

ANUARIO 1993  
INSTITUTO DE ESTUDIOS ZAMORANOS «FLORIÁN DE OCAMPO»

EL COCODRILO DE EL VISO (EOCENO, ZAMORA):  
CONSIDERACIONES ACERCA  
DE LOS «ZIFODONTOS»  
(METASUCHIA, ?SEBECOSUCHIA)  
DEL EOCENO DE LA CUENCA DEL DUERO

F. Ortega, A. D. Buscalioni y E. Jiménez Fuentes

# EL COCODRILO DE EL VISO (EOCENO, ZAMORA): CONSIDERACIONES ACERCA DE LOS «ZIFODONTOS» (METASUCHIA, ?SEBECOSUCHIA) DEL EOCENO DE LA CUENCA DEL DUERO

F. ORTEGA \*  
A. D. BUSCALIONI \*  
E. JIMÉNEZ FUENTES \*\*

(\*) *Unidad de Paleontología, Dpto. de Biología, Facultad de Ciencias. Universidad Autónoma de Madrid.*

(\*\*) *Dpto. de Geología. Facultad de Ciencias. Universidad de Salamanca.*

## RESUMEN

Los distintos fragmentos recogidos en El Viso (Madridanos, Zamora; Eoceno medio) son interpretados, de forma preliminar, como pertenecientes a un cocodrilo «zifodonto» primitivo. Anteriormente los ejemplares con estas características presentes en la Cuenca del Duero habían sido atribuidos al género *Iberosuchus* Antunes, 1975, pero dado que el material analizado hasta la fecha no permite aceptar o rechazar esta denominación se ha optado por aplicar el término, no formal, de cocodrilos Iberoccitanos a algunos de los especímenes de la Cuenca del Duero (ORTEGA, BUSCALIONI & GASPARINI en prensa). El ejemplar de El Viso reúne las características del tipo zifodonto descrito en la Cuenca del Duero (MARTÍN DE JESÚS *et al.*, 1987) por lo que se considera que, si existiesen diferencias, debe considerarse, al menos, una forma próxima a los cocodrilos Iberoccitanos. La interpretación de los «zifodontos» del Duero como *Metasuchia sebecosuquios*, englobados dentro de un clado monofilético que incluye a *Baurusuchus pachecoi* (Cretácico, Brasil) y *Eremosuchus elkoholicus* (Eoceno, Argelia) (ORTEGA, BUSCALIONI & GASPARINI, en prensa) permite proponer una hipótesis paleobiogeográfica alternativa a las que hasta la fecha habían intentado explicar la presencia de estas formas en el Terciario europeo.

## INTRODUCCIÓN

Los depósitos eocenos de la Cuenca del Duero son relativamente ricos en información acerca de los cocodrilos que poblaron la Península Ibérica en la primera parte del Terciario. Entre los fósiles recogidos hasta la fecha se han reconocido, al menos, tres tipos de cocodrilos que han sido respectivamente asignados a la especie

*Diplocynodon tormis* (BUSCALIONI *et al.*, 1992), y a los géneros «*Asiatosuchus*» (MARTÍN DE JESÚS *et al.* 1987) e *Iberosuchus* (MARTÍN DE JESÚS *et al.*, 1987; ORTEGA & BUSCALIONI, 1992). *Iberosuchus* fue originalmente descrito (ANTUNES, 1975) en el Eoceno portugués como un primitivo cocodrilo zifodonto (con dientes comprimidos y de márgenes serrados), con el que se relacionaron los dientes zifodontos recogidos en la Cuenca del Duero. Los zifodontos del Duero comparten con *Iberosuchus* varios caracteres primitivos respecto al resto de los cocodrilos habituales en el Terciario de Europa, pero, dado que el análisis del material disponible hasta la fecha no ha permitido verificar la relación entre estas formas, se ha propuesto para estos cocodrilos la denominación no formal de «cocodrilos Iberoccitanos» (ORTEGA, BUSCALIONI & GASPARI, en prensa).

Durante las excavaciones realizadas en el Cerro de El Viso (Madridanos, Zamora) 1992-1993, (ver JIMÉNEZ-FUENTES *et al.*, en este volumen) se han recogido distintos elementos craneales y mandibulares de un cocodrilo cuya morfología es comparable con el grupo de material asignado a las formas Iberoccitanas de la Cuenca del Duero. El conjunto de ejemplares recogidos en El Viso pertenece probablemente a un único individuo que reúne elementos anatómicos hasta ahora desconocidos para estas formas. Este hallazgo viene a sumarse al notable incremento de información aportada tanto por otros recientes descubrimientos en yacimientos de la Cuenca del Duero, como por la reevaluación de especímenes depositados en distintas colecciones.

La existencia de estos cocodrilos primitivos (metasuquianos) de hábitos terrestres es bien conocida en el Terciario de América del Sur, en el que constituyen un grupo diverso cuyas relaciones de parentesco están relativamente bien consensuadas, pero su presencia en el Terciario europeo plantea interesantes cuestiones, tanto de índole filogenético (¿existe una relación de parentesco entre estas formas?), como paleobiogeográfico (¿cómo llegan a Europa durante el Terciario?).

Esta nota preliminar pretende reflejar el estado de conocimiento en el que se encuentran estos cocodrilos Iberoccitanos y recoger las consideraciones previas al análisis de sus relaciones de parentesco, origen y distribución.

## ANTECEDENTES

Los cocodrilos «zifodontos» han sido considerados de forma diferente en la literatura clásica, obedeciendo a un no explícito criterio de «grado evolutivo». Así, los «zifodontos» más derivados (eusuquianos) son descritos e incorporados a la clasificación de los cocodrilos sin que otros detalles, excepto la similitud de sus dientes con la de los dinosaurios terópodos, llame la atención de distintos autores (CUIVIER 1824; GRAY, 1831; GERVAIS 1853; MARSH, 1871, 1872; VILANOVA, 1873). Por otra parte, los «zifodontos» primitivos, más distantes del diseño de los cocodrilos actuales, son interpretados de forma diversa (dinosaurios terciarios, reptiles de asigna-

ción incierta,...) generándose equívocos que perdurarán varias décadas (ver BUFFETAUT, 1978). El hallazgo y posterior descripción de *Sebecus icaeorhinus* (SIMPSON, 1937a, 1937b; COLBERT, 1946), un cocodrilo no eusuquiano con «dientes de dinosaurio» del Terciario argentino, despeja, en parte, la controversia sobre el estatus de estas formas. A pesar del carácter cocodriliano de estas formas, la morfología de *Sebecus* resulta tan distante de los tipos de cocodrilos mejor conocidos, los diseños actuales (cocodrilos anfibios) y los modelos pelágicos del Jurásico (thalattosquios), que SIMPSON (1937a) comenta en su nota preliminar: «...is so decidedly distinct that detailed comparison with other forms is hardly possible, but it is probably more nearly related to the Crocodylia than other previously known reptiles. Even this relationship must be remote and any common ancestry could hardly be later than the Triassic and would be doubtfully crocodylian».

El interés hacia estas formas se incrementó tras la descripción de *Sebecus* y posteriormente, numerosos taxones con «especializaciones» supuestamente similares son asignados a este grupo, sugiriéndose una posible relación de parentesco entre todos los zifodontos primitivos (LANGSTON, 1956; MOLNAR, 1981).

La definición de *Sebecosuchia* en base a caracteres primitivos para *Crocodylomorpha*, condujo a la adscripción al grupo de taxones muy diversos, convirtiéndolo en un amplio y complejo taxón de distribución cosmopolita y un rango cronológico Jurásico-Pleistoceno. Aunque en la actualidad, la interpretación del conjunto de cocodrilos de dientes serrados dista aún de estar plenamente consensuada, muchos de estos «zifodontos» han sido revisados y enmarcados, a grandes rasgos, dentro de la filogenia global de los cocodrilos. Está comúnmente aceptada la existencia de, al menos, dos grupos filogenéticamente distantes que recogen por una parte zifodontos primitivos (metasuquianos): los *Sebecosuchia* (*sensu* GASPARINI *et al.*, 1991) y por otra parte, las formas eusuquianas: los *Pristichampsinae* (*sensu* BERG, 1966), pero otros adolecen aún de una interpretación filogenética alternativa. Uno de estos grupos cuya genealogía resulta controvertida está constituido por los zifodontos primitivos del Terciario europeo.

## LOS ZIFODONTOS PRIMITIVOS EUROPEOS

La presencia de zifodontos no eusuquianos en el Eoceno europeo es inicialmente sugerida por BERG (1966) y hasta la fecha se han descrito dos formas: *Iberosuchus macrodon* Antunes, 1975 (Eoceno; Vale Furado, Portugal) y *Bergisuchus dietrichbergi* Kuhn, 1968 (Eoceno; Messel, Alemania). Ambas son originalmente relacionados con los *Sebecosuchia* de América del Sur, pero la ausencia de una caracterización anatómica consistente y por consiguiente, una hipótesis de relación de parentesco robusta, hacen que posteriormente sean referidos como formas de asignación incierta (MOLNAR, 1981; GASPARINI, 1984). Más recientemente BUFFETAUT (1988, 1989) analiza las relaciones de los «zifodontos» del Terciario de África y

Europa concluyendo que tanto *Iberosuchus* como *Bergisuchus* pudieran ser considerados como trematochampsidos (*sensu* BUFFETAUT, 1989). Sin embargo ni el análisis de la anatomía craneal (GASPARINI et al. 1991) ni mandibular (ORTEGA, BUSCALIONI & GASPARINI, en prensa) de los trematochampsidos han podido demostrar su consistencia como grupo natural, de forma que, en este trabajo, se considera a sus miembros como taxones independientes.

Distinto material, generalmente muy fragmentario, ha sido atribuido a zifodontos primitivos en el Paleoceno belga (GROESSEN-VAN DICK, 1986), las Cuencas eocenas del prepirineo español (BERG & CRUSAFONT, 1970; BUFFETAUT, 1982), las Cuencas eocenas de prepirineo francés (BUFFETAUT, 1986; ORTEGA, BUSCALIONI & GASPARINI, en prensa) y el Eoceno de la Cuenca del Duero (ANTUNES, 1975; MARTÍN DE JESÚS et al., 1987; ORTEGA & BUSCALIONI, 1992) (Fig. 1). El nexa entre estos ejemplares ha sido clásicamente establecido por la presencia de similitudes compartidas entre las formas europeas y los Sebecosuchia, sin embargo la precariedad de material conocido ha impedido el establecimiento del grado de relación de estas formas entre sí y con los dos taxones formalmente descritos.

Los resultados preliminares del estudio de mandíbulas de ejemplares del Duero y del yacimiento francés de Issel (ORTEGA, BUSCALIONI & GASPARINI, en prensa) permite reconocer a las formas Iberoccitanas como metasuquios sebecosuquios (*sensu* BENTON & CLARK, 1988; GASPARINI et al., 1991) (Fig. 2, Nodo E), cercanos a *Baurusuchus* Price, 1945, con el que constituyen un grupo natural que englobaría también al zifodonto Norteafricano *Eremosuchus elkoholicus* Buffetaut, 1989 (Fig. 2, nodo F).

## COCODRILOS TERRESTRES: LA CONDICIÓN ZIFODONTA

Originalmente los cocodrilos zifodontos sólo comparten un patrón de dentición, dientes comprimidos con series de dentículos aislados en los márgenes. Posteriormente, supuestas modificaciones de la morfología craneal y apendicular (LANGSTON, 1975; MOLNAR, 1981; BUFFETAUT, 1986) son correlacionadas con este patrón dentario para construir la condición zifodonta: rostros estrechos y altos (LANGSTON, 1975; MOLNAR, 1981), con paredes rostrales verticalizadas, perfil dorsal craneal recto o ligeramente convexo, mecanismo de oclusión interno, ausencia de festoneado maxilar (MOLNAR, 1981) y húmeros y fémures de diáfisis rectas y largas, de modo que sus miembros se disponen verticalmente bajo el cuerpo. Clásicamente se han interpretado estos caracteres con la incorporación de estos cocodrilos a hábitats terrestres.

Si relacionamos los hábitos más divergentes desarrollados por los cocodrilos (pelágicos, anfibios y terrestres) con su filogenia, podríamos inferir que el terrestre constituye el hábitat «primitivo» para *Crocodylomorpha* (ROSS & MAYER, 1983; PARRISH, 1991). Los «zifodontos» primitivos (*Metasuchia*) parecen haber conserva-



FIG. 1. Mapa de distribución de las localidades del Eoceno europeo en las que se ha reconocido la presencia de «zifodontos primitivos». 1) «Corrales, Casaseca, El Viso y Sanzoles (Zamora); 2) «Escarpes del Tormes» (Caenes, Teso de la Flecha, Aldealengua, Villamayor) (Salamanca); 3) Mazaterón (Soria); 4) Yacimientos prepirenaicos: «Capella» y «Torsalet del Morral» (Huesca); «Les Saleres» y «Les Badies» (Lérida); 5) Yacimientos del Sur de Francia: La Liviniere (BUFFETAUT, 1986), Issel, Laure, Castrais, Massalle y Lautrec (Departamento de Aude); A) «Vale Furado» - Nazaré, Leiria, Portugal; B) Messel, Hesse, Alemania.

do los hábitats de sus antecesores, como puede interpretarse del mantenimiento de la condición plesiomórfica en caracteres referidos a la dentición, compresión craneal, festoneado maxilar o elongación y parasagitalización de las extremidades, de modo que los «zifodontos» derivados han adquirido estas condiciones de forma convergente. Este patrón convergente parece ser adquirido por los cocodrilos desde distin-

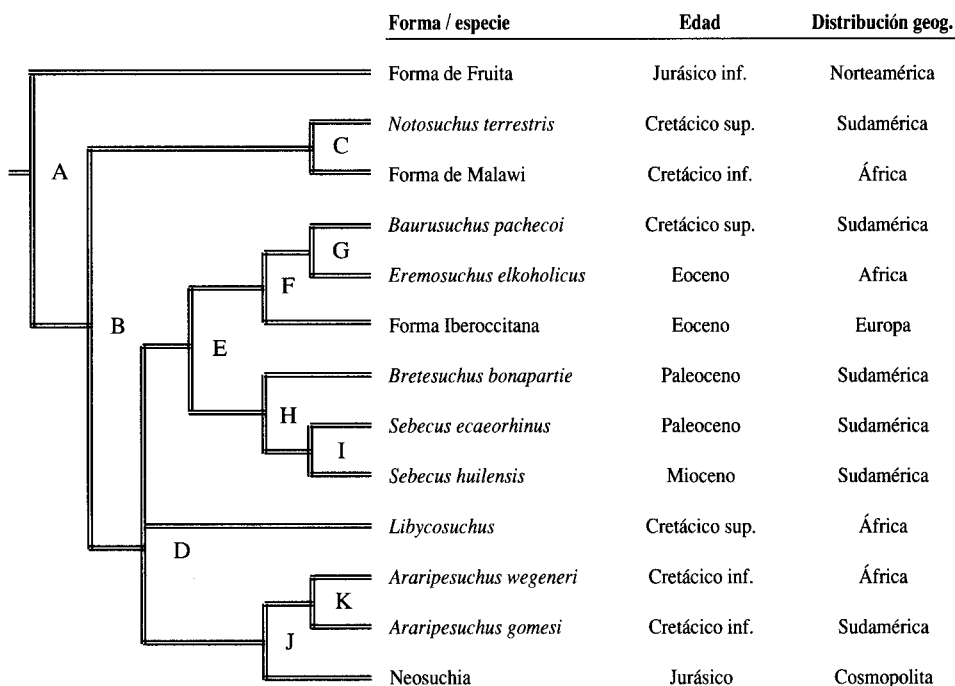


FIG. 2. Posiblemente geología de los cocodrilos Iberoccitanos. El esquema está construido en base a distintas hipótesis de parentesco tomadas de la literatura. Los nodos representan un hipotético antecesor común definido en base al conjunto de caracteres derivados compartidos (sinapomorfias) por los descendientes de éste. Los nodos figurados han sido propuestos por: A) *Metasuchia*: CLARK, 1986; BENTON & CLARK, 1988. B) BENTON & CLARK, 1988. C) CLARK *et al.*, 1989. D) BENTON & CLARK, 1988. E) BENTON & CLARK, 1988; GASPARINI *et al.*, 1991; ORTEGA, BUSCALIONI & GASPARINI, *en prensa*. F) ORTEGA., BUSCALIONI & GASPARINI, *en prensa*. G) ORTEGA, BUSCALIONI & GASPARINI, *en prensa*. H) GASPARINI *et al.*, 1993. I) GASPARINI *et al.*, 1993. J) CLARK, 1986; BENTON & CLARK, 1988. K) BUFFETAUT, 1979.

tos momentos de su filogenia. Así en el linaje eusuquiano surge, independientemente, al menos en dos ocasiones: en el Terciario europeo y norteamericano (*Pristichampsus*) y en el Terciario australiano (*Quinkana*) (WILLIS, 1993), quedando por evaluar si los zifodontos eusuquianos del Terciario asiático (*Planocrania*) coinciden con la dispersión de los pristichampsinos o resultan de una «adquisición zifodonta» independiente.

La adquisición de estos caracteres, generalmente relacionados con la colonización de medios terrestres, no tiene por que tener esta implicación ecológica. Algunos autores han criticado la interpretación de algunas formas «zifodontas» como carnívoros terrestres (MOLNAR, 1981). El diseño de los «zifodontos» deriva-

dos debe responder a la integración de las constricciones impuestas por un patrón anfibio ancestral con la readquisición de condiciones primitivas sin que una ligera modificación hacia la condición zifodonta deba suponer la modificación global de los hábitos de un linaje sino responder únicamente al desarrollo de una estrategia parcialmente compartida.

## PALEOBIOGEOGRAFÍA

Distintos autores han revisado críticamente, a la luz de las sucesivas variaciones del estado de conocimiento, las diversas hipótesis paleobiogeográficas propuestas para explicar el origen y dispersión de los cocodrilos zifodontos no eusuquianos (BUFFETAUT, 1980, 1982; MOLNAR, 1981; GASPARI, 1984). Dado que una hipótesis paleobiogeográfica se sustenta en la interpretación previa de las relaciones de parentesco del grupo, no puede plantearse una propuesta biogeográfica consistente sin el establecimiento de una propuesta de relación de parentesco robusta que envuelva a todas las formas implicadas.

Las primeras hipótesis que pretendían explicar la presencia de zifodontos primitivos en el Terciario de Europa se basaron en la premisa de que estas formas compartían un antecesor común próximo al cocodrilo del Jurásico Chino *Hsisosuchus* (LANGSTON 1956, 1965; MOLNAR, 1981). Los zifodontos no eusuquianos se originarían entonces en el hemisferio norte y, tras una radiación cosmopolita, los distintos linajes quedarían aislados produciéndose la distribución que conocemos. Estas hipótesis engloban, en su base, formas primitivas como *Hsisosuchus* y *Doratodon* (Cretácico, Austria) cuya relación de parentesco con las formas zifodontas terciarias se basa probablemente en caracteres primitivos y no ha podido ser posteriormente demostrada (BUFFETAUT, 1980).

Otras hipótesis biogeográficas no compatibles con la filogenia sugerida en este trabajo (Fig. 2) consideran a los *Sebecosuchia* como formas endémicas acantonadas en América del Sur, por lo que la presencia de zifodontos primitivos en Terciario europeo debe explicarse partiendo de un origen independiente (GASPARI, 1984). BUFFETAUT (1988), en cambio, relaciona las formas europeas con los trematochampsidos gondwánicos (africanos y sudamericanos), pero esta distribución de formas sólo adquiriría sentido si los trematochampsidos constituyen un grupo natural.

Un segundo grupo de hipótesis, consistentes con la filogenia propuesta, sugieren un antecesor sudamericano para los zifodontos primitivos de Europa (ANTUNES, 1975; BUFFETAUT, 1980). BUFFETAUT (1980) propone la emigración de estas formas a Europa a través de América del Norte. Esta posible vía de dispersión resultaría más robusta si existiesen evidencias inequívocas de la presencia de *Sebecosuchia* en el registro norteamericano.

La filogenia sugerida en este trabajo (Fig. 2) permite inferir una interpretación alternativa a las anteriormente expuestas. La presencia de taxones compartidos en



los continentes del Sur (África y Sudamérica) durante el Cretácico inferior ha sido repetidamente considerada en un amplio espectro de formas (BUFFETAUT, 1985). El esquema propuesto permite inferir la existencia de un antecesor común (Fig. 2, Nodo E) para todos los «zifodontos» metasuquianos al menos en el Cretácico superior. Si la divergencia del nodo E (Fig. 2) es posterior a la separación de Gondwana la distribución de sus miembros debe explicarse mediante la existencia de, al menos, dos oleadas de emigración exitosas partiendo de formas sucesivas del linaje de *Baurusuchus* (Fig. 3). Los descendientes de la primera alcanzan el Terciario europeo dando lugar a las formas Iberocitanas, mientras que una segunda colonización queda representada en el Eoceno Norteafricano por *Eremosuchus*.

Sin embargo, si la divergencia (Nodo E) es previa a la completa separación del continente Sur (al menos Cretácico inferior), *Sebecosuchia* debiera ser interpretado como un grupo gondwánico, con un linaje, los sebécidos (Nodo H), endémico de América del Sur mientras que otro, los baurusúquidos (Nodo F) presentarían una rápida radiación gondwánica, originando antecesores independientes para las formas del Cretácico de América del Sur, del Eoceno africano y del Eoceno europeo.

## BIBLIOGRAFÍA

- ANTUNES, M. T. (1975). *Iberosuchus*, crocodile Sebecosuchien nouveau, l'Eocène Ibérique au Nord de la Chaîne Centrale, et l'origine du cayon de Nazaré. *Com. Serv. Geol. Portugal*, 59: 285-330.
- BENTON, M. J. & CLARK J. M. (1988). «Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia». *In: Benton, M. J.: The phylogeny and classification of the Tetrapods*, 1: 295-338.
- BERG, D. E. (1966). «Die Krokodile, insbesondere *Asiatosuchus* und aff. *Sebecus*?, aus dem Eozän von Messel bei Darmstadt/Hessen». *Abh. Hess. Landes. Bodenf.*, 52: 105 pp.
- BERG, D. E. & CRUSAFONT, M. (1970). «Note sur quelques Crocodiliens de l'Éocène prépyrénaïque». *Acta Geol. Hispánica*, 5: 54-57.
- BRIGGS, J. C. (1987). «Biogeography and plate tectonics». *Dev. Pal. Strat.*, 10: 204 pp.
- BUFFETAUT, E. (1978). «Les crocodiles à dents de dinosaure». *La Recherche*, 89: 492-494.
- BUFFETAUT, E. (1980). «Histoire biogéographique des *Sebecosuchia* (Crocodylia, Mesosuchia): Un essai d'interprétation». *Ann. Pal. Vertébrés*, 66: 18 pp.
- BUFFETAUT, E. (1982). «Un problème de paléobiogéographie continentale: Les Crocodiliens méso-suchiens zipodontes de l'Éocène européen». *Bull. Soc. Géol. France.*, 24: 1101-1107.
- BUFFETAUT, E. (1985). «Zoogeographical History of African Crocodilians since the Triassic». *Proc. Int. Symposium on African Vertebrates, Bonn*: 453-469.
- BUFFETAUT, E. (1986). «Un Méso-suchien zipodont dans l'Éocène supérieur de La Livinière (Hérault, France)». *Geobios*, 19: 101-108.
- BUFFETAUT, E. (1988). «The Zipodont Mesosuchian Crocodile from Messel: A Reassessment». *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg*, 107: 1-10.
- BUFFETAUT, E. (1989). «A new zipodont mesosuchian crocodile from the Eocene of Algeria». *Palaeontographica Abt. A.*, 208: 1-10.
- BUSCALIONI, A. D., SANZ, J. L. & CASANOVAS, M. L. (1992). «A new species of the eusuchian crocodile *Diplocynodon* from the Eocene of Spain». *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.*, 187: 1-29.
- CLARK, J. M. (1986). «Phylogenetic relationships of the Crocodylomorph archosaurs». *P. H. Dissertation, University of Chicago*: 556 pp.
- CLARK, J. M., JACOBS, L. L. & DOWNS, R. (1989). «Mammal-like Dentition in a Mesozoic Crocodylian». *Science*, 244: 1064-1066.

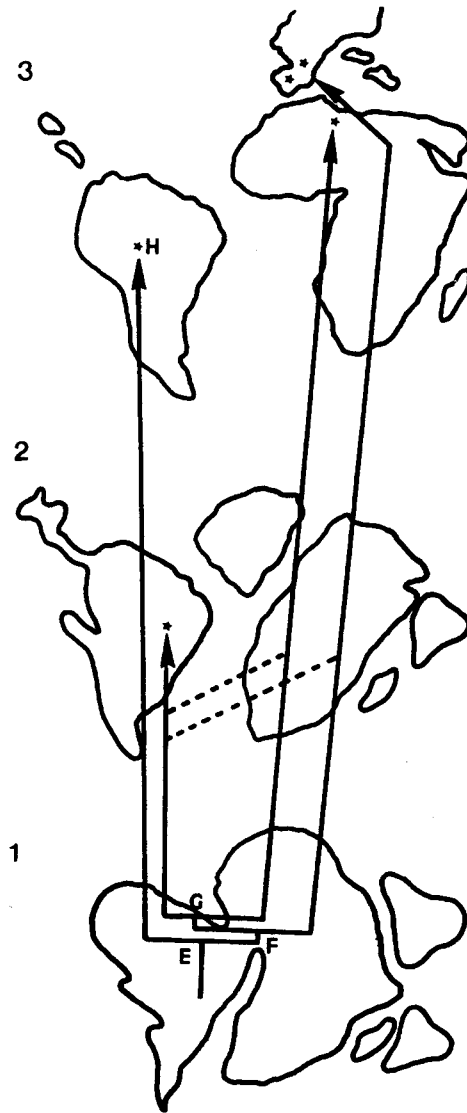
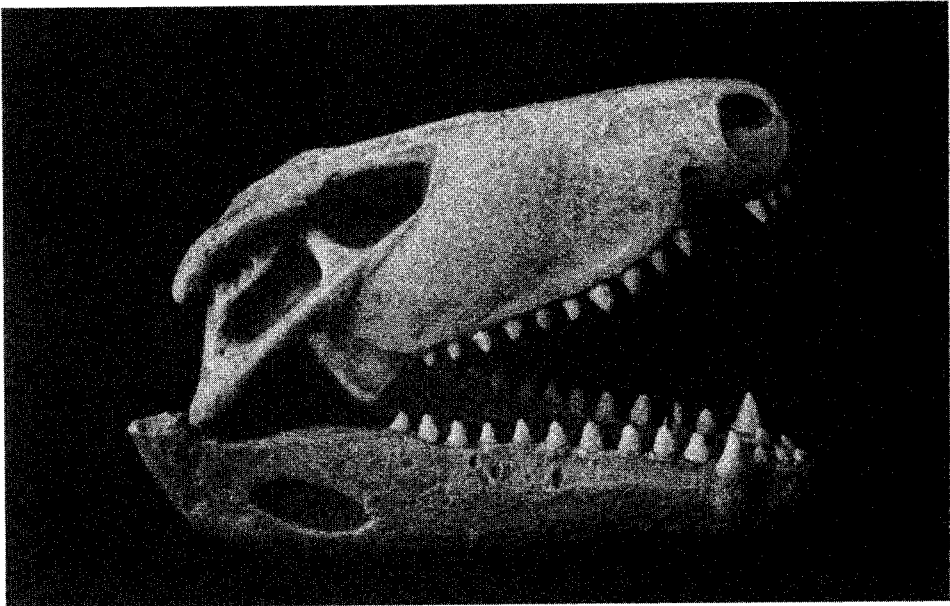
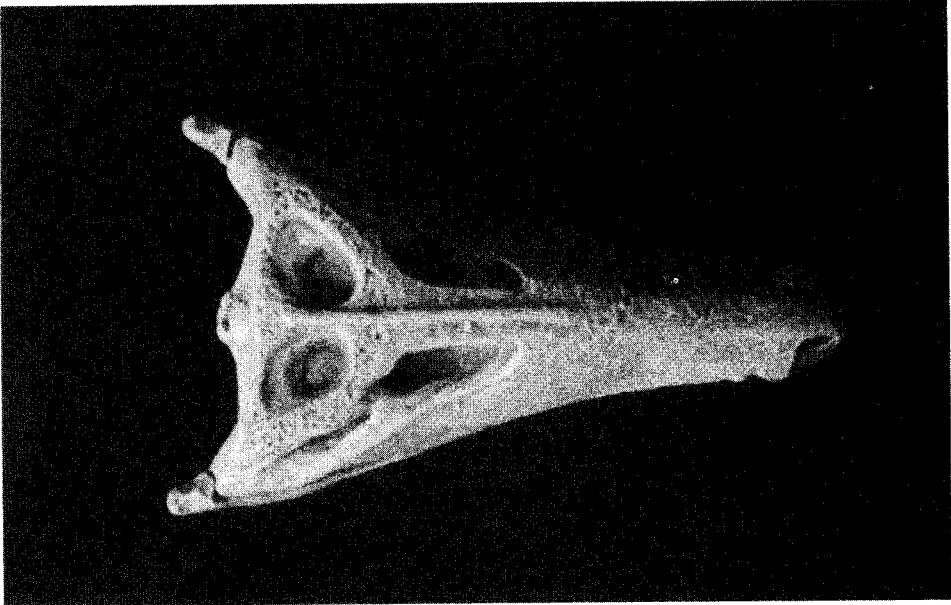


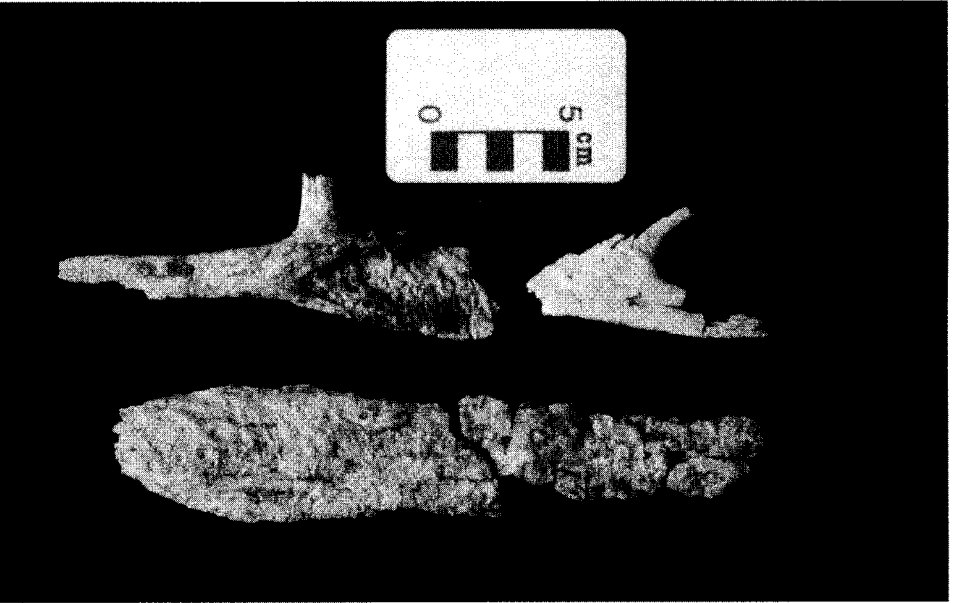
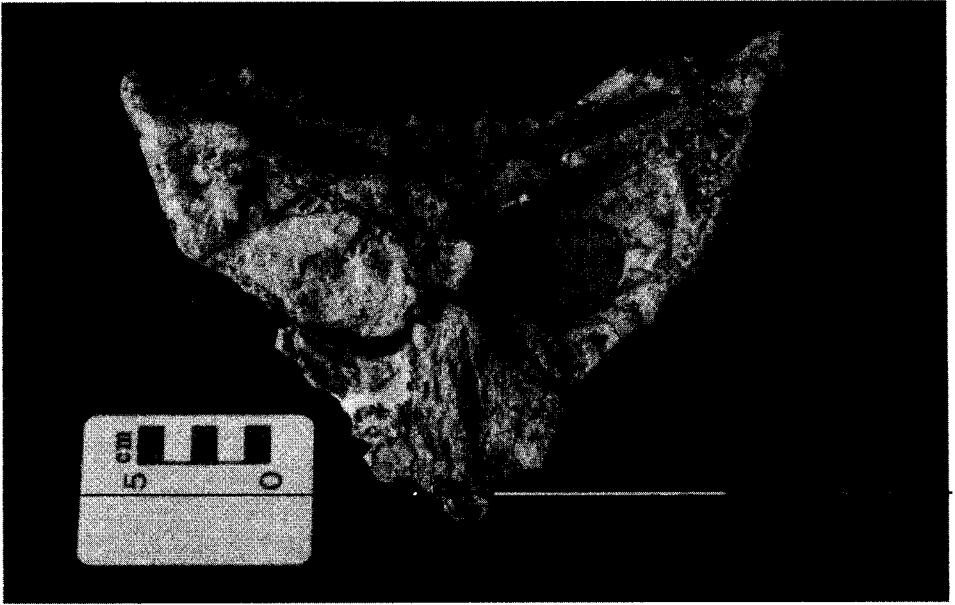
FIG. 3. Distribución geográfica de los *Sebecosuchia* durante el Cretácico inferior (Aptiense) (BUFFETAUT, 1982) (1), el Cretácico superior (BRIGSS, 1987) (2) y el Eoceno (BRIGSS, 1987) (3).

Los trazos continuos reproducen la filogenia de los *Sebecosuchia* (Fig. 2; Nodo E) reproduciendo su situación geográfica y cronológica si la divergencia del nodo E se hubiese producido previa a la total fragmentación de Gondwana. Los trazos discontinuos representan la emigración de miembros del linaje de *Baurusuchus* que permitirían explicar la presencia de estas formas en el Eoceno africano y europeo si la divergencia de *Sebecosuchia* se hubiera producido, posteriormente a la fragmentación de Gondwana, en América del Sur.

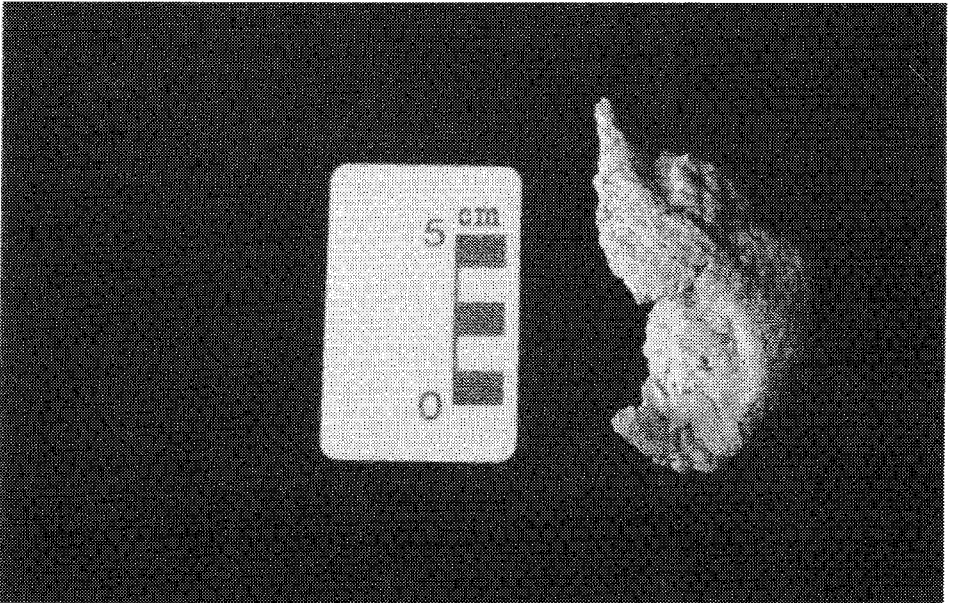
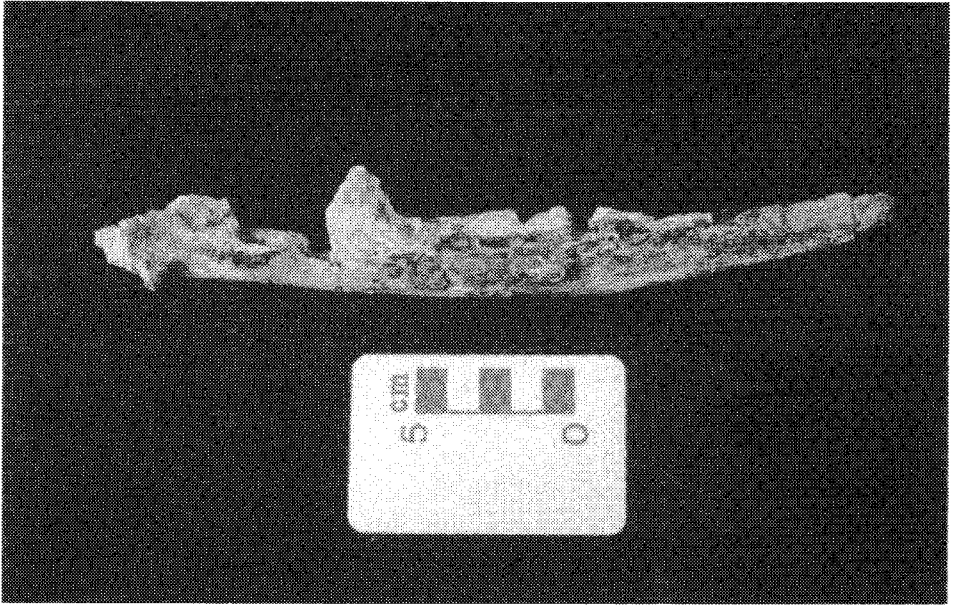
- COLBERT, E. W. (1946). «*Sebecus*, representative of a peculiar suborder of fossil Crocodylia from Patagonia». *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 87: 217-270.
- CUVIER, G. (1824). *Recherches sur les ossements fossiles*. Nouvelle Edition, 5, 2, Paris. Dufour & d'Ocagne: 547 pp.
- GASPARINI, Z. (1984). «New Tertiary Sebecosuchia (Crocodylia: Mesosuchia) from Argentina». *J. Vert. Pal.*, 4: 85-95.
- GASPARINI, Z.; CHIAPPE, L. & FERNÁNDEZ, M. (1991). «A new Senonian peirosauids (Crocodylomorpha) from Argentina and a synopsis of the South American Cretaceous crocodylians». *J. Vert. Pal.*, 11: 316-333.
- GASPARINI, Z.; FERNÁNDEZ, M. & POWELL, J. (1993). «New Tertiary Sebecosuchians (Crocodylomorpha) from South America: Phylogenetic implications». *Historical Biology*, 7: 1-19.
- GERVAIS, P. (1853). «Observations relatives aux reptiles fossiles de France (première partie)». *C. R. Acad. Sci. Paris*, 36: 374-377.
- GROESSENS-VAN DICK, M. C. (1986). «Les crocodyliens du gisement «Montien» continental de Hainin (Hainaut, Belgique) et leur environnement faunique». *Ann. Soc. R. Zool. Belg.*, 116: 166-168.
- JIMÉNEZ FUENTES, E.; GIL, S. & ORTEGA, F. J. (en este volumen): *Excavaciones paleontológicas en Zamora: la Cuesta del Viso*.
- KUHN, O. (1968) *Die vorzeitlichen Krokodile: 1-124. Krailling bei München (Oeben)*.
- LANGSTON, W. (1956). «The Sebecosuchia: cosmopolitan crocodylians?». *Amer. J. Sci.*, 254: 605-614.
- LANGSTON, W. (1965). «Fossil crocodylians from Colombia and the Cenozoic History of the Crocodylia in South America». *Univ. California Publ. Geol. Sci.*, 52: 1-168.
- LANGSTON, W. (1975). «Ziphodont crocodile: *Pristichampsus vorax* (Troxell), new combination, from the Eocene of North America». *Field. Geol.*, 33: 291-314.
- MARSH, O. C. (1871). «Notice of some new fossil reptiles from the Cretaceous and Tertiary formations». *Amer. J. Sci. (ser. 3)*, 1: 447-459.
- MARSH, O. C. (1872). «Preliminary description of new Tertiary reptiles. Parts 1 and 2». *Amer. J. Sci. (ser. 3)*, 4: 298-309.
- MARTÍN DE JESÚS, S.; JIMÉNEZ FUENTES, E.; FINCIAS, B.; DEL PRADO, J. M. & MULAS ALONSO, E. (1987). «Los Crocodylia del Eoceno y Oligoceno de la Cuenca del Duero. Dientes y Osteodermos». *Rev. Española Paleont.*, 2: 95-108.
- MOLNAR, R. E. (1981). «Pleistocene ziphodont crocodylians of Queensland». *Rec. Australian Mus.*, 33: 803-834.
- ORTEGA, F. & BUSCALIONI, A. D. (1992). «Cocodrilos fósiles de Castilla y León». In: *Vertebrados fósiles de Castilla y León. Junta de Castilla y León. Consejería de Turismo (ed. E. Jiménez Fuentes). Salamanca.*: 59-70.
- PARRISH, J. M. (1991). «A new specimen of an early crocodylomorph (cf. *Sphenosuchus* sp.) from the late Triassic Chinle Formation of Petrified Forest National Park, Arizona». *J. Vert. Paleont.*, 11: 198-212.
- PRICE, L. (1945). «A new reptile from the Cretaceous of Brasil». *Est. Not. Prelim. Divisao de Geologia e Mineralogia, Brasil*, 25: 1-8.
- ROSS, F. D. & MAYER, G. C. (1983). «On the dorsal armor of the Crocodylia». In: *Advances in Herpetology and evolutionary Biology*.
- SIMPSON, G. G. (1937a). «New Reptiles from the Eocene of South America». *Amer. Mus. Novitates*, 927: 3 pp.
- SIMPSON, G. G. (1937b). «An ancien Eusuchian Crocodile from Patagonia». *Amer. Mus. Novitates*, 965: 1-20.
- VILANOVA, J. (1873). «Noticia de vertebrados hallados en Sanzoles (Zamora)». *Act. R. Soc. Española Hist. Nat.*, 2: 42, 47 y 52.
- WILLIS, P. M. A. (1993). «*Trilophosaurus rackhami* gen. et sp. nov., A New Crocodylian from the Early Miocene limestones of Riversleigh, Northwestern Queensland». *Journal of Vertebrate Paleontology*, 13: 90-98.



LÁM. 1: *Reconstrucción del cocodrilo de El Viso en base a material fragmentario. (Modelado: Javier Pérez Valdenebro). Arriba: Vista dorsal. Abajo: Vista lateral.*



LÁM. 2: *Cocodrilo de El Viso* (STUS 13639/61). *Eoceno Medio*. Arriba: Vista dorsal de la región posterior del cráneo. Abajo: Elementos aislados. (Jugal derecho, vista lateral; cuadrado-jugal derecho, vista lateral; Nasaes, vista dorsal).



LÁM. 3: *Cocodrilo de El Viso (STUS 13639/61)*. Eoceno Medio. Elementos aislados. Arriba: Surangular izquierdo, vista medial. Abajo: Premaxilar izquierdo, vista dorsal.