argentina. ²División Mastozoología. Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia". Argentina. ³Departamento de Ciencias Básicas. Universidad Nacional de Luján. Argentina. ⁴Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).

RESUMEN

Presentamos el primer estudio sobre la disparidad craneana en *C. yacare* y *C. latirostris* utilizando un análisis de morfometría geométrica en dos dimensiones. Se fotografiaron cráneos de distintos estadios ontogenéticos en vista dorsal y palatal. Se establecieron 28 landmarks en vista dorsal y 27 en vista palatal y se digitalizaron usando TPSUtil y TPSDig. Para el análisis se utilizó Morpho J. Para evaluar el cambio de forma en cada especie se realizó una regresión de las coordenadas de landmarks contra el logaritmo del centroide. Se compararon las trayectorias ontogenéticas y se hizo un análisis de componentes principales para identificar los componentes de variación. En vista dorsal no hubo diferencias entre las trayectorias ontogenéticas; sí en vista ventral. Los especímenes se separaron en relación al primer componente principal. En vista dorsal, respecto de *C. latirostris*, *C. yacare* presenta un cráneo y hocico alargado y angosto, órbitas angostas, gran concavidad del borde lateral a la altura de la sutura maxilo-yugal y menor concavidad del borde posterior de la tabla craneana. En vista ventral, *C. yacare* presenta un cráneo, hocico, alas pterigoideas y fenestras suborbitarias alargados y angostos y un desplazamiento medial del contacto cuadrado/cuadrado-yugal y del contacto anterolateral entre maxilares y palatinos.

Palabras claves: Crocodylia, caimanes, morfometría geométrica, cráneo, disparidad morfológica.

ABSTRACT

We present the first study about the cranial disparity in *C. yacare* and *C. latirostris* using a two-dimensional geometric morphometric analysis. Skulls of different ontogenetic stages were photographed in dorsal and palatal views. For this study, 28 landmarks in dorsal view and 27 in palatal view were established and digitized using TPSUtil and TPSDig. MorphoJ was used for the analysis. To evaluate the change of shape in each species a regression with the landmarks coordinates against the logarithm of centroid size was performed. Ontogenetic trajectories were compared and a principal component analysis was done to identify the components of variation. Differences in ontogenetic trajectories were only observed in ventral view. The specimens were separated in relation to the first principal component. In dorsal view, in contrast with *C. latirostris*, *C. yacare* presents an elongated and narrow snout and skull, narrow orbits, a great concavity in the lateral margin of the skull at the level of the maxillar-jugal contact and a lower concavity of the rear edge of the cranial table. In ventral view, *C. yacare* presents an elongated and narrow skull, snout, pterygoid wings and suborbital fenestra and a medial displacement of the quadrate/quadrate-jugal contact and the anterolateral contact between maxillar and palatine.

Keywords: Crocodylia, caimans, geometric morphometrics, skull, morphological disparity.

Recibido diciembre 18, 2013 - Aceptado febrero 14, 2014

* Correspondencia de autor: María Victoria Fernandez Blanco. División Paleontología Vertebrados, Museo de La Plata. UNLP. Paseo del Bosques/n Tel: 54 221 425-7744 Int 129(*35). CP(1900). La Plata, Argentina. e-mail: victoriafernandezblanco@yahoo.com.ar

INTRODUCCIÓN

Caimaninae es un clado de Alligatoridae que incluye una gran cantidad de especies extintas y actuales (e.g., 1, 2, 3, 4, 5). Si bien el número total de especies actuales de caimaninos es un tema controversial, existe cierto acuerdo en considerar a este grupo representado por seis especies agrupadas en tres géneros, *Paleosuchus* Gray, 1862, *Melanosuchus* Gray, 1862 y *Caiman* Spix, 1825. *Caiman* incluye tres especies vivientes, *Caiman crocodilus* (Linnaeus, 1758), *C. latirostris* (Daudin, 1802) y *C. yacare* (Daudin, 1802), aunque *C. yacare* es considerado como una subespecie de la primera por ciertos autores (i.e., 6). Del mismo modo, estudios de revisión sistemática de este género, basados en morfología, proponen que ciertas especies extintas como *Caiman cf. lutescens* (7) deberían sinonimizarse con *C. latirostris* (8, 9, 10, 11) y, más aún, plantean la parafilia de *Caiman*, con *C. latirostris* como taxón hermano de *Melanosuchus* (i.e., 2, 3, 4, 12, 13, 14). Es por esto que el conocimiento detallado de la morfología de estas especies es fundamental para interpretar la diversidad taxonómica del grupo a lo largo del tiempo y, por lo tanto, su historia evolutiva.

En relación a su disparidad morfológica, los Caimaninae en particular y los Crocodylia en general, son un grupo muy diverso, al menos en lo que respecta a su morfología craneana. El cráneo de los Crocodylia es una estructura muy estudiada. Esto se debe en parte por ser la porción del esqueleto más frecuente de hallar tanto en colecciones herpetológicas como en el registro fósil. Además, la gran variedad de morfotipos craneanos presentes y su potencial relación con distintos hábitos de vida fueron y son de gran atractivo para los especialistas. Aunque la mayoría de los estudios morfo-

lógicos en Crocodylia han sido de tipo cualitativos (e.g., 3, 7, 15, 16, 17, 18, 19, 20), también existen algunos estudios donde se ha cuantificado la forma y se ha estudiado su relación con aspectos ecológicos (21, 22, 23, 24). Cabe destacar que estos últimos se han centrado fundamentalmente en el estudio de la variación interespecífica presente en el grupo. La cuantificación de la forma definida como la apariencia, configuración o composición de un organismo (sensu 25) permite transformarla en variables mensurables y obtener una matriz de atributos numéricos. Esto es de gran utilidad para la descripción, análisis e interpretación cuantitativa de la forma y del cambio morfológico en biología (26, 27). Recientemente Foth et al. (22) abordaron un estudio de la variación intraespecífica craneana de *Melanosuchus niger* a partir de un análisis de morfometría geométrica. En cuanto a *Caiman*, si bien se han estudiado ciertos aspectos de la morfología craneana (15, 28, 29, 30, 31, 32), el estado actual del conocimiento sobre la morfología y la variabilidad del esqueleto del género y sus especies es insuficiente a la hora de abordar estudios morfológicos, funcionales o ecológicos (32).

El objetivo de este trabajo es profundizar el conocimiento de la variación craneana inter e intraespecífica de dos especies actuales de caimanes, *Caiman latirostris* y *C. yacare*, en un marco metodológico morfogeométrico. En este sentido, evaluamos los cambios morfológicos a lo largo de la ontogenia, en el cual la forma del cráneo se modifica durante la transición de juveniles a adultos. La comparación de diferentes aspectos de la morfología craneana y su relación con la dieta y el tipo de hábitat son de fundamental importancia para el entendimiento del significado ecomorfológico de los cambios detectados en cada especie.

MATERIALES Y MÉTODOS

Muestra

Se tomaron fotografías en vista dorsal y ventral de los cráneos de las dos especies de caimanes. Se utilizaron 54 fotos en vista dorsal (38 de *C. yacare* y 16 de *C. latirostris*) y 53 en vista ventral (37 de *C. yacare* y 16 de *C. latirostris*). Los materiales se encuentran depositados en las colecciones herpetológicas del Museo de la Plata (MLP), del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (MACN) y del Museo de Ciencias Naturales y Antropológicas "Profesor Antonio Serrano" (MAS). Todos los especímenes pertenecen a individuos salvajes colectados en las provincias de Chaco, Corrientes y Jujuy y en la República del Paraguay, mientras que 5 especímenes no cuentan con procedencia geográfica.

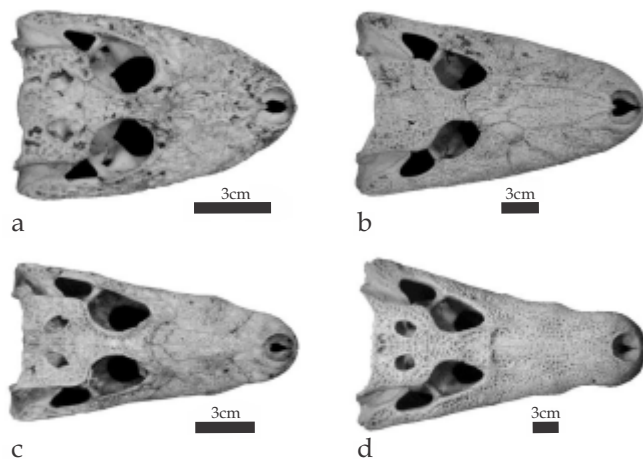


Figura 1. Cráneos de un ejemplar juvenil y un adulto de las dos especies de caimanes. (a) Ejemplar juvenil de *Caiman latirostris*. (b) Ejemplar adulto de *C. latirostris*. (c) Ejemplar juvenil de *C. yacare*. (d) Ejemplar adulto de *C. yacare*.

El espécimen más pequeño de *C. yacare* es un juvenil con un cráneo de 104,16 mm de largo total y el adulto más grande tiene un cráneo de 291,92 mm. En el caso de *C. latirostris*, el espécimen más pequeño es un juvenil

con un largo total del cráneo de 108,35 mm y el del adulto más grande mide 277 mm (Fig. 1). Los diferentes tamaños pueden ser considerados como estadios juveniles y adultos.

Landmarks

Para describir la morfología craneana, se utilizaron 28 landmarks (lms) en vista dorsal y 27 en vista palatal (Fig. 2; Tabla 1). Se tomaron landmarks con homologías claras de tipo I y tipo II (sensu 33) tales como suturas y procesos, y de tipo III o semilandmarks sobre bordes de curvas. Los landmarks fueron digitalizados utilizando el TPSUtil y el TPSDig (34).

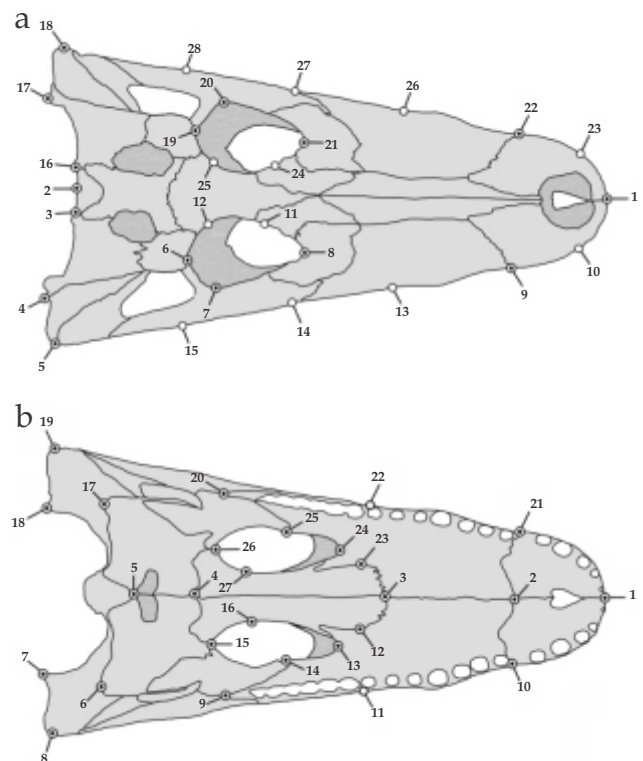


Figura 2. Visualización de landmarks y semilandmarks en el cráneo de *C. yacare* en vista dorsal (a) y ventral (b) usados en el análisis de morfometría geométrica. Los círculos con el punto negro en el medio corresponden a landmarks. Los círculos blancos corresponden a semilandmarks.

Vista	Número	Definición de landmarks y semilandmarks	Homología
Dorsal	1	Contacto más anterior entre los 2 premaxilares.	Tipo I
	2	Punto medio del margen posterior de la tabla craneana.	Tipo II
	3 y 16	Contacto entre el supraoccipital y el escamoso a lo largo del margen posterior de la tabla craneana.	Tipo I
	4 y 17	Punto más posterolateral del escamoso.	Tipo II
	5 y 18	Punto más posterolateral del cuadrado donde contacta con el cuadrado-yugal.	Tipo I
	6 y 19	Contacto del proceso yugal del postorbital con la tabla craneana.	Tipo I
	7 y 20	Punto más posterolateral de la órbita.	Tipo II
	8 y 21	Punto más anterior de la órbita.	Tipo II
	9 y 22	Contacto entre el premaxilar y maxilar a lo largo del margen lateral del cráneo.	Tipo I
	10 y (23)	Punto medio entre lms 1 y 9 (1 y 22) en el margen lateral del cráneo.	Tipo III
	11-12 y (24-25)	Semilandmarks sobre el margen medial de la órbita entre lms 6 y 8 (19 y 21).	Tipo III
	13-15 y (26-28)	Semilandmarks sobre el margen lateral del cráneo entre el lms 9 y 5 (22 y 18).	Tipo III
	Ventral	1	Contacto más anterior entre ambos premaxilares.
2		Contacto entre maxilar y premaxilar en el plano sagital.	Tipo I
3		Contacto más anterior entre ambos palatinos.	Tipo I
4		Contacto entre palatinos y pterigoides en el plano sagital.	Tipo I
5		Punto más posterior de la coana en el plano sagital.	Tipo II
6 y 17		Punto más posterior de las alas pterigoideas.	Tipo II
7 y 18		Punto más posteromedial del cuadrado.	Tipo II
8 y 19		Punto más posterolateral del cuadrado.	Tipo II
9 y 20		Contacto entre ectopterigoides, maxilar y yugal.	Tipo I
10 y 21		Contacto entre el maxilar y el premaxilar en el margen lateral del cráneo.	Tipo I
11 y 22		Punto medio entre los lms 9 y 10 (19 y 21) en el margen lateral del cráneo.	Tipo III
12 y 23		Punto más anterolateral del palatino.	Tipo II
13 y 24		Punto más anterior de la fenestra infraorbitaria.	Tipo II
14 y 25		Contacto entre el maxilar y ectopterigoides en el margen lateral de la fenestra infraorbitaria.	Tipo I
15 y 26		Contacto más posterior del palatino en la fenestra infraorbitaria.	Tipo II
16 y 27		Punto más medial del margen medial de la fenestra infraorbitaria.	Tipo II

Tabla 1. Descripción de landmarks y semilandmarks en vista dorsal y ventral.

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 landmarks faltantes fueron estimados en dos pasos en el programa estadístico R 3.0.1 (35). El primer paso consistió en reflejar los landmarks especulares homólogos mediante la función AMP, método propuesto por Annat Haber de la Universidad de Chicago (disponible online en <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>), y demostrada su utilidad en distintos análisis (36, 37). En aquellos especímenes con ambos landmarks homólogos especulares faltantes (9 en vista dorsal; 6 en vista ventral), la estimación se realizó mediante la función fixLMtps del paquete Morpho (38). En ningún caso el número de landmarks estimados superó la cantidad de seis entre ambos procedimientos.

Análisis de los datos

Para el análisis de los datos en un primer paso se procedió a la relajación de los semilandmarks utilizando el paquete Morpho. Luego, estas configuraciones de landmarks fueron exportadas al programa MorphoJ 1.05a (39) donde se realizó el análisis generalizado de Procrustes (AGP), 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 (40, 26). Este procedimiento minimiza la suma de las distancias al cuadrado de los landmarks homólogos mediante las transformaciones de traslación, rotación y escalándolos a un tamaño de centroide unitario (41). En los análisis de morfometría geométrica, 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 (42, 43). Varios autores han señalado que el tamaño del centroide sigue el mismo comportamiento que el tamaño corporal (44, 45, 46, 47, 48). Para evaluar el cambio de forma alométrico, se realizó una regresión de las coordenadas de landmarks alineadas para cada especie contra el logaritmo en base 10 del tamaño del centroide (como proxy de tamaño), mediante el programa MorphoJ. La comparación entre las trayectorias ontogenéticas de ambas especies se realizó mediante la comparación angular de los vectores de transformación de forma (49, 50). En particular el valor del ángulo entre los dos vectores se comparó contra la hipótesis nula de ortogonalidad, es decir de 90° (50). 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.

RESULTADOS

Vista dorsal

La variación alométrica de forma asociada al tamaño en vista dorsal para ambas especies se representa en

la Fig. 3a 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 pequeñas (juveniles) poseen, respecto al consenso, una órbita proporcionalmente más grande (particularmente en el diámetro anteroposterior), un hocico más corto y angosto, una menor concavidad del borde pos-

terior de la tabla craneana y un desplazamiento postero-medial del contacto cuadrado/cuadrado-yugal (Fig. 3c y f). En las formas grandes (adultas) se observa una órbita más pequeña (aunque la distancia interorbital 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/cuadrado-yugal (Fig. 3b y e).

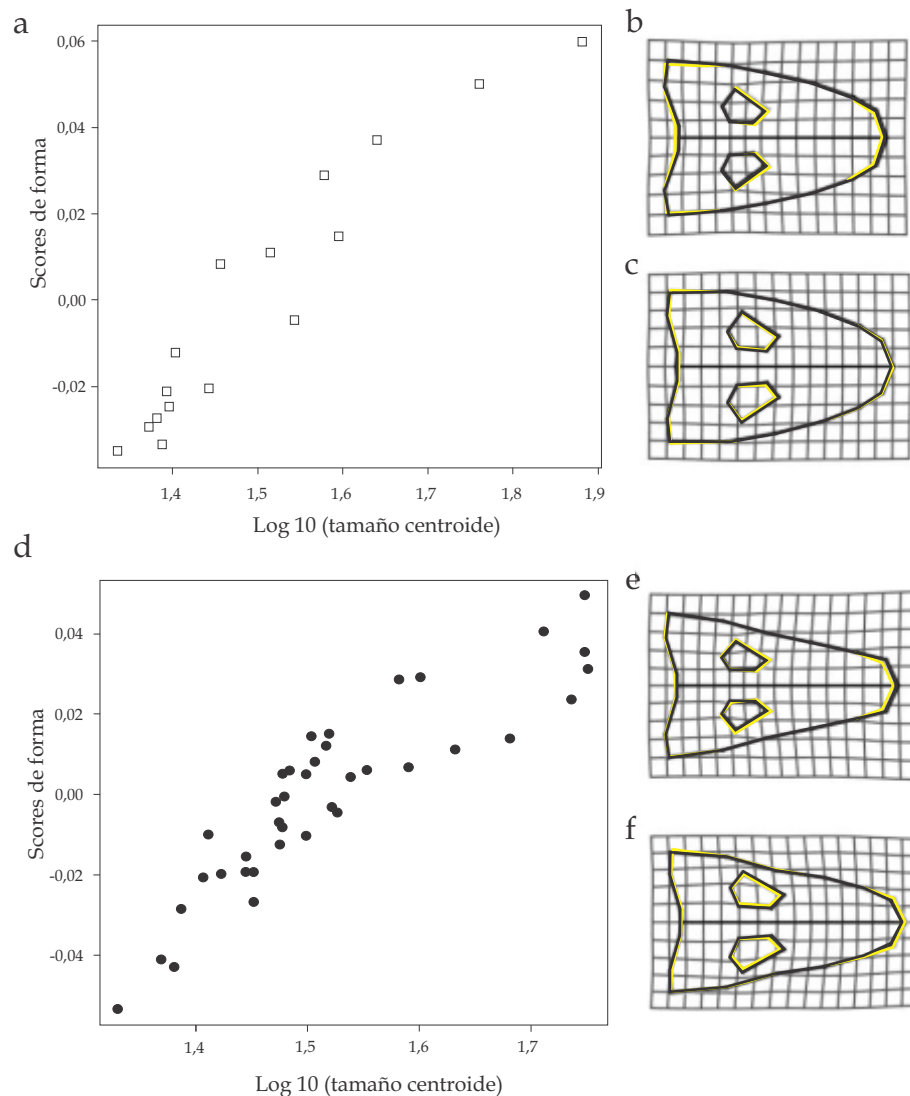


Figura 3. Regresiones de las coordenadas de landmarks en vista dorsal alineadas para cada especie contra el logaritmo en base 10 del tamaño del centroide. Grilla de deformación $\times 3$. (a) Regresión en *C. latirostris*. (b) Grilla de deformación con el consenso para ejemplares adultos de *C. latirostris*. (c) Grilla de deformación con el consenso para ejemplares juveniles de *C. latirostris*. (d) Regresión en *C. yacare*. (e) Grilla de deformación con el consenso para ejemplares adultos de *C. yacare*. (f) Grilla de deformación con el consenso para ejemplares juveniles de *C. yacare*.

Los cambios alométricos de forma en ambas especies no muestran diferencias en las trayectorias ontogénicas 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. 4) el primer componente explica el 56,06% de la varianza, el segundo el 21,04% y entre los cuatro primeros 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 10000 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° (i.e., 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 10000 réplicas.

Ambas especies se separan en el primer componente, ubicándose los especímenes de *C. yacare* en los valores negativos y los de *C. latirostris* sobre los valores positivos (Fig. 4a). 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. 4b). 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. 4c). 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. 4d). 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. 4e).

Vista ventral

La variación alométrica de forma asociada al tamaño en vista ventral para ambas especies se representa en la Fig. 5a 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, una fenestra suborbitaria más ancha 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/cuadrado-yugal y un corrimiento hacia delante del contacto entre maxilares y palatinos (Fig. 5c y f). En las formas adultas se observa una

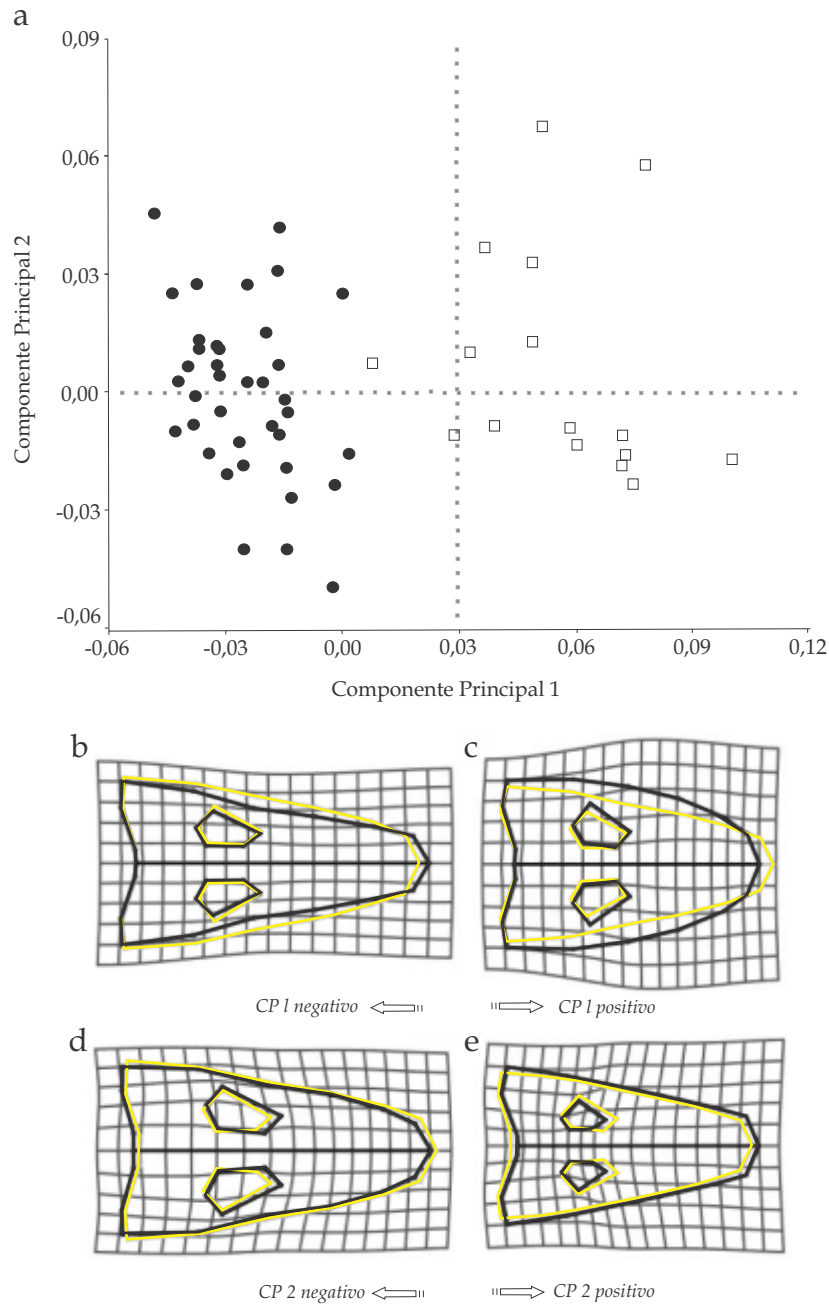


Figura 4. Análisis de Componentes Principales de la vista dorsal. (a) CP1 vs CP2. (b) Valores negativos del CP1. (c) Valores positivos del CP1. (d) Valores negativos del CP2. (e) Valores positivos del CP2.

fenestra suborbitaria más angosta 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/cuadrado-yugal y un corrimiento hacia atrás del contacto entre maxilares y palatinos (Fig. 5b y e).

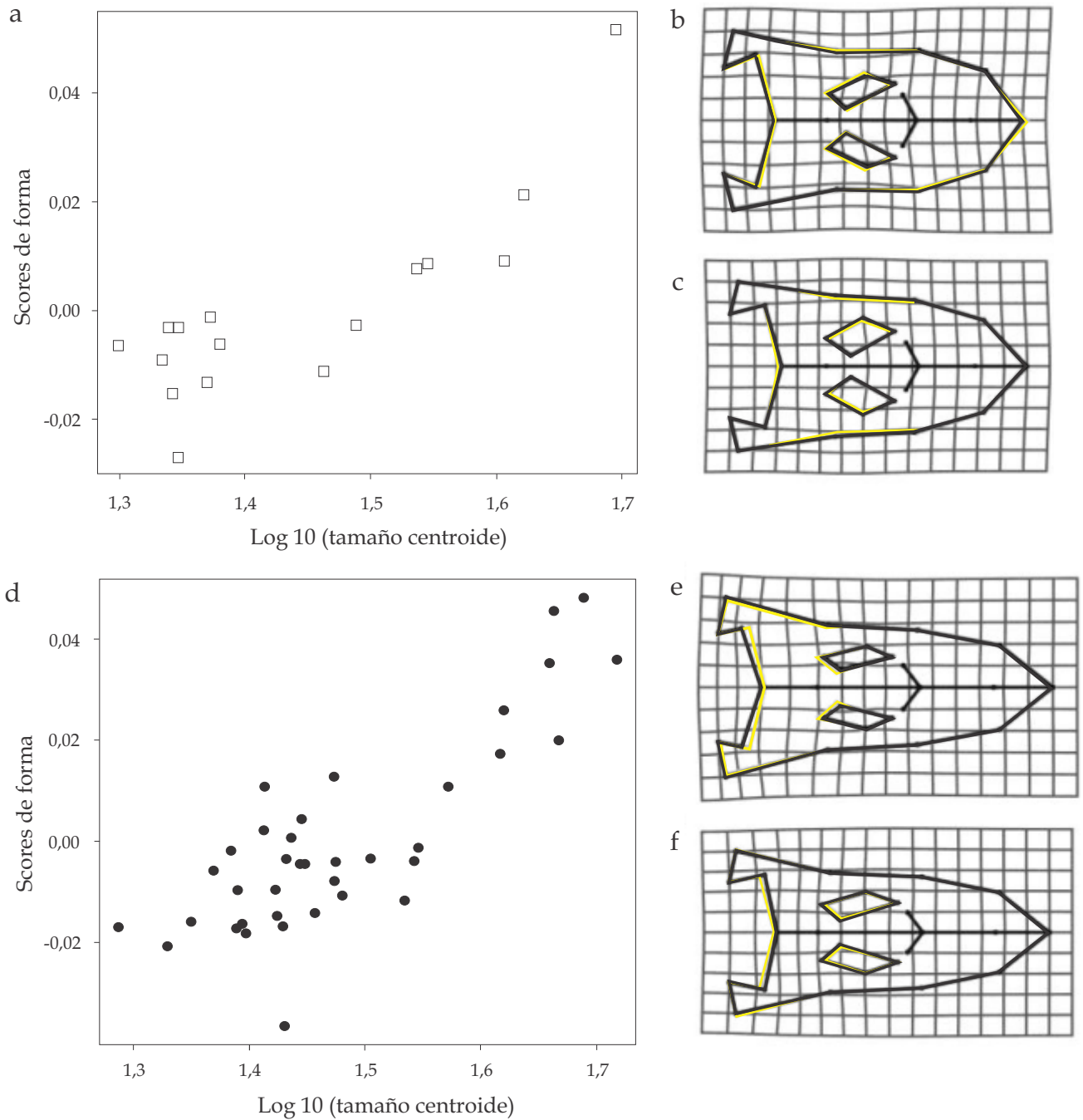


Figura 5. Regresiones de las coordenadas de landmarks en vista ventral alineadas para cada especie contra el logaritmo en base 10 del tamaño del centroide. Grilla de deformación $\times 3$. (a) Regresión en *C. latirostris*. (b) Grilla de deformación con el consenso para ejemplares adultos de *C. latirostris*. (c) Grilla de deformación con el consenso para ejemplares juveniles de *C. latirostris*. (d) Regresión en *C. yacare*. (e) Grilla de deformación con el consenso para ejemplares adultos de *C. yacare*. (f) Grilla de deformación con el consenso para ejemplares juveniles de *C. yacare*.

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 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 10000 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° (i.e., 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* ($27,24^\circ$; $p < 0,0001$), que para *C. latirostris* ($60,65^\circ$; $p = 0,01102$), en ambos casos mediante un test de permutación de 10000 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. 6a). 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 suborbitarias más angostas y alargadas anteroposteriormente, con alas pterigoideas más largas y angostas, un desplazamiento medial del contacto cuadrado/cuadrado-yugal 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. 6b). En cambio, aquellos asociados a valores positivos del primer componente, dan cuenta de un cráneo más corto y ancho, con un hocico, fenestras suborbitarias y alas pterigoideas más cortas y anchas y un desplazamiento lateral del contacto cuadrado/cuadrado-yugal y del contacto anterolateral entre maxilares y palatinos. Hay un ensanchamiento y acortamiento en general de todo el contorno craneano, a lo largo de toda su longitud (Fig. 6c). 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 con una longitud total levemente menor que el consenso, con un hocico apenas más angosto, con fenestras suborbitarias más cortas, con alas pterigoideas más anchas y largas, un desplazamiento anterolateral del contacto cuadrado/cuadrado-yugal y un corrimiento posterior del contacto anterolateral entre maxilares y palatinos (Fig. 6d). 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 suborbitarias más largas, con alas pterigoideas más angostas y cortas, un desplazamiento postero-medial del contacto cuadrado/cuadrado-yugal y un corrimiento anterior del contacto anterolateral entre maxilares y palatinos (Fig. 6e).

DISCUSIÓN

Las regresiones realizadas entre las variables de forma consideradas y el logaritmo del centroide indican una mayor proporción de la varianza explicada por el cambio de forma alométrico para la vista dorsal (~37%)

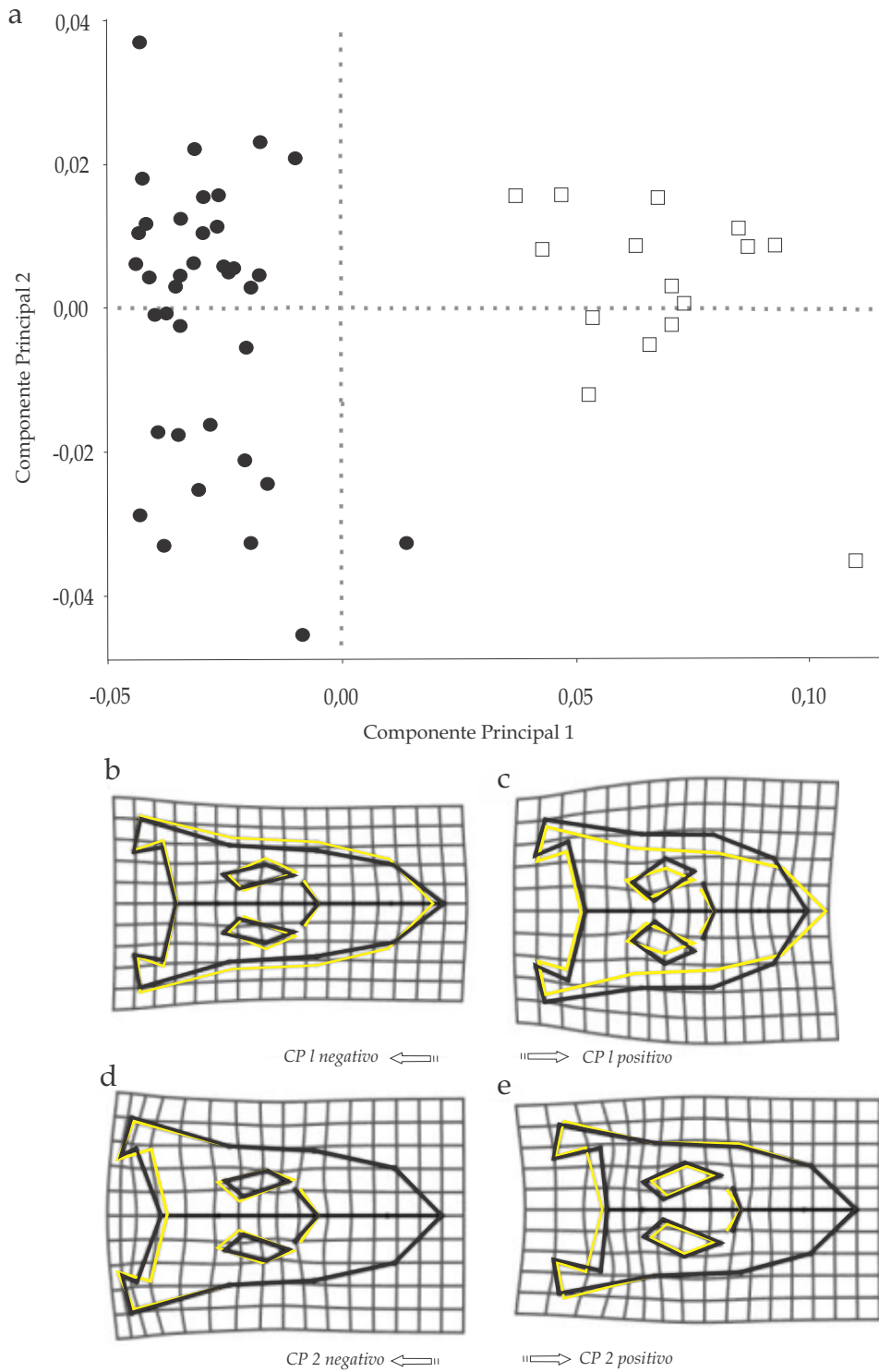


Figura 6. Análisis de Componentes Principales de la vista ventral. (a) CP 1 vs CP 2. (b) Valores negativos del CP 1. (c) Valores positivos del CP 1. (d) Valores negativos del CP 2. (e) Valores positivos del CP 2.

que para la ventral (~15%) en ambas especies. Foth et al. (22) obtuvieron valores más elevados para *Melanosuchus niger* (~65%) para un conjunto de landmarks 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. (22) 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 tamaños considerados en la muestra.

El cambio de forma observado, desde un estadio juvenil a un adulto, para ambas especies de *Caiman* se expresa principalmente en un hocico más largo y ancho, alas pterigoideas más largas y anchas y una mayor concavidad de la tabla craneana. Si bien algunos de estos cambios, como el alargamiento del hocico a lo largo de la ontogenia, concuerdan con el patrón de cambio ontogenético observado en otros grupos de amniotas (e.g., mamíferos, aves), probablemente el cambio de forma general aquí descrito esté en relación con la variación en la dieta que sufren estas especies, y los cocodrilos en general, a lo largo de la ontogenia (51, 52, 53, 54, 55, 56, 57, 58, 59, 60, 61, 62, 63, 64). Estos caimanes pasan de tener una dieta en donde predominan los invertebrados a otra basada principalmente en vertebrados (51, 52), lo cual implica naturalmente el desarrollo de un cráneo más resistente. Por un lado, debe haber un mayor desarrollo de musculatura para lograr una mayor fuerza de mordida y, por lo tanto, una mayor superficie donde ésta se inserte (alas pterigoideas mayores y mayor concavidad de tabla

craneana), pero también se necesita una mayor superficie y mayor resistencia de mordida, esto es, un cráneo más grande y fuerte. 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 suborbitarias, 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 más anchas y cortas.

Posiblemente las diferencias en las trayectorias ontogenéticas encontradas en la vista ventral se deban a un desarrollo diferencial de las alas pterigoideas y las fenestras suborbitarias en ambas especies de caimanes. Es decir, ejemplares adultos de ambas especies desarrollarían alas pterigoideas más largas y anchas y fenestras suborbitarias más angostas posteriormente respecto a los juveniles. Sin embargo, las diferencias en las trayectorias ontogenéticas muestran que *C. yacare* tiene una mayor diferenciación de estas estructuras que *C. latirostris* a lo largo de la ontogenia (Fig. 5), lo cual estaría en relación a los distintos modos de obtener el alimento en los diferentes hábitats que ocupan.

Debido a que ambas especies ingieren similares ítems alimenticios y, a su vez, sufren el mismo cambio en la dieta durante la ontogenia (30, 51, 52, 65, 66, 67), las diferencias morfológicas no pueden ser explicadas por el tipo de alimento. Ambas especies de caimanes se superponen en gran parte de su distribución en el territorio argentino y muchas veces habitan la misma región (68). Sin embargo, cuando esto ocurre, se observa una preferencia marcada por distintos tipos de hábitat. Mientras que *C. latirostris* prefiere ambientes lénticos, poco torrentosos, con mucha vegetación y poco profundos (68, 69, 70), *C. yacare* muestra mayor

preferencia por cursos de agua de mayor profundidad y caudal y sin tanta vegetación (68). Las diferencias morfológicas entre ambas especies podrían ser explicadas tanto por las características intrínsecas del ambiente como por las distintas estrategias de captura del alimento. *C. yacare* posee un cráneo más hidrodinámico (i.e., largo y angosto), el cual sería más ventajoso para la locomoción y la captura del alimento en un ambiente acuático de gran caudal. Por el contrario, *C. latirostris* posee un cráneo más robusto (i.e., hocico ancho y corto), el cual le permitiría un mejor desempeño en ambientes costeros asociados a mucha vegetación, en donde los movimientos (tanto para la locomoción como para la captura del alimento) son más restringidos.

Si bien las diferencias de forma que se observan entre las dos especies probablemente estén reflejando una separación ecológica (i.e., debida a las diferentes preferencias por el hábitat y a las distintas estrategias de captura del alimento) aún no se ha investigado el efecto de la componente filogenética. La evaluación de la

disparidad morfológica en comparación con las otras especies de caimanes en un contexto filogenético ayudará a dilucidar las relaciones entre los aspectos ecológicos y la historia evolutiva de los Crocodylia de América del Sur.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer al encargado de la colección herpetológica del Museo de La Plata, Jorge D. Williams y al del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia, Julián Faivovich, por facilitarnos el ingreso a las colecciones y permitirnos hacer una revisión del material. También queremos agradecer a la gente de la estancia “El Cachapé” en la provincia de Chaco que nos facilitó parte del material en estudio y a la Dra. Julia B. Desojo por la logística. Este trabajo es una contribución a los proyectos de investigación PICT 2010 N° 207 y PICT 2008 Nro. 0143 de la Agencia Nacional Promoción Científica y Tecnológica, PIP 1054 del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas, y N747 de la Universidad Nacional de La Plata.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Bona P, Riff D, Gasparini Z (2013) Los Alligatoridae del Mioceno Tardío de Argentina: el registro más austral de cocodrilos neógenos en América del Sur. En *El Neógeno de la Mesopotamia argentina*, Noriega JI y Brandoni D (eds) Ameghiniana (Publicación Especial), Maipú, Buenos Aires, pp. 84-96.
2. Bona P, Riff D, Gasparini Z (2013) Late Miocene crocodylians from Northeast Argentina: new approaches about the austral components of the Neogene South American crocodylian fauna. En *Earth and Environmental Science Transactions of the Royal Society of Edinburgh*, Parker W (ed) RSE Scotland Foundation, Edinburgh, United Kingdom, pp. 551-570.
3. Brochu CA (1999) Phylogenetics, taxonomy and historical biogeography of Alligatoroidea. *J Vert Paleontol* 6: 9-100.
4. Brochu CA (2010) A new alligatorid from the Lower Eocene Green River Formation of Wyoming and the origin of caimans. *J Vert Paleontol* 30: 1109-1126.
5. Brochu CA (2011) Phylogenetic relationships of *Necrosuchus ionensis* Simpson, 1937 and the early history of caimanines. *Zool J Linnean Soc* 163: 228-256.
6. Amato G, Gatesy J (1994) PCR assays of variable nucleotide sites for identification of conservation units. En: *Molecular Ecology and Evolution: Approaches and Applications*, Schierwater B, Streit B, Wagner GP et DeSalle R (eds) Birkhäuser Verlag, Basel, Switzerland, pp. 215-226.
7. Langston W (1965) Fossil crocodylians from Colombia and the Cenozoic history of the Crocodylia in South America. *Univ Calif Publ in Geol Sci* 52: 1-152.
8. 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 no publicada, Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad de La Plata, pp. 1-169.

9. Tasseron F, Amir D, Schindler H (1977) Acrosome damage of ram spermatozoa during dilution, cooling and freezing. *J Reprod Fertil* 51: 461-462.
10. Gasparini Z, Báez AM (1975) Aportes al conocimiento de la herpetofauna terciaria de la Argentina. I Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía. Tucumán. *Actas I Congr Argent Paleontol y Bioestrat*, pp. 377-415.
11. Langston W, Gasparini Z (1997) Crocodylians, *Gryphosuchus*, and the South American gavials. En *Vertebrate Paleontology in the Neotropics: The Miocene fauna of La Venta, Colombia*, Kay RF, Madden NH, Cifelli RL et Flinn JJ (eds) Smithsonian Institution, Washington DC, USA, pp. 113-154.
12. Bona P (2007) Una nueva especie de *Eocaiman* Simpson (Crocodylia, Alligatoridae) del Paleoceno Inferior de Patagonia. *Ameghiniana* 44: 435-445.
13. Norell MA (1988) Cladistic approaches to paleobiology as applied to the phylogeny of alligatorids. Unpublished PhD Thesis, Yale Univ, New Haven, Connecticut.
14. Poe S (1997) Data set incongruence and the phylogeny of crocodylians. *Syst Biol* 45: 393-414.
15. Bona P, Paulina Carabajal A (2013) *Caiman gasparinae* sp. nov., a huge alligatorid (Caimaninae) from the late Miocene of Paraná, Argentina. *Alcheringa: An Australas J Palaeontol* DOI: 10.1080/03115518.2013.785335.
16. Brochu CA (2003) Phylogenetic approaches toward crocodylian history. *Annu Rev Earth Planet Sci* 31: 357-397.
17. Cleuren J, De Vree F (2000) Feeding in crocodylians. En *Feeding*, Schwenk K (ed) Academic Press, San Diego, USA, pp. 337-358.
18. Iordansky NN (1964a) The jaw muscles of the crocodiles and some relating structures of the crocodylian skull. *Anat Anz* 115: 256-280.
19. Iordansky NN (1973) The skull of the Crocodylia. En *The biology of the Reptilia*, Gans C (ed) Academic Press, London-New York, pp. 201-262.
20. Iordansky NN (2000) Jaw muscles of the crocodiles: structure, synonymy, and some implications on homology and functions. *Russ J Herpetol* 7: 41-50.
21. Busbey AB (1994) The structural consequences of skull flattening in crocodylians. En *Functional morphology in vertebrate paleontology*, Thomason JJ (ed) Cambridge University Press, New York, USA, pp. 173-192.
22. Foth C, Bona P, Desojo JB (2013) Intraspecific variation in the skull morphology of the black Caiman *Melanosuchus niger* (Alligatoridae, Caimaninae). *Acta Zool (Stockholm)* DOI:10.1111/azo.12045: 1-13.
23. McHenry CR, Clausen PD, Daniel WJT, Meers MB, Pendharkar A (2006) Biomechanics of the rostrum in crocodylians: a comparative analysis using finite element modeling. *Anat Rec A* 288: 827-849.
24. Pierce SE, Angielczyk KD, Rayfield EJ (2008) Patterns of morphospace occupation and mechanical performance in extant crocodylian skulls: a combined geometric morphometric and finite element modeling approach. *J Morphol* 269: 840-864.
25. Bock WJ, von Wahlert G (1965) Adaptation and the form-function complex. *Evol* 19: 269-299.
26. Rohlf FJ (1990b) Rotational fit (Procrustes) Methods. En *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop*, Rohlf FJ et Bookstein FL (eds) University of Michigan Museum of Zoology, Michigan, USA, pp. 227-236.
27. Rohlf FJ, Marcus LF (1993) A Revolution in Morphometrics. *Trends Ecol. Evol* 8: 129-132.
28. van Drongelen W, Dullemeijer P (1982) The feeding apparatus of *Caiman crocodilus*, a functional-morphological study. *Anat Anz* 151: 337-366.
29. Monteiro LR, Cavalcanti MJ, Sommer III HJS (1997) Comparative ontogenetic shape changes in the skull of *Caiman* species (Crocodylia, Alligatoridae). *J Morphol* 231: 53-62.
30. Monteiro LR, Soares MA (1997) Allometric analysis of the ontogenetic variation and evolution of the skull in *Caiman* Spix, 1825 (Crocodylia, Alligatoridae). *Herpetologica* 53: 62-69.
31. Monteiro LR, Lessa LG (2000) Comparative analysis of cranial suture complexity in the genus *Caiman* (Crocodylia, Alligatoridae). *Rev Brasil Biol* 60: 689-694.
32. Bona P, Desojo JB (2011) Osteology and Cranial Musculature of *Caiman latirostris* (Crocodylia: Alligatoridae). *J Morphol* 272: 1-16.
33. Bookstein FL (1991) Morphometric tools for landmark data: geometry and biology. Cambridge Univ. Press, New York, USA.
34. Rohlf FJ (2000) Statistical power comparisons among alternative morphometric methods. *Am J Phys Anthropol* 111: 463-478.
35. R Core Team (2013) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. URL <http://www.R-project.org/>.
36. Segura V, Prevosti FJ, Cassini GH (2013) Cranial ontogeny in the Puma lineage, *Puma concolor*, *Herpailurus yagouaroundi*, and *Acinonyx jubatus* (Carnivora: Felidae): a three-dimensional geometric morphometric approach. *Zool J Linn Soc* 169: 235-250.
37. Cassini GH, Vizcaíno SF (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. *J Mammal Evol* 19: 9-25.
38. Schlager S (2013) Morpho: Calculations and visualizations related to Geometric Morphometrics. R package version 0.24.2-0. URL: <http://sourceforge.net/projects/morpho-rpackage/>.
39. Klingenberg CP (2011) MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Mol Ecol Resour* 11: 353-357.
40. Goodall C (1991) Procrustes Methods in the Statistical Analysis of Shape. *J R Statist Soc B* 53: 285-339.
41. Dryden IL, Mardia KV (1998) Statistical Shape Analysis. John Wiley & Sons, Chichester, United Kingdom.
42. Bookstein FL (1986) Size and shape spaces for landmark data in two dimensions. *Stat Sci* 1: 181-242.
43. Kendall DG (1986) [Size and shape spaces for landmark data in two dimensions]: comment. *Stat Sci* 1: 222-226.
44. Hood CS (2000) Geometric morphometric approaches to the study of sexual size dimorphism in mammals. *Hystrix*. 11: 77-90.
45. Frost SR, Marcus LF, Bookstein FL, Reddy DP, Delson E (2003) Cranial allometry, phylogeography, and systematics of large-bodied papionins (primates: Cercopithecinae) inferred from geometric morphometric analysis of landmark data. *Anat Rec* 275: 1048-1072.

46. Ercoli MD, Prevosti FJ (2012) Estimación de masa de las especies de Sparassodonta (Metatheria, Mammalia) de la edad Santacrucense (Mioceno Temprano) a partir de tamaños de centroide de elementos apendiculares: inferencias paleoecológicas. *Ameghiniana* 48: 462-479.
47. Meloro C, O'Higgins P (2011) Ecological Adaptations of Mandibular Form in Fissiped Carnivora. *J Mammal Evol* 18: 185-200.
48. Cassini GH, Vizcaíno SF, Bargo MS (2012) Body mass estimation in Early Miocene native South American ungulates: a predictive equation based on 3D landmarks. *J Zool* 287: 53-64.
49. Drake AG, Klingenberg CP (2008) The pace of morphological change: historical transformation of skull shape in St Bernard dogs. *Proc R Soc B* 275: 71-76.
50. Klingenberg CP, Marugán-Lobón J (2013) Evolutionary covariation in geometric morphometric data: analyzing integration, modularity, and allometry in a phylogenetic context. *Syst Biol* 62: 591-610.
51. Melo MTQ (2002) Dieta do *Caiman latirostris* no Sul do Brasil. En *La conservación y el Manejo de Caimanes y Cocodrilos de América Latina*, Verdade LM et Larriera A (eds) CN Editoria, Piracicaba, Brasil, pp. 119-125.
52. Borteiro C, Gutiérrez F, Tedrosa M, Kolenc F (2008) Food habits of the Broad-snouted Caiman (*Caiman latirostris*: Crocodylia, Alligatoridae) in northwestern Uruguay. *Stud Neotrop Fauna* 1: 1-6.
53. Diefenbach COdaC (1979) Ampullarid gastropod: staple food of *Caiman latirostris*? *Copeia* 1979: 162-163.
54. Diefenbach COdaC (1988) Thermal and feeding relations of *Caiman latirostris* (Crocodylia: Reptilia). *Comp Biochem and Phys* 89: 149-155.
55. Lang JW (1987a) Crocodylian behaviour: implications for management. En *Wildlife management: crocodiles and alligators*, Webb G, Manolis SC et Whitehead PJ (eds) Surrey Beatty & Sons Pty Limited in association with The Conservation Commission of the Northern Territory, Chipping Norton N.S.W., Australia, pp. 273-294.
56. Magnusson WE, Da Silva EV, Lima AP (1987) Diets of Amazonian Crocodylians. *J Herpetol* 21: 85-95.
57. Thorbjarnarson JB (1993) Fishing behavior of spectacled caiman in the Venezuelan Llanos. *Copeia* 1993: 1166-1171.
58. Tucker AD, Limpus CJ, McCallum HI, McDonald KR (1996) Ontogenetic dietary partitioning by *Crocodylus johnstoni* during the dry season. *Copeia* 1996: 978-988.
59. Webb GJW, Manolis SC, 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. *Aust J Zool* 30: 877-899.
60. Delany MF, Abercrombie CL (1986) American alligator foods habits in northcentral Florida. *J Wildl Manage* 50: 348-353.
61. Hutton JM (1987) Growth and feeding ecology of the Nile crocodile *Crocodylus niloticus* at Ngezi, Zimbabwe. *J Anim Ecol* 56: 25-38.
62. Delany MF (1990) Late summer diet of juvenile American alligators. *J Herpetol* 24: 418-421.
63. Da Silveira R, Magnusson WE (1999) Diets of spectacled and black caiman in the Anavilhanas Archipiélago, Central Amazonia, Brazil. *J Herpetol* 3: 181-192.
64. Delany MF, Linda SB, Moore CT (1999) Diet and condition of American Alligators in 4 Florida lakes. En *Proceedings of the 21st Annual Conference of the Southeast Association of Fish and Wildlife Agencies*, pp. 375-389.
65. Carvalho AL (1951) Os jacarés do Brasil. *Arquivos do Museu Nacional* 42: 127-152.
66. Vanzolini PE, Gomes N (1979) Notes on the ecology and growth of Amazonian caimans (Crocodylia, Alligatoridae). *Pap Avulsos Zool* 32: 205-216.
67. Ayarzagüena JS (1983) Ecología del caiman de anteojos o baba (*Caiman crocodilus*) en los llanos de Apure (Venezuela). Doñana, *Acta Vertebrata* 10: 1-34.
68. Larriera A, Imhof A (2006) Proyecto yacaré. Cosecha de huevos para cría en granjas del género *Caiman* en la Argentina. En *Manejo de Fauna Silvestre en la Argentina. Programas de uso sustentable*, Bolkovic ML et Ramadori D (eds) Dirección de Fauna Silvestre, Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable, Buenos Aires, Argentina, pp. 51-64.
69. Medem F (1983) Los Crocodylia de Sur América. Carrera, Bogotá, Colombia.
70. Yanosky AA (1990) Histoire naturelle du Caiman à museau large (*Caiman latirostris*), un Alligatoriné mal connu (1). *Rev Fr Aquariol Herpetol* 17: 19-31.