

Eusuquios basales y aligatorioideos basales del Cretácico Superior europeo: estado de la cuestión

Basal eusuchians and basal alligatoroids from the Upper Cretaceous of Europe. State of the art

Iván Narváez & Francisco Ortega

Grupo de Biología Evolutiva. Departamento de Física Matemática y Fluidos. Facultad de Ciencias. UNED. C/ Senda del Rey, 9.
28040 Madrid, España. E-mail: inarvaez@ccia.uned.es

Resumen

El registro fósil de los crocodylomorfos en el Cretácico Superior europeo resulta interesante porque contendría representantes de todos los grupos implicados en la radiación temprana de Eusuchia. Existen una serie de taxones de particular interés para comprender el origen de Eusuchia, como son la forma rumana *Allodaposuchus precedens*, la forma húngara *Iharkutosuchus makadii* y la forma francesa *Allodaposuchus* cf. *A. precedens*. Por otra parte, para entender este proceso, probablemente deben tenerse en consideración algunas formas como la francesa *Massaliasuchus affuvelensis* y la española *Musturzabalsuchus buffetauti*, asociadas a la base de Alligatorioidea. En el presente trabajo, se propone explorar las hipótesis filogenéticas derivadas de modificar el conjunto de los taxones europeos que se incorporan a la matriz propuesta por Salisbury *et al.* (2006). El objetivo final es mostrar la estabilidad de los Eusuchia basales europeos en el conjunto de la filogenia de Eusuchia y evaluar las relaciones entre ellos.

Palabras Clave: Crocodylomorpha, Europa, Cretácico Superior, Análisis filogenético.

Abstract

The fossil record of European Upper Cretaceous crocodylomorphs is interesting because it has members of all groups involved in the early radiation of Eusuchia. There is a number of taxa of particular interest to understand the origin of Eusuchia, such as *Allodaposuchus precedens* from Romania, *Iharkutosuchus makadii* from Hungary, the french forms of *Allodaposuchus* cf. *A. precedens*. On the other hand, to understand this process, probably should be considered in some way the French crocodile *Massaliasuchus affuvelensis*, and the Spanish *Musturzabalsuchus buffetauti*, usually associated to the base of Alligatorioidea. In this paper, we will explore the phylogenetic hypotheses derived from modifying the set of European taxa that are incorporated into the matrix proposed by Salisbury *et al.* (2006). The ultimate goal is to show the stability of European eusuchians in the whole eusuchian phylogeny, and to explore the variability of the topography of the resulting cladograms.

Keywords: Crocodylomorpha, Europe, Upper Cretaceous, Phylogenetic analysis.

INTRODUCCIÓN

La radiación de los cocodrilos modernos (*Eusuchia*) probablemente se produce en algún momento cercano a la base del Cretácico mientras que los linajes que constituyen el *crown group* (*Crocodylia*) del grupo ya están claramente establecidos durante el Cretácico Superior. En este contexto, el registro del Cretácico Superior europeo es particularmente interesante porque presenta simultáneamente miembros de prácticamente todos los grupos implicados en la radiación temprana de los eusuquios.

Así, en el Cretácico Superior de Francia, Países Bajos y Crimea se han descrito distintas especies de Gavialoideos basales generalmente atribuidas al género *Thoracosaurus* (ver Martin & Delfino, 2010). Por otra parte, aunque en los últimos años se tiende a considerar la ausencia de miembros de *Crocodyloidea* en el Cretácico Superior europeo, recientemente se han atribuido a este grupo los restos de un cráneo y mandíbula del Pirineo oscense (Puértolas *et al.*, 2010). Probablemente, el linaje de *Crocodylia* más frecuentemente representado en el Cretácico Superior de Europa es *Alligatoidea*, al que se han atribuido de forma inequívoca algunos pequeños cocodrilos globidontos (generalmente asignados al género *Acynodon*) (ver Martin & Delfino, 2010), y formas supuestamente basales, como *Massaliasuchus* (Martin & Buffetaut, 2008) y *Musturzabalsuchus* (Buscalioni *et al.*, 1997, 1999). Una particularidad del registro Campaniense-Maastrichtiense europeo es la presencia de una colección relativamente importante de restos atribuidos a *Eusuchia* no *Crocodylia* en Rumania, Francia y España. Si exceptuamos el material procedente del Santoniense de Iharkut (Hungría) para el que se ha creado el género *Iharkutosuchus* (Ösi *et al.*, 2007), el resto constituye un complejo grupo constituido por formas atribuidas al género *Allodaposuchus* (Buscalioni *et al.*, 2001; Martin & Buffetaut, 2005; Delfino *et al.*, 2008; Martin, 2010).

Los restos de cocodrilos eusuquianos son comunes en depósitos continentales de algunos yacimientos del Cretácico Superior europeo, particularmente en el norte y centro de España, en el sur de Francia y distintas cuencas húngaras y rumanas (Martin & Delfino, 2010). Las primeras citas sobre material francés se refieren a los reptiles fósiles de la cuenca de Fuveau (Matheron, 1869), en las que se atribuyen algunos restos a *Crocodylus affuvelensis*.

Matheron basó su descripción en un fragmento de fémur izquierdo, un coracoides, tres fragmentos de vértebras dorsales, dos dientes aislados, una mandíbula, y un fragmento de maxilar y mandíbula en conexión, sin llegar a designar un tipo (Martin & Buffetaut, 2008). Años más tarde, Nopcsa (1915-1916) comparó algunos ejemplares procedentes de Vălioara (Cuenca del Hațeg, Rumania) con los ejemplares descritos por Matheron, atribuyendo los restos rumanos, en un primer momento, a *Crocodylus affuvelensis* y asignando posteriormente todo el material al nuevo taxón *Allodaposuchus precedens*, un género que relacionó con los *Leidyosuchinae* (Nopcsa, 1928).

Buscalioni *et al.* (1997) describen dos nuevos aligatoideoes (*Musturzabalsuchus* y *Acynodon*) basándose en ejemplares hallados en el Cretácico Superior de Laño (Condado de Treviño, España). Concretamente, describen un maxilar izquierdo como el holotipo de la nueva especie *Musturzabalsuchus buffetauti*, y designan otros restos maxilares y mandibulares como paratipos. En su discusión, Buscalioni *et al.* (1997) consideran que algunos de los restos descritos por Matheron (1869) podrían estar cercanamente relacionados con *Musturzabalsuchus*. Posteriormente, Martin & Buffetaut (2008) revisando el material de Valdonne (Cuenca de Fuveau, Francia) referido y figurado por Matheron (1869) a *Crocodylus affuvelensis*, prefieren asignarlo al nuevo taxón, *Massaliasuchus affuvelensis*.

Por otra parte, Buscalioni *et al.* (2001) redescubren los ejemplares rumanos atribuidos por Nopcsa (1928) a *Allodaposuchus precedens* y consideran que otros ejemplares del Cretácico Superior de Armuña (Segovia, España), Vilamitjana (Lleida, España), Laño (Condado de Treviño, España) y Bellevue (Aude, Francia) podrían pertenecer también a esta especie. La atribución a un mismo taxón de todos estos restos se basa en un conjunto de caracteres ampliamente extendidos entre los *Eusuchia* basales y que, aparentemente, no comparten las formas pertenecientes al *crown-group* *Crocodylia*.

Posteriormente, Martin & Buffetaut (2005), discuten la pertenencia de un resto craneal del Campaniense-Maastrichtiense de Cruzy (Francia) a *Allodaposuchus precedens*, pero plantean dudas sobre la validez de esta especie y sobre la relación de los restos franceses y españoles entre sí y con el resto de los representantes del taxón. Finalmente, prefieren la consideración de *Allodaposuchus precedens* como *nomen dubium*. De igual forma, Salisbury

et al. (2006) dudan de la validez taxonómica de este taxón, aunque incorporan a su análisis filogenético una versión revisada de la información procedente de Buscalioni *et al.* (2001). Posteriormente, Delfino *et al.* (2008) describieron un nuevo cráneo completo del Cretácico Superior de Oarda de Jos (Rumania), que atribuyen a *Allodaposuchus precedens*. Para estos autores, los restos del oeste de Europa debería ser considerados como una forma distinta a *Allodaposuchus precedens*. Finalmente, Martin (2010) describe un cráneo completo del Campaniense Maastrichtiense de Fox-Amphoux (Francia) que identifica como *Allodaposuchus cf. A. precedens*.

Abreviaturas institucionales: **ACAP-M**, Association Culturelle, Archéologique et Paléontologique de l'Ouest Biterrois-Massecaps, Cruzy, Hérault, Francia; **MAFI**, Magyar Állami Földtani Intézet, Instituto Geológico Húngaro; **MCNA**, Museo de Ciencias Naturales de Álava, Vitoria, España; **MDE/CM**, Musée des Dinosaures Espéraza, Collection Méchin, Aude, Francia; **PSMUBB**, Paleontology-Stratigraphy Museum, University Babeş-Bolyai, Cluj-Napoca, Rumanía; **UPUAM**, Unidad de Paleontología de la Universidad Autónoma de Madrid, España.

EL ESTADO DE LA CUESTIÓN

Con respecto a los taxones de Eusuchia no Crocodylia, Delfino *et al.* (2008) proponen una diagnosis enmendada de *Allodaposuchus precedens* basándose en el conjunto de material rumano (Valioara y Oarda de Jos) y proponiendo que el holotipo clásico de Nopcsa (1928) y el material reportado por Delfino *et al.* (2008) corresponden al mismo taxón. Según Delfino *et al.* (2008), las diferencias entre ambos ejemplares podrían deberse a variación ontogénica o intraespecífica (como un mayor desarrollo del proceso frontal y de la rama condilar de los cuadrados en el ejemplar de Valioara). En cuanto a sus afinidades, consideran que la relación entre el *canalis cuadratoscamosoexoccipitalis* y la cavidad ótica, la presencia de una protuberancia en el proceso del paraoccipital, la posición del *foramen aereum* en el cuadrado, la presencia de una plataforma anteromedial en la fenestra supratemporal, el tamaño del foramen yugal medial y la morfología de los dientes son criterios suficientes como para agruparlos en la misma especie (Delfino *et al.* 2008).

En la misma discusión, Delfino *et al.* (2008) proponen que los restos del oeste de Europa pertenecerían a un taxón diferente, proponiendo varias diferencias entre estos y el material rumano. En primer lugar, en los ejemplares referidos a *Allodaposuchus* por Buscalioni *et al.* (2001), consideran que hay diferencias notables, como la morfología general del cráneo, el festoneado lateral del rostro, la forma y orientación de la narina, la morfología de la sutura frontoparietal, la extensión anterior de la fenestra suborbital, la forma e inserción de la barra postorbital, la relación entre el escamoso y el cuadrado, la forma de la tabla craneal, el grado de solapamiento de la tabla craneal en la fosa supratemporal y la participación de los exoccipitales en el tubérculo basioccipital (Delfino *et al.*, 2008). De igual modo, observan diferencias entre los ejemplares rumanos y el ejemplar de Cruzy, considerando que no muestra una participación del supraoccipital en la superficie dorsal de la tabla craneal (Martin & Buffetaut, 2005; Delfino *et al.*, 2008).

El material asignado a *Allodaposuchus* del oeste de Europa ha sido considerado de forma diferente. El ejemplar MDE/CM-616 de Fox-Amphoux (Francia) referido por Martin (2010) a *Allodaposuchus cf. A. precedens* presenta similitudes con el material rumano, el de Cruzy (ACAP-M1695), y un ejemplar español (UPUAM-A1), como la ornamentación de los parietales y la participación de una parte del frontal en la tabla craneal, con grandes y profundos orificios en su superficie. No obstante, aunque es complicado comparar este cráneo con el ejemplar descrito por Delfino *et al.* (2008) debido a la deformación que presenta el ejemplar, sí se observa que, pese a su menor tamaño, ambos tienen una configuración similar. El tubérculo grueso del borde ventral del proceso paroccipital descrito por Buscalioni *et al.* (2001) y por Delfino *et al.* (2008) no es visible en el ejemplar francés. En cuanto a la morfología y la orientación de la narina externa, al igual que en el cráneo de Oarda de Jos (Delfino *et al.* 2008), es más ancha que larga y se abre anterodorsalmente. Ambos ejemplares también comparten una plataforma basioccipital vertical. Sin embargo, el ejemplar de Fox-Amphoux presenta un par de depresiones en el rostro que no se han observado previamente en *Allodaposuchus*. Estas depresiones se sitúan a nivel anteromedial de la superficie dorsal del maxilar y exactamente en la misma posición en ambos lados, de forma simétrica (Martin, 2010).

El material atribuido a *Allodaposuchus* en el registro español está compuesto por restos craneales del yacimiento de Armuña, un basicráneo del yacimiento de Villamitjana y un basioccipital del yacimiento de Laño (Buscalioni *et al.*, 2001). Delfino *et al.* (2008) discutieron la pertenencia de estos ejemplares al mismo taxón que el material rumano mientras que la relación de este material con restos atribuidos a *Allodaposuchus* en el sur de Francia ha sido defendida por Buscalioni *et al.* (2001) y puesta en duda por Martin (2010). La atribución específica de este taxón quedaría, por lo tanto por determinar tras una revisión más detallada del material disponible.

Algunos restos atribuidos a aligatoideoes basales en el Cretácico Superior de Europa occidental, como *Musturzabalsuchus* o *Massaliasuchus* también han sido, en ocasiones, presentados como posibles miembros basales de Eusuchia (Martin & Delfino, 2010). Martin & Buffetaut (2008) describen un nuevo taxón al que denominan *Massaliasuchus affuvelensis* basándose en el material original de Valdonne (Cuenca de Fuveau, Francia) que Matheron (1869) asignó a *Crocodylus affuvelensis* y que posteriormente fue considerado por Nopcsa (1928) como *Allodaposuchus precedens*. Sin embargo, las diferencias entre el material francés y el rumano hizo que Buscalioni *et al.* (2001) no lo considerasen como una forma afín a *Allodaposuchus* en su revisión. Algunos ejemplares de este material, en concreto un maxilar y una mandíbula en oclusión, fueron designados por Buffetaut (1980) como un trematocámpside y posteriormente por Buscalioni *et al.* (1999) como pertenecientes al aligatoideo basal *Musturzabalsuchus buffetauti*. *Massaliasuchus* es propuesto como una forma basal de Alligatorioidea, aunque su posición en la filogenia es muy inestable y atendiendo al análisis filogenético defendido por Martin & Buffetaut (2008), podría ocupar una posición más basal.

En la comparación que llevan a cabo Martin & Buffetaut (2008) entre *Massaliasuchus affuvelensis* y el holotipo de *Musturzabalsuchus buffetauti* (MCNA 1881) destacan varias diferencias en el material francés con respecto al maxilar de Laño, como la carencia de festoneado en el lateral del maxilar o la ausencia de una constricción profunda que separe la parte anterior de la posterior, afirmando que los maxilares difieren tanto en su forma como en su curvatura, así como en el tamaño de los dientes. Por otro lado, señalan que las mandíbulas de Laño atribuidas a *Musturzabalsuchus* (Buscalioni *et al.*, 1997) sólo tienen en común la ausencia de fenestra mandibular

externa, careciendo los restos mandibulares de Fuveau de diastema como el que presentan los ejemplares de Laño. Por otro lado, la comparación entre *Massaliasuchus* y *Allodaposuchus*, tanto con el holotipo (MAFI ob3131) como con el material atribuido en España o Francia, arroja diferencias entre uno y otro taxón. En *Massaliasuchus*, el frontal no es tan cóncavo, no se observa cresta preorbital y el proceso frontal anterior es delgado y no ornamentado, al contrario que en el holotipo de Nopcsa. Además, Martin & Buffetaut (2008) afirman que las proporciones de tamaño de los cráneos reconstruidos no coinciden, así como las dimensiones de las órbitas y la forma del rostro.

Finalmente, Martin (2010) compara los restos de Fox-Amphoux asignados a *Allodaposuchus* cf. *A. precedens* con *Musturzabalsuchus buffetauti*. A pesar de que entre los restos asignados a *Allodaposuchus* no hay material mandibular, Martin (2010) considera algunas semejanzas entre las mandíbulas de Laño y este taxón y apunta que el patrón de oclusión y la serie de dientes puede ser similar. Sin embargo, *Musturzabalsuchus* presenta una plataforma maxilar lingual a los alvéolos más posteriores, que no se observa en *Allodaposuchus* (Martin, 2010).

En resumen, la interpretación del escenario evolutivo de los cocodrilos del Cretácico Superior de Europa, dejando al margen gavialoideos y crocodiloideos, muestra la presencia de uno o varios taxones basales de Eusuchia con una distribución muy amplia y la posibilidad de la existencia de uno o varios miembros basales de Alligatorioidea con una distribución predominantemente iberooccitana. Las relaciones entre estos taxones distán aún mucho de estar bien consensuadas.

En este trabajo se propone la exploración de las diferentes hipótesis de relación de parentesco del material disponible en la literatura mediante distintos análisis filogenéticos realizados sobre una única matriz de caracteres.

ANÁLISIS FILOGENÉTICO

Se proponen diferentes análisis filogenéticos tomando como base la matriz de 46 taxones y 176 caracteres propuesta por Salisbury *et al.* (2006). En esta matriz se ha sustituido la información original sobre *Allodaposuchus*, que estaba compuesta por una

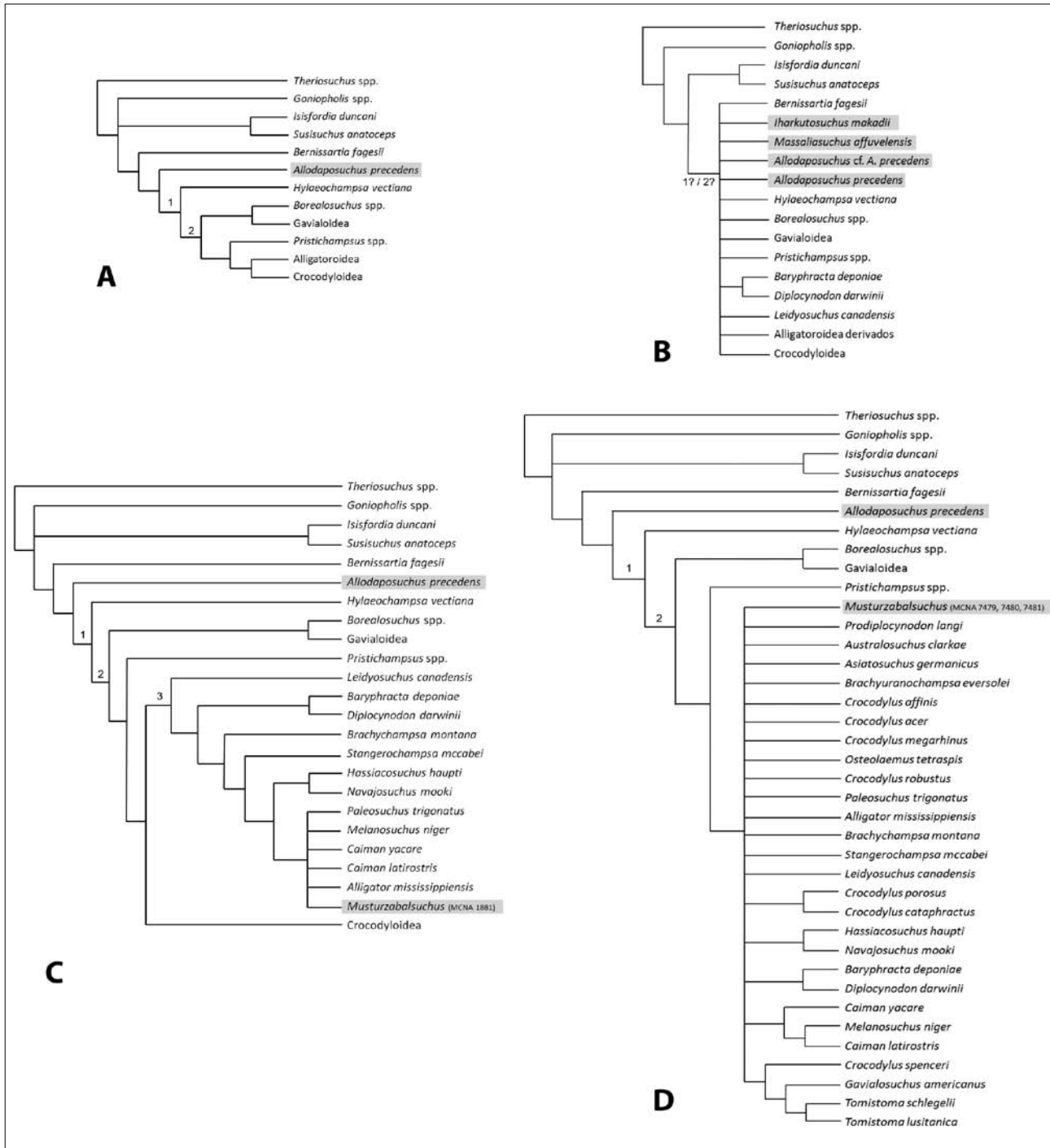


Figura 1. A, árbol de máxima parsimonia resultante de la aplicación del conjunto de datos codificados por Salisbury *et al.* (2006) sustituyendo *Allodaposuchus precedens* por *Allodaposuchus precedens* sensu Delfino *et al.* (2008) (número de árboles retenidos: 4; longitud del árbol: 486; CI: 0,439; RI: 0,742); B, árbol de consenso estricto obtenido con la inclusión de *Iharkutosuchus makadii*, *Massaliasuchus affuwelensis* y *Allodaposuchus* cf. *A. precedens* (número de árboles retenidos: 16; longitud del árbol: 527; CI: 0,438; RI: 0,783); C, árbol de consenso estricto obtenido con la inclusión del holotipo de *Musturzabalsuchus buffetauti* (MCNA 1881) (número de árboles retenidos: 28; longitud del árbol: 487; CI: 0,474; RI: 0,812); D, árbol de máxima parsimonia obtenido con la incorporación de los paratipos de *Musturzabalsuchus buffetauti* (MCNA 7479, 7480, 7481) (número de árboles retenidos: 8; longitud del árbol: 492; CI: 0,470; RI: 0,809). En los cladogramas se indican los nodos Eusuchia (1), Crocodylia (2) y Alligatoroidea (3) sensu Brochu (1999).

modificación de los datos aportados por Buscalioni *et al.* (1997) combinando información del ejemplar tipo y restos españoles y franceses, por la codificación efectuada por Delfino *et al.* (2008), construida a partir del ejemplar de Oarda de Jos (PSMUBB V 438). Posteriormente se han incorporado también los taxones *Iharkutosuchus makadui* y *Allodaposuchus cf. A. precedens* codificados según Martin (2010) y, *Massaliasuchus affuvelensis* codificado según Martin & Buffetaut (2008). Se ha procedido a codificar por separado el ejemplar tipo de *Musturzabalsuchus* (MCNA1881) y las mandíbulas de la localidad tipo incluidas como paratipos (Buscalioni *et al.*, 1997). Dependiendo de los escenarios a contrastar, los datos procedentes de estas codificaciones se han analizado por separado o de forma combinada.

El análisis de parsimonia se ha realizado mediante el software cladístico TNT v. 1.0 (Goloboff *et al.*, 2008). De forma normalizada, los árboles más parsimoniosos han sido identificados usando siempre la opción de búsqueda heurística y realizando 1000 replicaciones de árboles de Wagner mediante una adición aleatoria de secuencias, seguida de un alternado de ramas de tipo TBR. Se ha utilizado al atoposáurido *Theriosuchus* como *outgroup*, utilizando como *ingroup* un nodo más amplio que Eusuchia, que incorpora también a los géneros *Goniopholis*, *Isisfordia*, *Susisuchus* y *Bernissartia* (ver Salisbury *et al.*, 2006). También se ha realizado en cada caso un análisis de remuestreo con reemplazo, tipo Bootstrap estandar con 1000 replicaciones y se han representado los taxones con frecuencias por encima de 50 para evaluar la estabilidad de los nodos resultantes en cada caso.

El análisis y la discusión propuesta únicamente persiguen identificar tendencias en la topografía de los cladogramas resultantes, no se pretende en ningún caso discutir las implicaciones morfológicas, evolutivas o funcionales de las sinapomorfias que definen los distintos árboles.

DISCUSIÓN

El primer análisis incorpora a los taxones de referencia y a *Allodaposuchus precedens* sensu Delfino *et al.* (2008) (Fig. 1A). La información suministrada al análisis es la misma que proponen Delfino *et al.* (2008) y los

resultados no difieren de los presentados por estos autores o en hipótesis filogenéticas previas (Buscalioni *et al.*, 1997; Salisbury *et al.*, 2006). En este caso *Allodaposuchus precedens* se dispone en una posición más

primitiva que *Hylaeochampsia vectiana* tal como ocurre en la hipótesis defendida por Delfino *et al.* (2008) y, por lo tanto, formalmente fuera del nodo Eusuchia. La relación entre estos dos taxones resulta inestable en las hipótesis filogenéticas disponibles, pero ambas se disponen por debajo de *crown group* Crocodylia. Los valores de *bootstrap* obtenidos en el remuestreo de esta matriz resultan por debajo de 50 en la mayor parte de los taxones de la base de Eusuchia.

A continuación, se efectúa otro análisis en el cual se introducen en la matriz *Allodaposuchus cf. A. precedens*, *Iharkutosuchus makadui* y *Massaliasuchus affuvelensis*, para confirmar el comportamiento de los eusuquios basales más consensuados. La inclusión de estos tres taxones da lugar a una politomía basal en el nodo Eusuchia, obteniéndose 16 árboles en un consenso estricto que generan una indeterminación masiva en la base de Eusuchia (Fig. 1B). En este caso, los valores de *bootstrap* que se obtienen en el remuestreo de esta matriz también resultan por debajo de 50 en un número muy alto de los taxones de la base de Eusuchia.

En el siguiente análisis, se incorpora el ejemplar tipo de *Musturzabalsuchus buffetauti*. En este caso se obtienen 28 árboles de máxima parsimonia que lo sitúan de forma no ambigua como un miembro de Alligatoidea (Fig. 1C). Si la misma matriz se analiza incorporando las mandíbulas de Laño atribuidas a *Musturzabalsuchus* se generan 8 árboles en los que se acumulan múltiples conflictos en la base del clado Alligatoidea + Crocodyloidea (Fig. 1D). El análisis llevado a cabo con la inclusión de *Musturzabalsuchus*, (con la codificación del maxilar y las mandíbulas en conjunto) ofrece una situación similar a la obtenida con el maxilar aislado, es decir, incluye a este taxón dentro de Alligatoidea. De nuevo, como en los análisis anteriores, en todos los casos en los que se incorpora material de *Musturzabalsuchus*, los valores de *bootstrap* para los taxones de eusuquios basales en el remuestreo de la matriz están por debajo de 50.

Posteriormente se realizó un análisis incluyendo a *Massaliasuchus affuvelensis* y el holotipo de *Musturzabalsuchus buffetauti*, obteniéndose 56 árboles de máxima parsimonia en los que el ejemplar francés

se sitúa en una politomía en la base de Eusuchia junto a *Pristichampsus*, *Leidyosuchus*, un clado formado por *Baryphracta* y *Diplocynodon*, *Borealosuchus*, Gavialoidea, un grupo de aligatoideos derivados entre los que se encuentra *Musturzabalsuchus*, y Crocodyloidea. Es destacable la tendencia de los ejemplares de *Allodaposuchus precedens* a situarse en algunas condiciones por debajo incluso del *crown group* Crocodylia (Fig. 2).

El último análisis consiste en la incorporación en la matriz de *Allodaposuchus* cf. *A. precedens*, *Iharkutosuchus*, *Massaliasuchus* y *Musturzabalsuchus*. En este caso están incluidos todos los taxones europeos descritos hasta el momento y con posibilidades de estar implicados en la radiación basal de Eusuchia. Se obtienen 60 árboles de máxima parsimonia. *Allodaposuchus precedens* se dispone por debajo de *Hylaeochampsia vectiana* y *Bernissartia fagesii* y por lo tanto incluso por debajo del emplazamiento tradicional del nodo Eusuchia. *Hylaeochampsia* y *Bernissartia* forman una politomía basal con *Massaliasuchus affuvelensis*, un clado formado por *Iharkutosuchus makadii* y *Allodaposuchus* cf. *A. precedens*, y los principales grupos del *crown group* Crocodylia (*Borealosuchus*, Gavialoidea, Alligatoroidea y Crocodyloidea). El holotipo de *Musturzabalsuchus* aparece una vez más como integrante de Alligatoroidea (Fig. 3), más derivado que la politomía basal eusuquiana. Los valores de *bootstrap* que ofrece el remuestreo de estos dos últimos análisis, son, de nuevo, inferiores a 50 para la gran mayoría de los taxones de la base de Eusuchia.

CONCLUSIONES

La incorporación de los taxones de eusuquios basales y aligatoideos basales conocidos en el Cretácico Superior europeo en diversos análisis de parsimonia llevados a cabo a partir de la matriz propuesta por Salisbury *et al.* (2006) ofrece resultados altamente inestables tanto cuando se analizan colectivamente como, en menor medida, cuando se analizan aislados.

Sin embargo, parece confirmarse el emplazamiento del taxón rumano *Allodaposuchus precedens* como una forma próxima al nodo Eusuchia y de *Massaliasuchus affuvelensis* en una posición ligeramente más derivada. El análisis filogenético también confirma la tendencia

de *Musturzabalsuchus buffetauti* a situarse como un aligatoideo basal tanto cuando se considera únicamente el holotipo (maxilar) como cuando se agrupa con el material asignado (conjunto maxilar-mandíbulas).

No obstante, la validez de muchos de los taxones que conforman el registro de eusuquios basales y aligatoideos basales en el Cretácico Superior europeo depende en gran medida de la disponibilidad de material. Hasta la fecha, las diferentes especies descritas se basan fundamentalmente en ejemplares únicos de diversas localidades. Además, en algunos casos el material es tan escasamente informativo que la propuesta de relaciones de parentesco resulta muy inestable. Un problema añadido a esta situación deriva

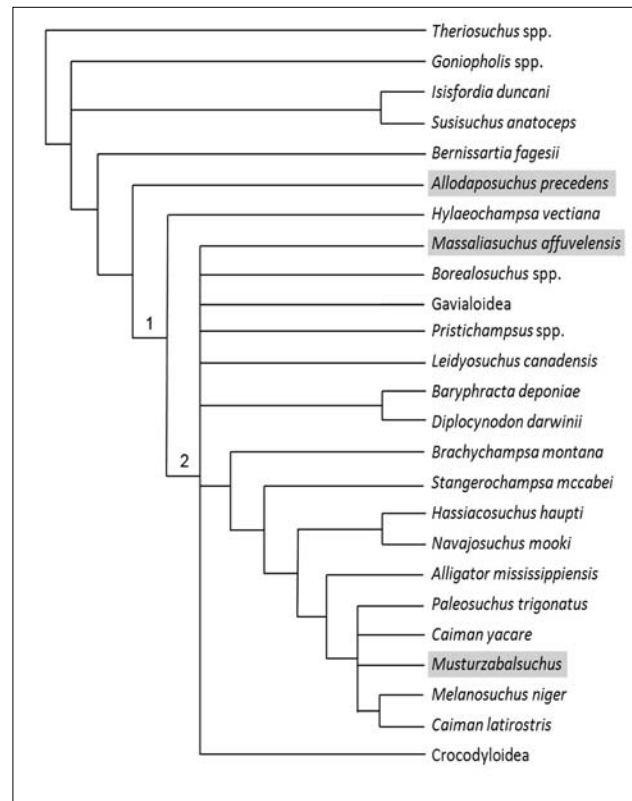


Figura 2. A, árbol de máxima parsimonia obtenido con la incorporación de *Massaliasuchus affuvelensis* y del holotipo de *Musturzabalsuchus buffetauti* (MCNA 1881) (número de árboles retenidos: 56; longitud del árbol: 495; CI: 0,467; RI: 0,806). En el cladograma se indican los nodos Eusuchia (1) y Crocodylia (2) sensu Brochu (1999).

de la asociación de restos fragmentarios como parte de la información disponible de un taxón concreto. Así, el material designado como holotipo de *Allodaposuchus precedens* no resulta suficientemente informativo, de forma que se ha discutido incorporado a los ejemplares con los

que en cada caso se ha considerado asociado, produciendo resultados diferentes (Buscalioni *et al.*, 2001; Delfino *et al.*, 2008). La misma situación ha ocurrido en la discusión del taxón originalmente denominado *Crocodylus affuvelensis* (Martin & Buffetaut, 2008) y puede reproducirse en la asociación de material mandibular de distintas localidades al material tipo de *Musturzabalsuchus* (Buscalioni *et al.*, 1997).

La consideración de *Allodaposuchus precedens* como un eusuquio basal restringido al material rumano, extraería a varios ejemplares españoles y franceses de cualquier hipótesis filogenética. Por tanto, el material español y francés asignado a *Allodaposuchus* debería ser revisado para establecer sus relaciones de parentesco tanto con el taxón rumano, como con el *Allodaposuchus cf. A. precedens* descrito por Martin (2010). De igual

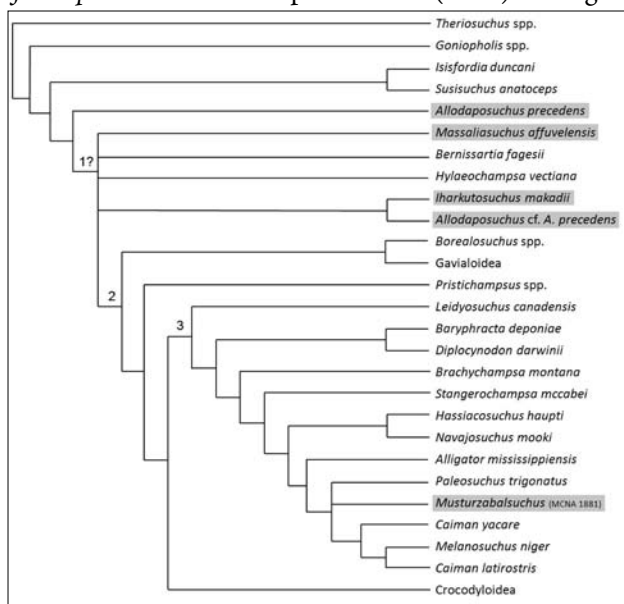


Figura 3. A, árbol de máxima parsimonia obtenido con la incorporación de *Iharkutosuchus makadli*, *Massaliasuchus affuvelensis*, *Allodaposuchus cf. A. precedens* y del holotipo de *Musturzabalsuchus buffetauti* (MCNA 1881) (número de árboles retenidos: 60; longitud del árbol: 528; CI: 0,438; RI: 0,782). En el cladograma se indican los nodos Eusuchia (1), Crocodylia (2) y Alligatoroidea (3) *sensu* Brochu (1999).

forma, deben considerarse las posibles relaciones de los supuestos aligatoideoes basales como *Massaliasuchus* o *Musturzabalsuchus* con los ejemplares previamente relacionados con *Allodaposuchus*, para evaluar su diagnosis y explorar las diferencias que puedan deberse únicamente a variabilidad ontogénica o intraespecífica de un mismo taxón.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen los comentarios durante el desarrollo del manuscrito y la revisión efectuada por Xabier Pereda Suberbiola, que ha contribuido a mejorar notablemente el artículo. Este trabajo forma parte de la actividad realizada en el marco del Proyecto de Investigación “Geología y Paleontología del yacimiento de “Lo Hueco” (Cretácico Superior. Fuentes, Cuenca)” (CGL2009-10766).

REFERENCIAS

- Brochu, C. A. 1999. Phylogenetics, taxonomy, and historical biogeography of Alligatoroidea. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **19** (suppl. to no. 2): 9–100.
- Buffetaut, E. 1980. Crocodylians from the continental Upper Cretaceous of Europe: new findings and interpretations, in Olshevsky, G. (ed.) *New Mesozoic Faunas; Mesozoic Vertebrate Life*, **1**: 5–14.
- Buscalioni, A.D., Ortega, F., Vasse, D. 1997. New crocodiles (Eusuchia: Alligatoroidea) from the Upper Cretaceous of Southern Europe. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, **325**:525–530.
- Buscalioni, A.D., Ortega, F., Vasse, D. 1999. The Upper Cretaceous crocodylian assemblage from Laño (Northcentral Spain): implications in the knowledge of the finicretaceous European faunas. *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Alava*, **14** (número especial 1): 213–233.
- Buscalioni, A.D., Ortega, F., Weishampel, D.B., Jianu, C.M. 2001. A revision of the crocodyliform *Allodaposuchus precedens* from the Upper Cretaceous of the Hațeg Basin, Romania. Its relevance in the phylogeny of Eusuchia. *Journal of Vertebrate Paleontology* **21**: 74–86.
- Delfino, M., Codrea, V., Folie, A., Dica, P., Godefroit, P., Smith, T. 2008. A complete skull of *Allodaposuchus precedens* Nopcsa, 1928 (Eusuchia) and a reassessment of the morphology of the taxon based on the Romanian remains. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **28**: 111–122.

