

EL CRÁNEO DE *Caiman crocodilus fuscus*: VARIACIONES ALOMÉTRICAS Y ONTOGENÉTICAS

The skull of *Caiman crocodilus fuscus*: Allometric and ontogenetic shifts

Nelson Falcón-Espitia¹✉*; Adriana Jerez¹

1. Laboratorio de Ecología Evolutiva, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá, Ciudad Universitaria, Bogotá D.C. 11001, Colombia

* For correspondence: ngfalcone@unal.edu.co

Received: 29th September 2020. Returned for revision: 10th July 2021. Accepted: 25th September 2021.

Associate Editor: Martha Ramírez Pinilla

Citation/ citar este artículo como: Falcón-Espitia, N., y Jerez, A. (2022). El cráneo de *Caiman crocodilus fuscus*: variaciones alométricas y ontogenéticas. *Acta Biológica Colombiana*, 27(3), 458-463. <https://doi.org/10.15446/abc.v27n3.90810>

RESUMEN

Las variaciones ontogenéticas en el cráneo ofrecen información del crecimiento y la ecología trófica en Crocodilia. Por lo tanto, analizamos las variaciones ontogenéticas de la forma y elementos óseos del cráneo en *C. c. fuscus*. Encontramos un efecto alométrico y cambios en la forma, ya que varía de un cráneo longirostrino en las crías a uno brevirostrino en subadultos y adultos. Se observó el ensanchamiento de la base del escamoso, del cuadratoyugal, del proceso lateral del pterigoides, del proceso retroarticular del articular y el desarrollo de una cresta dorsal en el surangular. Estos cambios, probablemente estarían relacionados con variaciones en la dieta durante la ontogenia, y tienen implicaciones ecológicas que deben ser consideradas en el estudio de la evolución y conservación de estas subespecies.

Palabras Clave: Brevirostrino, Caimaninae, Crocodilia, Huesos craneales, Morfología.

ABSTRACT

Cranial ontogenetic variations offer information on growth and trophic ecology in Crocodilia. Therefore, we analyze the ontogenetic variations of the skull, examining the shape and some bones in *C. c. fuscus*. We found an allometric effect and shape changes, varying from a longirostrine skull in hatchlings to a brevirostrine one in subadults and adults. A thickening in the base of the squamosal, the quadratoyugal, the lateral process of the pterygoids, the retroarticular process of the articular, and the development of a dorsal crest in the surangular were observed. These changes would probably be related to variations in diet during ontogeny, with implications that must be considered in the study of evolution and conservation of those subspecies.

Keywords: Brevirostrine, Caimaninae, Cranial bones, Crocodylia, Morphology.

Caiman crocodilus Linnaeus, 1758 es el único aligatrido distribuido desde México hasta Brasil (Medem, 1983). Su rango de distribución ha derivado en una gran variación morfológica y en el reconocimiento de cuatro subespecies. A nivel del cráneo es posible encontrar dos grupos, las formas longirostrinas (cráneo con hocico angosto), con distribución cisandina, como *C. c. crocodilus* distribuida en Colombia, Venezuela y Brasil (Medem, 1981; 1983; Rueda Almonacid et al., 2007), y *C. c. apaporiensis* con una distribución restringida al Departamento de Vaupés en Colombia (Medem, 1955); por otro lado, las formas brevirostrinas (cráneo con hocico ancho) y transandinas, como *C. c. chiapasius* distribuida en México, Guatemala y norte del Salvador (Venegas-Anaya et

al., 2008); y *C. c. fuscus* que se distribuye desde El Salvador hasta Ecuador (Medem, 1981; Rueda-Almonacid et al., 2007).

La variación ontogenética en la forma del cráneo de *C. crocodilus*, durante el desarrollo postembrionario, fue analizada por Angulo-Bedoya et al. (2019). Estos autores encontraron un patrón de desarrollo ontogenético único para *C. c. apaporiensis*; además encontraron diferencias entre las subespecies cis y transandinas. Finalmente, Falcón-Espitia y Jerez (2021) analizaron la variación ontogenética de tres caracteres craneales para las subespecies de *C. crocodilus* en Colombia, y reportaron diferencias de utilidad taxonómica.

Por lo tanto, los análisis del desarrollo craneal en *C. crocodilus* constituyen una fuente de información taxonómica, pero también ecológica ya que en Crocodilia el cráneo exhibe variaciones asociadas con la dieta, relacionadas con cambios en la forma del cráneo y el desarrollo de la musculatura mandibular que impactan en el uso del hábitat de estas

especies durante la ontogenia (van Drongelen y Dullemeijer, 1982; Fernández-Blanco et al., 2018). Por lo tanto, el objetivo del presente estudio fue determinar el patrón de desarrollo del cráneo en *C. c. fuscus* durante la ontogenia postnatal en *C. c. fuscus*, con base en la variación de la forma craneal y de los elementos óseos que lo componen.

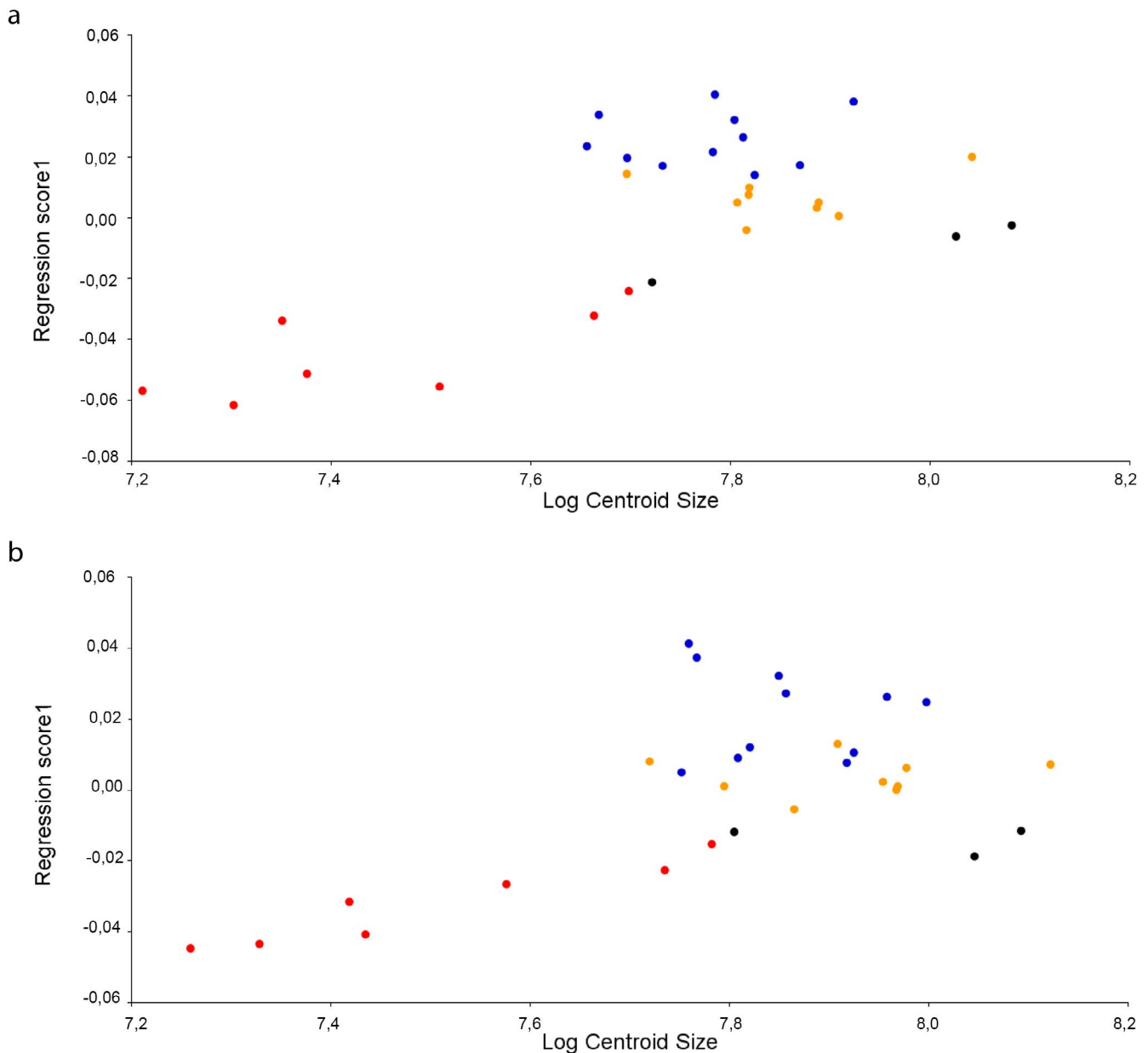


Figura 1. Regresión de las coordenadas de Procrustes vs Log del tamaño centroide en individuos de diferentes clases de edad de *Caiman crocodilus fuscus*. El eje X muestra el cambio en el tamaño, mientras el eje Y muestra el cambio alométrico de la forma (Regression score). (a) Vista dorsal; (b) Vista ventral. Crías (Rojo), Juveniles (Negro), Subadultos (Naranja), Adultos (Azul).

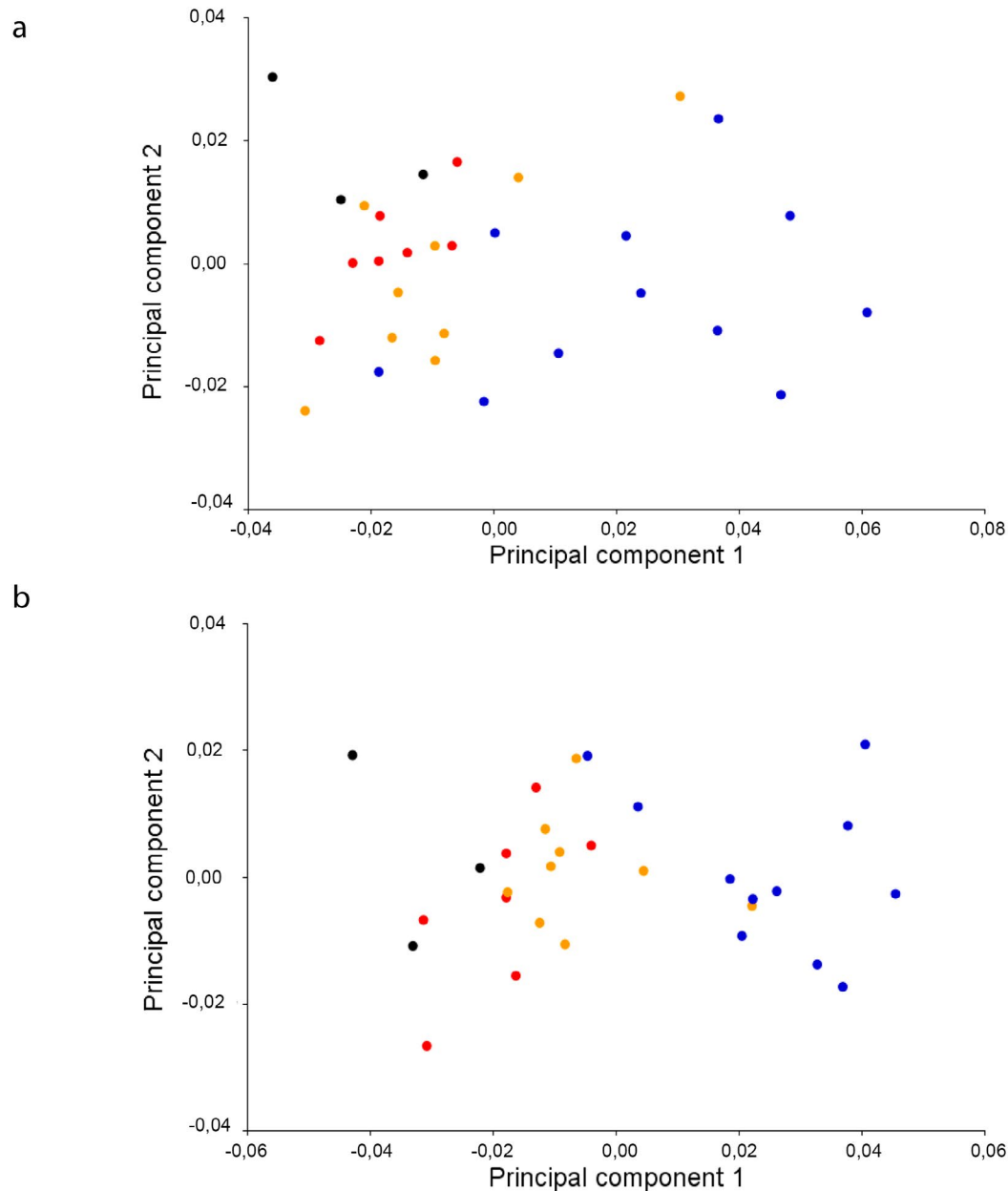


Figura 2. Análisis de Componentes Principales realizado con los residuales derivados de la regresión del tamaño sobre la forma craneal en *Caiman crocodilus fuscus*. (a) Vista dorsal; (b) Vista ventral. Crías (Rojo), Juveniles (Negro), Subadultos (Naranja), Adultos (Azul).

Se analizó una serie ontogenética posnatal de cráneos de *C. c. fuscus* de Colombia, depositados en la Colección de Reptiles del Instituto de Ciencias Naturales (ICN-UNAL, Colombia). Los cráneos se clasificaron con base en la longitud total de los individuos (LT; RBE, 2010): crías (41-80 cm; n= 7); juveniles (81-120 cm; n= 3); subadultos (121-160 cm; n= 9) y adultos (más de 161 cm; n= 11). El análisis de morfometría geométrica se realizó con fotografías de los cráneos en vista dorsal y ventral en el software MorphoJ (Klingenberg, 2011). Se digitalizaron nueve landmarks en vista dorsal y 15 en ventral (Material suplementario 1) en

TPSDig2 (Rohlf, 2017) solo en el lado izquierdo, siguiendo la propuesta de Falcón-Espitia y Jerez (2021). Tras realizar un análisis generalizado de Procrustes, se exploró la forma craneana de las diferentes clases de edad a través de un Análisis de Componentes Principales (ACP). Luego se analizó la relación tamaño-forma (alometría) a través de una regresión múltiple de las coordenadas de Procrustes de cada uno de los landmarks contra el logaritmo del tamaño centroide y se aplicó una prueba de permutaciones con 10000 repeticiones (Drake y Klingenberg, 2008). Los residuales de la regresión se utilizaron para definir el morfoespacio de las

clases de edad a través de un ACP. Finalmente, se describió la variación de los elementos craneales por observación directa de los elementos óseos entre los grupos de edad, con base en Romer (1956).

En el ACP efectuado en la vista dorsal del cráneo, no corregido por tamaño, los primeros dos componentes principales (CPs) explicaron el 73,02 % de la variación, mientras que en vista ventral explicaron el 56,19 % de la variación. Al remover el efecto del tamaño, utilizando los residuales de la regresión para redefinir el morfoespacio craneal en un nuevo ACP, la variación explicada por los primeros dos CPs en vista dorsal disminuyó al 65,31 %; mientras que, en vista ventral, los dos primeros CPs explicaron el 54,82 % de la variación. Así, el efecto calculado de la alometría sobre la muestra fue de 26,4 % ($p = 0,0001$; Fig. 1a) para la vista dorsal y 10,7 % ($p = 0,0093$; Fig. 1b) para la vista ventral, mostrando una fuerte asociación entre la forma y el tamaño en el cráneo de *C. c. fuscus*.

Una vez retirado el efecto del tamaño, los grupos de edad se separaron en el morfoespacio (Fig. 2). Las crías y juveniles presentaron hocicos cortos y angostos (longirostrinos), que se alargan y ensanchan durante el desarrollo ontogenético, desplazándose desde los valores negativos hacia los positivos del CP1. Los subadultos y adultos mostraron cráneos anchos y robustos, típicos del cráneo brevisrostrino en *C. c. fuscus*, especialmente para la vista ventral (Fig. 2b). Además, respecto a las crías y juveniles, se registraron cambios de algunos elementos óseos en subadultos y adultos: engrosamiento de la base del escamoso y el cuadratoyugal; el proceso lateral del pterigoides y el proceso retroarticular del articular se hicieron más robustos; además, se desarrolló una cresta dorsal en el hueso surangular.

Por lo tanto, en *C. c. fuscus* se registraron cambios generales en la forma del cráneo durante la ontogenia postembrionaria, desde un cráneo longirostrino en neonatos a un cráneo brevisrostrino en adultos, bajo un efecto alométrico estadísticamente significativo y, además, con variaciones específicas en algunos elementos óseos asociados a la región mandibular del cráneo.

En cocodrilianos se han descrito cambios morfológicos abruptos en la transición cría-juvenil (Hall y Portier, 1994). Específicamente para *C. crocodilus*, Ayarzagüena (1984) describió un rápido alargamiento del hocico en esta transición, tras lo cual el cráneo se robustece progresivamente en la etapa de subadulto; en el caso de *C. c. fuscus* analizado aquí, el mismo patrón de crecimiento fue encontrado (Figs. 1 y 2). Este patrón de variación en la forma del cráneo fue descrito para otras especies del género *Caiman* (Fernández-Blanco et al., 2018; Angulo-Bedoya et al., 2019) y podría ser útil en la discriminación de especies de cocodrilidos. Si bien algunos autores destacan que no es útil a nivel de subespecies (Watanabe y Slice, 2014), el análisis de Angulo-Bedoya et al. (2019) demostró diferencias en el patrón de desarrollo del cráneo entre las subespecies de Colombia, no

solo entre aquellas con distribución cis y transandina, sino además destacan el patrón particular de *C. c. apaporiensis*. Información que, unificada a las diferencias a nivel de los elementos craneales entre subespecies, reportadas por Falcón-Espitia y Jerez (2021), no solo aportan al diagnóstico de estas subespecies, sino a futuros estudios taxonómicos que reconsideren la nominación de estas entidades.

El cambio desde una forma longirostrina hacia una forma brevisrostrina en *C. c. fuscus* puede relacionarse con la variación de la dieta de esta subespecie durante la ontogenia. Las crías y juveniles se alimentan principalmente de presas blandas, como artrópodos, mientras que los subadultos y adultos basan su dieta en el consumo de presas más grandes y duras, como vertebrados (Ayarzagüena, 1984; Bontemps et al., 2016). Este patrón ontogenético y su relación con la dieta es conocido en otros caimaninos, con implicaciones taxonómicas, funcionales y ecológicas en *Caiman latirostris* y *C. yacare* (Fernández-Blanco et al., 2018).

Es así como, en los estados de subadulto y adulto se observaron cambios en elementos óseos claves en el desarrollo de músculos que favorecen la fuerza de mordida. Por lo tanto, el ensanchamiento de la base del escamoso y el cuadratoyugal, además del proceso retroarticular del hueso articular y los procesos laterales del pterigoides otorgan un área de inserción mayor para músculos de tipo aductor, como los pterigoideos, lo que aumenta la fuerza de mordida en adultos (van Dronghen y Dullemeijer, 1982; Cleuren et al., 1995; Monteiro et al., 1997). Estas características se relacionan con funciones biomecánicas que impactan la dieta, ya que una morfología craneana específica se relaciona con hábitos alimenticios particulares en los cocodrilidos (Pierce et al., 2008). El hecho de que *C. c. fuscus* se alimente de presas duras permite diferenciarlo morfológica y ecológicamente de las subespecies longirostrinas como *C. c. apaporiensis*, que presenta hábitos mayormente piscívoros, asociados con su morfología craneana (Ayarzagüena, 1984).

En *C. c. fuscus*, la forma brevisrostrina es el resultado de un efecto alométrico durante el desarrollo postembrionario y se relaciona con cambios en huesos del cráneo que permiten mayor fuerza de mordida en los adultos. Conocer los factores asociados a la ecología trófica de estas subespecies, en relación con los cambios craneales, es fundamental para comprender su evolución y en el establecimiento de políticas de conservación para cada una de las subespecies de *C. crocodilus*.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Martha L. Calderón E., curadora de la Colección de Reptiles del Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, por permitirnos el acceso al material. Por otra parte, queremos agradecer a los revisores anónimos por sus comentarios y sugerencias, los cuales mejoraron notablemente la calidad de nuestro manuscrito.

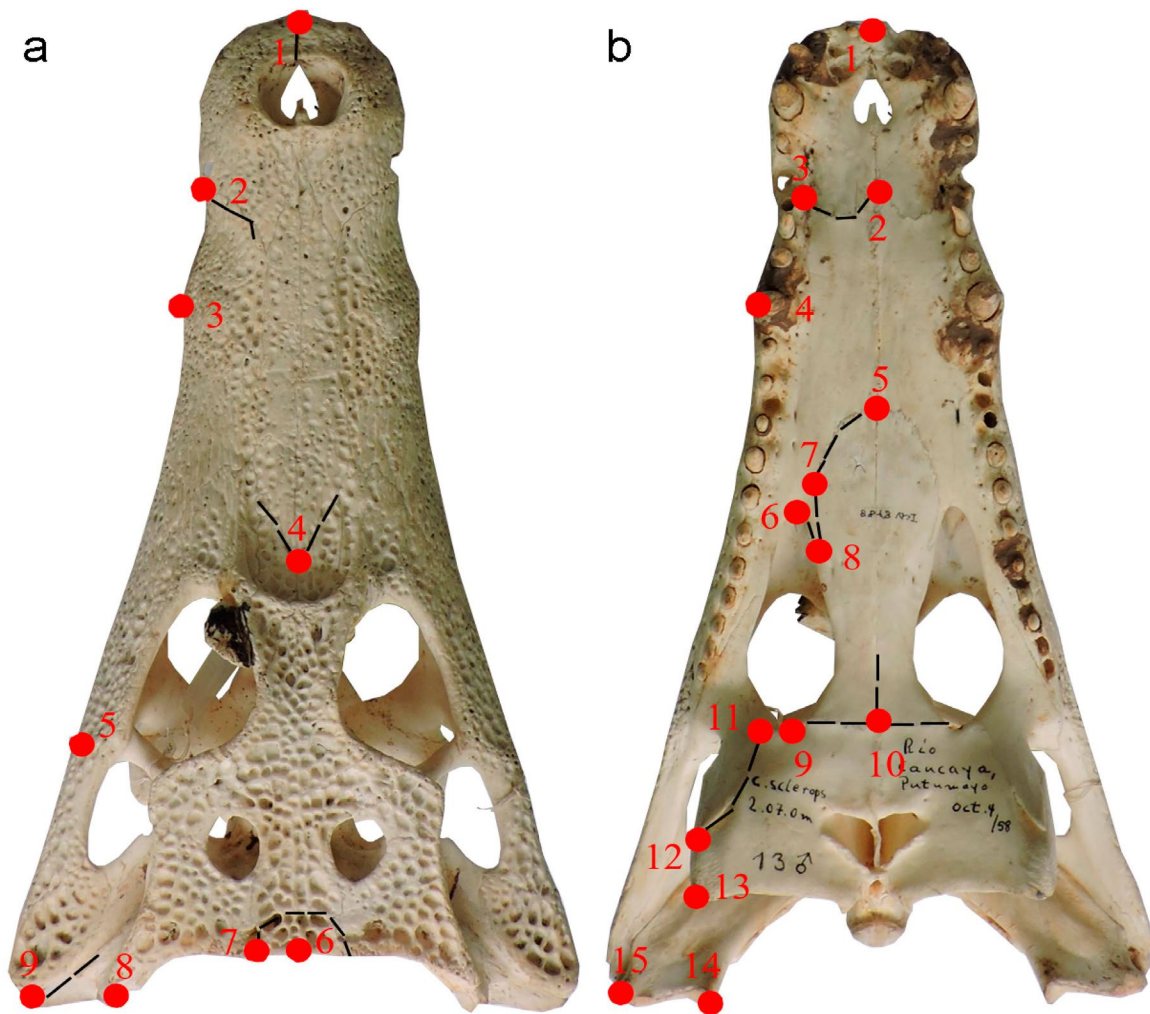
CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran no tener conflicto de intereses

REFERENCIAS

- Angulo-Bedoya, M., Correa, S., y Benítez, A. (2019). Unveiling the cryptic morphology and ontogeny of the Colombian *Caiman crocodilus*: a geometric morphometric approach. *Zoomorphology*, 138, 387-397. <https://doi.org/10.1007/s00435-019-00448-2>
- Ayarzagüena, J. (1984). Variaciones en la dieta de *Caiman sclerops*. La relación entre morfología bucal y dieta. *Memoria - Sociedad de Ciencias Naturales La Salle*, 122, 123-140.
- Bontemps, D., Cuevas, E., Ortiz, E., Wunderle, J., y Joglar, R. (2016). Diet of the non-native spectacled caiman (*Caiman crocodilus*) in Puerto Rico. *Management of Biological Invasions*, 7(3), 287-296. <https://doi.org/10.3391/mbi.2016.7.3.08>
- Cleuren, J., Aerts, P., y de Vree, F. (1995). Bite and joint force analysis in *Caiman crocodilus*. *Belgian Journal of Zoology*, 125(1), 79-94.
- Drake, A.G., y Klingenberg, C. (2008). The pace of morphological change: historical transformation of skull shape in St Bernard dogs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275, 71-76. <https://doi.org/10.1098/rspb.2007.1169>
- Falcón-Espitia, N., y Jerez, A. (2021). Cranial characters in *Caiman crocodilus* (Crocodylia: Alligatoridae) with emphasis on the subspecies distributed in Colombia. *Cuadernos de herpetología*, 35, 131-146. [http://dx.doi.org/10.31017/CdH.2021.\(2020-064\)](http://dx.doi.org/10.31017/CdH.2021.(2020-064))
- Fernández-Blanco, M., Cassini, G., y Bona, P. (2018). Skull ontogeny of extant caimans: A three-dimensional geometric morphometric approach. *Zoology*, 129, 69-81. <https://doi.org/10.1016/j.zool.2018.06.003>
- Hall, P., y Portier, K. (1994). Cranial morphometry of New Guinea Crocodiles (*Crocodylus novaeguinae*): Ontogenetic variation in relative growth of the skull and an assessment of its utility as a predictor of the sex and size of individuals. *Herpetological Monographs*, 8, 203-225. <https://doi.org/10.2307/1467081>
- Klingenberg, C. (2011). MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, 11, 353-357. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x>
- Medem, F. (1955). A new subspecies of *Caiman sclerops*. *Fieldiana Zoology*, 37, 339-343. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.3168>
- Medem, F. (1981). *Los Crocodylia de Sur América. Vol I. Los Crocodylia de Colombia* (1ra Ed.). Editorial Carrera.
- Medem, F. (1983). *Los Crocodylia de Sur América. Vol II. Venezuela, Trinidad- Tobago, Guyana, Suriname, Guayana francesa, Ecuador, Peru, Bolivia, Brasil, Paraguay, Argentina, Uruguay* (1ra Ed.). Universidad Nacional de Colombia.
- Monteiro, L., Cavalcanti, M., y Sommer III, H. (1997). Comparative Ontogenetic Shape Changes in the Skull of *Caiman* Species (Crocodylia, Alligatoridae). *Journal of Morphology*, 231, 53-62. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-4687\(199701\)231:1<53::AID-JMOR5>3.0.CO;2-P](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-4687(199701)231:1<53::AID-JMOR5>3.0.CO;2-P)
- Pierce, S., Angielczyk, K., y Rayfield, E. (2008). Patterns of Morphospace Occupation and Mechanical Performance in Extant Crocodilian Skulls: A Combined Geometric Morphometric and Finite Element Modeling Approach. *Journal of Morphology*, 269, 840-864. <https://doi.org/10.1002/jmor.10627>
- Reserva de la Biosfera La Encrucijada [RBE]. (2010). *Monitoreo poblacional de cocodrilianos* (*Crocodylus acutus* y *Caiman crocodilus fuscus*) en la Reserva de la Biosfera La Encrucijada (pp. 1-11). Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas, Mazatán, Chiapas, México.
- Rohlf, F. (2017). *TPSDig2 versión 2.31*. State University of New York at Stony Brook.
- Romer, A. (1956). *Osteology of the Reptiles*. University of Chicago Press.
- Rueda-Almonacid, J., Carr, J., Mittemeier, R., Rodríguez-Mahecha, J., Mast, R., Vogt, R., Rhodin, A., de la Ossa-Velásquez, J., Rueda, J., y Mittemeier, C. (2007). *Las tortugas y cocodrilianos de los países andinos del trópico. Serie de guías tropicales de campo N° 6*. Conservación Internacional. Editorial Panamericana, Formas e Impresos.
- Van Dronghelen, W., y Dullemeijer, P. (1982). The feeding apparatus of *Caiman crocodilus*; a functional-morphological study. *Anatomischer Anzeiger*, 151, 337-366.
- Venegas-Anaya, M., Crawford, A., Escobedo, A., Sanjur, O., Densmore III, L., y Bermingham, E. (2008). Mitochondrial DNA Phylogeography of *Caiman crocodilus* in Mesoamerica and South America. *Journal of Experimental Zoology*, 309A, 614-627. <https://doi.org/10.1002/jez.502>
- Watanabe, A., y Slice, D. (2014). The utility of cranial ontogeny for phylogenetic inference: a case study in crocodylians using geometric morphometrics. *Journal of Evolutionary Biology*, 27, 1078-1092. <https://doi.org/10.1111/jeb.12382>

MATERIAL SUPLEMENTARIO



Distribución de landmarks. (a) Vista dorsal; (b) Vista ventral.