

Un cráneo de Metriorhynchidae (Thalattosuchia) del Jurásico Medio de Ricla (Zaragoza, España)

A skull of Metriorhynchidae (Thalattosuchia) from the Middle Jurassic of Ricla (Zaragoza, Spain)

Jara Parrilla Bel & José Ignacio Canudo

Grupo Aragosaurus-IUCA (<http://www.aragosaurus.com>). Paleontología. Facultad de Ciencias. C/ Pedro Cerbuna 12. Universidad de Zaragoza. 50009 Zaragoza, Spain. E-mail: jara_dotoreta@hotmail.com

Resumen

Los metriorrínquidos (Thalattosuchia) son un clado de Crocodyliformes marinos, hallados principalmente en rocas del Jurásico Medio a Cretácico Inferior en Europa y Sudamérica, completamente adaptados a la vida acuática, sin embargo son un grupo poco conocido en la Península Ibérica. Se hace una breve síntesis del grupo y se presenta un estudio preliminar de un cráneo de metriorrínquido encontrado en la Formación Chelva (Calloviense) de Ricla (Zaragoza). El cráneo se encuentra bien conservado y prácticamente completo. La combinación de caracteres que presenta no corresponde con la de ningún taxón descrito hasta el momento, por lo que se ha clasificado como Metriorhynchidae indet.

Palabras clave: Crocodyliformes, Metriorhynchidae, Formación Chelva, Calloviense

Abstract

Metriorrinquids (Thalattosuchia) are a group of marine reptiles successfully adapted to aquatic lifestyle. They are abundant in the Jurassic and Cretaceous of Europe and South America, but little known in Iberian Peninsula. A brief review of this group is herein presented. A well preserved metriorrinquid skull was found in the Chelva Formation (Calloviense) in Ricla (Zaragoza). Here we present a preliminary study of this material. It shows a unique character combination that doesn't belong to any described taxon, therefore it is classified as Metriorhynchidae indet.

Keywords: Crocodyliforme, Metriorhynchidae, Chelva Formation, Callovian

INTRODUCCIÓN

Ricla es una localidad zaragozana conocida por su abundancia en restos fósiles, especialmente fauna de invertebrados marinos del Jurásico. Antes de que se llevaran a cabo las obras del AVE, un equipo de la Universidad de Zaragoza realizó una prospección en la zona del trazado para delimitar áreas ricas en fósiles para protegerlas o excavarlas en caso necesario (Canudo *et al.*, 1997). Durante esta prospección se hallaron varios nódulos contiguos de caliza negra con los restos de un cráneo de cocodrilo marino prácticamente completo. El ejemplar procede de la Formación Chelva, con una edad Calloviense (Jurásico Medio) (Ramajo, 2006). Se le conoce popularmente como el “cocodrilo de Ricla”, ya que así fue apodado la primera vez que se hizo un artículo en la prensa. El ejemplar se encuentra depositado en el Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza (MPZ 2001/103), y ha sido parte de numerosas exposiciones. Se ha relacionado a MPZ 2001/103 con *Metriorhynchus* (Canudo *et al.*, 1997), pero hasta el momento no se había realizado un estudio detallado de este material.

¿Qué son los talatosuquios?

Thalattosuchia es un grupo de cocodrilos marinos cuyas principales características son rostros mesorostros a longirostros, separación del nasal y el premaxilar por el maxilar, esqueleto dérmico reducido y acortamiento de las extremidades delanteras respecto a las traseras (Mueller-Töwe, 2006). Ocuparon los mares desde el Jurásico Inferior al Cretácico Inferior, y durante este tiempo se dispersaron y diversificaron prácticamente por todo el mundo (Wilkinson *et al.*, 2008). Thalattosuchia se divide en Teleosauroidea y Metriorhynchoidea. Ambas superfamilias están representadas por especies de cuerpos largos y estrechos y cola musculosa, lo que facilita los movimientos en el agua. Los teleosáuridos son más primitivos y estarían menos especializados al medio marino; los metriorrínquidos, en cambio, son los crocodilomorfos mejor adaptados a este medio (Wilkinson *et al.*, 2008). Algunos de sus caracteres diagnósticos son: extremidades en forma de aletas, y cola heterocerca hipocerca, similar a la de los ictiosaurios del Jurásico y Cretácico o a la de los tiburones, la cual les permitiría propulsarse de forma muy eficiente al nadar; el

cuerpo y la cabeza con formas hidrodinámicas; cinturas reducidas; y ausencia de la armadura dérmica presente en los crocodilomorfos terrestres o en los acuáticos menos especializados (Young *et al.*, 2010). A estas modificaciones en el esqueleto se le suma la presencia de glándulas de la sal, mecanismo de regulación extrarrenal (Fernández & Gasparini, 2000, 2008). Los restos fósiles de talatosuquios se han hallado siempre en sedimentos marinos: los teleosáuridos frecuentemente han aparecido asociados a ambientes descritos como litorales o plataformas externas, y los metriorrínquidos, en sedimentos de mar abierto (Buffetaut, 1982; Gea *et al.*, 2001). La dieta de los Thalattosuchia sería principalmente piscívora como demuestran su cráneo alargado, con numerosos dientes cónicos, pero también estarían presentes en su dieta invertebrados marinos. Únicamente se ha encontrado un metriorrínquido que haya conservado restos estomacales, y en ellos aparecen numerosos cefalópodos (Martill, 1986). Este autor también cita el hallazgo de un diente de *Metriorhynchus* incrustado en el hueso frontal de un *Leedsichthys* (un pez que podría medir entre 13 y 27 metros) por lo que sugiere que estos animales podrían atacar a presas mucho mayores que ellos. Según Andrade *et al.* (2010) algunos talatosuquios como *Geosaurus* y *Dakosaurus* fueron especializados depredadores marinos. Ambos taxones son zifodontos (poseen dientes con bordes serrados), al igual que otros predadores pelágicos como mosasaurios y pliosaurios, algo que no ocurre en el resto de talatosuquios. La zifodontia representa una significativa adaptación de carnívoros de alto orden, ya que permite maximizar la eficiencia, siendo las carenas denticuladas o serradas más aptas para clavarse en la presa y sujetarla, y para cortar. Por lo tanto, la morfología puede estar funcionalmente relacionada con el tipo de alimentación, de manera que ofrecería importante información biológica y filogenética, así como ecológica. Las diferencias en la dentición indican una especialización de la dieta, hacia dietas más duras o más blandas, lo que les permitiría ocupar el mismo nicho a diferentes tipos de talatosuquios (Andrade *et al.*, 2010). El registro fósil de Thalattosuchia comienza en el Jurásico Inferior, el de Metriorhynchidae en el Jurásico Medio, abarcando hasta el Valanginiense (Cau & Fanti, 2011). Durante el Jurásico y Cretácico, la dispersión que alcanza el grupo de los talatosuquios es prácticamente mundial (Wilkinson *et al.*, 2008). Los restos del Calloviense se han descrito en

Inglaterra, Francia, Alemania y Sudamérica (Grange & Benton, 1998; Gasparini & Chong, 1977; Gasparini *et al.*, 2008).

Los talatosuquios españoles

El conocimiento sobre el registro de reptiles marinos Jurásicos en España es muy escaso. La información publicada sobre ellos es casi inexistente, y todavía se reduce más en el caso de los metriorrínquidos, un grupo prácticamente desconocido. Existen algunas citas clásicas en las que se nombran algunos restos de plesiosaurios e ictiosaurios (Calderón 1876; Vidal, 1915a, 1915b). Asturias es uno de los lugares más ricos en reptiles marinos del Mesozoico. Schulz (1858) cita los primeros restos fósiles de España, los cuales consistían en restos postcraneales de un plesiosaurio del Jurásico Inferior. Más adelante se describieron unas vértebras, probablemente cervicales, de ictiosaurio. A partir de los años 90 se recuperaron numerosos restos que pertenecen a ictiosaurios, plesiosaurios, tortugas y cocodrilos, de las formaciones Gijón (miembro superior, Hettangiense-Sinemuriense inferior), Rodiles (Miembro Santa Mera, Pliensbachiense-Bajociense inferior), Tereñes y Lastres (Kimmeridgiense) de Asturias (Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2006). Latorre-Macarrón *et al.* (2005) describieron el primer resto de reptil marino en el Jurásico del sector occidental de la rama aragonesa de la Cordillera Ibérica, en Soria. Se trata de una vértebra aislada y parcialmente erosionada que atribuyeron a un ictiosaurio. También se han encontrado restos de reptiles marinos en el Cretácico Inferior en Morella, en este caso asignados a Plesiosauria (Yagüe *et al.*, 2002). Los restos de cocodrilos marinos (Thalattosuchia) descritos en España son tanto de edad jurásica como cretácica. Boscá (1903) publicó la descripción de un fragmento de rostro de un teleosáurido jurásico hallado en Buñol (Valencia). Casanovas y Calzada (1976) estudiaron un fragmento de maxilar de teleosáurido del Dogger de Obón (Teruel), y más tarde Buscalioni (1986) lo clasifica como Thalattosuchia indet. Gea *et al.* (2001) describieron los restos de un cocodrilo marino hallado en el Berriasiense inferior de las Cordilleras Béticas, en Sur de Bedmar (Jaén). Se trata de un fragmento craneal y una serie de centros vertebrales de un talatosuquio. También en el Jurásico Superior de Asturias se han encontrado numerosos restos de talatosuquios, sin embargo, la mayoría de ellos permanecen sin estudiar

(Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2010). Martínez *et al.* (1995) describió un ejemplar prácticamente completo (restos postcraneales) de Teleosauridae indet. Ruiz-Omeñaca *et al.* (2007, 2010) describieron dientes aislados hallados en varios afloramientos en los acantilados de Colunga y Ribadesella, asignados a Thalattosuchia indet. y cf. *Machimosaurus* sp.

A lo largo del tiempo se han definido numerosas especies de talatosuquios, llegando incluso a superar las 200. Sin embargo, los caracteres diagnósticos de las distintas especies y géneros no estaban claros, en numerosas ocasiones los taxones han sido renombrados o eliminados por sinonimia y sus relaciones filogenéticas eran inciertas. Vignaud (1995) redujo el número de especies a unas 50. Recientemente se han publicado varios trabajos que han clarificado la sistemática de este grupo (Young & Andrade, 2009; Young *et al.*, 2010; Cau & Fanti, 2011). En estos trabajos se ha realizado la revisión de las especie de cocodrilos marinos conocidas, así como se ha propuesto una nueva clasificación y organización taxonómica de Thalattosuchia, estableciendo cuales serían géneros válidos y justificables. La figura 1 muestra la organización taxonómica que plantean estos autores, y es la que se sigue en este trabajo.

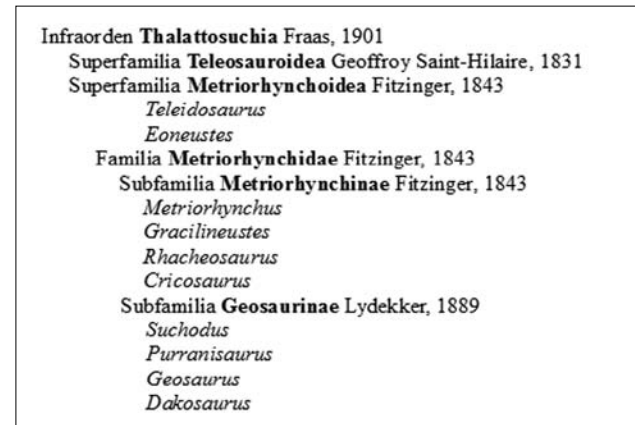


Figura 1. Organización taxonómica de Thalattosuchia según Young & Andrade (2009)

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Orden CROCODYLIFORMES Benton & Clark, 1988

Infraorden THALATTOSUCHIA Fraas, 1901

Superfamilia METRIORHYNCHOIDEA Fitzinger, 1843

Familia METRIORHYNCHIDAE Fitzinger, 1843

Metriorhynchidae indet.

Material

MPZ 2001/103 es un cráneo prácticamente completo conservado tridimensionalmente y sin deformación. Únicamente falta la parte posterior derecha, así como la mayor parte de los dientes, que han sido reconstruidos. De la mandíbula se ha conservado los dentarios con algunos dientes.

Descripción

MPZ 2001/103 (fig. 2) es un cráneo diápsido con un distintivo rostro fino y tubular. La longitud máxima es de 55 cm. El rostro está ensanchado posteriormente, y el cráneo alcanza su máxima anchura en la parte posterior de las ventanas supratemporales. El cráneo se eleva posteriormente, de manera que la barra frontoparietal

está más alta que el sector anterior del frontal. La barra frontoparietal forma un ángulo de 60° con el proceso lateral del frontal. Los huesos premaxilares, maxilares, nasales y prefrontales están ligeramente ornamentados en su parte externa con puntos y surcos. La ornamentación es más marcada en el frontal. Un carácter importante es la posición completamente lateral de las órbitas oculares. Éstas son grandes (superando incluso el tamaño de las ventanas supratemporales) y están parcialmente cubiertas por los prefrontales. Los prefrontales tienen una morfología de gota y se extienden lateralmente sobre las órbitas a modo de visera. Los nasales están separados de los premaxilares por los maxilares. Las narinas externas se localizan en la parte anterior de los premaxilares, y están separadas por un tabique. También las narinas internas están separadas por un septo, dando lugar a una apertura con forma de W orientada anteriormente y limitada por los palatinos. MPZ 2001/103 posee 34 alveolos en el maxilar y 3 en el premaxilar. Los dientes, de pequeño tamaño, varían de forma y tamaño a lo largo de su posición dental. En la mitad posterior del maxilar los alveolos son redondeados y tienen un tamaño y un espaciado interalveolar constante, mientras que en la mitad anterior del hueso los alveolos están comprimidos lateromedialmente y presentan tamaño variable, en general más pequeños que en la región posterior. Por delante de las órbitas, rodeada por los huesos nasal, maxilar, lacrimal y yugal hay una zona deprimida y alargada que corresponde con la fosa preorbitaria. En la parte posterior de la fosa se localiza la fenestra preorbitaria.



Figura 2. MPZ 2001/103, Metriorhynchidae indet. A, vista lateral derecha. B, vista dorsal. Escala: 5 cm

Discusión

La posición lateral de los lacrimales y de las órbitas, así como el gran tamaño de las mismas, junto con la forma de gota de los prefrontales o la sutura en forma de V dirigida caudalmente del frontal con el postorbital, diferencia a MPZ 2001/103 de los Metriorhynchoidea más basales (*Teleidosaurus calvadosii* y *Eoneustes*), incluyéndolo en la familia Metriorhynchidae (Young *et al.*, 2010). Dentro de esta familia, comparte con los miembros de la subfamilia Metriorhynchinae el rostro largo y tubular, numerosos dientes por maxilar, lacrimales pequeños. En Geosaurinae el rostro es más amplio, el número de dientes por maxilar es en todos los casos menor de 20, y el lacrimal es mayor del 40% del tamaño de las órbitas. Estos caracteres derivados relacionan a MPZ 2001/103 con Metriorhynchinae, sin embargo posee las narinas internas separadas por un septo, dando lugar a una apertura en forma de W orientada anteriormente, morfología descrita en Geosaurinae (*Suchodus*). Al igual que en *Neptunidraco*, la región interorbital es menor que la anchura de una fosa supratemporal y la barra frontoparietal (86%). Según Cau & Fanti (2011), *Neptunidraco* es el único metriorrinquido con un diámetro interorbital menor que la anchura de la fosa y la barra frontoparietal (80%), siendo en la mayoría de metriorrinquidos más amplia, y de tamaño muy similar en geosaurinos. Los Metriorhynchinae *Metriorhynchus*, *Cricosaurus* y *Rhacheosaurus* presentan entre 20 y 28 dientes por maxilar, únicamente *Gracilineustes* supera los 28; MPZ 2001/103 posee 34 alvéolos por maxilar. De todos los metriorrinquidos, el único que posee un septo premaxilar que separa completamente las narinas externas es *Cricosaurus*. Sin embargo este género, al igual que *Rhacheosaurus*, posee las narinas externas en una posición muy caudal dentro de los premaxilares, terminando al menos al final del segundo alvéolo maxilar, quedando por detrás de estas aberturas menos del 35% de la longitud total del premaxilar. MPZ 2001/103 presenta las aberturas nasales completamente separadas, situadas en la mitad anterior de los premaxilares, extendiéndose caudalmente hasta el último alvéolo premaxilar.

CONCLUSIONES

MPZ 2001/103 es el cráneo más completo disponible de un Metriorhynchidae del Jurásico en España. Se encontró en sedimentos del Calloviense (Jurásico Medio) de la localidad zaragozana de Ricla Si bien el ejemplar actualmente está en estudio, se puede adelantar que en cuanto a su sistemática presenta caracteres de las dos subfamilias Metriorhynchinae y de Geosaurinae, por lo que no se puede situar, por el momento con claridad en ninguna de las dos. El ejemplar presenta un conjunto de caracteres que no ha sido descrito en ningún otro taxón de esta familia, por lo que se trata probablemente de un nuevo taxón. Hasta que se desarrolle su estudio más completo se propone clasificarlo como Metriorhynchidae indet.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se enmarca en el proyecto CGL2010-16447 del Ministerio de Ciencia e Innovación, y está financiado por los fondos FEDER y Gobierno de Aragón (Grupos Consolidados y la Dirección General de Patrimonio Cultural). J.P. está subvencionado por una beca (B105/10) del Gobierno de Aragón y M.M.A. Agradecemos las facilidades dadas por el Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza durante el estudio del ejemplar, que se encuentra en la exposición permanente. Asimismo agradecemos los comentarios de los revisores A.B. Arcucci y Z. y al Comité del IX EJJIP.

REFERENCIAS

- Andrade, M.B., Young, M.T., Desojo, J.B., Brusatte, S.L. 2010. The evolution of extreme hypercarnivory in Metriorhynchidae (Mesoeucrocodylia: Thalattosuchia) based in evidence from microscopic denticle morphology. *Journal of Vertebrate Paleontology* **30(5)**: 1451-1465.

- Benton, M.J. & Clark, J.M. 1988. Archosaur phylogeny and the relationships of Crocodylia, in Benton M.J. (Ed.), *The phylogeny and classification of the tetrapods*. Clarendon Press, Oxford, 295-338 pp.
- Boscá, E. 1903. Hallazgo de un Teleosáurido en Buñol (Valencia). *Boletín de la Sociedad Española de Historia Natural* **3**: 140-145.
- Buffetaut, E. 1982. Radiation évolutive, paléoécologie et biogéographie des crocodiliens méso-suchiens. *Mémoires de la Société Géologique de France* **142**: 1-88.
- Buscalioni, A.D. 1986. Los cocodrilos fósiles del registro español. *Paleontología i Evolució* **20**: 93-98.
- Calderón, S. 1876. Enumeración de los vertebrados fósiles de España. *Anales de la Sociedad Española de Historia Natural* **5**: 413-420.
- Canudo, J.I., Cuenca-Bescós, G., Laplana, C., Ruiz-Omeñaca, J.I. 1997. El "Cocodrilo de Ricla" El cráneo de metriorrínquido más completo del Jurásico de España. *Cuadernos de Paleontología Aragonesa* **1**: 14-24.
- Casanovas Cladellas, M.L. & Calzada Badía, S. 1976. Un fragmento de Teleosáurido en el Dogger de Obón (Teruel). *Acta Geológica Hispánica* **XI**(3): 71-72
- Cau, A. & Fantí, F. 2011. The oldest known metriorhynchid crocodylian from the Middle Jurassic of North-eastern Italy: *Neptunidraco ammoniticus* gen. et sp. nov. *Gondwana Research* **19**(2): 550-565.
- Fernández, M. & Gasparini, Z. 2000. Salt glands in a Tithonian metriorhynchid crocodyliform and their physiological significance. *Lethaia* **33**: 269-276.
- Fernández, M. & Gasparini, Z. 2008. Salt glands in the Jurassic metriorhynchid *Geosaurus*: implications for the evolution of osmoregulation in Mesozoic marine crocodyliforms. *Naturwissenschaften* **95**: 79-84.
- Fitzinger L.J.F.J. 1843. *Systema Reptilium*. Braumüller et Seidel, Wien, 106 pp.
- Fraas, E. 1901. Die Meerkrokodile (Thalattosuchia n. g.) eine neue Sauriergruppe der Juraformation. *Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg* **57**: 409-418.
- Gasparini, Z. & Chong, G. 1977. *Metriorhynchus casamiquelai* n. sp. (Crocodylia, Thalattosuchia), a marine crocodile from the Jurassic (Callovian) of Chile, South America. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* **153**(3): 431-464.
- Gasparini, Z., Paulina-Carbajal, A. & Chong, G. 2008. Un nuevo espécimen de cocodrilo marino del Jurásico Medio del norte de Chile: revalidación de *Metriorhynchus westermanni* (Crocodyliformes: Metriorhynchidae). *Revista Geológica de Chile* **35**(2): 335-346.
- Gea G.A., Buscalioni, A.D., Aguado, R., Ruiz-Ortiz, P.A. 2001. Restos fósiles de un cocodrilo marino en el Berriasiense inferior de la Unidad intermedia del Cárceles-Carluco. Cordilleras Béticas. Sur de Bedmar (Jaén). *Geo-Temas* **3**(2): 201-203.
- Grange, D.R. & Benton, M.J. 1998. Kimmeridgian metriorhynchid crocodiles from England. *Palaeontology* **39**(2): 497-514.
- Latorre-Macarrón, P., Sanz-Pérez, E., Hernández-Medrano, N. & Pascual-Arribas, C. 2005. Primer resto de reptil marino en el Jurásico del sector occidental de la rama aragonesa de la Cordillera Ibérica (Ólvega, Soria). *Celtiberia* **55**(99): 443-448.
- Martill, D.M. 1986. The diet of *Metriorhynchus*, a Mesozoic marine crocodile. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte* **10**: 621-625.
- Martínez, R.D., García-Ramos, J.C. & Ibáñez Sarmiento, I. 1995. El primer Crocodylia (Mesosuchia: Teleosauridae) del Jurásico Superior de Asturias, España. *Naturalia patagónica. Ciencias de la Tierra* **3**: 93-95.
- Mueller-Töwe, I.J. 2006. Anatomy, phylogeny, and palaeoecology of the basal thalattosuchians (Mesoeucrocodylia) from the Liassic of Central Europe. Tesis Doctoral, Chemie, Pharmazie und Geowissenschaften der Johannes Gutenberg, Universität Mainz, 422 pp. (inédito)
- Ramajo, J. 2006. Evolución Sedimentaria del Calloviense-Oxfordiense en el Sector Central de la Cordillera Ibérica (Rama Aragonesa). Tesis Doctoral, *Facultad de Ciencias, Universidad de Zaragoza*, 427 pp. (inédito)

- Ruiz-Omeñaca, J.I., García-Ramos, J.C., Piñuela, L., Bardet, N., Bermúdez-Rochas, D.D. Canudo, J.I. & Pereda-Suberbiola, X. 2006. Restos directos de vertebrados del Jurásico de Asturias. En: *XXII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. León. Libro de resúmenes* (Fernández-Martínez, E., Ed.). Secretariado de Publicaciones, Universidad de León, León, 171-173.
- Ruiz-Omeñaca, J.I., Piñuela, L., García-Ramos, J.C., Bardet, N. & Pereda-Suberbiola, X. 2007. Dientes de reptiles marinos (Plesiosauroidea y Thalattosuchia) del Jurásico Superior de Asturias. En: *XXIII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología. Caravaca de la Cruz, 3-6 de octubre de 2007. Libro de resúmenes* (J.C. Braga, A. Checa & M. Company, Eds.). IGME y Universidad de Granada, Granada, 204-205.
- Ruiz-Omeñaca, J.I., Piñuela, L., García-Ramos, J.C. 2010. *Dakosaurus* sp. (Thalattosuchia: Metriorhynchidae) en el Kimmeridgiense de Colunga (Asturias). En: *Comunicaciones del V Congreso del Jurásico de España. Museo del Jurásico de Asturias (MUJA), Colunga, 8-11 de septiembre de 2010* (J.I. Ruiz-Omeñaca, L. Piñuela & J.C. García-Ramos, Eds.). Museo del Jurásico de Asturias, Colunga, 3-9.
- Schulz, G. 1858. Descripción geológica de Asturias (Descripción geológica de la Provincia de Oviedo). Imprenta y Librería de Don José González, Madrid, 1-138.
- Vidal, I.M. 1915a. Nota Geológica y Paleontológica sobre Jurásico superior de la provincia de Lérida. I: Geología. *Boletín del Instituto Geológico de España* **36**: 5-19.
- Vidal, I.M. 1915b. Nota Geológica y Paleontológica sobre Jurásico superior de la provincia de Lérida. II: Paleontología. *Boletín del Instituto Geológico de España* **36**: 33-55.
- Vignaud, P. 1995. Les Thalattosuchia, crocodiles marins du Mesozoïque: systématique phylogénétique, paléoécologie, biochronologie et implications paléogéographiques. Tesis Doctoral, Université de Poitiers, 271 pp. (inérita).
- Wilkinson, L.E., Young, M.T. & Benton, M.J. 2008. A new Metriorhynchid crocodylian (Mesoeucrocodylia: Thalattosuchia) from the Kimmeridgian (Upper Jurassic) of Wiltshire, UK. *Palaeontology* **51**(6): 1307-1333.
- Yagüe, P., Ortega, F., Noè, L., Gasulla, J.M. & García, M.D. 2003. Reptiles marinos (Plesiosauria) del Aptiense inferior de Morella (Castellón). *Ciencias de la Tierra* **26**: 399-404.
- Young, M.T. & Andrade, M.B. 2009. What is *Geosaurus*? Redescription of *Geosaurus giganteus* (Thalattosuchia: Metriorhynchidae) from the Upper Jurassic of Bayern, Germany. *Zoological Journal of the Linnean Society* **157**: 551-585.
- Young, M.T., Brusatte, S.L., Ruta, M. & Andrade, M.B. 2010. The evolution of Metriorhynchoidea (mesoeucrocodylia, thalattosuchia): an integrated approach using geometric morphometrics, analysis of disparity, and biomechanics. *Zoological Journal of the Linnean Society* **158**: 801-859.