

COCODRILOS DEL CRETACICO INFERIOR DE GALVE (TERUEL, ESPAÑA)

A. D. Buscalioni (*) y J. L. Sanz (*)

RESUMEN

La descripción de nuevo material procedente de diferentes yacimientos del Cretácico inferior del Sinclinal de Galve (Teruel) confirma la presencia de los siguientes Metamesosuchia: *Goniopholis*, *Theriosuchus* y *Bernissartia*. Estos taxa habían sido identificados en base a dentición aislada (Estes y Sanchiz, 1982; Buscalioni y Sanz, 1984) y en un ejemplar completo de *Bernissartia* (Buscalioni *et al.*, 1984).

Los restos de esqueleto postcranial procedentes del yacimiento Rocha-Pelejón (RPAH) (Unidad 3/4; Díaz *et al.*, 1984; Díaz y Yébenes, en este mismo volumen) han sido identificados como Mesosuchia indet. Los fragmentos epifisarios proximales y distales de estilópodos y zeugópodos han sido comparados con los de determinados Eusuchia. Los rasgos más relevantes que se proponen para el material de Galve son compartidos por Goniopholididae y Trematochampsidae (Mesosuchia): escasa inclinación de la cabeza femoral respecto al eje diafisario, escaso desarrollo de la cabeza femoral respecto al diámetro diafisario, presencia de una prominencia anterior en la epifisis proximal de la tibia y contorno escalonado de la cabeza humeral respecto a la tuberosidad interna. Dichos caracteres no están presentes en el esqueleto apendicular de los Eusuchia.

Los fragmentos craneales de los yacimientos Cabezo Sta. Bárbara (CBP) (Unidad 5; Díaz *et al.*, 1984) y Rocha-Pelejón, han sido identificados como cf. *Goniopholis* sp. y *Goniopholis* cf. *crassidens*, respectivamente. Del material descrito se interpretan las siguientes apomorfias (considerando a los Tecodontos Proterosuchia + Erythrosuchia como grupo externo): a) presencia de hipapófisis en los primeros centros dorsales; b) presencia de osteodermos ventrales; c) exoccipitales interviniendo en el cóndilo occipital; d) presencia de una cresta dorso-ventral del basioccipital; e) basiesfenoides oculto en vista palatina; f) rostro deprimido; g) presencia de festoneado maxilar. Dichas sinapomorfias están presentes en las familias Goniopholididae, Bernissartidae y Trematochampsidae (Mesosuchia). La identificación del material referido a *Goniopholis* (Goniopholididae), se ha realizado en base a una comparación fenética de dicho material y diversos taxa de las familias citadas.

Finalmente, el análisis morfológico de los centros vertebrales aislados, hallados en diversos puntos del Sinclinal de Galve (Pelejón, PH (Unidad 3/4); Colladico Blanco, CBH (Unidad 4); Barranco Poyales-Cerrada Roya, PBCH (Unidad 5II); Rocha-Pelejón; Partida Poyales, PYH (Unidad 5II); Cerrada Roya Mina, CR (Unidad 5I) y Cabezo Sta. Bárbara) complementan las determinaciones que se realizaron mediante los restos de dentición aislada. Se proponen tres tipos vertebrales: procélicos, de incipiente procelia y anficélicos. Los tipos procélicos y de incipiente procelia han sido atribuidos a los Metamesosuchia *Theriosuchus* o/y *Bernissartia*, atendiendo a una probable variabilidad intraespecífica y/o topográfica de la serie vertebral. Los anficélicos se han separado en diversos morfotipos. Ninguno de los caracteres estudiados para este último tipo se manifiestan como significativos para establecer asociaciones taxonómicas y quizá tanto la diversidad apreciada como la variabilidad existente entre los morfotipos podrían estar afectados por factores ontogénicos y/o intraespecíficos.

ABSTRACT

The description of new material from the Lower Cretaceous of the Galve Syncline (province of Teruel, Spain) belonging to several outcrops, confirms the presence of the following Metamesosuchian crocodiles: *Goniopholis*, *Theriosuchus* and *Bernissartia*. These taxa had been identified based on isolated teeth (Estes & Sanchiz, 1982; Buscalioni & Sanz, 1984) and by means of a whole specimen *Bernissartia* (Buscalioni *et al.*, 1984).

(*) Unidad de Paleontología. Departamento de Biología. Facultad de Ciencias. Universidad Autónoma. Cantoblanco. 28049 Madrid (España).

The postcranial remains coming from the outcrop called Rocha-Pelejón (RPAH) (unit 3/4, Díaz *et al.*, 1984; Díaz & Yébenes, in this volume) have been identified as Mesosuchia indet. Proximal and distal epiphyseal rests of stylopods and zeugopods compose the studied material. Morphological comparisons between Mesosuchia and Eusuchia are also discussed. A few features are proposed to be shared among some Mesosuchia, such as Trematochampsidae and Goniopholididae, that are not present in the Eusuchia. These characters are: lesser inclination, in those Mesosuchia, of the proximal end, lesser development of the proximal femoral end respect to the shaft; the presence of an anterior prominence in the proximal outline of the tibia and the humeral head with a marked steps like outline.

The described cranial rest from Galve's outcrops, Cabezo Sta. Bárbara (CBP) (unit 5, Díaz *et al.*, 1984) and Rocha-Pelejón (RPAH), are identified as cf. *Goniopholis* sp. and *Goniopholis* cf. *crassidens*, respectively. The present apomorphies which are exposed as the presence of the character (considering Tecodonts Proterosuchia + Erythrosuchia as the out-group) are interpreted from the material available: a) hypapophyses of the first dorsal centra; b) ventral scutes; c) exoccipitals getting the occipital condyle; d) a dorso-ventral ridge in the basioccipital along the sagittal plane; e) basisphenoids hidden in palatal view; f) maxillary wall depth low and g) finally, maxillary festooning. These apomorphic character-states are shared with some Mesosuchia: Goniopholididae, Bernissartidae and Trematochampsidae. A phenetic comparison between the studied material and the Lower Cretaceous British specimens, belonging to *Goniopholis*, shows that Galve exemplars are closer to Goniopholidids.

64 isolated vertebral centra found in most of Galve's outcrops (Pelejón, PH, unit 3/4, Díaz *et al.*, 1984; Colladico-Blanco, CBH, unit 4; Barranco Poyales-Cerrada Roya, PBCH, unit 5II; Rocha-Pelejón, RPAH; Partida-Poyales, PYH, unit 5II; Cerrada Roya Mina, CR, unit 5I y Cabezo Sta. Bárbara fit well with the identifications that had been proposed with isolated teeth. Three different types of centra are described: procoelous and semi-procoelous which have been attributed to the Metamesosuchia *Theriosuchus* or/and *Bernissartia*. Amphicoelous are separated into several morphotypes. None of the features proposed seems to be significative, and perhaps either the appreciated diversity or variability could be supported in ontogenetical and/or individual factors.

Introducción

Los cocodrilos hallados en el área de Galve pertenecen a tres familias del Infraorden Metamesosuchia: Goniopholididae, Bernissartidae y Atoposauridae (*Theriosuchus*). En un estudio anterior sobre diferentes muestras de dentición aislada recogidas en los yacimientos de Colladico Blanco (Unidad 4, Díaz *et al.*, 1984; Díaz y Yébenes, en este mismo volumen) y Piélagos (Unidad 4, Díaz *et al.*, 1984) se proporcionaba una primera aproximación de la diversidad presente en el Cretácico inferior de Galve (Buscalioni y Sanz, 1984; Sanz *et al.*, 1984). Los tres taxa entonces identificados, *Goniopholis*, *Theriosuchus* y *Bernissartia* se siguen manteniendo de acuerdo con la descripción de nuevo material.

El estudio de los cocodrilos se suma al de dinosaurios (véase introducción Sanz *et al.*, en este volumen), completando el conocimiento de la fauna de arcosaurios de Galve.

Paleontología sistemática

Orden: Crocodylia.

Suborden: Mesosuchia Huxley, 1875.

Mesosuchia indet.

Material referido

RPAH-44/7. Fragmentos proximales de húmero.

RPAH-41/3. Fragmentos distales de húmero. RPAH-63/4. Fragmentos proximales de ulna. RPAH-36/7. Fragmentos proximales de fémur. RPAH-38/9. Fragmentos distales de fémur. RPAH-53/4,61-2. Fragmentos proximales de tibia.

El material RPAH (Rocha-Pelejón) pertenece a la colección particular de D. J. M. Herrero (Galve, Teruel).

Descripción

Estilópodo anterior

RPAH-44/7. Fragmentos proximales (fig. 1).

Estos presentan, en general, cabezas articulares de moderado tamaño. Las epífisis proximales son comprimidas en sentido antero-posterior. En sus contornos proximales el eje de mayor longitud se dispone en sentido latero-medial. Hacia la mitad del eje, algo desplazado internamente, se desarrolla la cabeza humeral.

En el contorno proximal se puede apreciar como la anchura antero-posterior de la cabeza coincide con el eje menor, eje que, por otra parte, se dispone perpendicular al eje mayor del contorno epifisario proximal.

El contorno proximal del húmero es ahusado lateralmente. En una vista anterior, la cabeza humeral se sitúa por encima de la tuberosidad interna y ambas

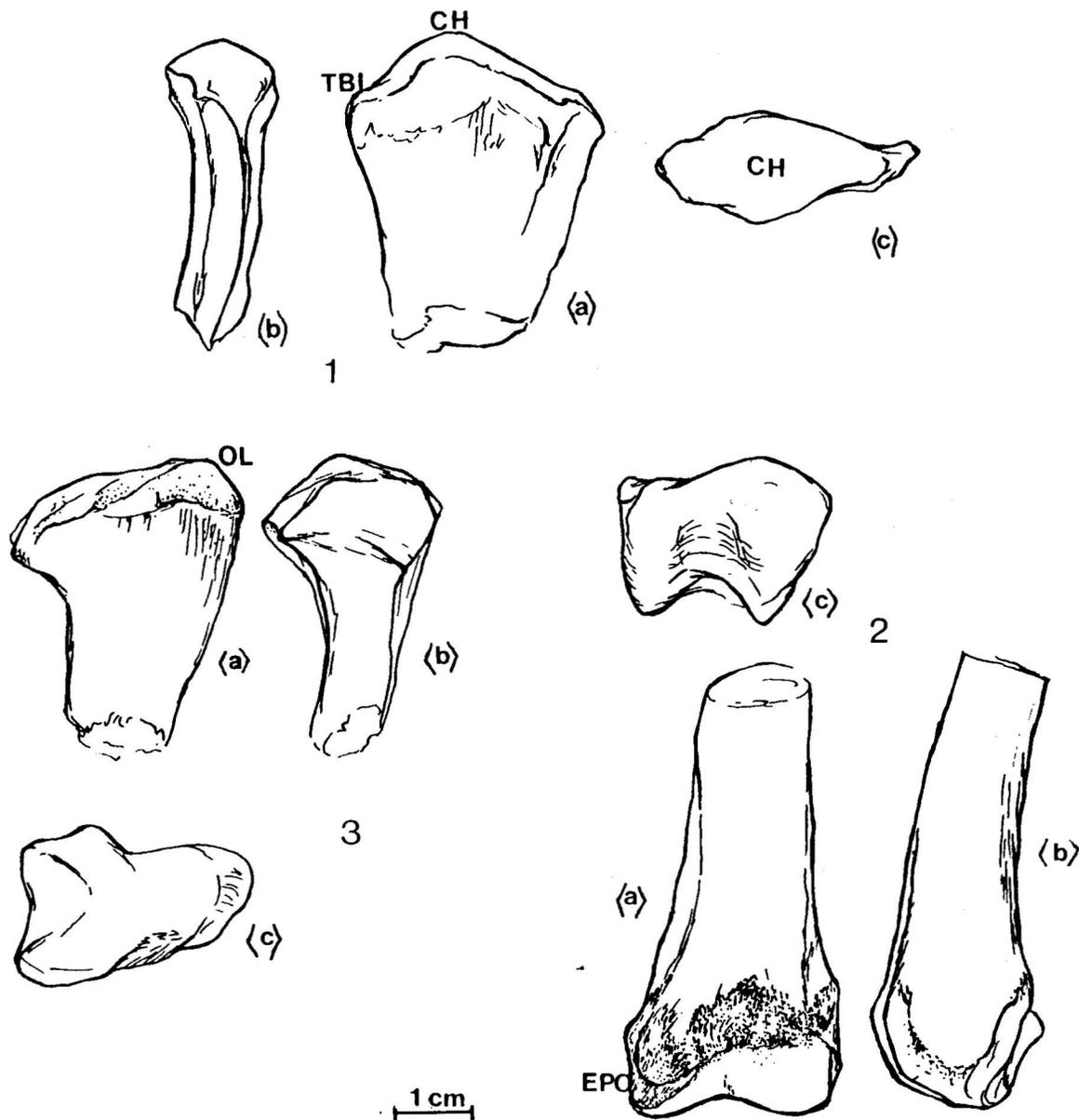


Fig. 1.—Fragmentos de estilópodo y zeugópodo anterior atribuidos a *Mesosuchia* indet., Cretácico inferior de Galve (Teruel). 1: Fragmento proximal de húmero izquierdo RPAH-45; a, vista anterior; b, vista lateral; c, contorno proximal; CH, cabeza humeral; TBI, tuberosidad interna. 2: Fragmento distal de húmero izquierdo RPAH-41; a, vista anterior; b, vista interna; c, contorno distal; EPO, entepicóndilo. 3: Fragmento proximal de ulna izquierda RPAH-64; a, vista lateral; b, vista anterior; c, contorno proximal; OL, olécranon.

estructuras se unen mediante un plano descendente anguloso. En su extremo lateral, la cresta deltoidea se aprecia en sus comienzos. En una vista lateral se puede seguir el recorrido de dicha estructura. Véanse medidas en la tabla 1.

RPAH-41/3. Fragmentos distales (fig. 1).

En los fragmentos distales la tróclea está relativamente poco desarrollada. Los cóndilos son asimétri-

cos. El cóndilo externo es, en vista anterior, un labio ascendente, mientras que el interno lo presenta descendente. La superficie articular externa es, por consiguiente, de mayor área. En la misma vista anterior puede apreciarse un pequeño entepicóndilo. La depresión supertrocLEAR es somera y en algunos ejemplares de textura rugosa. No ocurre así con la fosa anconeal, que, como se aprecia en el contorno distal del húmero, es aguda. La «mecanización» de los cóndilos es escasa. Véanse medidas en la tabla 1.

Tabla 1.—Medidas de fragmentos humerales (RPAH-41/45) atribuidos a *Mesosuchia indet.*, procedentes del Cretácico inferior de Galve (Teruel).
Medidas en mm.

		RPAH-44	RPAH-45	
Epífisis proximal	Dimensión máxima antero-posterior.	29,8	33,2	
	Dimensión máxima latero-medial ..	14,6	13,5	
		RPAH-41	RPAH-42	RPAH-43
Epífisis distal.	Dimensión máxima cóndilos distales.	28,8	25,7	29
	Dimensión máxima cóndilo interno .	18,2	17	19,2
	Dimensión máxima cóndilo externo.	22	17	20,8

Tabla 2.—Medidas de fragmentos proximales ulnares (RPAH-63/64) atribuidos a *Mesosuchia indet.*, procedentes del Cretácico inferior de Galve (Teruel).
En mm

		RPAH-63	RPAH-64
Epífisis proximal...	Dimensión máxima antero posterior.	26	26,1
	Dimensión máxima latero-medial ...	17	

Zeugópodo anterior

RPAH-63/4 (fig. 1).

Se describe la porción proximal de la ulna. Su cara anterior es cóncava, en vista lateral o medial, mientras que la posterior es convexa, al igual que en las formas actuales de cocodrilos. El eje mayor de la zona articular proximal se dirige en sentido antero-posterior. En vista anterior se aprecia la mayor altura relativa de la región del olécranon, que destaca por encima de la faceta anterior de articulación con el radio. En vista lateral, el proceso descendente de la cara articular proximal sobresale claramente del perímetro diafisario proximal. Véase medidas en la tabla 2.

Estilópodo posterior

RPAH-36/37. Fragmentos proximales (fig. 2).

Como en las formas actuales, el fémur se halla comprimido antero-lateral/postero-medialmente, en su extremo proximal. En vista anterior, por debajo de la cabeza se aprecia una cresta que se dirige en sentido lateral. El contorno proximal del fémur es ahusado postero-lateralmente. A diferencia de las formas Eusu-

Tabla 3.—Medidas de fragmentos femorales (RPAH-36/39) atribuidos a *Mesosuchia indet.*, pertenecientes al Cretácico inferior de Galve (Teruel). En mm

		RPAH-36	RPAH-37
Epífisis proximal	Dimensión máxima antero-posterior..	35,9	34
	Dimensión máxima latero-medial ...		19
		RPAH-38	RPAH-39
Epífisis distal	Dimensión máxima cóndilos distales..	33,5	32,2
	Dimensión máxima cóndilo externo..		25
	Dimensión máxima cóndilo interno ..		25

quianas, el cuello femoral es apenas existente, si lo consideramos en vista lateral o medial. Véase medidas en la tabla 3.

RPAH-38/9. Fragmentos distales (fig. 2).

El desarrollo máximo del contorno proximal es semejante al equivalente en el distal. En las formas actuales el eje mayor de la superficie proximal se dirige en sentido antero-medial/postero-lateral mientras que el eje mayor del contorno distal lo hace en sentido antero-lateral/postero-medial, debido al proceso de torsión de la diáfisis. A través del material que disponemos no podemos corroborar la torsión diafisaria que genera la perpendicular de ambos ejes mayores. En una vista posterior se aprecia el mayor desarrollo relativo del cóndilo externo. La fosa intercondilar no es muy aguda. Véase medidas en la tabla 3.

Zeugópodo posterior (fig. 2).

Los fragmentos proximales de tibia permiten hacernos una idea general sobre su robustez. La articulación proximal se expande en sentido latero-medial, sobresaliendo especialmente en su borde lateral. La diáfisis presenta una sección subcircular. En vista anterior puede apreciarse el contorno cóncavo de la superficie articular. hacia la mitad de dicha superficie una prominencia se desarrolla anteriormente (PA) de forma aguda. Un pequeño proceso descendente (PD) remata el contorno medial de la superficie de articulación proximal.

Como hemos señalado, el eje de mayor diámetro de la superficie proximal es en la tibia latero-medial; como en *Eusuchia*. El eje menor cráneo-caudal es reducido, como resultado de la compresión diafisaria en este sentido. En los ejemplares descritos, este último diámetro es relativamente mayor debido al

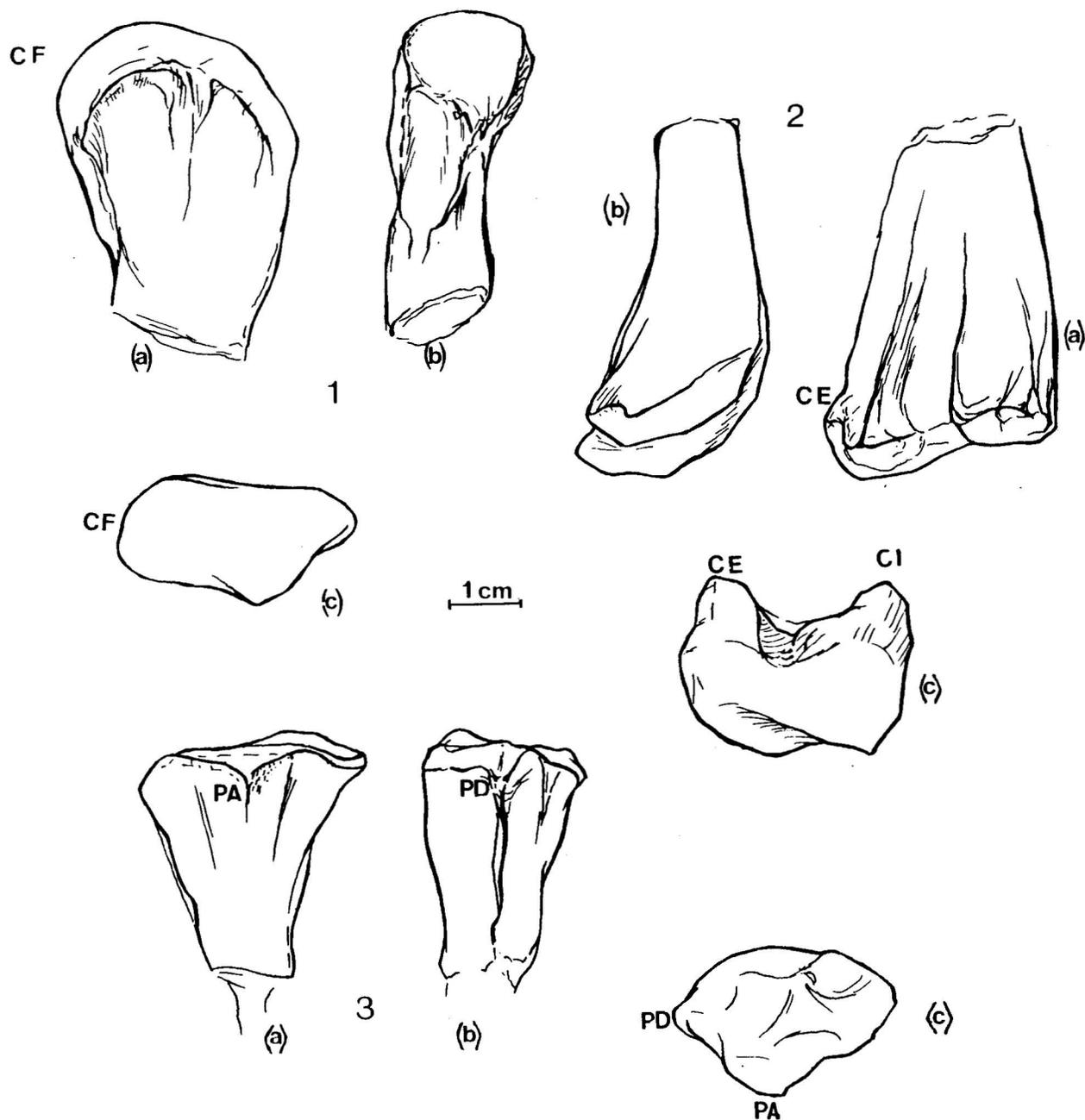


Fig. 2.—Fragmento de estilópodo y zeugópodo posterior atribuidos a *Mesosuchia* indet., Cretácico inferior de Galve (Teruel). 1: Fragmento proximal de fémur izquierdo RPAH-37; a, vista latero-anterior; b, vista latero-posterior; c, contorno proximal; CF, cabeza femoral. 2: Fragmento distal de fémur izquierdo RPAH-38; a, vista posterior; b, vista interna; c, contorno distal; CE, cóndilo interno. 3: Fragmento proximal de tibia izquierda RPAH-54; a, vista anterior; b, vista interna; c, contorno proximal; PA, prominencia anterior; PD, proceso descendente.

desarrollo de su prominencia (PA) anterior. Finalmente hay que señalar que el contorno proximal articular muestra un mayor número de facetas que las que pueden ser apreciadas en un cocodrilo *Eusuchia*. Véanse medidas en la tabla 4.

Discusión

El desarrollo y la mecanización de los elementos estilopodiales y zeugopodiales del material descrito es comparable al de otros Mesosuchia de hábitos

Tabla 4.—Medidas de fragmentos proximales de tibia, atribuidos a *Mesosuchia* indet., pertenecientes al Cretácico inferior de Galve (Teruel). En mm

	RPAH-53	RPAH-54	RPAH-62
Epifisis proximal	Dimensión máxima		
	latero-medial . . .		
	30,7	32,5	25,6
	Dimensión máxima		
	Antero-posterior . ca		
	19	23,3	ca 19,8

similares. Este carácter no ha sido habitualmente utilizado en las diagnósicos de los diferentes taxones del Orden Crocodilia, debido a la estabilidad que presenta a lo largo del registro. No obstante, creemos que el desconocimiento de la variabilidad existente en *Eusuchia*, así como un registro fósil inadecuado, han impedido una adecuada interpretación sobre el valor diagnóstico de los diferentes elementos apendiculares. El esqueleto apendicular parece ser un complejo modificable adaptativamente. En *Thalattosuchia* (cocodrilos marinos), como ya señalaba Buffetaut (1980, 1982), existe una clara modificación adaptativa al medio acuático. En atoposaurios la gracilidad de los distintos huesos largos parece estar en consonancia con un tipo de hábito diferenciado (Wellnhofer, 1971). Efectivamente, las morfologías de las cabezas articulares proximales y cóndilos distales son similares en la mayoría de *Mesosuchia* y *Eusuchia*. Sin embargo, parecen existir algunos rasgos distintivos entre determinadas formas mesosuquianas de hábitos afines (como *Trematochampsia* y *Goniopholis*) y *Eusuchia*. En este sentido podemos decir que: 1) El desarrollo relativo de las cabezas articulares respecto al diámetro diafisario es menor, en general, entre *Mesosuchia*. 2) Como consecuencia del punto anterior, también el grado de inclinación del contorno antero-medial de la cabeza femoral respecto al eje diafisario es mayor en *Eusuchia* que en *Mesosuchia*. Por último, también existen diferencias en algunos rasgos particulares que comportan las zonas proximales humerales y tibiales. 3) El escalón de la cabeza humeral respecto a la tuberosidad medial, presente en formas como *Trematochampsia* (Buffetaut, 1976) o *Goniopholis*, está menos desarrollado en *Eusuchia*. 4) La presencia de una prominencia anterior relativamente más desarrollada en el contorno proximal de la tibia, existente en determinados *Mesosuchia*.

El material descrito se asemeja morfológicamente a formas mesosuquianas como *Goniopholis* y *Trematochampsia*. Otro mesosuchia, como *Bernissartia*, no presenta algunos de los rasgos antes referidos, tal es el caso del carácter relativo al escalón de la cabeza humeral. La inclinación de la epifisis proximal femo-

ral es en *Bernissartia* sp. más semejante a la que en general muestran los *Eusuchia*.

Como se indicó al principio de la discusión, el valor diagnóstico de los elementos del esqueleto apendicular es aún poco claro en el Orden Crocodilia. Por consiguiente, estimamos que la identificación de los restos de la Rocha-Pelejón como *Mesosuchia* indet., es, por el momento, la más adecuada.

Infraorden: Metamesosuchia Huxley, 1878.

Familia: Goniopholididae Cope, 1875.

Género: *Goniopholis*.

cf. *Goniopholis* sp.

Material referido

CBP-835: Tabla craneana y región occipital (lám. 1). CBP-836: Maxilar y dentición asociada. CBP-837: Diente aislado. CBP-838: Cóndilos de los cuadros. CBP-831/32: Vértebras cervicales. CBP-833: Vértebra dorsal. CBP-834: Osteoderma ventral.

El material procedente del yacimiento del Cabezo Santa Bárbara se halla depositado en la Unidad de Paleontología de la U.A.M.

Descripción

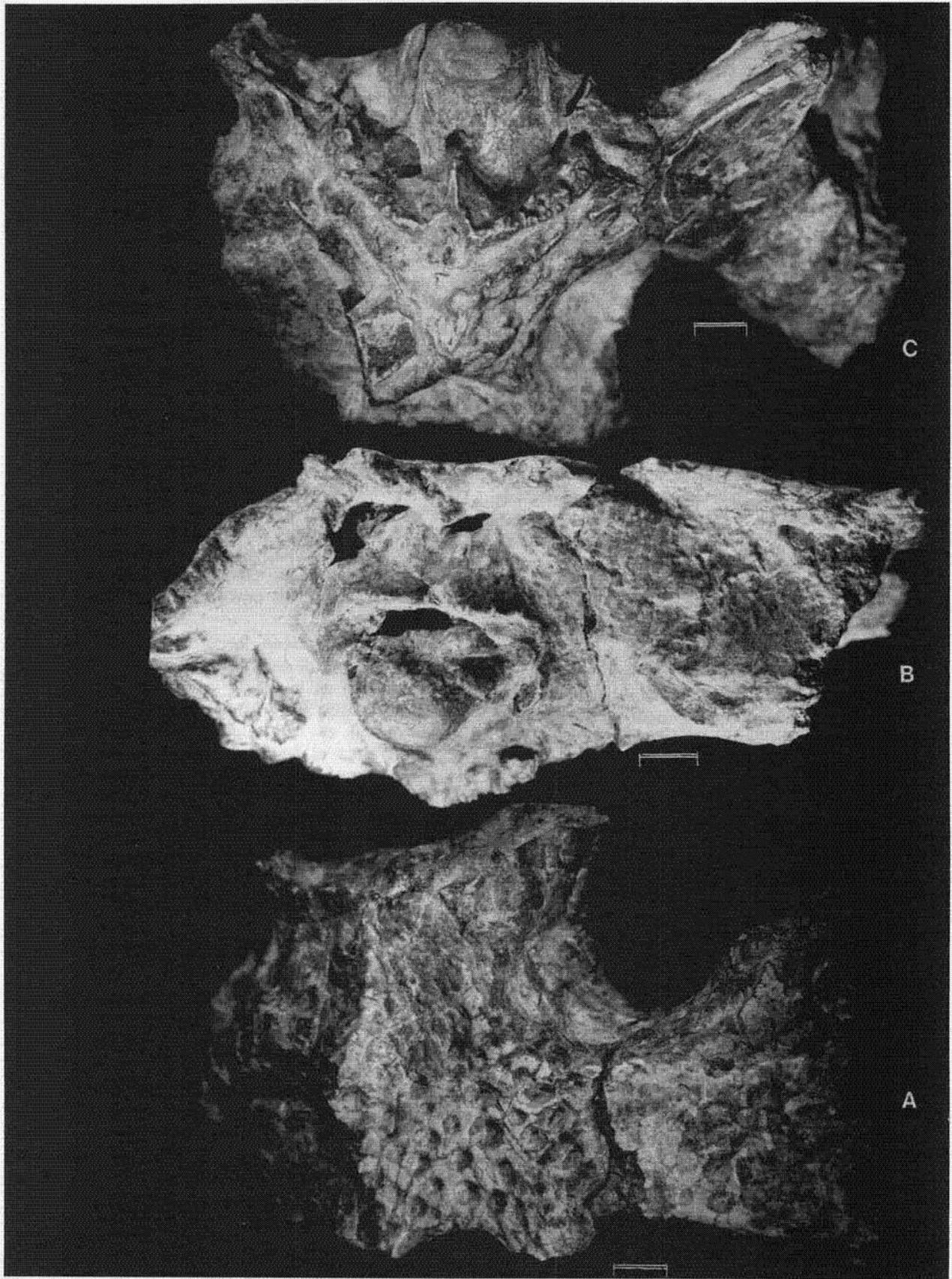
CBP-835 (lám. 1).

De las piezas craneales la más interesante es el fragmento de tabla craneana (CBP-835). Dicha pieza está fracturada a la altura de las fosas supratemporales. Su parte izquierda no se halla completa y ventralmente hay fenómenos de distorsión y fracturas. Una ligera deformación producida probablemente por aplastamiento dorso-ventral altera la región occipital derecha de esta pieza. Dicha compresión se hace evidente en la sutura del basioccipital con el exoccipital izquierdo. El desplazamiento dorsal del basioccipital genera una falsa estructura en escalón.

En norma dorsal se distinguen parietal, escamosos y el contorno superior de la fosa supratemporal derecha. La ornamentación en esta zona es relativamente poco densa; está formada por fosetas relativamente amplias (0,1-3 mm) de contorno subcircular y poco profundas. La distribución de estas es regular, sin anastomosar y se sitúan preferentemente en el parietal.

La forma general del parietal es subtrapezoidal (forma de «T» de alas transversales cortas) con una fuerte constricción entre las fosas supratemporales. No puede apreciarse la sutura fronto-parietal.

Las fosas parecen tener gran desarrollo respecto a las dimensiones generales de la tabla. Su contorno posterior es semiéptico. El borde posterior del parie-



tal supone el 72% de la anchura mínima entre las fosas supratemporales. El contorno posterior del parietal presenta una concavidad media, que en otros cocodrilos suele estar ocupada por la proyección dorsal del supraoccipital (*spina supraoccipitalis*). A ambos lados de dicha concavidad, el parietal forma dos apófisis posteriores que sobresalen del contorno posterior de la tabla craneana.

La sutura entre escamoso y parietal es de trazado recto, paralela al plano axial, cortando a la pared interna posterior de la fosa supratemporal. El borde anterior del escamoso es de contorno curvo, casi en su totalidad, debido al gran desarrollo relativo de las fosas supratemporales. La arista lateral y posterior forman entre sí un ángulo de 60°. El lado posterior crece en sentido latero-caudal. El vértice externo está visiblemente engrosado y forma un reborde sobresaliente, curvado ligeramente hacia atrás y hacia arriba. El contorno lateral del escamoso es difícil de precisar, pero a partir del proceso posterior parece inflexionarse ligeramente en sentido medial (posteriormente a la altura del contorno caudal de la fosa supratemporal) para volver a dar una zona ligeramente ensanchada en sentido anterior. La región occipital del escamoso es deprimida, como se aprecia por encima de la sutura escamoso-exoccipital.

El supraoccipital es, probablemente, de contorno subtriangular; sus suturas no son apreciables. No se puede saber si alcanza el contorno dorsal del *foramen magnum*. Por otra parte, no parece existir *cresta supraoccipitalis*. En la parte lateral del borde dorsal del supraoccipital se sitúan dos incipientes procesos posteriores que podrían corresponder a los procesos postoccipitales. Aquellos habitualmente delimitan ventralmente las ventanas post-temporales.

Los exoccipitales forman los bordes laterales del *foramen magnum* y probablemente también el techo de éste. Dos procesos simétricos, visibles incluso en norma dorsal, sobresalen por encima del *foramen magnum*, separados por una muesca relativamente profunda. La superficie dorsal de ambos procesos es ligeramente convexa, mientras que la ventral aparece cóncavo-aplanada. La anchura total de ambos procesos es de 15 mm: 7,2 mm el izquierdo y 6 mm el derecho. La deformación que sufre esta región se hace notoria en el *foramen magnum*, cuyo contorno es de difícil determinación. En cualquier caso, parece evidente que el eje mayor de desarrollo de la periferia del *foramen* debía tener una posición transversal. Sus medidas aproximadas son: eje dorso-ventral, 4,5 mm; eje transversal, 14 mm.

Lateralmente los exoccipitales deben expandirse hacia los escamosos y cuadrados; ventralmente hacia el basioccipital. La proyección ventro-lateral de los exoccipitales, que se sitúa por debajo del proceso paraoccipital, parece ser de mayor longitud que en Eusuchia (*Osteolaemus*, *Tomistoma*, *Crocodylus*). El

pasaje craneo-cuadrado (por el que pasa el VII par, la arteria orbitotemporal y la vena latero-cefálica) podría situarse entre la zona más exterior del proceso paraoccipital y la región de sutura cuadrado-exoccipital.

El proceso paraoccipital se desarrolla ventralmente desde el escamoso en sentido interno. Sus márgenes ventrales son de contorno curvo sobresaliendo por encima de la región ventro-lateral de los exoccipitales-cuadrado. En norma dorsal no destacan lateralmente, en el grado que lo hacen en los Eusuchia actuales, aunque sí son muy visibles en sentido postero-medial.

Próximo a la sutura entre el exoccipital y basioccipital izquierdo se aprecian una serie de pequeñas foseas que, probablemente, indican la posición de determinados forámenes. Dichos forámenes se corresponderían por su situación, con las salidas nerviosas occipitales (XII par y pares X, IX y XI en otro) y a la arteria carótida.

El basioccipital forma el cóndilo occipital casi en su totalidad. La zona ventral del cóndilo es cóncava y presenta probablemente un gran foramen central. El plano definido por la cara ventral del basioccipital se inclina cranialmente, respecto al plano vertical definido por el contorno del *foramen magnum*. Dicha inclinación se aprecia mejor en vista lateral. Las medidas referidas al cóndilo son las siguientes: anchura transversal, 10 mm; dimensión dorso-ventral, 8,5 milímetros.

El basioccipital tiene forma trapezoidal, en vista caudal. La sutura de éste con los exoccipitales es rectilínea, excepto en la región ventral, donde el basioccipital se expande ventrolateralmente. El contorno del borde ventral es regularmente curvo. En la zona media se aloja el canal medial de Eustaquio. Una prominente cresta sagital destaca en vista caudal, dirigiéndose en sentido ventro-dorsal. A ambos lados de la concavidad que aloja el canal de Eustaquio se desarrollan los tubérculos basioccipitales de bordes muy festoneados (para la inserción del *M. rectus capitis ant.* y *longissimus capitis*, según Iordansky, 1973). La anchura basal estimada para el basioccipital es de 27 milímetros.

En vista ventral, delante del canal medial de Eustaquio, se abre una depresión entre el basioccipital y probablemente el basiesfenoides. Los canales laterales eustaquianos parecen situarse a la altura de las expansiones ventro-laterales del basioccipital, aunque son difíciles de determinar.

Ventralmente el fragmento es muy deficiente. En conjunto se pueden distinguir las siguientes estructuras: parte del trayecto ventral del cuadrado, el contorno ventral del pasaje temporal, la arista de apoyo del laterosfenoides. Finalmente en la zona axial queda al descubierto la región probablemente correspondiente al basiesfenoides. No existen vestigios del pterigoides.

Proponemos para CBP-835 las siguientes medidas:

	Mm
Anchura sagital de la región occipital desde la tabla craneana al centro del basioccipital	ca 30,6
Distancia desde el centro axial del cóndilo occipital al borde externo del exoccipital	35
Anchura del cóndilo occipital	11
Altura desde la zona dorsal del <i>foramen magnum</i> hasta la tabla craneana	11

CBP-836

El fragmento de maxilar CBP-836 es una pieza pequeña de 48 mm de longitud total. Está comprimida dorso-ventralmente, habiendo desaparecido parte de la zona dorso-medial. Lateralmente se aprecian líneas de fractura y una compresión lateral en el borde. De esta manera el contorno del maxilar se ha desfigurado. El fragmento podría estar situado hacia la mitad rostral, por detrás de la sutura premaxilomaxilar y por delante de la zona anterior de las órbitas.

La ornamentación dorsal es estriada, con surcos anteroposteriores de corta longitud y poco pronunciados. La zona más estrecha corresponde a la región anterior.

En vista anterior, la curvatura maxilar se sugiere de pendiente suave. Su altura es relativamente escasa. En vista lateral la pieza es de mayor altura en su parte posterior. Debido a la compresión lateral, las paredes maxilares son subverticales. Hacia la mitad, la altura lateral es mínima, volviendo a aumentar anteriormente. De tal forma, el contorno dorsal de la pieza es convexo-cóncavo-convexo. No existe festoneado maxilar, el trazado del borde exterior es recto.

Los bordes alveolares están ligeramente alabeados. Los alveolos se sitúan en el borde maxilar. Se puede contar hasta un total de 6 alveolos, cuatro de ellos aún con dientes asociados. El contorno alveolar es subcircular. La distancia entre alveolos es relativamente amplia (media de 4,2 mm). Las piezas dentarias están lingualmente incluidas en la matriz, ligeramente desplazadas de sus alveolos. El primer alveolo está fracturado transversalmente; su diámetro puede estimarse en ca 5 mm. El segundo tiene un diente todavía implantado. La corona es subovalada, su diámetro mesio-distal es ca 3 mm. El tercero y cuarto representan piezas de coronas completas. Morfológicamente aquéllas son cónicas y parecen también presentar una sección subovalada (con el eje mayor en sentido buco-lingual). El esmalte está ornamentado por finas crestas longitudinales separadas entre sí, además de no ser muy numerosas. Unas fuertes carenas mesial y distal crecen desde la base de la corona al ápice. El diámetro basal mesio-distal es ca 2 mm para el tercer diente y 3 mm para el cuarto. El quinto alveolo cuenta de diámetro ca 5 mm. En el último, la pieza dentaria implantada presenta un diámetro de ca 4 mm. Los dientes y alveolos posteriores, como se pueden ver, exhiben mayores diámetros mesio-distales.

metro de ca 4 mm. Los dientes y alveolos posteriores, como se pueden ver, exhiben mayores diámetros mesio-distales.

CBP-838

Dos fragmentos de cuadrados y un diente aislado forman el material restante del Cabezo Sta. Bárbara.

De los dos cuadrados, uno es derecho y otro izquierdo. El primero, además de la tróclea, presenta parte de la sutura cuadrado-yugal y región próxima a la sutura cuadrado-exoccipital. La morfología de los cuadrados CBP-838 es muy similar a la que presentan los referidos al yacimiento RPAH, aunque de diferente tamaño.

La tróclea para ambos cuadrados tiene cóndilos internos de mayor desarrollo que los externos. La torsión entre ambos cóndilos es ligera. La región intercondilar no es muy constreñida, su superficie es cóncava respecto a los cóndilos. La tróclea es más larga que ancha (aproximadamente 1/4). El contorno ventral del cóndilo medial se dirige hacia abajo y, medialmente, su curvatura es mayor que la de su tramo dorsal. Dorsalmente, el contorno se curva hasta el punto medio intercondilar, alcanzando su punto de inflexión y haciéndose descendente en sentido externo.

El contorno del cóndilo lateral es regular. Por último, debemos decir que el contorno general de la tróclea se caracteriza por el labio descendente del cóndilo interno y la superficie articular del externo.

El cuadrado (CBP-838) es de tamaño medio, recto en su borde externo e interno, no presenta ninguna curvatura en el plano horizontal (véase Langston, 1975, p. 303, fig. 4). La superficie dorsal es convexa, en su porción proximal se hace ligeramente crestada; la cresta se desplaza hacia la zona interna. Ventralmente es cóncavo. Las condiciones de preservación (con diques de cristalización de calcita) no permite distinguir, en la superficie antero-ventral, ningún tipo de crestas para la inserción de tendones y aponeurosis de los músculos mandibulares adductores.

Lateralmente la sutura cuadrado-yugal no alcanza el cóndilo de articulación. Una pequeña superficie articular se desarrolla en sentido proximal desde la zona ventral del cóndilo externo para conectar con la sutura del cuadrado-yugal.

Tabla 5.—Medidas de los cóndilos cuadrados de CBP-838 y RPAH-212 atribuidos a cf. *Goniopholis* sp., procedentes del Cretácico inferior de Galve (Teruel)

	CBP-838	RPAH-212
Longitud total de la pieza	27,5	32,6
Anchura del cóndilo externo	6,2	8,5
Anchura del cóndilo interno	8,5	12,2
Anchura intercondilar	7,2	11,4
Anchura de la tróclea	19	22,7

Proponemos para CBP-838 las siguientes medidas (tabla 5) expresadas en milímetros, que, a su vez, comparamos con las medidas obtenidas para el ejemplar RPAH-212.

CBP-837

La pieza dentaria conserva raíz y corona. La Longitud total es de 15 mm, de los cuales la corona mide ca 7,7 mm. La raíz tiene un diámetro buco-lingual de 5,2 mm y mesio-distal de 4,8 mm. En general es más abultada que la corona. Esta no presenta constricción basal. La superficie bucal del diente es convexa y la lingual cóncava.

El esmalte de la corona es ornamentado, principalmente en su cara lingual. Consiste en una serie de crestas, escasas en número y relativamente distanciadas entre sí. Se disponen longitudinalmente hasta el ápice. Bucalmente la ornamentación está muy desgastada. El diámetro mesio-distal de la base de la corona es de 4,5 mm; el buco-lingual de 5,5 mm. La morfología de la corona es coniforme; dos carenas se destacan en los lados mesial y distal desde su base al ápice.

CBP-831/33. Esqueleto axial

Los centros vertebrales (CBP-831/33) son todos anficélicos, de tamaño medio. Las carillas articulares son de contorno subcircular; son algo más cóncavas en el área central, ya que los bordes están engrosados. La sección transversal media de los centros es subtriangular, aunque puede variar topográficamente. En parte, esta sección es debida a la presencia de hipapófisis en los tres cuerpos.

Los centros cervicales (CBP-831/32) presentan ambos una hipapófisis engrosada de forma tubercular. Prácticamente esta tuberosidad no sobrepasa la mitad del centro. La cara ventral del cuerpo es cóncava, en norma lateral.

La posición de las parapófisis es diferente para ambos centros. En CBP-831 se coloca a mitad de camino entre la base y la sutura neurocentral, ligeramente desplazada anteriormente. En CBP-832 alcanza ya la sutura neurocentral. En este caso la parapófisis es más estilizada. Esto indica que CBP-832 es posterior en la serie cervical.

CBP-833 es un centro dorsal que aún presenta un vestigio de hipapófisis, se trata, por consiguiente, de una dorsal anterior. En esta pieza la cara ventral del centro vertebral es más redonda.

Las hipapófisis parecen servir de inserción al *musculus longus coli* (Hoffstetter y Gasc, 1969).

En vista dorsal, la sutura neurocentral se prolonga en toda la longitud del centro, a ambos lados de un estrecho canal neural. Dicha sutura, en vista lateral, es de contorno convexo.

Tabla 6.—Medidas de los centros vertebrales (CBP-831/33) atribuidos a cf. *Goniopholis* sp., procedentes del Cretácico inferior de Galve (Teruel). Medidas en mm

	CBP-831	CBP-832	CBP-833
Longitud del centro (TLC) ...	21	20	21
Diámetro transversal de la cara articular (TDAL)	13,5	13,6	13,5
Diámetro transversal de la cara dorso-ventral (VDAL)	14	14,6	13,5

Proponemos las siguientes medidas referidas en la tabla 6.

CBP-834. Esqueleto dérmico.

El osteodermo CBP-834 es de contorno exagonal. Todas sus caras terminan en suturas finamente crestadas. No se aprecia ningún tipo de curvatura en su superficie. Debido a la matriz no podemos ver la ornamentación dorsal de éste, si la presentara. Máxima longitud, 28 milímetros.

Discusión

El conjunto de piezas referidas al yacimiento CBP (Cabezo Sta. Bárbara) fue hallado dentro de un área de 1 m aproximadamente.

La forma que se describe presenta con cocodrilos protosuquianos y mesosuquianos la simpleiomorfía de tener centros vertebrales anficélicos. En cambio muestra la apomorfía definida por la presencia de hipapófisis en los primeros centros dorsales. Este estadio es compartido, según el registro fósil conocido, por los mesosuchia atoposaurios, goniolífidos, dyrosáuridos, trematochámptidos, sebécidos y bernissártidos (Buffetaut, 1976). Thalattosuchia y Notosuchia parecen no mostrar la condición derivada expuesta (Andrews, 1913; Rusconi, 1932). La aparición de osteodermos ventrales (en la región del tronco) en el material del yacimiento CBP nos sugiere que la forma de Galve, probablemente, presentase armadura dérmica completa. El rasgo es considerado apomórfico. Este carácter es compartido por determinados mesosuchia: bernissártidos, trematochámptidos, goniolífidos y algunos thalattosuchia.

Fundamentándonos en el carácter definido por la presencia de hipapófisis en los primeros centros dorsales, las formas simpleiomórficas para el rasgo (Thalattosuchia y Notosuchia) quedan excluidas. El material de Galve presenta otros rasgos apomórficos que están ausentes en Thalattosuchia: la presencia de una cresta dorso-ventral sagital en el basioccipital, así como la presencia de los exoccipitales en el cóndilo occipital. Para ambos rasgos la presencia debe entenderse como apomórfica.

Respecto al resto de Mesosuchia, la forma de

Galve es apomórfica en el carácter definido por el ocultamiento del basiesfenoides en el paladar. En el proceso de formación de un paladar acinético intervienen en la región palatina los pterigoides, basiesfenoides y cuadratos. La fusión de estos tres elementos a la caja craneana es una autopomorfia del Orden Crocodilia (Compton & Smith, 1980). En el proceso de formación del paladar secundario, el basiesfenoides ha sufrido diversas modificaciones. El proceso basipterigoideo (*septum* de unión entre basiesfenoides y pterigoides) se conoce inicialmente en *Protosuchia* (*Protosuchus*, *Eopneumatosuchus*), *Mystriosaurus* (Antunes, 1967) y *Pelagosaurus* (Walker, 1972). En otros Mesosuchia el basiesfenoides es visible en el paladar secundario formando parte de la región posterior del pterigoides (estadio plesiomórfico). Esta simpleiomorfia la muestran *Metriorhynchus* (Wenz, 1968), *Sebecus* (Colbert, 1946), *Notosuchus* (Gasparini, 1971), *Dyrosaurus* (Buffetaut, 1982) y los Atoposaurios: *Alligatorellus* y *Theriosuchus*.

La condición apomórfica, donde el basiesfenoides se oculta desplazándose dorsalmente en la caja craneana, es probablemente compartida por *Goniopholis*, *Bernissartia* y *Trematochampsia* (Buffetaut, 1976). El ejemplar de Galve (CBP-835) parece presentar esta condición.

La discusión sobre la propuesta de apomorfias en el material de Galve nos lleva a una somera aproximación taxonómica. Los caracteres arriba interpretados son compartidos por diversas familias de Mesosuchia: Bernissartidae, Goniopholididae y Trematochampsidae. El conjunto del material ha sido identificado como cf. *Goniopholis* sp. La comparación fenética con los géneros *Bernissartia*, *Trematochampsia* y con la familia Goniopholididae, da como resultado una mayor semejanza del ejemplar de Galve con Goniopholidos. Efectivamente, determinados rasgos presentes en *Bernissartia* y *Trematochampsia*, que referiremos más abajo, no están presentes en la forma descrita. Por consiguiente, el conjunto de restos ha sido comparado, morfológicamente y morfométricamente, con los taxa representativos de la familia Goniopholididae en Europa, es decir, con el género *Goniopholis*. El material ha sido, concretamente, comparado con las especies del Purbeck y Weald inglés *G. simus* y *G. crassidens*.

El género *Bernissartia* presenta, a diferencia de *Goniopholis*, centros vertebrales de incipiente procelia, así como una dentición morfológicamente bien diferenciada. Por su parte, *Trematochampsia*, hasta el momento conocido en el Cretácico de Gondwana, presenta un basioccipital relativamente alto, cuyos bordes ventro-laterales se desarrollan escasamente en sentido transversal. Como puede verse en la tabla 4, las relaciones estructurales entre diversos elementos de la región occipital son manifiestamente diferentes en *Trematochampsia* y *Goniopholis*.

La tabla craneana dorsalmente cumple con los patrones de ornamentación típicos de la familia Goniopholididae; asimismo el gran desarrollo de las fosas supratemporales respecto a las dimensiones generales de la tabla es semejante en *G. crassidens*, *G. simus* y *Nannosuchus*; las formas americanas *Amphycotilus* y *Eutretraunosuchus* presentan fosas más reducidas.

La concavidad medial del parietal en el borde posterior es resultante de la ausencia de la espina supraoccipital. Este carácter resulta ser intraespecíficamente variable en formas actuales (Mook, 1921). *Nannosuchus* (forma juvenil de *G. simus*, Joffe, 1967) tiene espina supraoccipital, *G. crassidens* no; la especie americana *G. stovalii* tampoco.

El desarrollo del borde o proceso angular del escamoso, así como su probable contorno lateral en nuestro ejemplar, se disponen como en los representantes ingleses del género *Goniopholis*. Esta estructura no se configura de igual modo en *Bernissartia*, ni en *Theriosuchus*, ni tampoco en *Trematochampsia*.

La morfología maxilar presenta en CBP-836 los típicos rasgos apreciados también en *Goniopholis*, como son su curvatura lateral suavemente descendente del contorno dorsal y su altura relativamente baja. Indicios que sugieren también la pertenencia de la forma CBP-836 a los cocodrilos mesorrostrales.

Las piezas dentarias asociadas y la pieza aislada (CBP-837) tienen patrones ornamentales y morfología de sus coronas similares a los descritos por Owen (1878, 1879), Koken (1887) y Mook (1942), entre otros, para los distintos géneros y especies de Goniopholidos.

La región occipital del ejemplar ha sido directamente comparada con la de los ejemplares del Museo Británico *Goniopholis simus* (cráneo completo BMNH 41098) y *G. crassidens* (cráneo completo BMNH 814, del Purbeck de Herston, Swanage).

Las diferencias morfológicas que podemos encontrar son debidas, probablemente, a la diferencia en tamaños; el ejemplar del Cabezo Sta. Bárbara podría posiblemente tratarse de una forma juvenil. Esto se sugiere al comparar el basioccipital, muy ensanchado basalmente en el hiperadulto *G. crassidens* y, del mismo modo, en el desarrollo latero-posterior de los escamosos, relativamente mayor en *G. simus* y *G. crassidens*.

Los procesos paraoccipitales, en las dos formas de *Goniopholis* comparadas y el ejemplar de Galve son de contorno semejante. El exoccipital a la altura del basioccipital es de superficie cóncava, como ocurre en nuestro ejemplar (lado izquierdo). El supraoccipital en *G. crassidens* también incluye dos someras crestas como las descritas para nuestro ejemplar. De la misma manera, la depresión posterior del escamoso es semejante en los tres ejemplares.

Las crestas que limitan dorsalmente el *foramen*

Tabla 7.—Medidas comparativas de la región occipital de las especies *Goniopholis simus* (BMNH 41098), *G. crassidens* (BMNH 5259) y el ejemplar CBP-835 del Cretácico inferior de Galve (Teruel). Medidas en mm

	<i>G. simus</i> (BMNH 41098)	<i>G. crassidens</i> (BMNH 5259)	CBP-835
Altura sagital de la región occipital	ca 55	—	30,6
Anchura del cóndilo occipital.	22	29,2	11
Anchura basal del basioccipital	—	67,5	27
Anchura posterior de la tabla craneana (G)	150	210	84

magnum, descritas en CBP-835, son semejantes a las de *Tomistoma*, es decir, dobles. En *G. simus* (BMNH 5262) pueden distinguirse con claridad las crestas señaladas. En *G. crassidens* parece, posiblemente, existir también una doble cresta. En la figura de *Eutretauranosuchus* (Mook, 1967) puede apreciarse que también la disposición de crestas dobles es similar a la del ejemplar español. En ningún ejemplar se ha podido comprobar la intervención del supraoccipital en el *foramen magnum*. El contorno de este último presenta, tanto en CBP-835 como en *G. crassidens*, un desarrollo relativamente mayor del eje transversal con respecto al dorso-ventral. El cóndilo occipital es similar en las tres formas comparadas.

Los parámetros que a continuación se relacionan en la tabla 7 han sido tomados con el fin de completar la comparación morfológica entre ambas formas de *Goniopholis* (*G. simus* y *G. crassidens*) y el ejemplar CBP-835 de Galve. El sistema seguido para cada parámetro se ha especificado antes, al final de la descripción de CBP-835.

A fin de establecer el grado de semejanza morfológica de los ejemplares señalados se proponen algunas relaciones paramétricas (tabla 7) y sus resultados se comparan con los obtenidos en algunas formas actuales y fósiles (tabla 8).

A pesar de la escasez de material disponible para una adecuada comparación morfológica (son relativamente pocos el número de cráneos de *Goniopholis* con la región occipital disponible), los datos son lo suficientemente clarificadores a la hora de evaluar su significación estructural: 1) La altura occipital es relativamente menor en *Goniopholis*. 2) La anchura basal del basioccipital está transversalmente más desarrollada.

Familia: Goniopholidae Cope, 1875.

Género: *Goniopholis*.

G. cf. crassidens.

Material referido

RPAH-203. Fragmento de maxilar derecho. Colección particular del señor J. M. Herrero (Galve).

Tabla 8.—Relaciones paramétricas propuestas para la región occipital entre diferentes formas Eusuquianas (*Osteolaemus*, *Tomistoma*) y Mesosuquianas (*Theriosuchus*, *Trematochampsia* y *Goniopholis*) comparándolas con el ejemplar CBP-835 atribuido a Goniopholidae indet., procedente del Cretácico inferior de Galve (Teruel).

G. Anchura posterior de la tabla craneana

	Altura región occipital G	Anchura cóndilo occipital Anchura basal basioccipital	Anchura basal occipital Altura región occipital	Fuente de datos
<i>G. simus</i>	0,34	—	—	BMNH 41098
<i>G. crassidens</i>	—	0,43	—	BMNH 5259
CBP-835	0,36	0,40	0,88	Dto. Zool. U.A.M.
<i>Osteolaemus</i>	0,70	0,60	0,40	Dto. Zool. U.A.M.
<i>Tomistoma</i>	0,73	0,86	0,32	Dto. Zool. U.A.M.
<i>Trematochampsia</i> ..	0,69	0,75	0,32	Buffetaut (1976, fig. 9)
<i>Theriosuchus</i>	ca 0,86	—	0,36	BMNH 176

Descripción

Este fragmento de esplanocráneo tiene una longitud total de 70 mm. La pieza se ensancha en la región posterior. La ornamentación en el maxilar es somera y poco densa. En la zona anterior apenas presenta escultura alguna, posteriormente se aprecian unas fosetas de pequeño diámetro y contorno subcircular, sin anastomosar.

En vista dorsal su contorno exterior es curvo. En el borde interno se aprecia la sutura naso-maxilar que recorre al fragmento antero-posteriormente. Dicha sutura se desplaza rostralmente en sentido externo. El nasal no se halla completo y sólo puede apreciarse una fina región longitudinal de éste.

Una acusada constricción anterior del maxilar indica la región de contacto maxilo-premaxilar. Se trata de un hueso de aspecto masivo. En vista lateral el festoneado maxilar es muy pronunciado. La altura de este elemento óseo, desde el borde externo del festoneado a la superficie dorsal de este es de 22 mm. El contorno dorsal del maxilar es visiblemente cóncavo a la altura del festoneado. Por delante y por detrás de éste la superficie dorsal se hace convexa. El punto de mayor curvatura del borde maxilar está fracturado por la inserción forzada de una pieza dentaria de la mandíbula.

La bóveda maxilar forma la región ventral de la pieza. En el borde maxilar pueden contarse de 7 a 8 alveolos y no hay restos de dentición. Los alveolos están situados en el límite exterior de la pared maxilar y se dirigen ligeramente hacia afuera. La distancia interalveolar es grande. La pared alveolar no es muy

elevada y presenta en su base abundantes forámenes de nutrición, especialmente en la zona de mayor curvatura.

El diente mandibular incrustado en el maxilar es cónico, de gran diámetro basal (diámetro antero-posterior 6,7 mm). La altura de la corona es de ca 20 mm. El esmalte de la corona presenta unas finas estriaciones longitudinales. Esta pieza se sitúa por detrás de los dos primeros alveolos maxilares.

Los contornos alveolares son subcirculares. Mesio-distalmente sus diámetros presentan un rango entre 4,3 y 5,7 mm; los diámetros buco-linguales oscilan entre 3,5-5,7 mm de rango. Los alveolos de mayor diámetro son los situados en la zona posterior al diente mandibular (5,3-5,7 mm de diámetro mesio-distal y 5,7-5,5 mm de diámetro buco-lingual).

Proponemos las siguientes medidas:

	mm
Máxima anchura del maxilar hasta la sutura con el nasal	32,5
Anchura del maxilar en la región de la constricción sin incluir al nasal	13

Discusión

Para la atribución taxonómica de este fragmento hemos utilizado varios caracteres referidos al rostro. Estos caracteres son: 1) Anchura relativa del rostro; 2) la inclinación de la pared del maxilar, y 3) el festoneado maxilar.

La pieza RPAH-203 permite ser comparada e incluida dentro de las categorías propuestas para cada uno de estos caracteres mencionados.

1) La anchura relativa del rostro. El maxilar RPAH-203 podría incluirse dentro de las formas de Mesosuquianos «mesorrostrales». El término mesorrostral define a las formas cocodrilianas, cuya anchura rostral relativa (anchura rostral en el borde anterior de las órbitas/longitud del cráneo desde el borde posterior de la tabla craneana) está comprendida en un rango entre 0,5 y 0,69. Dicha inclusión se realiza en base a la longitud relativa del fragmento, posición que ocuparía la pieza en el rostro y desarrollo en anchura. Este carácter se propone como plesiomórfico.

2) La inclinación de la pared lateral del maxilar se corresponde bien con rostros deprimidos y de contorno dorsal del maxilar cóncavo. El estadio que presenta RPAH-203 para el carácter es considerado como apomórfico.

3) En RPAH-203 se aprecia un fuerte festoneado maxilar (apomórfico).

Entre los Mesosuchia, que comparten los mismos estadios de derivación que RPAH-203, sólo Goniopholididae y Trematochampsidae contienen otros aspectos morfológicos comparables al maxilar en estudio.

No se ha comparado RPAH-203 con la familia Trematochampsidae por la restricción geográfica de este taxon (Cretácico superior, Gondwana) (Buffetaut, 1976; Buffetaut y Taquet, 1979).

Entre los goniopholididos del Cretácico inferior europeo de mayor distribución, *Goniopholis* es el que comporta mayores similitudes con RPAH-203 en lo que se refiere a: a) La morfología de la dentición maxilar (Owen, 1878, 1879; Buscalioni y Sanz, 1984); b) 4.º alveolo maxilar, de mayor diámetro.

De las dos especies mejor conocidas (Purbeck y Weald inglés) *Goniopholis simus* y *Goniopholis crassidens* (las formas alemanas *G. pugnax* y *G. minor* no han sido revisadas) RPAH-203 podría probablemente ser identificada como *Goniopholis crassidens* en base a: c) festoneado maxilar más notable; d) ornamentación maxilar de mayor densidad, y e) la situación de la constricción premaxilo-maxilar respecto a la sutura entre ambos huesos craneales. En *Goniopholis crassidens* esta última está situada anteriormente a la constricción, de tal modo que en una sección transversal del rostro a esta altura no sería visible, como en RPAH-203.

No obstante, todos estos caracteres c), d) y e) presentan cierta variabilidad ontogénica, por lo que la propuesta de identificación para la pieza de Galve queda como *Goniopholis cf. crassidens*.

Análisis morfológico de los centros vertebrales hallados en el área de Galve (Barremiense inferior)

Material referido

El material estudiado consta de 64 centros vertebrales, de los cuales sólo tres conservan sus arcos neurales. En ningún caso se cuenta con los procesos transversos, pleuroapófisis o espinas neurales.

La mayor parte de este material pertenece a la colección privada del señor J. M. Herrero (Galve, Teruel), excepto algunos ejemplares (CR-1, CR-2, CB-100, CBP-831 a 833) depositados en la colección de la Unidad de Paleontología de la Universidad Autónoma de Madrid.

Junto con la descripción del material se enumerarán las siglas de los ejemplares incluidos en cada morfotipo.

Descripción

Vértebras procélicas (lám. 2) (tabla 9)

Material referido

PHII-107, PHII-108, PHII-109, PYHII-5. Se describen PHII-108 y PYHII-5, que se hallan mejor preservadas.

El carácter más significativo para este morfotipo es su acusada procelia. El cóndilo de articulación forma, prácticamente, una hemiesfera posterior, presenta una zona de constricción y está aplastado dorso-ventralmente (especialmente en PHII-108).

La cara articular anterior es subcircular y fuertemente excavada. No presenta rebordes; las paredes de dicha faceta son estructuralmente muy finas.

La sutura neuro-central se sitúa en PHII-108 y PYHII-5 por encima de la región dorsal del cóndilo articular.

El centro vertebral, en vista ventral, presenta una silueta ligeramente comprimida en su región media. No existe, como en el tipo de incipiente procelia, una región ventral aplanada, siendo su sección curva. Por encima de la compresión media del cuerpo (más acusada en PYHII-5, véase lám. 2) los lados del centro se abren hacia arriba y hacia afuera.

La sección transversal del centro es subcircular.

En ambos centros quedan restos de los pedicelos del arco neural. Estos pedicelos son delgados y se proyectan hacia afuera. El piso del canal neural, que presenta gran desarrollo, tiene un contorno en forma de U de lados abiertos, siguiendo la disposición de los pedicelos neurales.

Entre el material estudiado el parámetro TLC (longitud del centro) presenta una media de 11,2 mm y un rango aproximado entre 10,1 mm y 12,1 mm. Dentro de la colección del señor Herrero se cuenta con un ejemplar del tipo morfológico descrito cuya longitud total del centro es aproximadamente 2 mm.

Vértebras de incipiente procelia (lám. 2) (tabla IX)

Material referido

CR-1, CR-2, CB-100, KHH-1, junto con numerosos centros pertenecientes a la colección del señor Herrero, no siglados, procedentes del yacimiento denominado Cerrada Roya (CR), de Galve.

Tabla 9.—Rango de medidas y medias del parámetro TLC (longitud total del centro vertebral) en 64 piezas aisladas halladas en el Cretácico inferior de Galve (Teruel). En mm

	TLC (rango)	TLC (medias)
Vértebras de procelia incipiente.	6 -15	11
Vértebras procélicas	10,1-12	11,2
	(E) 9 -10,5	10
	(M) 11,2-23	17,9
Vértebras anficélicas	(V) 15 -22	20
	(G) 15 -29	23,6

Algunas vértebras presentan arcos neurales y, en general, están relativamente bien preservadas.

Las características más relevantes en este tipo vertebral es su incipiente procelia y la presencia de una pequeña depresión en el centro de su carilla articular posterior. En torno a dichos rasgos hemos podido constatar los siguientes matices: 1) que el grado de desarrollo procélico no es común para todos los ejemplares, probablemente debido a la posición que ocuparán en la serie vertebral; 2) lo que resulta de mayor interés; una variabilidad referida a la posición y morfología de la depresión en su carilla articular posterior. El área deprimida no sólo puede ser más o menos profunda, sino que, además, puede localizarse central o excéntrica y ser de mayor o menor diámetro. Dicha depresión se ha verificado tanto en centros cervicales, dorsales anteriores y caudales, como en vértebras sacras.

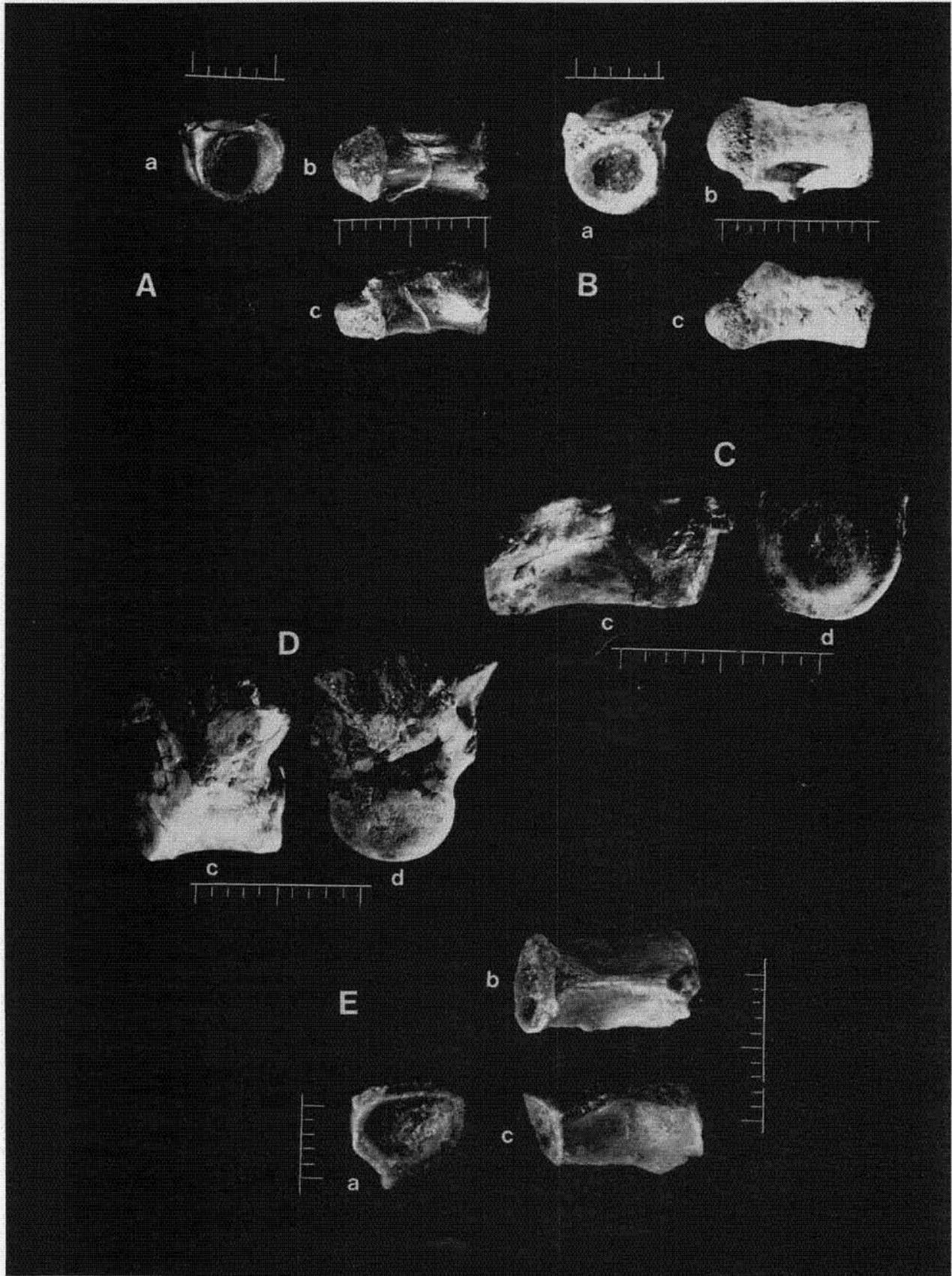
En dos piezas se desarrolla, en torno a la cara articular anterior, un amplio reborde óseo (KHH-1, CR-1, CB-100). El contorno es subtrapezoidal, con el eje dorso-ventral algo mayor que el transversal.

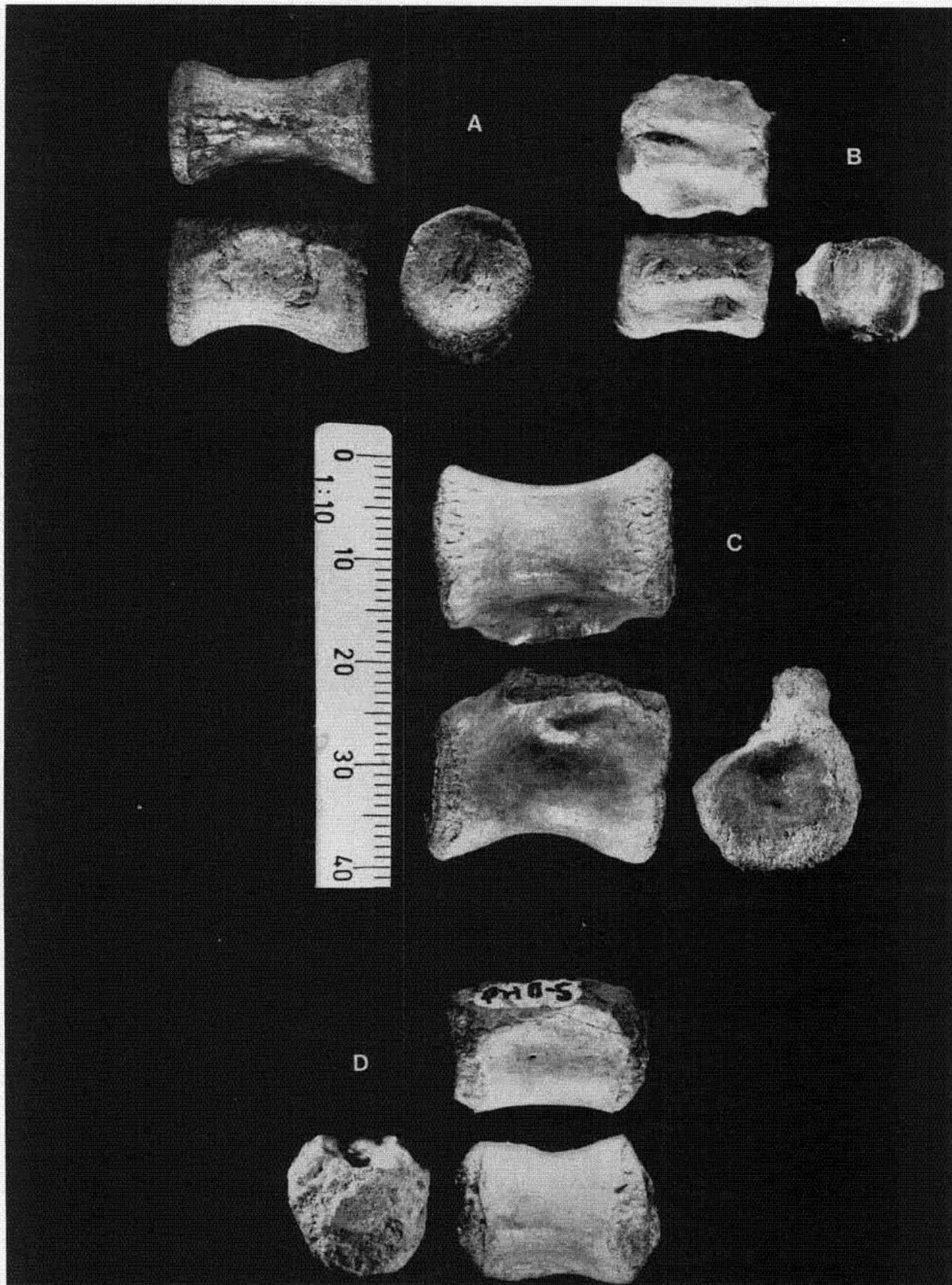
La sutura neuro-central se aprecia mejor en CR-1. El grado de osificación para estas vértebras, en lo que respecta a la sutura neuro-central, parece mayor que para cualquier cocodrilo anficélico. La anchura transversal de los pedicelos neurales (*pars descendens* del arco neural) es relativamente mayor en morfotipos anficélicos que en los procélicos y de incipiente procelia, lo que genera dos características: 1) Área dorsal más desarrollada de la sutura neuro-central. 2) Canal neural relativamente más estrecho en vértebras anficélicas.

El centro, en vista lateral, es ventralmente de trazado someramente curvo; se engrosa en el borde posterior. Sus paredes laterales se deprimen ligeramente hacia la zona media, especialmente en CR-2 y CB-100. La región ventral es aplanada. En una sección transversal media el contorno sería subtrapezoidal. Los lados del centro son más obtusos respecto a la base en CR-1 y subparalelos en CR-2 y CB-100. Los arcos neurales son muy semejantes a los de un *Eusuchia* actual. Los pedicelos del arco neural son relativamente gruesos y su implantación es anterior. El contorno del canal neural es muy amplio y abovedado, con el eje mayor en sentido dorso-ventral.

Los centros cervicales y dorsales anteriores cuentan ventralmente con hipófisis de morfología tubercular no excepcionalmente desarrolladas. En las cervicales anteriores la parapófisis se dispone muy próxima a la hipapófisis. La inclinación de las pre y postzigapófisis respecto al plano sagital vertebral presenta variaciones

Lámina 2.—Centros vertebrales identificados como *Mesosuchia* indet., procedentes de diversos yacimientos del Barremiense inferior de Galve (Teruel). Centros procélicos: A, PHII-108; B, PYHII-5. Centros de procelia incipiente: C, CR-2; D, CR-1. Centro anficélico: E, PHII-101, morfotipo E. a, vista anterior; b, vista ventral; c, vista lateral; d, vista posterior. Escala en mm. Colección J. M. Herrero y Unidad de Paleontología de la Universidad Autónoma de Madrid.





homólogas a las que pueden observarse en los Eusuchia a lo largo de la columna vertebral. Las zigapófisis no sobresalen del plano definido por la región externa de la *pars descendens* del arco neural.

Las vértebras caudales exhiben ventralmente las carillas de apoyo para los arcos hemales y dos crestas paralelas lateroventrales. La compresión lateral en la mitad del cuerpo vertebral es tan acusada como la que presentan los Eusuchia. En la única vértebra sacra observada, las pleurapófisis se desarrollan casi al borde de la carilla articular anterior.

Entre el material estudiado la longitud total del centro vertebral (TLC) oscila en un rango entre 6 mm y 15 mm (TLC media de 11 mm).

Vértebras anficélicas (lám. 2 y 3) (tabla 9)

Dentro de este tipo se ha incluido el conjunto de centros vertebrales anficélicos hallados. De un total de 36 centros, 10 presentan hipapófisis centrales (cervicales y dorsales anteriores), 7 dorsales, 1 lumbar, 5 sacras, 1 primera caudal y 12 caudales. Al menos un tercio del total se hallan o bien fracturadas o bien con desgaste en alguna de sus carillas.

En común cuentan con: 1) Centros anficélicos, aunque el grado de excavación de sus carillas articulares es variable. 2) Suturas neurocentrales de morfología característica, común, por otra parte, al resto de vértebras anficélicas del Orden Crocodylia. El patrón para dicha estructura es de canales y crestas transversales, que se disponen desde la mitad del centro en sentido anterior y posterior. Esta disposición se genera por el hecho de que el punto más alto de la sutura neurocentral se sitúa en la zona media del desarrollo céfalico-caudal del centro. Entre los dos lados del área sutural el canal neural está formado por un estrecho surco excavado.

Hemos establecido, entre los centros, una serie de morfotipos en base a las siguientes características: sección transversal media del centro, contorno, superficie ventral del mismo, plano que forma dicha superficie respecto a las paredes laterales del cuerpo vertebral; contorno de las facetas articulares y grado de anficelia.

Morfotipo V (lám. 3)

Material referido

CBP-831-32-33. PCBH-10. PHII-4. PHII-3.

La sección transversal media en dichos centros es subtriangular. La superficie ventral del cuerpo acaba en una arista subcentral. En vista lateral los centros se aprecian fuertemente cóncavos, sobre todo en su zona

media, mientras que posteriormente desarrollan una quilla.

Las facetas articulares son subcirculares cóncavas. Algunas presentan rebordes gruesos alrededor de la concavidad central de la carrilla; otras no, como es el caso de la dorsal PHII-4.

Las cervicales presentan una hipapófisis nodular o tubercular en la región anterior (hasta la mitad de la longitud total del centro en algunos ejemplares). La parapófisis es muy baja (CBP-831). En otros ejemplares (CBP-832, de posición posterior al centro antes citado) la parapófisis roza el trazado de la sutura neurocentral modificándose sensiblemente su contorno lateral.

Es común dentro del morfotipo, principalmente en las dorsales, que alrededor de las carillas articulares sobre la región lateral aparezcan una serie de crestas perpendiculares al trazado de dicha carilla.

La TLC estimada para los centros V varía entre 15 mm y 22 mm (TLC media 20 mm).

Morfotipo G (lám. 3)

Material referido

PHII-6, PHII-100, PHII-5 y restos vertebrales siglados como RPAH.

La sección transversal media del centro es trapezoidal: la superficie ventral es, en términos generales, plana y las paredes laterales tienden a ser subparalelas (al menos en las dorsales).

La silueta del centro, colocándolo en vista ventral, es también de lados cóncavos, aunque menos que en el morfotipo V (la compresión media, menos aparente).

Las carillas articulares son subcirculares y no exhiben, por lo general, bordes engrosados en su periferia. La concavidad de las carillas articulares es variable.

En las vértebras cervicales la hipapófisis es gruesa (tubercular). Los centros cervicales son relativamente gruesos y la variación posicional parapófisis-diapófisis es semejante al de cualquier cocodrilo.

En vértebras caudales, las carillas han transformado sus contornos en subtrapezoidales de lados curvos, siendo sus superficies poco deprimidas. Dos crestas laterales y un surco central se desarrollan ventralmente a lo largo del centro (PHII-100). En otras vértebras caudales atribuidas a este morfotipo dichas crestas no son aparentes (RPAH).

El parámetro TLC cuenta con un rango de variabilidad que oscila entre 15 y 29 mm (TLC media 23,6 mm).

Lámina 3.—Centros vertebrales anficélicos identificados como Mesosuchia indet., Procedentes de diversos yacimientos del Barremiense inferior de Galve (Teruel). A, PHII-4, morfotipo V; B, PHII-100, morfotipo G; C, PHII-2, morfotipo M; D, PHII-5, morfotipo G. Vista ventral (superior); vista lateral (inferior); vista anterior (derecha). Colección J. M. Herrero.

Morfotipo M (lám. 3)**Material referido**

PYHII-1, PYHII-2, PYHII-6, PHII-110, PHII-103, PHII-2, CBH-100, CBH-101.

En este morfotipo se han incluido vértebras con rasgos intermedios entre el morfotipo G y V. La sección transversal del centro es, quizá, su característica más peculiar: sección transversal cuadrangular (como, por ejemplo, en PHII-2, PYHII-1).

Las carillas articulares son poco cóncavas. El trazado de su contorno puede ser: cuadrangular, en ambas carillas (PYHII-1); circular, una superficie y cuadrangular la otra. Igual ocurre con la presencia de bordes engrosados.

La compresión media lateral del centro es inapreciable. En realidad, el morfotipo M se diferencia poco del G, haciéndolo exclusivamente en la morfología de las carillas articulares.

La TLC media de los centros descritos como M oscila entre 11,2 a 23 mm (TLC media 17,9 mm).

Morfotipo E (lám. 2)

Dentro de este morfotipo se han integrado todas las formas con semejantes longitudes centrales.

Material referido

PHII-106, PHII-101, PHII-102, PHII-104, PHII-4.

El trazado de la sección transversal media del centro es en forma de «U», de lados abiertos y ventralmente de superficie plana. Su característica más significativa es la compresión dorso-ventral que muestran sus centros (por ejemplo, PHII-106). La compresión media del centro se aprecia bien en vista lateral. Las carillas articulares son ligeramente cóncavas y su contorno subelipsoidal. En las vértebras cervicales las hipapófisis están muy desarrolladas en altura (PHII-101).

El parámetro TLC se estima en las vértebras de este morfotipo en torno a un rango de 9 a 10,5 mm (TLC media 10,4 mm).

Discusión

La muestra obtenida de centros vertebrales de cocodrilos, en diferentes yacimientos del área de Galve, aporta sobre todo una excelente información sobre la probable diversidad existente en la zona, información que se complementa con las conclusiones extraídas del estudio de dientes aislados (Estes y Sanchiz, 1982; Buscalioni y Sanz, 1984).

La separación morfológica entre tipos procélicos, de incipiente procelia y anficélicos, no presenta problema alguno. En cambio, entre centros anficélicos, el establecimiento de morfotipos resulta de cierta complejidad, como se habrá visto y por las razones que se discutirán más adelante.

La aparición de vértebras procélicas en el Cretácico inferior no es una novedad. Seeley (1887) describió por primera vez centros procélicos en el Cretácico inferior/medio inglés (isla de Wight, Hastings Sand, en Sussex, y Greensand, en Cambridge). La morfología de dichos centros (BMNH 36555; 36526-25-24) es similar a las formas españolas en el grado de procelia, compresión media del centro y disposición de los pedicelos del arco neural, así como el tamaño (TLC media de 12,6 mm). Seeley (1887) atribuyó los ejemplares hallados a un nuevo género, *Heterosuchus valdensis*, a partir de una serie de vértebras contenidas en un nódulo de arenisca ferruginosa (BMNH 36555, Hastings Sand). Otras vértebras aisladas de características similares se incluyeron en la misma publicación (Tilgate Forest, en Brook; isla de Wight, BMNH 36524-26).

Posteriormente Lydekker (1888), en su catálogo de fósiles del Museo Británico, asoció los restos vertebrales procélicos a *Hylaeochampsia* (BMNH 36524-36526), en un intento posiblemente de reunir las vértebras procélicas con el cráneo de coanas Eusuquianas del ejemplar, ambos rasgos típicos de un Eusuchia. Lydekker discutió también la semejanza con *Heterosuchus* del material vertebral atribuido por Seeley (1874) a *Crocodylus cantabrigensis*.

Algunos autores han seguido manteniendo la posible sinonimia *Hylaeochampsia* (= *Heterosuchus*) propuesta por Lydekker (1888) (Kálin, 1955; Romer, 1956; Steel, 1973). La disconformidad en torno a dicha sinonimia fue argumentada por Buffetaut (1983) a raíz de su estudio sobre un ejemplar británico de *Theriosuchus*. Como este autor, opinamos que aún no existen evidencias fósiles como para asociar el material (vértebras + fragmento del cráneo) entre sí, y que ello supondría admitir que la procelia no pueda surgir de modo independiente de la posición de las coanas.

Por otra parte, la independencia entre centros procélicos y de incipiente procelia parece aún no estar del todo clarificada. Es decir, no existen tampoco garantías absolutas de que ambos tipos perteneciesen a formas diferentes.

Como se puede constatar, ambos tipos aparecen conjuntamente en los mismos niveles, tanto en Galve (Barremiense inferior) como en los yacimientos ingleses del Purbeck y Weald.

El taxon *Theriosuchus* fue el primero donde se citó la presencia de vértebras de procelia incipiente (Joffe, 1967; Buffetaut, 1982, 1983; Clark, manuscrito no publicado). Esta evidencia, la aparición del ejemplar en niveles semejantes a los de *Heterosuchus valdensis* y, por otra parte, el desconocimiento de alguna otra forma con centros de características similares, se convirtieron en los motores para entablar una discusión en torno a la probable relación entre *Heterosuchus* y *Theriosuchus* (Buffetaut, 1983; Clark, manuscrito no publicado).

Los centros procélicos en *Theriosuchus* parecen situarse topográficamente en la región cervical, como también indican Buffetaut (1983) y Clark (manuscrito no publicado), y caudal (Joffe, 1967; Buffetaut, 1982, 1983), mientras que los centros dorsales son aún probablemente anficélicos.

La morfología de los centros vertebrales en *Theriosuchus* se propuso como intermedia entre la anficelia y la procelia, denominándolas «semiprocelias» (Buffetaut, 1982). Las connotaciones estructurales a las que se refiere el término «semiprocelia» son equivalentes a las del «incipiente procelia» que utilizamos.

Hasta el presente, la semi-procelia ha sido considerada como exclusiva del taxon *Theriosuchus*. El hallazgo de un individuo completo atribuido a *Bernissartia* (Buscalioni *et al.*, 1984) nos ha permitido comprobar la morfología vertebral de este género no bien conocida en los ejemplares belgas de *B. fagesii*. Aunque los elementos del esqueleto axial del ejemplar CR-82C no pueden ser observados en todas sus vistas anatómicas, hemos constatado que los centros vertebrales, al menos los relativos a la zona cervical, cuentan con carillas articulares posteriores con cóndilos incipientes. Al igual que en *Theriosuchus*, dichos centros exhiben la característica depresión en el área de la carilla articular. Las vértebras aisladas CR-1, CB-100 guardan semejanzas morfológicas con los centros de *Bernissartia* sp. de Galve y *Theriosuchus*.

La diversidad, referida al desarrollo de la procelia, entre el material del Cretácico inferior inglés ha originado un cúmulo de taxones cuya sinonimia sería, en principio, muy probable. El material atribuido a *Heterosuchus valdensis* está constituido por centros con procelia típicamente Eusuquiana (BMNH 36526) y vértebras con incipiente procelia (BMNH 36528 y 48244). De igual modo que el material atribuido a *Crocodylus cantabrigensis* (BMNH 41795; Upper Greensand) (Seeley, 1874) y *Crocodylus icenicus* (Upper Greensand) (Seeley, 1876). Creemos que parte del material de *Heterosuchus* es muy similar al de *Crocodylus cantabrigensis* y que, a su vez, ambos son semejantes a los centros descritos semi-procélicos CR-1 y CB-100. Por consiguiente, los centros semi-procélicos de *Heterosuchus* y *Cr. cantabrigensis* son morfológicamente comparables con los de *Theriosuchus* y *Bernissartia*.

Los datos disponibles acerca de la variación hallada en el esqueleto axial de *Theriosuchus* o *Bernissartia* no son por el momento suficientes. No podemos aún afirmar o infirmar, en base a los únicos ejemplares conocidos, la existencia de vértebras de progresiva procelia. No obstante, los datos parciales que ofrecen los centros aislados (procedentes del Cretácico español e inglés) de procelia incipiente (en distintos grados de desarrollo), nos permiten sugerir la posibilidad de que tanto los centros típicamente procélicos (*Heterosuchus*, BMNH 36526), como los de incipiente procelia,

podrían corresponder a una variabilidad intraespecífica o incluso intraindividual. Por último, es difícil establecer diferencias morfológicas entre los taxones *Theriosuchus* y *Bernissartia*, en base a la morfología de su esqueleto axial conocido en la actualidad. No obstante, las piezas CR-1/2 fueron también halladas en el mismo yacimiento donde se descubrió el ejemplar *Bernissartia* (CR-82C), próximas a la localización de éste. Por consiguiente, sugerimos que aquellos pequeños centros podrían, probablemente, adscribirse al mismo taxon *Bernissartia*.

El registro fósil donde se citan vértebras procélicas/-semiprocelias procedentes del Jurásico y Cretácico inferior es mayor en Laurasia (*Theriosuchus*, *Bernissartia*, la forma del Comanchense de Texas y *Fruitachampsia*). Los únicos testimonios conocidos de cocodrilos procélicos semiprocelios fuera de Laurasia están referidos a la aparición de centros de procelia incipiente en el Cretácico inferior de Australia (Albiense, Lightning Ridge, South Wales, Molnar, 1980) y Gara Samani (Africa).

Respecto a los centros anficélicos no se han podido hallar caracteres discriminantes significativos. La separación en diversos morfotipos resulta un tanto subjetiva. El material español fue comparado directamente con centros atribuidos a *Goniopholis crassidens* (BMNH 1902, 1903); los ejemplares británicos presentaban también numerosos tipos intermedios comparables a los morfotipos anficélicos descritos. Esta diversidad la ostenta también *Trematochampsia* (Buffetaut, 1976). Entre los centros atribuidos a *G. crassidens* hemos encontrado ejemplares comparables a los morfotipos M y V e incluso centros con rasgos intermedios a ambos. El morfotipo M (de menor TLC) también se asemeja a *G. minor* (BMNH 214), mientras que el G es comparable en sus carillas articulares al material de *Goniopholis* sp. (BMNH 2489).

El morfotipo E parece presentar las diferencias más relevantes respecto a los restantes: compresión del centro dorsoventral y carillas elípticas. Estas pueden ser debidas a diferencias taxonómicas reales (centro cervical PHII-101) y, en algún otro ejemplo, a la modificación, por razones topográficas que suelen sufrir los centros lumbares).

La información que poseemos en registro fósil sobre los centros vertebrales de determinadas formas Mesosuquianas, ha sido malversada debido a la atribución indiscriminada de estos a una especie u otra (caso de *Goniopholis*). Por otra parte, los caracteres propuestos tampoco han ayudado a un sólido establecimiento de morfotipos que conformasen buenos indicadores taxonómicos. Debemos, finalmente, señalar que no podemos esgrimir ninguna conclusión sobre una posible asociación morfotipo-taxon, en nuestro caso.

La variación y diversidad entre los morfotipos señalados (M, V y G) podrían, en principio, estar deter-

minadas por factores ontogénicos y/o topográficos. Si bien es cierto que algunos de los caracteres utilizados parecen manifestarlos (grado de compresión media, ontogénicamente variable; sección media transversal, contorno central y TLC, topográficamente variable), no es menos cierto que la morfología de centros cervicales, por ejemplo, entre algunos de los morfotipos, está lo suficientemente diferenciada como para no ser separada. Por consiguiente, tampoco los morfotipos se han podido relacionar con agrupaciones determinadas por factores ontogénicos o topográficos.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al señor don J. M. Herrero por poner a nuestra disposición el material fósil descrito. Al doctor Charig por permitirnos acceder al material de cocodrilos del Museo Británico de Historia Natural (Londres). A G. F. Kurtz y Jordi Ten por la fotografía. En esta publicación colaboraron A. de la Iglesia en los dibujos e Isabel Melero en la mecanografía. Este trabajo se incluye en el proyecto 1.110, «Herpetología del Cretácico continental español», subvencionado por la C.A.I.C.Y.T.

Bibliografía

- Andrews, C. W. (1913): A descriptive catalogue of marine reptiles of the Oxford Clay. Part II. British Museum (Natural History). London, 206 pp.
- Antunes, T. (1967): Um Mesosuíano do Liasico de Tomar (Portugal). Considerações sobre a origem dos Crocodilos. *Mem. Ser. geol. Port.* (N. S.), Lisboa, 13: 1-66.
- Buffetaut, E. (1976): Ostéologie et affinités de *Trematochampsia taqueti* (Crocodilia, Mesosuchia) du Sénonien inférieur d'In Beceten (République du Niger). *Géobios*, 9, 2: 143-198.
- (1980): Teleosauridae et Metriorhynchidae: l'évolution de deux familles de Crocodiliens méso-suchiens marins du Mésozoïque, 105.º Congrès National des Sociétés Savantes, Caen, III: 1-12.
- (1982): Radiation évolutive, Paléoécologie et Biogéographie des Crocodiliens méso-suchiens. *Mem. Soc. Géol. France*. Paris, LX, 142: 1-88.
- (1983): The Crocodilian *Theriosuchus* Owen, 1879, in the Wealden of England. *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Geol.)*, 37 (3): 93-97.
- Buffetaut, E. y Taquet, P. (1979): Un nouveau Crocodilien méso-suchien dans le Comanien de Madagascar: *Trematochampsia oblita*, n. sp. *Bull. Soc. Géol. France*, t. XXI, (2): 183-188.
- Buscalioni, A. D.; Buffetaut, E., y Sanz, J. L. (1984): An immature specimen of the Crocodilian *Bernissartia* from the Lower Cretaceous of Galve (Province of Teruel, Spain). *Paleontology*, vol. 27, part. 4: 809-813.
- Buscalioni, A. D. y Sanz, J. L. (1984): Los Arcosaurios (Reptilia) del Jurásico superior-Cretácico inferior de Galve (Teruel, España). *Teruel*, 71: 9-30.
- Clark, J.: Sin título. Manuscrito no publicado sobre el nuevo género *Fruitachampsia*, de la Formación Morrison de Wyoming. Revisión de la familia Atoposauridae.
- Colbert, H. E. (1946): *Sebecus*, representative of a peculiar Suborder of fossil Crocodilia from Patagonia. *Bull. of Am. Museum of Nat. Hist.*, vol. 87, art. 4.
- Crompton, A. W. y Smith, K. K. (1980): A new genus and species of crocodilian from the Kayenta Formation (Late Triassic?) of Northern Arizona. In: *Aspects of Vertebrate History* (Louis L. Jacobs, edit.). Museum of Northern Arizona Press: 193-217.
- Díaz, M.; Yébenes, A.; Goy, A., y Sanz, J. L. (1984): Landscapes inhabited by Upper Jurassic/Lower Cretaceous Archosaurs (Galve, Teruel, Spain). Thrid Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems. Tübingen, 67-73.
- Díaz, M. y Yébenes, A. (1987): La sedimentación litoral y continental durante el Cretácico inferior. Sinclinal de Galve, Teruel. In: *Geología y Paleontología (Arcosaurios) de los yacimientos de Galve (Teruel, Cretácico inferior) y Tremp (Lérida, Cretácico superior)*. (J. L. Sanz, edit.). *Estudios Geológicos*, vol. extr. Galve-Tremp: 3-21.
- Estes, R. y Sanchiz, B. (1982): Early Cretaceous Lower vertebrates from Galve (Teruel, Spain). *J. Vertebrate Paleont.* 2 (1): 21-39.
- Gasparini, Z. (1971): Los Notosuchia del Cretácico de América del Sur como un nuevo Infraorden de los Mesosuchia (Crocodilia). *Ameghiniana*, 8 (2): 83-103.
- Hoffstetter, R. y Gasc, J. P. (1969): Vertebrae and Ribs of Modern Reptiles. In: *Biology of the Reptilia*. (C. Gans, A. Bellairs y T. S. Parsons, edit.). Academic Press, London and New York, I: 201-310.
- Iordansky, N. N. (1973): The Skull of the Crocodilia. In: *Biology of the Reptilia* (C. Gans y T. S. Parsons, edit.). Academic Press, London and New York, IV: 201-262.
- Joffe, J. (1967): The «dwarf» crocodiles of the Purbeck Formation, Dorset: a reappraisal. *Paleontology*, 10 (4): 629-639.
- Kälin, J. A. (1955): Crocodilia. In: *Traité de Paléontologie* (Masson et C^{ie}, edit.). Paris, France, 5: 695-784.
- Koken, E. (1887): Die Dinosaurier, Crocodiliden und Saurpteryger der norddeutschen Wealden. *Paläont. Abh.*, Berlin, 3 (5): 309-419.
- Langston, W. (1974): Nonmammalian Comanchean tetrapods. *Geosciences and Man*, Baton Rouge, 8: 77-102.
- (1975): Ziphodont Crocodiles: *Pristichampsus vorax* (Troxell). New combination, from the Eocene of North America. *Fieldiana. Geology*, 33 (16): 291-314.
- Lydekker, R. (1888): Catalogue of the fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Nat. Hist.). Vol. I, British Museum, London.
- Molnar, R. (1980): Procoelous Crocodile from Lower Cretaceous of Lightning Ridge N. S. W. *Mem. Qd. Mus.*, 20 (1): 65-75.
- Mook, C. C. (1921): Individual and age variations in the skulls of recent Crocodilia. *Bull. of Am. Museum of Nat. Hist.*, XLIV: 51-66.
- (1942): Skull characters of *Amphicotylus lucasii* COPE. *American Museum Novitates*, 1165, 1-5.
- (1967): Preliminary description of a new goniopholid Crocodilian. *Kirlandia*, 2: 1-10.
- Owen, R. (1878a): Monograph on the fossil Reptilia of the Wealden and Purbeck Formations. *Paleontographical Society*, London, Supplement VIII: 1-15.
- (1879): Monograph on the fossil Reptilia of the Wealden and Purbeck Formations. *Paleontographical Society*, London, Supplement IX, 19 pp.
- Romer, A. S. (1956): Osteology of the reptiles. University of Chicago Press, Chicago & London, 772 pp.
- Rusconi, C. (1932): Sobre reptiles Cretáceos de Uruguay (*Uruguaysuchus aznarezii*, gen. n. sp.) y sus relaciones con los Notosúquidos de Patagonia. *Bol. Ins. de Geol. Perfor.*, 19: 1-64.
- Sanz, J. L.; Buscalioni, A. D.; Casanovas, M. L., y Santafé, J. V. (1984): The Archosaur fauna from the Upper Jurassic/

- Lower Cretaceous of Galve (Teruel, Spain). Thrid Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems, Short Papers, Tübingen (ATTEMPTO Verlag), 207-210.
- (1987): Dinosaurios del Cretácico inferior de Galve (Teruel, España). In: *Geología y Paleontología (Arcosaurios) de los yacimientos de Galve (Teruel, Cretácico inferior) y Tremp (Lérida, Cretácico superior)* (J. L. Sanz, edit.). *Estudios Geológicos*, vol. extr. Galve-Tremp: 45-67.
- Seeley, H. G. (1874): On cervical and dorsal vertebrae of *Cr. cantabrigensis*: from the Cambridge Greensand. *Q. Jour. Geol. Soc.*, London, XXX: 693-695.
- (1876): On *Cr. icenicus*, a second and larger species of Crocodile from the Cambridge Upper Greensand, contained in the Woodwardian Museum of the U. of Cambridge. *Q. Jour. Geol. Soc.*, London, 32: 437-439.
- (1887): *Heterosuchus valdensis* from the Hastings Sand (Wealden) of Hastings (Sussex). *Q. Jour. Geol. Soc.*, London, 43: 212.
- Steel, R. (1973): Cocrodilia. In: *Handbuch der Paläoherpetologie* (O. Kuhn, München, G. Fischer, edit.), Stuttgart-Portland-USA, 116 pp.
- Walker, A. D. (1972): New light on the origin of Birds and Crocodiles. *Nature*, 237: 267-273.
- Wellnhofer, P. (1971): Die Atoposauridae (Crocodylia, Mesosuchia). Der Oberjura-Plattenkalke Bayerns. *Palaeontographica*, A 138 (5/6): 133-165.
- Wenz, S. (1968): Contribution a l'étude du genre *Metriorhynchus* (crâne et moulage endocranien de *Metriorhynchus superciliosus*). *Annales de Paleontologie (Vertébrés)*, LIV (2): 149-183.