

La familia Atoposauridae: una aproximación a la historia de los cocodrilos enanos

A.D. BUSCALIONI*
J.L. SANZ*

ABSTRACT

BUSCALIONI, A.D. Y SANZ, J.L. The Family Atoposauridae: an Approach to the History of Dwarf Crocodiles.

The family Atoposauridae consists of four taxa of dwarf crocodiles whose paleogeographic distribution and fossil record are restricted to the Upper Jurassic-Lower Cretaceous of Western Europe (Portugal, England, Spain, France and Germany). The recent phylogenetic approaches to the family placed it at the base of the Neosuchia clade, far from being considered as the sister group of the Eusuchia.

Some metric characteristic shared by most of the Atoposauridae (length of the ulna with respect to the humerus and radius, length of the tibia with respect to the femur, body size etc.) are the primitive condition found in the base of the crocodylomorphs. Thinking about the metric features, we evaluate a character associated to the ecological niche (the home range) regarding the body size of dwarf crocodiles. Two hypotheses that have been compared with the phylogenetic proposal of the crocodylomorphs, are suggested: 1) the Atoposauridae keeps the primitive home range, as a simplesiomorphy within the crocodylomorpha 2) The Atoposauridae occupied a vacant space in a specific faunistical assemblaje, being in this case a convergent home range (due to reversal). The second hypothesis is preferred (more parsimonious), noticing that the distribution of the character-states in the home range require less *a priori* assumptions. A possible phenomenon of competition between lizards and Atoposaurs is also suggested, due to an hypothetical correlation of sizes, which would occur in the Western Europe outcrops (smallest lizards and Atoposaurs are together associated in France and Germany, and the same for the largest ones in Portugal, England and Spain).

Key words: Crocodylomorpha, Atoposauridae, Upper Jurassic-Lower Cretaceous, Western Europe, Phylogeny, Evolutionary History.

RESUMEN

La familia Atoposauridae constituye un grupo de cocodrilos enanos cuyos distribución paleogeográfica y registro fósil están restringidos al Jurásico supe-

* Unidad de Paleontología. Departamento de Biología Fac. de Ciencias. Universidad Autónoma, Cantoblanco 28049 Madrid.

rior-Cretácico inferior de Europa Occidental (Portugal, Inglaterra, España, Francia y Alemania). Las recientes aproximaciones filogenéticas a la familia Atoposauridae la emplazan en la base del clado Neosuchia, lejos de ser considerada como grupo hermano de los Eusuchia.

Determinados caracteres métricos compartidos por la mayoría de los Atoposauridae (longitud de la ulna respecto al húmero y radio, longitud de la tibia respecto al fémur, talla media, etc.) retienen la condición primitiva de los crocodylomorfa. Considerando estos rasgos métricos, evaluamos un carácter asociado al nicho ecológico (tamaño de habitat) en función de la talla media de los cocodrilos enanos. Se plantean dos hipótesis, y se confrontan con la propuesta filogenética de los crocodylomorfa: 1) Los Atoposauridae conservan el tamaño de habitat primitivo, una simpliomorfia dentro de los crocodylomorfa 2) Los Atoposauridae ocuparon un espacio vacante en un determinado ensamblaje faunístico, siendo en este caso el tamaño de habitat convergente (debido a reversión). De las dos hipótesis la segunda es la preferida (más parsimoniosa) puesto que la distribución de los estadios de carácter, tamaño de habitat, requieren un menor número de supuestos *a priori*. Se sugiere también una posible competencia entre lacertilios y Atoposaurios, en base a una correlación hipotética de tamaños que aparece en los yacimientos de Europa Occidental (lacertilios y Atoposaurios más pequeños están asociados en Francia y Alemania, y lo mismo ocurre con las formas de mayor talla en Portugal, Inglaterra y España).

Palabras clave: *Crocodylomorpha*, *Atoposauridae*, Jurásico Superior-Cretácico Inferior, Europa Occidental, Filogenia, Historia evolutiva.

INTRODUCCIÓN

Cuando Vidal (1915) atribuyó el único cocodrilo que se conoce procedente del yacimiento del Cretácico inferior del Montsec al género *Alligatorium*, ya se habían descrito en Europa occidental siete ejemplares más de cocodrilos enanos. Todos los Atoposaurios (*sensu* Buscalioni y Sanz, 1988a) proceden de un área geográfica reducida, cuya distribución se restringe actualmente a los yacimientos del Jurásico Superior de Francia (Kimmeridgiense, Cerin), Alemania (Tithoniense, Solnhofen) e Inglaterra, y al Cretácico inferior de España (Montsec, Las Hoyas y Galve) e Inglaterra. Su distribución paleobiogeográfica parece estar limitada a las escasas áreas de depósitos Continentales del Jurásico-Cretácico de Europa Occidental. No se han descrito Atoposaurios en otras áreas de Laurasia ni Gondwana. De forma casi exclusiva (a excepción de *Theriosuchus*) estos cocodrilos se han hallado en yacimientos con condiciones excepcionales de preservación. Se trata de calizas litográficas que corresponden a ambientes lacustres o de lagoon. Su aparición únicamente en Europa occidental podría ser interpretada en base a la ausencia de yacimientos de condiciones semejantes en Norteamérica (Buffetaut, 1982) y Gondwana. Además, es probable que existan otros factores de sesgo, entre ellos, el relativamente reducido tamaño de estos cocodrilos (175 mm y 600 mm de longitud total).

El interés de los Atoposaurios radica en parte en la información que puede inferirse sobre la Historia evolutiva de los cocodrilos y su diversidad en el Jurásico. El registro fósil, no sólo de cocodrilos, sino también del resto de vertebrados terrestres, es muy incompleto en el Jurásico medio (Benton, 1987). Existe pues, un vacío en el conocimiento de las faunas que antecedieron a estas formas continentales del Jurásico superior. Otro foco de interés ha sido la histórica interpretación de los Atoposaurios como tronco donde debía hallarse el antecesor de los Eusuquios. *The-*

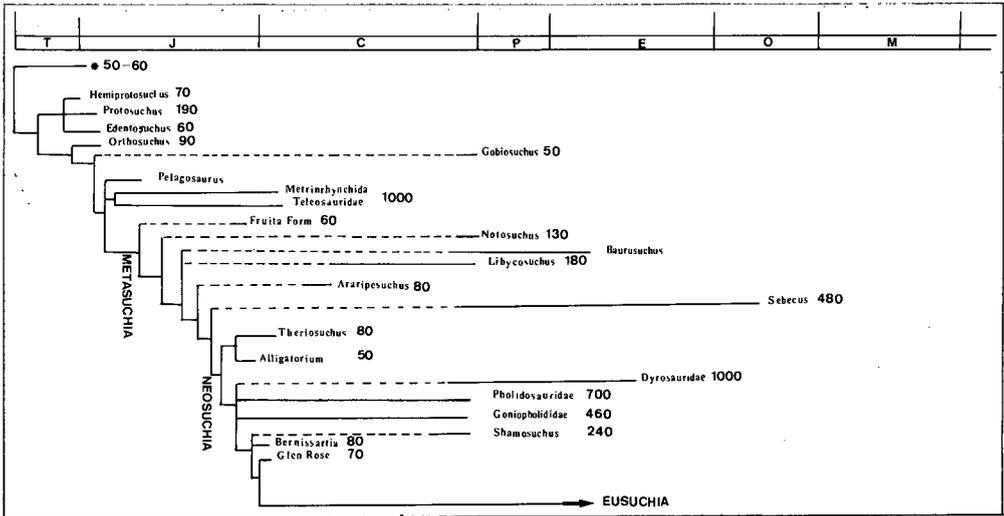


Fig. 1. Relaciones filogenéticas de los Crocodylomorpha basada en la propuesta de Benton y Clark (1988). En el cladograma se ha representado, al margen, una escala cronológica. Las líneas verticales de puntos indican ausencia en el registro. Junto a cada taxon se especifica el tamaño medio de la longitud del cráneo (hasta el borde posterior de la tabla craneana). Obsérvense los valores medios para: Thalattosuchia (*Pelagosaurus*, Metriorhynchidae, Teleosauridae), «Sebecosuchia» (*Sebecus* y *Baurusuchus*) y *Bernissartia*, discutidos en el texto como casos problemáticos. En el extremo inferior izquierdo están representadas las longitudes medias de los cráneos de «esfenosauquios» (*).

Fig. 1. Phylogenetic relationships of Crocodylomorpha based on the proposal of Benton and Clark (1988). A marginal chronological scale has been represented in the cladogram. Vertical dotted lines represent gaps in the record. Above the taxa the standard length of skull (to the back margin of the cranial table) is represented. Note the standard values for: Thalattosuchia (*Pelagosaurus*, Metriorhynchidae, Teleosauridae), «Sebecosuchia» (*Sebecus* and *Baurusuchus*) and *Bernissartia*, discussed in the text as problematic items. On lower left the standard lengths of «sphenosuchians» (*) skulls are represented.

riosuchus fue propuesto como posible antecesor de las formas más evolucionadas de cocodrilos (Joffe, 1967). Las nuevas aproximaciones a la historia filogenética de la familia la emplazan en la base del clado Neosuchia (Fig. 1), lejos de poder ser considerada como grupo hermano de los Eusuchia.

LAS RELACIONES FILOGENÉTICAS DE LA FAMILIA ATOPOSAURIDAE

Originalmente la familia Atoposauridae fue propuesta por Gervais (1871), donde incluyó los tres géneros: *Alligatorium* (especie tipo: *A. meyeri*), *Alligatorellus* (especie tipo: *A. beaumonti*) y *Atoposaurus* (especie tipo *A. oberndorferi*), procedentes de las calizas litográficas de Francia y Alemania. Sucesivamente se han añadido nuevos géneros y especies atribuidos a Atoposaurios: *Alligatorium franconicum*. *A.*

depereti, *A. paintenense*, *Hoplosuchus kayi*, *Shantungosuchus chuchsiensis*, *Karatausuchus sharovi* y *Theriosuchus pusillus* (Steel, 1973; Buscalioni y Sanz, 1988a). Las nuevas aproximaciones realizadas sobre las relaciones filogenéticas de Atoposaurios en base al análisis de polaridad de caracteres y su distribución, han dado como resultado la exclusión de determinados taxa (Benton y Clark, 1988; Buscalioni y Sanz, 1988a). Para Clark (1986) la familia Atoposauridae agruparía dos taxa: *Alligatorium meyeri* y *Theriosuchus pusillus* (Fig. 1) (aunque no excluye definitivamente a *A. depereti*). Este autor propone como sinónimos de *A. meyeri* los géneros *Alligatorellus* y *Atoposaurus*, discutiendo las diferencias observadas como producto de variabilidad ontogénica. Nuestra aproximación no difiere esencialmente de la anterior, pero admite como taxon válido la especie *Alligatorellus beaumonti* y considera a *Montsecosuchus depereti* como un nuevo género dentro de la familia Atoposauridae (Fig. 2) (Buscalioni y Sanz, en prensa).

La familia Atoposauridae se emplaza filogenéticamente en la base del clado Neosuchia (Atoposauridae + Goniopholididae + Pholidosauridae + Dyrosauridae + *Bernissartia* + *Shamosuchus*), que en conjunto constituye el grupo hermano de los Eusuchia (Fig. 1). Los Atoposaurios son las formas más primitivas en dicho clado, pero, evidentemente, comparten caracteres derivados que los separan de los Metasuchia (Fig. 1). El clado Metasuchia está constituido por un conjunto de cocodrilos terrestres, en su mayoría procedentes de Gondwana, que retienen numerosos caracteres primitivos («Fruita form») (Clark, 1985), *Notosuchus*, *Baurusuchus*, *Sebecus*, *Araripesuchus*, *Uruguaysuchus*, *Libycosuchus*). La distribución de caracteres entre los Metasuchia parece no estar del todo clara (Benton y Clark, 1988; Clark, 1986). Estos autores discuten la posible posición de *Sebecus* como grupo hermano de los Neosuchia, en función de la redefinición de *Baurusuchus*. En cambio, sugieren como solución más parsimoniosa a la serie de caracteres «conflictivos» dentro de los Metasuchia, la consideración de *Sebecus* como grupo hermano de Neosuchia. Nosotros hemos aceptado a *Araripesuchus* y *Uruguaysuchus* como outgroup de Neosuchia y concretamente de Atoposauridae (Buscalioni y Sanz, 1988a).

La familia Atoposauridae constituye un grupo monofilético que agrupa dos cladogramas: *Alligatorium meyeri* + *Alligatorellus beaumonti*, grupo hermano de *Montsecosuchus depereti* + *Theriosuchus pusillus*. La polaridad de caracteres se ha establecido teniendo en cuenta a los taxa *Notosuchus*, *Uruguaysuchus* y *Araripesuchus* como grupo externo (Fig. 2). Los caracteres derivados relativos al cráneo, compartidos por la familia Atoposauridae se refieren a: (M), desarrollo de los dientes maxilares 4° y/o 5°; (MA), ausencia de foramen mandibular externo; (A), ventana anteorbitaria muy reducida y/o ausente; (S) proceso posterolateral del escamoso no descendente; y (H), ausencia de dientes hipertrofiados. Estas apomorfías son compartidas también por la totalidad o bien por la mayoría de taxa de los Neosuchia (Fig. 1) (*sensu* Benton y Clark, 1988). El análisis de caracteres postcraneales y métricos muestran un poder de resolución inferior en los cladogramas resultantes, en gran medida debido al desconocimiento de numerosos datos.

Los caracteres métricos se refieren a las proporciones halladas en el miembro anterior y posterior. Estos rasgos retienen la condición primitiva de los Crocodylomorpha. En la mayoría de Atoposaurios (con excepción de *Montsecosuchus*) la longitud de la ulna es semejante a la del radio y húmero. En la extremidad posterior, la tibia y el fémur presentan longitudes semejantes. *Alligatorellus* fue discutido como un ágil depredador terrestre (Wellnhofer, 1971) de acuerdo con el elevado valor (70-79) resultante de la razón entre las longitudes de la extremidad posterior y presacral, relación que se expresa en valores similares en los cocodrilos primitivos (*Protosuchus*).

En general, los Atoposauridae comparten con formas primitivas aspectos métricos (simplesiomórficos o convergentes), que han sido interpretados como caracteres asociados a adaptaciones locomotoras (formas corredoras) de ambientes terrestres (Colbert y Mook, 1951). La comparación directa entre Atoposaurios y cocodrilos

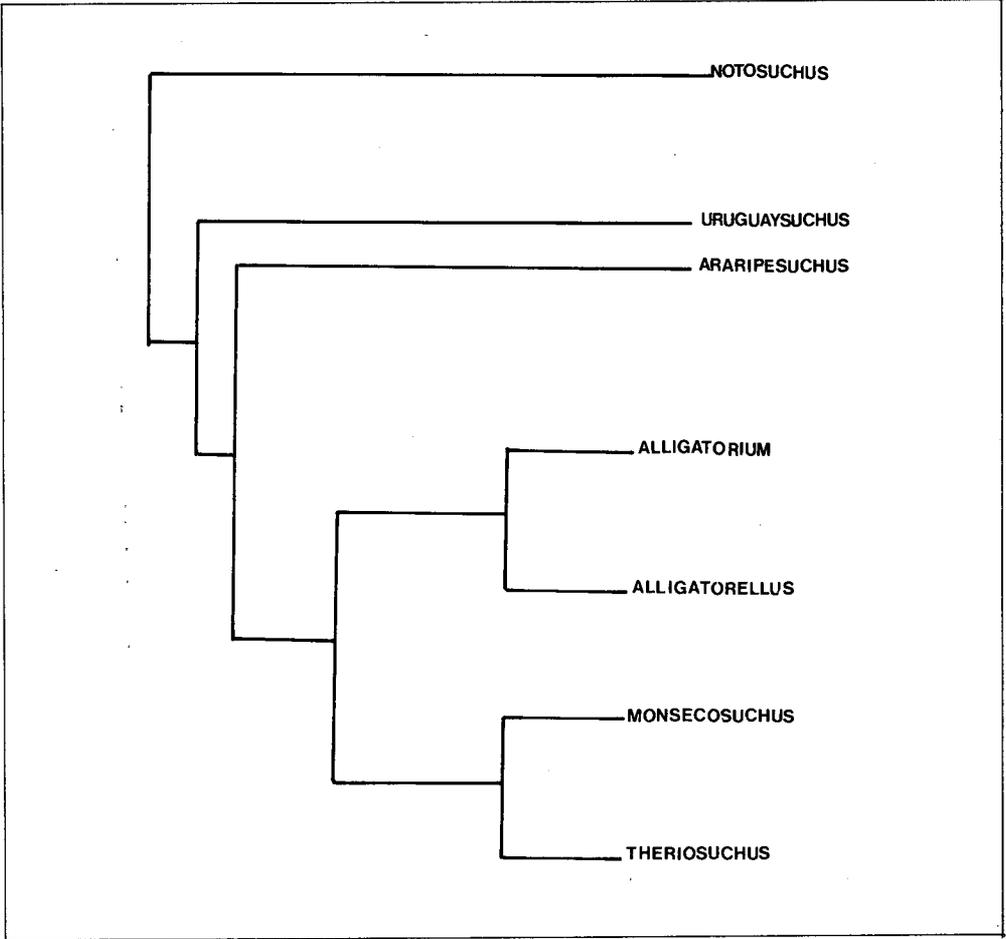


Fig. 2. Propuesta filogenética de la familia Atoposauridae (Buscalioni y Sanz, 1988). Los taxa *Notosuchus*, *Araripesuchus* y *Uruguaysuchus* («Notosuchia» sensu Gasparini, 1971) son considerados como grupo externo.

Fig. 2. Phylogenetic proposal of the family Atoposauridae (Buscalioni and Sanz, 1988). The taxa *Notosuchus*, *Araripesuchus* and *Uruguaysuchus* («Notosuchia» sensu Gasparini, 1971) are considered as the out-group.

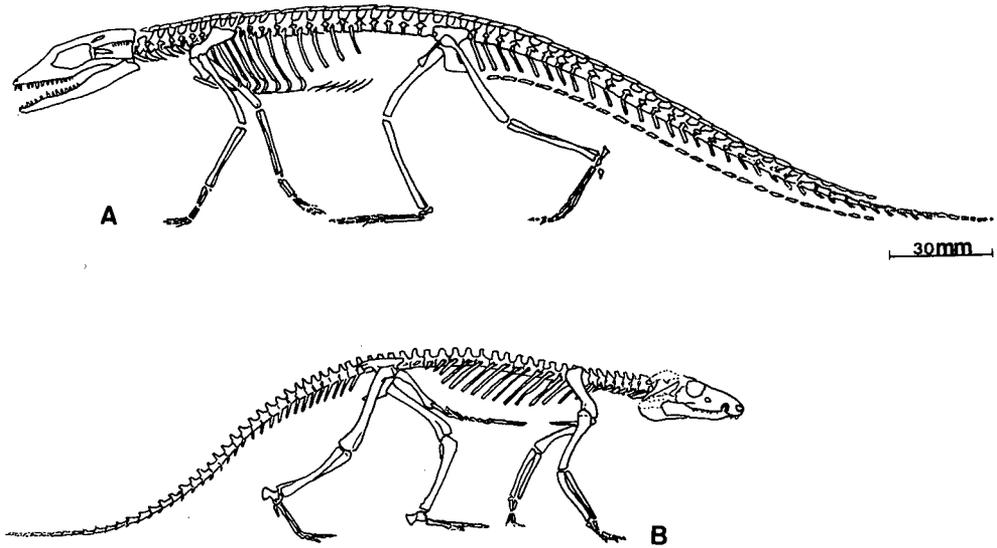


Fig. 3.

A. Reconstrucción de *Alligatorellus beaumonti* (Atoposauridae) según Wellnhofer (1971), del Jurásico superior de Solnhofen (Bavaria), longitud total aproximada 300 mm. B. Reconstrucción de *Protosuchus richardsoni* (Crocodyliforme), del Jurásico inferior de Arizona, según Colbert y Mook (1951) y Carroll (1988), longitud total aproximada 1 m.

Fig. 3.

A. Reconstruction of *Alligatorellus beaumonti* (Atoposauridae) after Wellnhofer (1971), from the Upper Jurassic of Solnhofen (Bavaria), with an approximate total length of 300 mm. B. Reconstruction of *Protosuchus richardsoni* (Crocodyliforme), from the Lower Jurassic of Arizona, after Colbert and Mook (1951) and Carroll (1988), with an approximate total length of 1 m.

primitivos ha sido generada por la falta de datos postcraneales en *Metasuchia*, lo que plantea dudas sobre la expresión de estos caracteres (simplesiomorfias o convergencias) (Fig. 3). Sin embargo, otros caracteres relativos al tipo de dentición y estructura del cráneo (posición de las órbitas y narinas y altura del rostro) han relacionado a los *Metasuchia* («*Notosuchia*», Gasparini, 1971; *Sebecus*, Colbert, 1946) con formas terrestres de hábitos semejantes al de las formas primitivas de cocodrilos.

APROXIMACIÓN A LA HISTORIA DE LOS ATOPOSAURIOS

La familia Atoposauridae ha sido interpretada como un grupo de hábitos diferenciados respecto al resto de los Neosuchia, en parte debido al reducido tamaño de estos cocodrilos (Buffetaut, 1982). Los taxa restantes del clado Neosuchia son en general formas de grandes dimensiones relativas, asociados a ambientes lacustres (*Goniopholididae*), costeros (*Pholidosauridae*) e incluso marinos (*Dyrosauridae*). Muchos aspectos del nicho ecológico de un taxon muestran una correlación (alomé-

trica) con su talla. Así pues, las siguientes tendencias decrecen con relación a una talla reducida: 1) grupos sociales más pequeños, 2) rango de hábitats menores, 3) menor migración, 4) alimentos más selectivos y 5) alimentos de mayor valor nutritivo (Calder, 1984; Callison, 1986). El tamaño de un individuo no está exento de significado desde este punto de vista. Al margen del análisis del hábitat o modo de vida de estos cocodrilos enanos, creemos que es posible evaluar parcialmente el tamaño de hábitat (en relación al tamaño del individuo, en el sentido en que lo define Calder, 1984) ocupado por Atoposaurios, y desde el punto de vista de la historia evolutiva de los *Crocodylomorpha*. Dos hipótesis pueden plantearse a este respecto: 1) los *Atoposauridae* conservan el tamaño de hábitat primitivo, una simplesiomorfía dentro de *Crocodylomorpha*; 2) los *Atoposauridae* ocuparon un nicho vacante en un determinado ensamblaje faunístico. En este caso el tamaño de hábitat debería ser interpretado como convergente (debido a reversión) con respecto al de los cocodrilos primitivos.

La primera hipótesis implica que el tamaño de hábitat primitivo compartido por *Esfenosúquios* y «*Protosúquios*», de distribución pangéica, se mantuvo en la historia evolutiva de los *Crocodylomorpha* (al menos hasta el Jurásico superior-Cretácico inferior). El registro fósil de los primeros cocodrilos no es muy abundante. Las formas que conocemos actualmente podrían sugerir dos niveles principales dentro de un hábitat de reducido tamaño: a) formas terrestres, gráciles corredores del Triásico superior, con valores elevados en la relación longitud de la extremidad posterior (Fémur+Tibia) y presacra (80-90), con tallas medias entre 30-100 cms (*Hesperosuchus*, *Gracilisuchus*, *Terrestrisuchus*, *Pseudohesperosuchus*) probablemente carnívoros depredadores (Carroll, 1988), b) formas terrestres del Jurásico inferior, filogenéticamente emparentadas con *Esfenosúquios*, buenos corredores (Frey, 1988) con tamaños en torno a 100 cms de longitud total y valores de la razón longitud de la extremidad posterior/presacra entre 65-70 (*Protosuchus*, *Orthosuchus*, *Edentosuchus*), probablemente con hábitos tróficos restringidos. Durante el Jurásico medio existe un hiato en el registro fósil de cocodrilos continentales, tanto en Gondwana como en Laurasia. El registro del Jurásico superior-Cretácico inferior muestra un escenario muy diferente, la diversidad de los *Crocodylomorpha* es mayor y la totalidad de los clados (*Thalattosuchia*, *Metasuchia*, *Neosuchia* y *Eusuchia*) están ya representados. En este momento el rango de tamaños aparece en su más alta expresión, lo que se correlacionaría con los tamaños de hábitat (Fig. 1). Durante estos períodos las formas que conservarían el tamaño de hábitat primitivo son sin duda proporcionalmente menores a la luz del registro actual: en Laurasia, *Atoposaurios* y *Bernissartia* (Europa Occidental); *Hsicosuchus* (Asia); «*Fruita from*» y «*Glen Rose crocodile*» (Langston, 1975) (Norteamérica); y en Gondwana *Araripesuchus* (América del Sur-África).

La continuidad temporal del tamaño de hábitat primitivo puede testarse enfrentando esta hipótesis con el patrón filogenético propuesto para los *Crocodylomorpha* (Clark, 1986; Benton y Clark, 1988). En una primera aproximación, cabe señalar la presencia de formas próximas a los «*Protosúquios*» tempranos, a lo largo del Cretácico inferior y superior (*Hsicosuchus*, *Gobiosuchus*, *Doratodon*, *Artzosuchus*). En este caso parece probable que estas formas, filogenéticamente emparentadas, hayan mantenido su tamaño de hábitat, independientemente de su posición cronológica en el registro. La segunda aproximación intenta testar si el tamaño de hábitat es una simplesiomorfía (homología primitiva) compartida por otros clados filogenéticamente más derivados que «*Protosúquios*». Como ya señalamos, la mayoría de *Metasuchia* han sido consideradas formas terrestres, y el outgroup de *Atoposaurios* (*Uruguaysuchus*, *Araripesuchus*) son formas de tamaño relativamente re-

ducido (Fig. 1). Si esta interpretación es correcta, no sería improbable considerar que los Atoposaurios conservaran la condición primitiva. En cambio, los Metasuchia son formas de origen gondwanico cuyo registro es Cretácico inferior-superior (con la excepción de la «Fruita form»). Ello supone una asincronía entre los taxones de Metasuchia y los Atoposaurios (Jurásico superior-Cretácico inferior). Por consiguiente, si los Atoposaurios conservaron el tamaño de hábitat de los metasúquios, *Uruguaysuchus* y *Araripesuchus*, esta condición debería también estar presente en la base del clado de Metasuchia y haberse mantenido desde el Jurásico superior hasta el Cretácico superior.

A favor de esta hipótesis está la presencia de la «Fruita form», un cocodrilo enano, en la base del clado Metasuchia. La propuesta filogenética permite predecir un hiato en el registro fósil, al menos del Jurásico medio-superior de Gondwana. Este hiato es extensible al registro fósil de vertebrados terrestres (Benton, 1987). Por consiguiente, parecería probable esperar que en este lapso de tiempo existieran formas relacionadas con Metasuchia con un tamaño de hábitat reducido.

Las formas de pequeña talla de *Crocodylomorpha* primitivos debieron ocupar de manera oportunista hábitats de reducidas dimensiones, junto con otros tetrápodos de pequeño tamaño, durante la transición Triásico-Jurásico (Zawiskie, 1986; Bakker, 1977). Todas estas formas de tamaño reducido presentan patrones dentarios muy particulares respecto a las morfologías generalistas de dentición en cocodrilos (dientes coniformes). Los grupos más primitivos (Esfenosúquios y Protosúquios) cuentan con dientes lateralmente comprimidos; algunos serrados en los márgenes (*Hsicosuchus*, *Doratodon*), otros son bi o tricuspidados (*Edentosuchus*), trapezoidales de sección y oclusalmente viselados («Fruita form») o bien lanceolados y marginalmente crenulados (*Araripesuchus*, *Theriosuchus*). Esta característica parece indicar que ocuparían roles ecológicos específicos o más restringidos. Según el conocimiento actual del registro de cocodrilos, los taxa con dentición generalista (coniforme) no marinos, aparecen en el Jurásico superior, y originalmente pertenecen al clado Neosuchia. El tipo generalista se halla asociado a formas con tamaño de hábitats mayores (Fig. 1) y está muy extendido entre los Eusuchia fósiles y actuales, con algunas excepciones. En cambio, las formas de tamaño reducido y dentición especializada desaparecen del registro básicamente en el Cretácico superior.

Al confrontar esta hipótesis con la propuesta filogenética de cocodrilos aparecen algunos casos problemáticos (Fig. 1). En primer lugar las formas marinas de grandes dimensiones, los Thalattosuchia (grupo hermano de Metasuchia). El segundo problema es la presencia, dentro de los propios Metasuchia, de formas de gran tamaño (*Sebecus* y *Baurusuchus*). El tercer punto conflictivo son las formas de pequeño tamaño más derivadas que Atoposauridae (*Bernissartia*, «Glen Rose crocodile») y los casos más extremos de formas fósiles de Eusuchia como *Allognathosuchus*. La hipótesis sería tanto más inestable cuanto más supuestos tuviésemos que asumir. En los dos primeros casos, nuevas sinapomorfías (referidas al tamaño) para Thalattosuchia y «Sebecosuchia». En el tercer caso, posibles convergencias, tantas como formas pequeñas aparecieran en el registro en niveles jerárquicos superiores a Atoposauridae. No sería difícil proponer algunas razones que apoyasen la aparición de nuevas sinapomorfías en Thalattosuchia o en «Sebécidos», ya que probablemente eran formas muy especializadas. En el caso de los grupos más derivados, probablemente podrían ser explicadas con una única reversión en *Bernissartia*, pues este taxon es considerado el grupo hermano de Eusuchia. Es decir, este carácter sería una sinapomorfía de los taxa jerárquicamente superiores a Atoposauridae, pero estaría revertido en *Bernissartia*, de forma que los sucesivos Eusuchia que lo presentasen compartirían con *Bernissartia* dicho rasgo.

La segunda hipótesis supone que la ocupación de un hábitat de pequeño tamaño surge de forma independiente en Atoposauridae, llenando este grupo un hábitat vacío en un determinado ensamblaje faunístico y en un momento dado. Esta segunda hipótesis no rechaza que formas primitivas emparentadas compartan un tamaño de hábitat semejante, sólo cuestiona su distribución filogenética (simplesiomorfía) y cronológica. A otra escala, sugiere que el tamaño de hábitat surge de forma independiente en el registro. En este caso, los problemas de paralelismo que se proponían para las formas más derivadas, no existen. De igual modo los «Notosuchia» del Cretácico superior (Gasparini, 1971) presentarían un tamaño de hábitat convergente con «protosúquios». Filogenéticamente, la segunda hipótesis estaría apoyada al considerar a *Sebecus* grupo hermano de Neosuchia, como sugieren Benton y Clark (1988).

La adquisición de un tamaño de hábitat reducido parece estar asociado a otros factores ecológicos, como es la adquisición de una dieta restringida (especializada), entre otros (Callison, 1986). Esto explicaría la diversidad y especialización dentaria de las formas enanas de cocodrilos, favoreciendo en cierta medida esta segunda hipótesis. Desde el punto de vista paleoecológico, es común hallar en comunidades fósiles de cocodrilos formas de pequeño tamaño con dentición diferenciada, asociados a formas de dimensiones relativas mayores. En la fauna del Cretácico inferior de Galve (Teruel) se da la siguiente asociación: *Goniopholis* (de dentición coniforme, oportunista) + *Theriosuchus* (de dentición laceolada y bordes crenulados, probable entomófago) + *Bernissartia* (de dentición molariforme, durófago) (Buscalioni y Sanz, 1988 b). En la fauna del Eoceno inferior de Messel (Hesse) la asociación es: *Diplocynodon* (coniforme, generalista, tamaño medio) + *Allognathosuchus* (molariforme, durófago) + *Pristichampsus* (zifodonto, carnívoro) + «*Asiatosuchus*» (coniforme, generalista, gran tamaño). *Theriosuchus*, *Bernissartia* y *Allognathosuchus* son formas de tamaño reducido, rango en la longitud del cráneo entre 70 mm y 130 mm.

La distribución restringida de los Atoposauridae podría ser explicada de acuerdo con esta segunda hipótesis, ocupando, de nuevo, un tamaño de hábitat vacío en un ensamblaje faunístico determinado. La ocupación de un nuevo hábitat no implica de forma absoluta que estos cocodrilos tuviesen que competir con otros vertebrados terrestres. No obstante, si así fuese, los posibles competidores deberían tener un cierto perfil: formas analógicamente semejantes (cuadrúpedos de pequeño tamaño), con una cierta especialización trófica (como ocurre en Atoposaurios). No parece improbable que determinados lacertilios o incluso micromamíferos pudieran ser competidores de Atoposaurios. Los rincocéfalos Esfenodóntidos son, en términos generales, formas oportunistas con poca especialización trófica (Carroll, 1988). La ocupación de un tamaño de nicho vacante supondría, en términos de competición, testar la posible extinción o desaparición local de las formas competidoras. En los yacimientos del Jurásico superior-Cretácico inferior de Europa Occidental se da un hecho curioso señalado por Estes (1982). Las formas de Iguanas (*Euposaurus*) y Gekkota (*Ardeosaurus*, *Bavarisaurus*, *Paleolacerta*, *Eichtättsaurus*) aparecen en los yacimientos de Cerin y Solnhofen en asociación con los cocodrilos enanos *Alligatorrellus* (270 mm de longitud total) y *Alligatorium meyeri* (450 mm). En cambio, en los yacimientos ingleses, portugueses y españoles, son los Scincomorfos (*Paramacellodus*, *Durotrigia*, *Meyasaurus*, *Ilaerdasaurus*), Anguimorfos (*Dorsetisaurus*) y Eolacertilios (*Cteniohenys*), los que aparecen asociados a los Atoposaurios más derivados y de mayor tamaño *Theriosuchus* y *Montsecosuchus* (Fig. 4). Esta peculiar distribución de los verdaderos lacertilios ha sido debida, según Estes (1982), a sucesos de vicarianza que afectan a la posterior distribución paleobiogeográfica del grupo.

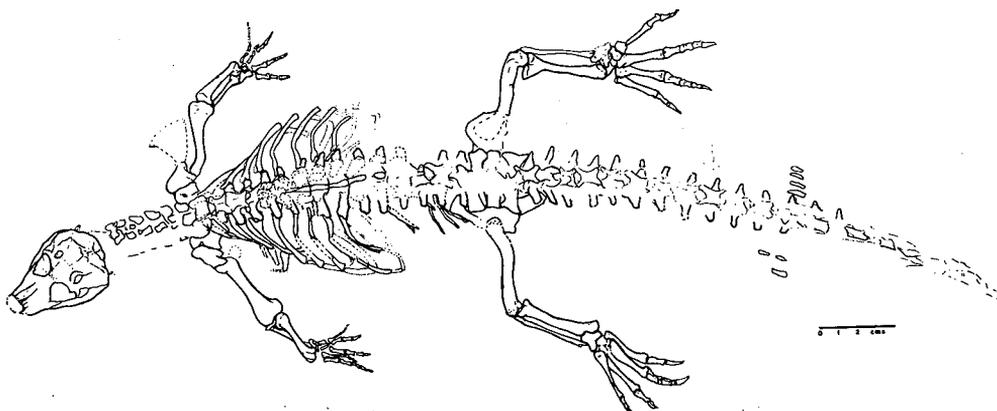


Fig. 4. Esquema de *Montsecosuchus depereti* (Buscalioni y Sanz, en prensa) del Cretácico inferior del Montsec (Lleida). El ejemplar mide aproximadamente 550 mm de longitud total. Los lacertilios asociados en este yacimiento (*Meyasaurus* e *Ilerdaesaurus*) presentarían una talla media semejante.

Fig. 4. Sketch of *Montsecosuchus depereti* (Buscalioni and Sanz, in press) from the Lower Cretaceous of Montsec (Llérida). The total length of the specimen is approximately 550 mm. The associated lacertilla from this locality (*Meyasaurus* and *Ilerdaesaurus*) would have a similar standard length.

Si en la segunda hipótesis el problema que se plantea es la desaparición, en términos de competencia, de las formas competidoras, atendiendo a la primera hipótesis este problema es opuesto. En el supuesto que el tamaño de hábitat se mantuviese filogenéticamente y cronológicamente, la desaparición de este nicho en el Cretácico Superior debería ser explicado en base a una competencia continuada. La tasa de extinción de las formas enanas de cocodrilos sería inversa a la tasa creciente de originación de sus competidores. En valores absolutos de diversidad los verdaderos lacertilios y mamíferos experimentan un increíble aumento en el Cretácico superior (Sepkoski y Hulver, 1985).

CONCLUSIONES

1) De las dos hipótesis discutidas, la segunda es más parsimoniosa, los supuestos *a priori* son menores. La segunda hipótesis está básicamente fundamentada en la asociación de factores ecológicos a la talla de un organismo. Dichas correlaciones parecen poder generalizarse y, efectivamente, es probable que se cumplan en otros grupos emparentados con los cocodrilos (los dinosaurios Therópodos y Ornítópodos de pequeña talla presentan una dentición especializada, Callison, 1986).

2) La segunda conclusión hace referencia a la competencia. Es muy probable que el registro fósil de lacertilios y micromamíferos sea todavía escaso desde un punto de vista interpretativo. En el proceso de vicarianza señalado por Estes (1982), aparece una curiosa asociación entre Lacertilios y Atoposaurios de pequeño tamaño

(Cerin y Solnhofen) y aquéllos de mayores dimensiones relativas en los yacimientos europeos más occidentales (Portugal, Inglaterra y España). Si esta asociación no es un artefacto debido al sesgo en el tipo de preservación, podría pensarse en una correlación de tamaños. Si, tal como sugerimos, ambos grupos fuesen ecológicamente equivalentes, debería haber existido una convergencia en el tamaño de hábitat y tal vez en el de nicho. No estaría dentro de lo imposible un fenómeno de competencia entre ambos grupos, teniendo en cuenta que algunas formas son analógicamente semejantes [dientes de *Theriosuchus* fueron erróneamente atribuidos a *Paramacellodus* del Kimmeridgiense de Portugal, (Seiffert, 1973)].

AGRADECIMIENTOS

Este estudio se ha realizado bajo el proyecto subvencionado de la CAICYT n.º PB85-0179-C02-00. Agradecemos la colaboración de Jaume Gallemí y J. Gómez-Alba, conservadores del Museo de Geología de Barcelona, donde se encuentra el ejemplar *Montsecosuchus depereti*.

BIBLIOGRAFÍA

- Bakker, R.T. 1977. Tetrapod mass extinctions- a model of the regulation of speciation rates and immigration by cycles of topographic diversity. *In: Patterns of Evolution, as illustrated by the fossil record* (ed. Hallam, A.). Elsevier Scientific Publishing Company. Amsterdam, Oxford, New York.
- Benton, M.J. 1987. Mass extinctions among families of non-marine tetrapods: the data. *In: Les extinctions dans l'histoire des Vertébrés*. Mém. de la Société Géologique de France, París, **150**: 21-32.
- and Clark, J.M. 1988. Archosaur phylogeny and the relationships of the Crocodylia. *In: The Phylogeny and Classification of the Tetrapods, Vol. 1: Amphibians, Reptiles, Birds*. (Ed. Benton, M.J.). Systematics Association, Clarendon Press. Oxford.
- Buffetaut, E. 1982. Radiation évolutive, paléoécologie et biogéographie des Crocodyliens mésosuchiens. *Mém. de la Société Géologique de France*, **60** (142): 1-88.
- Buscalioni, A.D. and Sanz, J.L. 1988a. Phylogenetic relationships of the Atoposauridae (Archosauria, Crocodylomorpha). *Historical Biology*, **1** (3): 233-250.
- 1988b. Hypothetical behavior scaling in a Lower Cretaceous crocodylian community (Galve, Spain). *International Symposium on Vertebrate behavior as derived from the fossil record*. September. Museum of the Rockies. Montana State University.
- in press. *Montsecosuchus depereti* (Crocodylomorpha, Atoposauridae) new denomination for *Alligatorium depereti* Vidal 1915 (Lower Cretaceous, Spain). *Journal of Vertebrate Paleontology*.

- Calder, W.A. 1984. *Size, function and Life History*. Harvard Univ. Press. Cambridge, Massachusetts and London.
- Callison, G. 1986. Small problems: Biological implications of tiny dinosaurs. In: *Dinosaurs Past and Present, Vol. 1*. (Eds., Czerkas, S.J. and Olson, E.C.). Natural History Museum of Los Angeles County.
- Carroll, R.L. 1988. *Vertebrate Paleontology and Evolution*. W.H. Freeman and Company. New York.
- Clark, J.M. 1985. A new crocodylomorph from the Late Jurassic Morrison Formation of Western Colorado, with a discussion of relationships within the «Mesosuchia». M.S. Thesis. University of California. Berkeley.
- 1986. Phylogenetic relationships of the crocodylomorph archosaurs. Ph. D. dissertation. Univ. Chicago. Illinois.
- Colbert, H.E. 1946. *Sebecus*, representative of a peculiar suborder of fossil Crocodylia from Patagonia. *Bull. American Museum Natural History*, **87** (4): 217-270.
- and Mook, C.C. 1951. The ancestral crocodylian *Protosuchus*. *Bull. American Museum Natural History*, **97** (3): 143-182.
- Estes, R. 1982. The fossil record and early distribution of Lizards. *Advances in Heterology and Evolutionary Biology*: 365-398.
- Frey, E. 1988. Das Tragsystem der Krokodile- eine biomechanische und phylogenetische Analyse. *Stuttgarter Beitr. Naturk.*, Ser. A. Nr. **426**, 60 S: 1-60.
- Gasparini, Z. 1971. Los Notosuchia del Cretácico de America del Sur como un nuevo infraorden de los Mesosuchia (Crocodylia). *Ameghiniana*, **8**(2): 83-103.
- Gervais, P. 1871. Remarques sur les reptiles provenant des calcaires lithographiques de Cerin. *Comptes Rendus Academie Sciences, Paris.*, **73**: 603-607.
- Joffe, J. 1967. The «dwarf» crocodiles of the Purbeck Formation, Dorset: a reappraisal. *Paleontology*, **10**(4): 629-639.
- Langston, W. 1974. Nonmammalian Comanchean tetrapods. *Geosciences and Man, Baton Rouge*, **8**: 77-102.
- Seiffert, J. 1973. Upper Jurassic Lizards from Central Portugal. *Mem. 22 (N.S.) des Servicos Geológicos de Portugal, Lisboa.*, 82 pp.
- Sepkoski, J.J. and Hulver, M.L. 1985. An atlas of phanerozoic clade diversity diagrams. In: *Phanerozoic diversity patterns* (Ed. Valentine, J.W.). Princeton Univ. Press and Pacific division. Princeton, New Jersey and San Francisco, California.
- Steel, R. 1973. Crocodylia. In: *Handbuch per Paläoherpetologie* (ed. Kuhn, O.). Gustav Fischer Verlag. Stuttgart, Portland, München.

-
- Vidal, L.M. 1915. Nota geológica y paleontológica sobre el Jurásico Superior de la provincia de Lérida. *Boletín del Instituto Geológico de España*, **16**: 17-55.
- Wellnhofer, P. 1971. Die Atoposauridae (Crocodylia, Mesosuchia) der Oberjura-Plattenkalke Bayerns. *Palaeontographica*, **139** (5-6): 133-165.
- Zawiskie, J.M. 1986. Terrestrial vertebrate faunal succession during the Triassic. In: *The beginning of the age of Dinosaurs* (Ed. Padian, K.). Cambridge Univ. Press. London, New York, New Rochelle, Melbourne, Sydney.