

## Primera cita de cocodrilos zifodontos en el Cenozoico de Asturias: Royo Gómez y los supuestos dientes de dinosaurio del Eoceno de Llamaquique

*First mention of ziphodont crocodyliforms in the Cenozoic of Asturias: Royo Gómez and the supposed dinosaur teeth from the Eocene of Llamaquique*

X. Pereda Suberbiola<sup>1</sup>, J.I. Ruiz-Omeñaca<sup>2,3</sup>, A. Pérez-García<sup>4</sup>, B. Sánchez-Chillón<sup>5</sup>, F. Ortega<sup>6</sup>

### RESUMEN

En 1928, José Royo Gómez informó del hallazgo de “dos dientes idénticos a los de los Dinosaurios terópodos del Secundario” en el Eoceno de Llamaquique (Cuenca de Oviedo, Asturias). Royo Gómez era consciente del interés de este descubrimiento, “*pues serían los restos más modernos que se conocerían de estos gigantes reptiles*”. Según la documentación conservada en el Archivo del Museo Nacional de Ciencias Naturales en Madrid, hasta ahora inédita, Royo Gómez fotografió en abril de 1932 cinco dientes de Llamaquique que él consideraba pertenecientes a terópodos. Este material se encuentra actualmente en paradero desconocido. No obstante, la revisión de la colección paleontológica de Llamaquique en el mencionado museo ha permitido recuperar un diente comprimido labiolingualmente y provisto de carenas denticuladas (condición zifodonta). Se descarta que el diente pertenezca a un terópodo, asignándose a un Mesoeucrocodylia indeterminado. Se trata de la primera mención del hallazgo de cocodrilos zifodontos en el Paleógeno de Asturias.

**Palabras clave:** Royo Gómez, dientes, Crocodyliformes, Eoceno, Cuenca de Oviedo.

### ABSTRACT

In 1928, José Royo Gómez mentioned the find of “two teeth similar to those of theropod dinosaurs from the Secondary” in the Eocene of Llamaquique (Oviedo Basin, Asturias). Royo Gómez was aware of the interest of the discovery, “*because they would be the youngest remains found of these gigantic reptiles*”. According to the hitherto unpublished documents preserved in the Archives of the Museo Nacional de Ciencias Naturales in Madrid, Royo Gómez photographed five teeth from Llamaquique in April 1932, which he regarded as belonging to theropods. The whereabouts of this material is currently unknown. However, the revision of the Llamaquique collection in the above mentioned museum has allowed to recover one labiolingually compressed and serrated tooth (ziphodont condition). We reject here that the tooth belongs to a theropod, and we assign it to a Mesoeucrocodylia indet. This is the first mention of the discovery of ziphodont crocodyliforms in the Paleogene of Asturias.

**Keywords:** Royo Gómez, teeth, Crocodyliformes, Eocene, Oviedo Basin.

<sup>1</sup> Universidad del País Vasco/EHU, Facultad de Ciencia y Tecnología, Departamento de Estratigrafía y Paleontología, Apartado 644, 48080 Bilbao. Email: xabier.pereda@ehu.es

<sup>2</sup> Museo del Jurásico de Asturias (MUJA), 33328 Colunga, y Departamento de Geología de la Universidad de Oviedo, c/ Jesús Arias de Velasco s/n, 33005 Oviedo.

<sup>3</sup> Grupo Aragosaurus-IUCA, Universidad de Zaragoza, Departamento de Ciencias de la Tierra, Área de Paleontología, c/ Pedro Cerbuna, 12, 50009 Zaragoza. Email: jigrui@unizar.es

<sup>4</sup> Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias Geológicas, Universidad Complutense de Madrid, c/ José Antonio Novais, 2, 28040 Ciudad Universitaria, Madrid. Email: paleontologo@gmail.com

<sup>5</sup> Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, c/ José Gutiérrez Abascal, 2, 28006 Madrid. Email: mcncs2b@mncn.csic.es

<sup>6</sup> Grupo de Biología, Facultad de Ciencias, UNED, c/ Senda del Rey, 9, 28040 Madrid. Email: fortega@ccia.uned.es

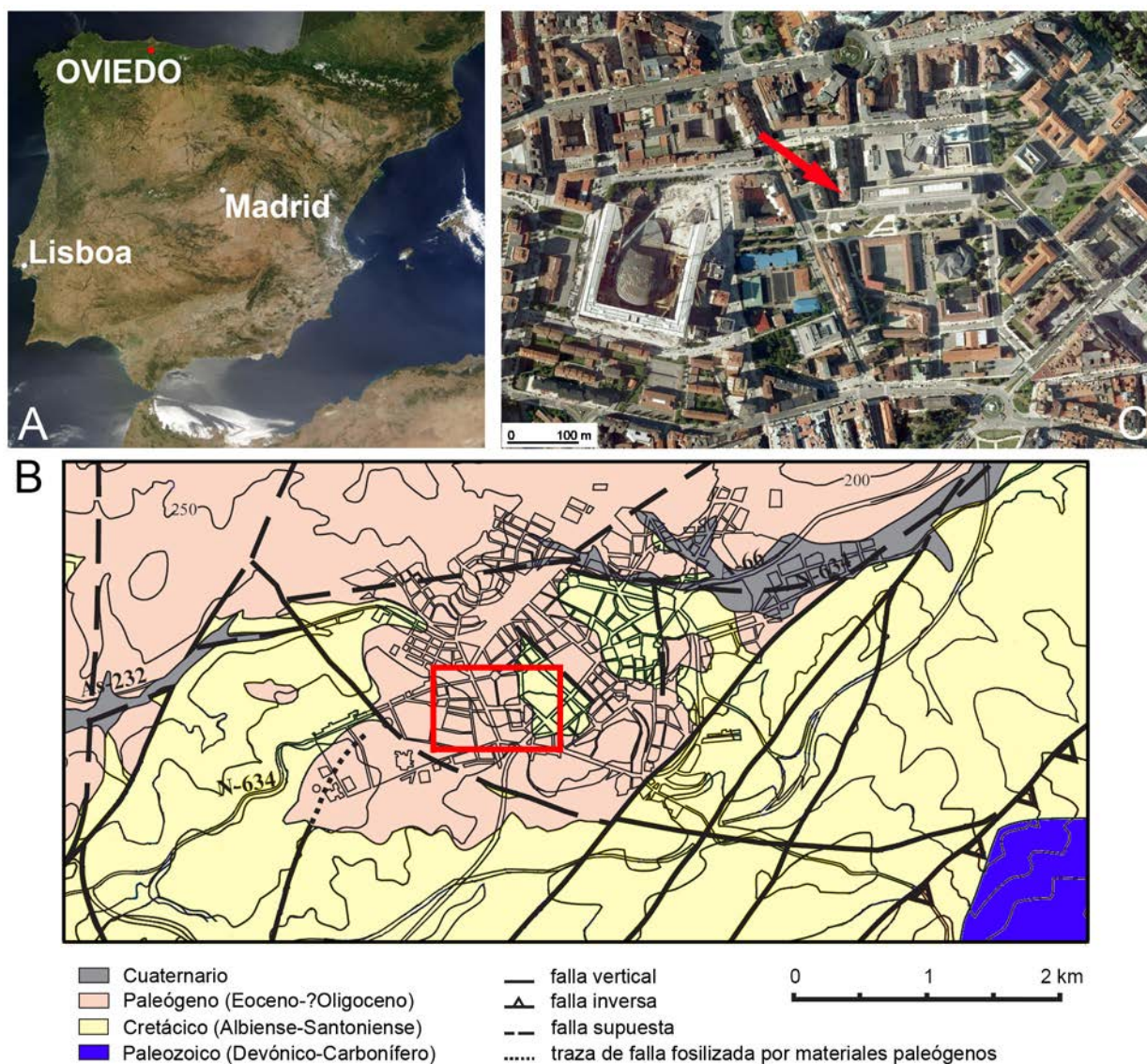


Figura 1.—Mapa de localización del yacimiento de Llamaquique en la Cuenca de Oviedo (Asturias). A. Situación de Oviedo en la Península Ibérica (fotografía satélite de la NASA). B. Mapa geológico simplificado de los alrededores de Oviedo (modificado de Bernárdez, 2005: fig. 1). El recuadro marca la zona de la fotografía C. C. Fotografía aérea de la zona donde se encontraba el yacimiento (imagen de Google Maps). La flecha indica la posible ubicación de la cantera de yeso de Llamaquique, según Truyols y García-Ramos (1991-1992: p. 92 y fig. 2).

## Introducción

El naturalista castellonense José Royo Gómez (1895-1961) es una de las figuras más importantes de la Geología y Paleontología españolas de la primera mitad del siglo XX. Miembro destacado de la escuela madrileña de Geología, las principales aportaciones de Royo Gómez trataron del estudio del Terciario continental de la Península Ibérica (Diéguez *et al.*, 2004). Asimismo, Royo Gómez fue el

primer paleontólogo en España que desarrolló un proyecto de investigación sobre los dinosaurios, aunque su labor apenas tuvo continuidad tras la Guerra Civil (Sanz, 1996; Pereda Suberbiola & Ruiz-Omeñaca, 2005; Pérez García *et al.*, 2009).

El trabajo de Royo Gómez sobre los dinosaurios ibéricos se tradujo en una docena de artículos y comunicaciones publicados entre 1918 y 1928 (véase Sos Baynat, 1962; Diéguez *et al.*, 2004). Aunque sus labores se centraron principalmente en

los yacimientos del Cretácico Inferior (facies Weald) del Levante, Royo Gómez también se interesó en el descubrimiento de restos fósiles de dinosaurios en otras regiones de la Península Ibérica. Un ejemplo de ello es la descripción de lo que consideró eran dientes de dinosaurios terópodos en el yacimiento asturiano de Llamaquique, en la Cuenca de Oviedo (Royo Gómez, 1928).

El objetivo de este trabajo es dar a conocer un aspecto poco conocido de la investigación de Royo Gómez y discutir las afinidades de los supuestos dinosaurios de Llamaquique, utilizando para ello el material fósil conservado actualmente en la Colección de Paleontología de Vertebrados del Museo Nacional de Ciencias Naturales (MNCN), en Madrid, y la documentación disponible en el Archivo de esta misma institución (AMNCN-CSIC), que incluye documentos manuscritos y fotografías de José Royo Gómez (véase Anexo 1).

Abreviaturas institucionales: AMNCN-CSIC, Archivo del Museo Nacional de Ciencias Naturales - Consejo Superior de Investigaciones Científicas, Madrid; IPS, Institut Català de Paleontologia, Sabadell; MNCN, Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid; STUS, Sala de las Tortugas, Universidad de Salamanca.

## Contextos geológico y paleontológico

El yacimiento asturiano de Llamaquique, en la Cuenca de Oviedo (Fig. 1), estaba ubicado en una antigua cantera de yesos, ya explotados desde al menos el siglo XVI (Gutiérrez Claverol, 2010). En 1858, el geólogo de origen alemán Wilhelm “Guillermo” Schulz fue el primero en sospechar que los yesos de Llamaquique podían ser paleógenos (Schulz, 1858), una opinión posteriormente defendida por el geólogo francés Charles Barrois (1878). Los primeros fósiles de vertebrados fueron descubiertos por el ingeniero de minas Celso Arango en las canteras de yeso del Sr. Díaz Rato (Gutiérrez Claverol, 2010). Estos hallazgos se dieron a conocer en 1926 por José Ramón González Regueral y Joaquín Gómez de Llarena, geólogos y catedráticos del Instituto Jovellanos de Gijón, quienes describieron restos craneales y postcraneales de un mamífero perisodáctilo (González Regueral & Gómez de Llarena, 1926). Este descubrimiento confirmaba de manera definitiva la edad cenozoica de la serie continental de la Cuenca de Oviedo (González Regueral & Gómez de Llarena, 1926; Truyols *et al.*, 1991).

En la década de 1920 la cantera de Llamaquique estaba situada en el extrarradio de la ciudad de

Oviedo. Posteriormente, y como consecuencia del crecimiento del casco urbano de la ciudad, quedó integrada dentro del mismo. La cantera fue abandonada y en la actualidad está cegada, por lo que resulta difícil localizar topográficamente el lugar preciso donde se efectuaron los hallazgos de restos fósiles de vertebrados. Según Truyols & García-Ramos (1991-1992: p. 92, fig. 2), la cantera de yeso de Llamaquique estaba probablemente ubicada en el cruce entre las calles Menéndez Pidal y Coronel Aranda (Fig. 1C).

La capa fosilífera correspondía a margas blanco-verdosas con yesos que estaban localizadas inmediatamente por encima de los tramos basales de la cantera. Los fósiles de vertebrados aparecieron en un nivel compacto de yeso alabastro de 4 a 5 metros de espesor, que era la capa objeto de la explotación de la cantera (González Regueral & Gómez de Llarena, 1926). Desde un punto de vista estratigráfico, el yacimiento estaría situado dentro del conjunto litológico inferior de la Cuenca de Oviedo (Truyols & García-Ramos, 1991-1992). Estos materiales, compuestos por calizas y margas, se consideran propios de un régimen típicamente lacustre, como demuestra la presencia de gasterópodos dulceacuícolas (Gómez de Llarena, 1927) y de carófitas (Ramírez del Pozo en I.G.M.E., 1973; Martín-Closas, 1991-1992). El reducido espesor de las calizas sugiere un área lacustre somera en la que, debido a la presencia de yesos, se han inferido cambios en el grado de salinidad de las aguas (Truyols & García-Ramos, 1991-1992). Los materiales cenozoicos de la Cuenca de Oviedo se depositaron en una cuenca endorreica situada en un área deprimida bajo un ambiente semiárido sujeto a condiciones de evaporación estacional (Truyols & García-Ramos, 1991-1992).

En Llamaquique se han descrito hasta la fecha restos fósiles de mamíferos y reptiles (Tabla 1) (véase una historia del yacimiento y referencias en Truyols & García-Ramos, 1991-1992; Gutiérrez Claverol & Torres Alonso, 1995). Los mamíferos están principalmente representados por cuatro taxones de perisodáctilos ecuoideos, incluyendo dos nuevos géneros y tres nuevas especies definidos en el yacimiento (Casanovas-Cladellas & Santafé-Llopis, 1987, 1989, 1991-1992). El único artiodáctilo es un haplobunodóntido indeterminado (Moyà-Solà, 1991-1992). No puede confirmarse de momento la presencia de otros taxones de mamíferos previamente citados, como carnívoros, marsupiales o roedores (documentación de J. Royo Gómez en

Tabla 1.—Lista faunística de los vertebrados descritos en el nivel yesífero de la cantera de Llamaquique (MP 16-17, transición Eoceno Medio-Superior; Badiola & Cuesta, 2008), Cuenca de Oviedo. Según Antunes *et al.* (1997)

---

Perissodactyla

*Cantabrotherium truyolsi* Casanovas-Cladellas & Santafé-Llopis, 1987

*Franzenium tetradactylum* Casanovas-Cladellas & Santafé-Llopis, 1989\*

*Palaeotherium llamaquiquense* Casanovas-Cladellas & Santafé-Llopis, 1991-1992\*\*

*Paranchilophus remyi* Casanovas-Cladellas & Santafé-Llopis, 1989

Artiodactyla

Haplobunodontidae indet. (Moyà-Solà, 1991-1992)

Chelonia

*Asturichelys multicostatus* Bergounioux, 1957

Crocodyliformes

Mesoeucrocodylia indet. (este trabajo; véase Royo Gómez, 1928)

---

\* Corresponde al *Palaeotherium curtum* de Royo Gómez in Gómez de Llarena (1928).

\*\* Corresponde al *Palaeotherium magnum* de Royo Gómez (1927b).

Nota. Al estar el material en paradero desconocido y al no haberse publicado descripciones ni figuras, no puede confirmarse la presencia en Llamaquique de los siguientes taxones (mencionados por Golpe-Posse, 1971: p. 112; véase Casanovas-Cladellas *et al.*, 1991-1992): los perisodáctilos *Palaeotherium* sp. y *Plagiolophus annectens*, el artiodáctilo *Haplomeryx* sp. y un marsupial indeterminado. Tampoco puede confirmarse la presencia del carnívoro *Cynodictis* sp. (mencionado por Gómez de Llarena, 1928: p. 257 y Royo Gómez en ACN 4607; véase la Fig. 3) y de un roedor indeterminado (mencionado por Gómez de Llarena, 1928: p. 258; véase Julivert & Truyols, 1969: p. 23). La atribución de material de artiodáctilo a *Dichobune* sp. (Golpe-Posse, 1971) ha sido posteriormente refutada (Checa & Casanovas, 1990).

AMNCN-CSIC, véase Fig. 3; Gómez de Llarena, 1928; Julivert & Truyols, 1969; Golpe-Posse, 1971, 1972), ya que no existen descripciones ni figuraciones y se desconoce el paradero actual de sus fósiles (Checa & Casanovas, 1990; Casanovas-Cladellas & Santafé-Llopis, 1991-1992; Antunes *et al.*, 1997) (Anexo 1). Al contrario de lo que ocurre con los mamíferos, los reptiles apenas han sido objeto de estudio. Hasta ahora, los quelonios están representados por una única especie, a la que se ha atribuido un único ejemplar (Bergounioux, 1957; Jiménez Fuentes, 1977; Jiménez Fuentes *et al.*, 1991-1992). Sin embargo, en Llamaquique se recolectaron más fósiles de quelonios, actualmente en estudio, además de dientes de cocodrilos, que permanecían hasta ahora inéditos.

Se considera que el yacimiento de Llamaquique pertenece a la unidad biocronológica MP 16-17, de edad Eoceno Medio-Superior (Casanovas-Cladellas *et al.*, 1991-1992; Antunes *et al.*, 1997; Badiola & Cuesta, 2008). La cita de Royo Gómez es la única de fósiles de arcosaurios descubiertos en el yacimiento.

La colección paleontológica de Llamaquique conservada en el Museo Nacional de Ciencias Naturales consiste en más de 300 piezas sigladas, incluyendo los holotipos de los taxones de perisodáctilos

definidos en el yacimiento (MNCN 8638-8652, 37261-37513, 49659-49663, 53043-53079, 63205), así como el del quelonio, actualmente en préstamo en la Sala de las Tortugas de la Universidad de Salamanca (STUS 9562). Además, algunas réplicas de fósiles de mamíferos perisodáctilos están depositadas en el Institut Català de Paleontologia en Sabadell (IPS 14882, 16249-16253).

### Royo Gómez y el yacimiento de Llamaquique

Royo Gómez visitó la cantera de Llamaquique en verano de 1926 (Royo Gómez, 1927b) (Fig. 2). Los fósiles recolectados en el yacimiento le fueron cedidos para su estudio (Royo Gómez, 1927b; ACN0239/005 en Anexo 1). En 1927, la Junta para Ampliación de Estudios e Investigaciones Científicas (J.A.E.) le concedió la financiación para visitar colecciones paleontológicas europeas con el fin de realizar estudios comparativos entre las faunas de moluscos miocenos y de vertebrados “wealdicos” allí depositadas con las halladas en la Península Ibérica. Viajó, durante mayo y junio, a Francia e Inglaterra (Royo Gómez, 1927c). No obstante, antes de realizar este viaje, Royo Gómez analizó el material

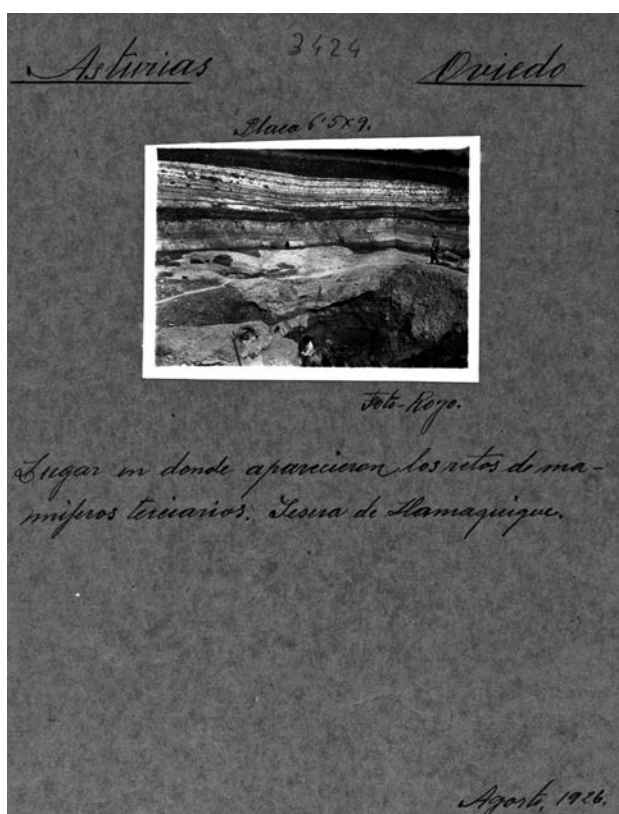


Figura 2.—Fotografía ACN 4657. “Asturias. Oviedo. Lugar donde aparecieron los restos de mamíferos terciarios. Yesera de Llamaquique. Agosto, 1926.” Archivo del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (AMNCN-CSIC), documentación de José Royo Gómez.

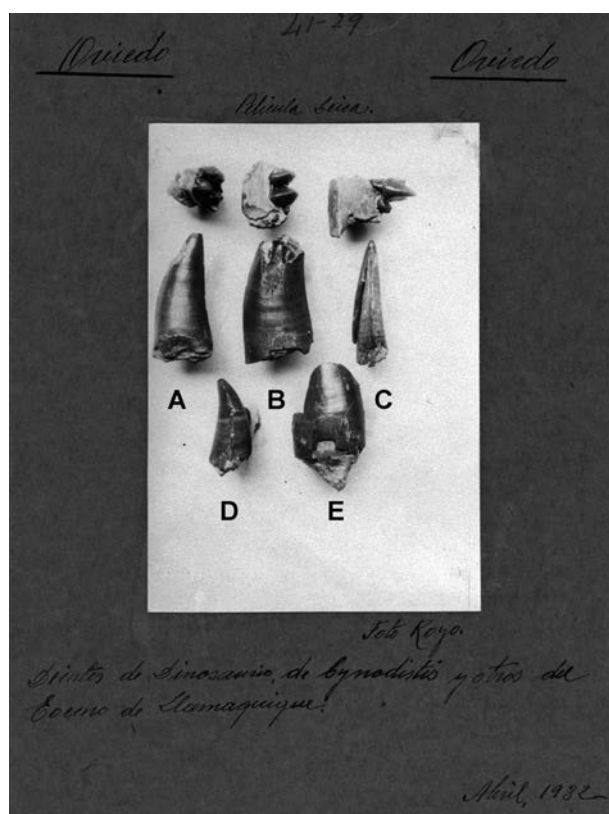


Figura 3.—Fotografía ACN 4607. “Oviedo. Dientes de dinosaurio, de *Cynodistis* (sic) y otros del Eoceno de Llamaquique. Abril, 1932.” Archivo del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (AMNCN-CSIC), documentación de José Royo Gómez. A, B y E en vista labial o lingual, C y D en vista mesial o distal. Sin escala.

encontrado en Llamaquique, determinando únicamente la presencia del perisodáctilo *Palaeotherium magnum* Cuvier, 1804, lo que le permitió datar el yacimiento como del Eoceno Superior (Royo Gómez 1927a, 1927b). En ese momento no consiguió identificar los ejemplares que poseía pertenecientes a otros taxones.

El estudio del material de dinosaurios depositado en la Escuela de Minas de París permitió a Royo Gómez comparar dientes de terópodos descubiertos en Francia con dientes del Eoceno de Llamaquique, anotando en su cuaderno: “Dientes de terópodos del Cretácico superior francés que son diferentes de los de Llamaquique, o son más aplastados, más anchos y de punta más obtusa (sic) o de ser más estrechos son de sección más irregular y las quillas más pronunciadas” (ACN135/007/004 en Anexo 1). Royo Gómez habla de quillas, como lo hace habitualmente en la descripción de dientes de cocodrilos, refiriéndose con ello a carenas no denticuladas (Royo

Gómez, 1927c y documentos ACN135/005, ACN135/007/003, ACN135/012, ACN137/006/002, ACN137/006/003 en Anexo 1). En otros ejemplares de dientes de cocodrilos (ACN135/005 en Anexo 1) o de terópodos (ACN137/006/002 en Anexo 1) con carenas denticuladas, estas sí son descritas.

En 1928 Royo Gómez informó, en la sesión del 3 de Octubre de la Real Sociedad Española de Historia Natural, sobre los nuevos hallazgos efectuados ese verano en Llamaquique, en una excursión realizada en compañía de Gómez de Llarena. Indicó que pudo “recoger abundante material de vertebrados, entre los cuales destacan (...) dos dientes idénticos a los de los Dinosaurios terópodos del Secundario, cuya determinación, si se confirma por los estudios que va a realizar, tendrá un verdadero interés, pues serían los restos más modernos que se conocerían de estos gigantes reptiles” (Royo Gómez, 1928).

La revisión de las colecciones de Paleontología en el Museo Nacional de Ciencias Naturales ha

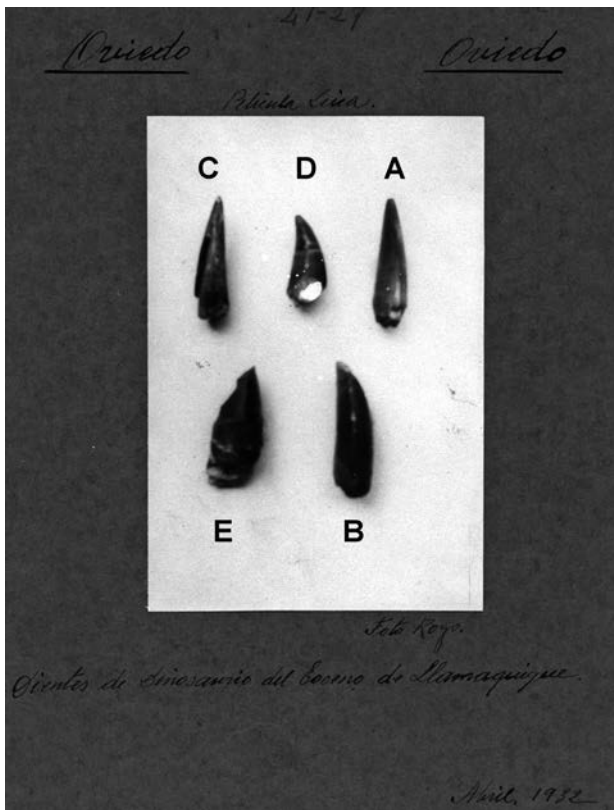


Figura 4.—Fotografía ACN 4601. “Oviedo. Dientes de dinosaurio del Eoceno de Llamaquique. Abril, 1932.” Archivo del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (AMNCN-CSIC), documentación de José Royo Gómez. Todos los dientes (A-E) en vista mesial o distal. Sin escala.

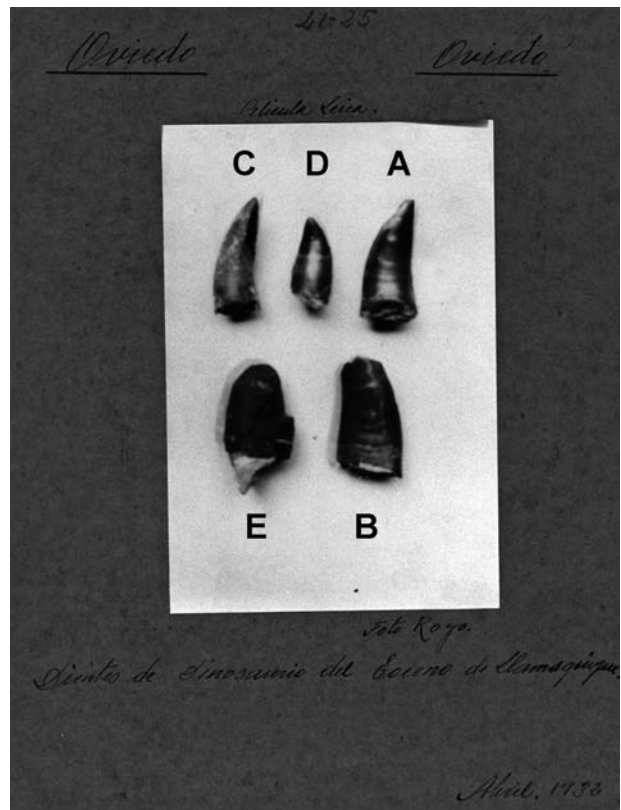


Figura 5.—Fotografía ACN 4809. “Oviedo. Dientes de Dinosaurio del Eoceno de Llamaquique. Abril, 1932.” Archivo del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid (AMNCN-CSIC), documentación de José Royo Gómez. Todos los dientes (A-E) en vista labial o lingual. Sin escala.

proporcionado un único diente de cocodrilo procedente de Llamaquique (MNCN 8647; Pereda Suberbiola *et al.*, 2010). Este diente, que es zifodonto, está incluido en la matriz, y conserva una pequeña etiqueta manuscrita de papel adherida, que menciona “Oviedo”, cuyo estilo y caligrafía corresponde a Royo Gómez. La documentación disponible en el Archivo de esta misma institución (AMNCN-CSIC) incluye igualmente varias fotografías y otros documentos inéditos de Royo Gómez sobre Llamaquique (ACN 4601, 4607, 4657 y 4809 en Anexo 1). En Abril de 1932, Royo Gómez fotografió cinco dientes de Llamaquique, que él consideraba pertenecientes a dinosaurios terópodos. Las fotografías (Figs. 3-5) muestran los dientes en diferentes vistas; algunas de ellas coinciden y permiten reconocer que se trata de los mismos ejemplares (por ejemplo, Figs. 3A y 5A, Figs. 3C y 4C). Por desgracia, este material fósil no ha podido ser localizado y se encuentra actualmente en paradero desconocido, por lo que no es posible

discutir en detalle sus afinidades. Se trata de dientes cónicos que únicamente conservan la corona. Al menos algunos de ellos son comprimidos labiolingualmente. A partir de las fotografías no es posible confirmar la presencia de dentículos en las carenas, no pudiendo efectuarse su comparación con el ejemplar MNCN 8647. Por tanto, no se puede descartar que los fósiles de cocodrilos hallados en Llamaquique correspondan a más de un taxón.

Royo Gómez tenía previsto describir el material fósil de vertebrados hallado en Llamaquique, “acompañando un trabajo geológico que sobre dicho Terciario está efectuando en colaboración con el Sr. Gómez de Larena” (Royo Gómez, 1927b). Por circunstancias que nos son desconocidas, este trabajo nunca se llegó a publicar. No obstante, las fotografías tomadas por Royo Gómez en 1932 demuestran su interés por la fauna de Llamaquique y, más particularmente, por los dientes zifodontos del yacimiento.

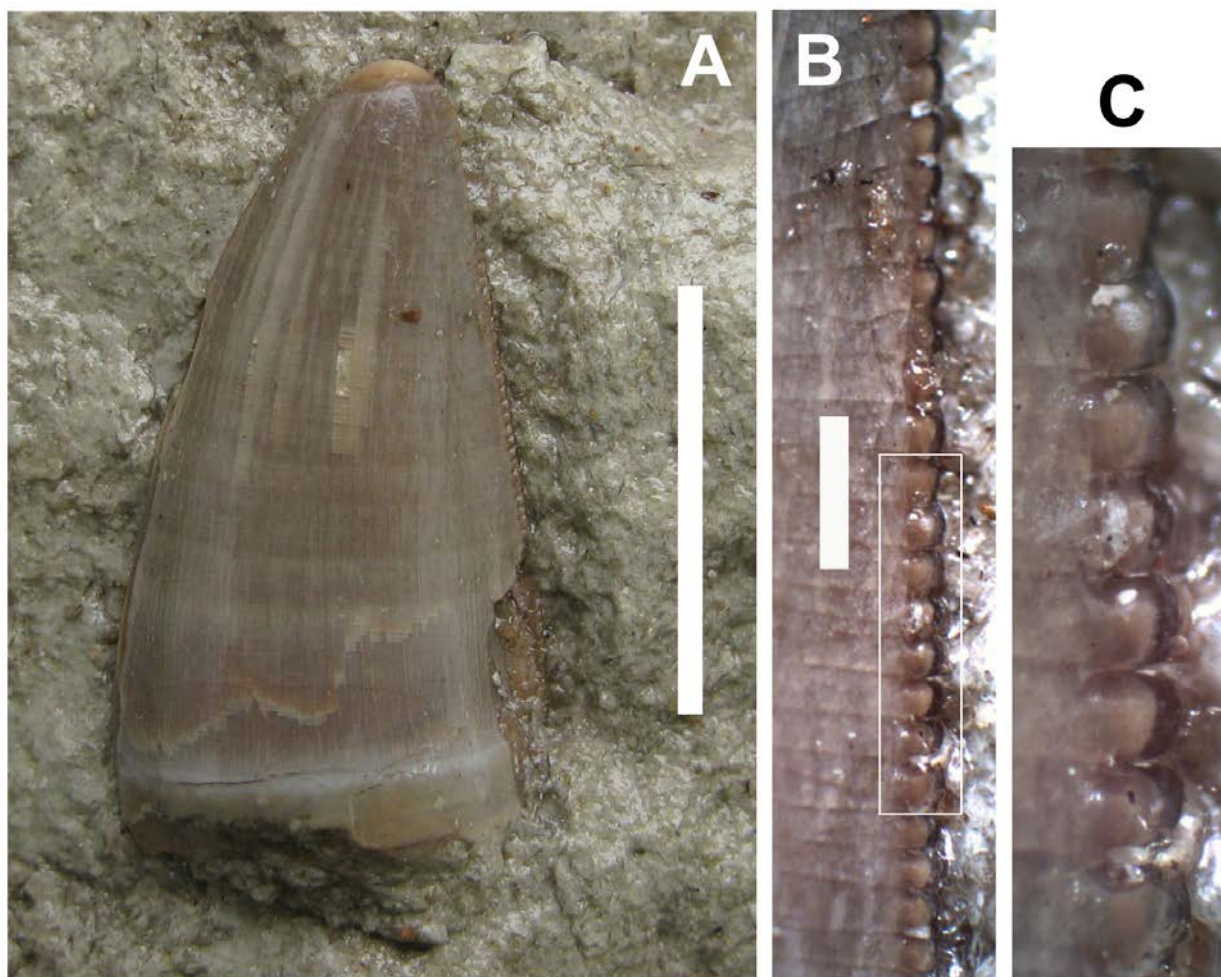


Figura 6.—Mesoeucrocodylia indet., MNCN 8647, diente de la cantera yesífera de Llamaquique (Asturias), en vista labial/lingual. A, vista general, escala 10 mm; B, denticulos del borde distal, escala 1 mm; C, detalle de los denticulos.

## Paleontología Sistemática

CROCODYLOMORPHA Walker, 1970 (*sensu* Benton & Clark, 1988)

CROCODYLIFORMES Hay, 1930 (*sensu* Benton & Clark, 1988)

MESOEUCROCODYLIA Whetstone & Whybrow, 1983 (*sensu* Benton & Clark, 1988)

Mesoeucrocodylia indet.

*Material:* MNCN 8647, un diente conservado en un bloque de matriz (Fig. 6).

*Situación geográfica y geológica:* Cantera yesífera de Llamaquique (Cuenca de Oviedo, Asturias). Paleógeno, MP 16-17, transición entre el Eoceno Medio y Superior (Antunes *et al.*, 1997; Badiola & Cuesta, 2008)

*Descripción:* MNCN 8647 es un diente cónico de pequeño tamaño: la corona tiene 18,5 mm de altura, y una sección comprimida labiolingualmente, con una longitud basal de 10 mm. El esmalte es liso y presenta fisuras longitudinales que son probablemente debidas a una alteración subaérea no prolongada antes de su enterramiento definitivo (Behrensmeyer, 1978; Metcalf, 1994). El diente se curva ligeramente hacia el borde distal, y posee carenas mesial y distal denticuladas (condición zifodonta) a lo largo del borde mesial/distal de la corona (Fig. 6A).

Los denticulos de la carena están aislados entre sí (*sensu* Legasa *et al.*, 1993) y son muy homogéneos tanto en forma como en tamaño. Estos denticulos son rectos, perpendiculares al borde mesial/distal (con forma de cincel; “chisel shaped” *sensu* Currie *et al.*, 1990) y están separados por hendiduras bien delimitadas (“interdenticle slits” *sensu* Currie *et al.*, 1990). El número de denticulos por mm (serration density [SD] de Farrow & Brinkman, 1987) es de 3,5 en la parte media de la carena distal, donde se conservan 22 denticulos en 6,3 mm (Fig. 6B).

No hay desarrollo de surcos inclinados entre los dentículos y las superficies labial/lingual del diente (“blood grooves” *sensu* Currie *et al.*, 1990).

## Discusión

El diente MNCN 8647 del Eoceno de Llamaquique (Asturias) no puede diferenciarse morfológicamente de los dientes de los cocodrilos zifodontos. El término “zifodonto” fue acuñado por Langston (1975) para designar a una serie de cocodrilos terrestres extintos, no necesariamente próximos filogenéticamente, que presentan, entre otras características, dientes cónicos comprimidos labiolingualmente y carenas provistas de dentículos. Estos zifodontos han sido descritos en la literatura como “cocodrilos con dientes de dinosaurio terópodo” (Langston, 1975). Sin embargo, la zifodoncia no constituye un patrón de dentición exclusivo de los dinosaurios carnívoros, sino que está ampliamente extendida de forma convergente en distintos linajes de arcosaurios. Particularmente, dientes zifodontos con estructura muy semejante aparecen en representantes de casi todos los grandes grupos de crocodylomorfos: esfenosquios, crocodylomorfos no mesoeucrocodylios, mesoeucrocodylios no neosquios (como los sebecosquios), neosquios no eusuquios y cocodrilos modernos eusuquios (Benton & Clark, 1988; Prasad & Lapparent de Broin, 2002; Ortega, 2004). A diferencia de los dinosaurios no avianos, algunos de estos linajes de Crocodylomorpha están presentes en el registro fósil paleógeno.

MNCN 8647 es un diente zifodonto verdadero en el sentido de Prasad & Lapparent de Broin (2002): tiene dentículos individualizados en la carena y no sólo crenulaciones en el esmalte (i.e. “falsa zifodoncia”). Los dentículos son afilados, y no tubérculos redondeados como los de la “dentición zifomorfa” (*sensu* Andrade & Bertini, 2008).

Al estar en matriz, no pueden observarse las vistas mesial/distal y, por lo tanto, comprobar si MNCN 8647 se curva lingualmente, como sería de esperar en un diente de cocodrilo y no en un diente de dinosaurio terópodo (Sander, 1997). No obstante, en los dientes fotografiados por Royo Gómez (Figs. 3C, 3D, 4A-E) se observa una curvatura hacia el lado lingual, lo que confirma que son dientes de cocodrilo y no de dinosaurio terópodo.

Además, MNCN 8647 se distingue de los terópodos Barynychinae por presentar el esmalte liso y los dentículos de la carena de tamaño relativamente

grande (véase Canudo *et al.*, 2008; Hone *et al.*, 2010 y referencias).

Las primeras evidencias de cocodrilos zifodontos en el Eoceno europeo remontan al hallazgo en el Eoceno Medio de Francia de dientes comprimidos con carenas denticuladas (Cuvier, 1824). Gray (1831) definió una nueva especie para este material: *Crocodylus rollinatti* Gray, 1831, que fue posteriormente incluida en el género *Pristichampsus* por Gervais (1853). Los criterios utilizados por este último autor para diferenciar *P. rollinatti* de otros cocodrilos eran la condición zifodonta de los dientes y la estructura procélica (superficies articulares cóncavo-convexas) de los centros vertebrales, lo que en términos modernos indica que se trata de un representante de los Eusuchia. Los pristichampsinos son formas conocidas en Eurasia y Norteamérica durante el Paleógeno, siendo *Pristichampsus* su principal representante en Europa (Berg, 1966; Rossmann, 1998). Otros cocodrilos zifodontos, en este caso no eusuquios, cuyos fósiles están presentes en numerosos yacimientos del Paleógeno europeo son los sebecosquios, aunque estos no fueron reconocidos formalmente hasta una época reciente (Berg, 1966). Incluyen formas como *Bergisuchus* en el Eoceno de Alemania (Rossmann *et al.*, 2000) e *Iberosuchus* en el Eoceno del Dominio Ibero-occitano (Ortega & Buscalioni, 1992; Ortega *et al.*, 1996; Ortega, 2004).

En la Península Ibérica, la cita pionera de cocodrilos zifodontos es la de Vilanova (1873), quien mencionó el hallazgo de un diente asignado a *Crocodylus rollinatti* en el Eoceno de Zamora, aunque sin llegar a precisar que las coronas poseían dentículos. Los primeros ejemplares de zifodontos no eusuquios no se describieron hasta un siglo más tarde en yacimientos del Eoceno de Huesca y Cataluña (Berg & Crusafont, 1970). Además de las localidades prepirenaicas, en los últimos años se ha documentado la presencia de restos craneales y postcraneales de zifodontos de tipo sebecosquio en Portugal y en varios yacimientos de la Cuenca del Duero (Antunes, 1975; Martín de Jesús *et al.*, 1987; Ortega & Buscalioni, 1992; Ortega *et al.*, 1995). Este material, y otro encontrado en yacimientos occitanos del Eoceno (Ortega *et al.*, 1996), se asigna a *Iberosuchus* o a una forma estrechamente emparentada dentro de Sebecosuchia (Ortega, 2004). Ningún resto del Paleógeno de la Península Ibérica puede ser atribuido de manera definitiva a un zifodonto eusuquio de tipo *Pristichampsus* (Ortega & Buscalioni, 1992; Ortega *et al.*, 2010).



Se desconoce la razón por la que Royo Gómez asignó los dientes de Llamaquique a dinosaurios terópodos sin tener en cuenta la posibilidad de que fueran dientes de cocodrilos, tal y como sugiere su posición estratigráfica. Es difícil pensar que no estuviera al tanto de la cita de Vilanova (1873), sobre todo teniendo en cuenta que la presencia de *C. rollinatti* en Sanzoles (Zamora) fue recogida en un trabajo de síntesis por Calderón (1876). Quizás el estudio de dientes de dinosaurios carnívoros durante sus viajes por Europa (Royo Gómez, 1927a; véase Montero, 1996; Pérez García *et al.*, 2009) le persuadió de que el material de Llamaquique no se diferenciaba básicamente de los mismos, llevándole a aceptar la idea de que los terópodos mesozoicos habían sobrevivido “*puede ser que hasta en el propio Eoceno*” (Royo Gómez, 1930). Esta situación no resulta completamente extraña y es posible que Royo Gómez conociese que el hallazgo de dientes zifodontos en el Eoceno ya había propiciado la propuesta de la coexistencia de una fauna típicamente terciaria con supuestos dinosaurios carnívoros en América del Sur (Ameghino, 1906). No será hasta finales de la década de 1930 en que estos dientes se relacionen de forma inequívoca con restos de cocodrilos (Simpson, 1937).

Prasad & Lapparent de Broin (2002) previenen de la utilización de dientes zifodontos para un reconocimiento a nivel genérico y advierten de la dificultad de distinguir entre *Pristichampsus* e *Iberosuchus* a partir de material aislado. Por una parte, no se ha descrito en detalle la dentición completa de *P. rollinatti* de Alemania. Por otra, algunos dientes asignados a *Pristichampsus* presentan dentículos con una morfología y densidad similares a los observados en los dientes de *Iberosuchus* o cf. *Iberosuchus* (Prasad & Lapparent de Broin, 2002; *contra* Antunes, 1975). La forma de los dentículos del diente de Llamaquique MNCN 8647 no difiere de la observada en dientes de *Iberosuchus* y *Pristichampsus*, y la densidad de dentículos en la parte media del borde distal de la corona (3,5 dentículos/mm) entra dentro del rango de variación de ambos géneros (2,8-6,3 dent./mm en cf. *Iberosuchus*, 2,8-8,0 dent./mm en *Pristichampsus*; Prasad & Lapparent de Broin, 2002: tabla 1). A este respecto, otros autores han mostrado que el número de dentículos por milímetro depende del tamaño del diente y puede variar dentro del mismo individuo según la posición que ocupa el diente en la fila dental (Farlow *et al.*, 1991; Legasa *et al.*, 1993; Rossman *et al.*, 2000).

En definitiva, el único diente zifodonto conocido del Eoceno de Llamaquique (Asturias) no correspondería a un dinosaurio terópodo sino a un cocodrilo zifodonto, asignándose en este trabajo a un Mesoeucrocodylia indeterminado. Por las razones indicadas anteriormente, no se descarta que el diente de Asturias pertenezca a un representante de los Sebecosuchia, pero el hallazgo de material diagnóstico adicional es necesario para poder confirmar esta hipótesis.

Tras la reciente descripción de un diente de tala-tosuquio en el Jurásico superior de Colunga (Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2010), ésta es la segunda cita de cocodrilos zifodontos en Asturias.

## Conclusiones

La cantera yesífera del Eoceno de Llamaquique (Cuenca de Oviedo, Asturias) ha proporcionado una fauna de vertebrados continentales compuesta por mamíferos (perisodáctilos, artiodáctilos) y reptiles (quelonios, cocodrilos), cuyos restos fósiles fueron descubiertos en la década de 1920. No obstante, hasta ahora la única cita referente a la presencia de arcosaurios correspondía al trabajo de Royo Gómez (1928), donde se menciona el hallazgo de “*dos dientes idénticos a los de los dinosaurios terópodos*”. Estos dientes presentan coronas cónicas comprimidas labiolingualmente con carenas denticuladas (condición zifodonta). La documentación conservada en el Archivo del Museo Nacional de Ciencias Naturales (AMNCN), en Madrid, indica que Royo Gómez fotografió en 1932 cinco dientes que él mismo identificó como pertenecientes a terópodos. Este material se encuentra en paradero desconocido. El único diente zifodonto de Llamaquique actualmente conocido, etiquetado por Royo Gómez y conservado en el mencionado museo (MNCN 8647), se asigna aquí a un Mesoeucrocodylia zifodonto indeterminado. Esta interpretación permite descartar la supuesta presencia de dinosaurios en el yacimiento asturiano de Llamaquique.

## AGRADECIMIENTOS

Esta investigación ha sido financiada por los proyectos CGL2007-62469/BTE, CGL2007-64061/BTE, CGL2010-16447/BTE y CGL2010-18851/BTE del Ministerio de Ciencia e Innovación (actualmente Ministerio de Economía y Competitividad, MINECO), el Protocolo CN-04-226 entre la Consejería de Cultura y Turismo del Principado de Asturias y la Universi-

dad de Oviedo (J.I.R-O), y las ayudas del Gobierno Vasco GIC07/14-361 e IT320-10 (X.P.S). Nuestro agradecimiento a Laura Celià por la información proporcionada sobre las colecciones paleontológicas del Institut Català de Paleontologia (ICP, Sabadell), a José Carlos García-Ramos (Universidad de Oviedo) y Ainara Badiola (UPV/EHU, Leioa) por sus comentarios sobre la geología y la fauna de mamíferos de Llamaquique, y a Federico Agnolin, Zulma Gasparini y Rafael Royo Torres por la revisión crítica del manuscrito.

## Referencias

- Ameghino, F. (1906). Les Formations sédimentaires du Crétacé supérieur et du Tertiaire de Patagonie. *Anales del Museo de Historia Natural de Buenos Aires*, 8: 1-568.
- Andrade, M.B. de & Bertini, R.J. (2008). Morphology of the dental carinae in *Mariliasuchus amarali* (Crocodylomorpha, Notosuchia) and the pattern of tooth serration among basal Mesoeucrocodylia. *Arquivos do Museu Nacional*, 66: 63-82.
- Antunes, M.T. (1975). *Iberosuchus*, crocodile Sébécosuchien nouveau, l'Eocène ibérique au Nord de la Chaîne centrale, et l'origine du canyon de Nazaré. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, 59: 285-330.
- Antunes, M.T.; Casanovas, M.L.; Cuesta, M.A.; Checa, L.; Santafé, J.V. & Agustí, J. (1997). Eocene mammals from Iberian Peninsula. In: *Biochron'97: Biochronologie mammalienne du Cénozoïque en Europe et domaines reliés* (Aguilar, J.-P.; Legendre, S. & Michaux, J., eds.). *Mémoires et Travaux de l'EPHE, Institut de Montpellier*, 21: 337-352.
- Badiola, A. & Cuesta, M.A. (2008). New endemic Eocene equoids from the Iberian Peninsula (Western Europe). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28: 1149-1161. doi:10.1671/0272-4634-28.4.1149
- Barrois, C. (1878). Mémoire sur le terrain crétacé du bassin d'Oviedo (Espagne). *Annales de la Société Géologique du Nord*, 10: 1-40.
- Behrensmeyer, A.K. (1978). Taphonomic and ecological information from bone weathering. *Paleobiology*, 4: 150-162.
- Benton, M.J. & 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* (Benton, M.J., ed.). Clarendon Press (The Systematics Association Special Volume, 35A), Oxford, 295-338.
- Berg, D.E. (1966). Die Krokodile, insbesondere *Asiatosuchus* und aff. *Sebecus*?, aus em Eozän von Messel bei Darmstadt/Hessen. *Abhandlungen des Hessischen Landesamtes für Bodenforschung*, 52: 1-105.
- Berg, D.E. & Crusafont, M. (1970). Note sur quelques Crocodyliens de l'Eocène prépyrénaïque. *Acta Geológica Hispánica*, 5: 54-57.
- Bergounioux, F.M. (1957). *Asturichelys multicostatus* nov. gen., nov. sp. Instituto de Geología Aplicada, Universidad de Oviedo (Monografías Geológicas, 4), Oviedo, 13 pp.
- Bernárdez, E. (2005). Discusión sobre la revisión y síntesis litoestratigráfica del sector occidental de la cuenca cretácica de Asturias. Comentario. *Trabajos de Geología, Universidad de Oviedo*, 25: 117-128.
- Calderón, S. (1876). Enumeración de los Vertebrados fósiles de España. *Anales de la Sociedad Española de Historia Natural, Memorias*, 5: 413-443.
- Canudo, J.I., Gasulla, J.M., Gómez-Fernández, D., Ortega, F., Sanz, J.L. & Yagüe, P. (2008). Primera evidencia de dientes aislados atribuidos a Spinosauridae (Theropoda) en el Aptiano inferior (Cretácico Inferior) de Europa: Formación Arcillas de Morella (España). *Ameghiniana*, 45: 649-652.
- Casanovas-Cladellas, M.L. & Santafé-Llopis, J.V. (1987). *Cantabrotherium truyolsi* nov. gen. nva. sp. (Palaeotheriidae, Perissodactyla), un exemple d'endémisme dans le Paléogène ibérique. In: *International Symposium on Mammalian Biostratigraphy and Paleogeology of the European Paleogene* (Schmidt-Kittler, M., ed.). *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen, Reihe A: Geologie und Paläontologie*, 10: 243-252.
- Casanovas-Cladellas, M.L. & Santafé-Llopis, J.V. (1989). Dos nuevos paleotéridos (Mammalia, Perissodactyla) del yacimiento eocénico de Llamaquique (Oviedo). *Trabajos de Geología, Universidad de Oviedo*, 18: 37-52.
- Casanovas-Cladellas, M.L. & Santafé-Llopis, J.V. (1991-1992). Los Paleotéridos (Perissodactyla, Mammalia) de Llamaquique (Oviedo, España). In: *El yacimiento eocénico de Llamaquique (Oviedo, España) y su contenido paleontológico* (Casanovas, M.L.; Santafé, J.V. & Truyols, J., eds.). *Boletín de Ciencias de la Naturaleza, Real Instituto de Estudios Asturianos*, 41: 101-188.
- Casanovas-Cladellas, M.L.; Jiménez Fuentes, E.; Martín-Closas, C.; Moyà Solà, S.; Santafé-Llopis, J.V. & Truyols, J. (1991-1992). Consideraciones sobre la edad del yacimiento eocénico de Llamaquique (Oviedo, España). In: *El yacimiento eocénico de Llamaquique (Oviedo, España) y su contenido paleontológico* (Casanovas, M.L.; Santafé, J.V. & Truyols, J., eds.). *Boletín de Ciencias de la Naturaleza, Real Instituto de Estudios Asturianos*, 41: 253-261.
- Checa, L. & Casanovas, M.L. (1990). El Eoceno español: los yacimientos y sus faunas. *Paleontología i Evolució*, 23: 17-39.
- Currie, P.J.; Rigby, J.K. & Sloan, R.E. (1990). Theropod teeth from the Judith River Formation of southern Alberta, Canada. In: *Dinosaur systematics. Approaches and Perspectives* (Carpenter, K. & Currie, P.J., eds.). Cambridge University Press, Cambridge, 107-125. doi:10.1017/CBO9780511608377.011
- Cuvier, G. (1804-1805). Sur les espèces d'animaux dont proviennent les os fossiles répandus dans la pierre à plâtre des environs de Paris. *Annales du Muséum National d'Histoire Naturelle*, 3 (1804): 275-303, 364-387, 442-447.
- Cuvier, G. (1824). *Recherches sur les ossements fossiles*. Nouvelle édition, tome V, partie 2. G. Dufour et d'Oragne, Paris, 547 pp.
- Diéguez, C.; Perejón, A. & Truyols, J. (coords.) (2004). *Homenaje a José Royo Gómez 1895-1961. Consell*

- Valencià de Cultura* (Monografies del Consell Valencià de Cultura, 39), Valencia, 322 pp.
- Farlow, J.O. & Brinkman, D.L. (1987). Serration coarseness and patterns of wear of theropod dinosaur teeth. In: 21st Annual Meeting, South-Central Section, Waco, Texas. *Geological Society of America, Abstracts with Programs*, 19: 151.
- Farlow, J.; Brinkman, D.L.; Abler, W.L. & Currie, P.J. (1991). Size, shape, and serration density of theropod dinosaur lateral teeth. *Modern Geology*, 16: 161-198.
- Gervais, P. (1853). Observations relatives aux reptiles fossiles de France (première partie). *Comptes Rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des Sciences*, 36: 374-377.
- Golpe-Posse, J.M. (1971). *Suiformes del Terciario español y sus yacimientos*. Tesis doctoral, Universidad de Barcelona, 558 pp. (inédita).
- Golpe-Posse, J.M. (1972). Suiformes del Terciario español y sus yacimientos. *Paleontología i Evolució*, 2: 1-197.
- Gómez de Llarena, J. (1927). Algunos datos sobre el Terciario continental de Oviedo. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 27: 219-220.
- Gómez de Llarena, J. (1928). Esquema de la cuenca terciaria de Oviedo [segunda parte]. *Revista Industrial-Minera Asturiana*, 320: 257-264.
- González Regueral, J. & Gómez de Llarena, J. (1926). Hallazgo de restos fósiles de un mamífero terciario en Oviedo. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 26: 399-406.
- Gray, J.E. (1831). *Synopsis Reptilium, or short description of the species of Reptiles. Part I: Cataphracta, Tortoises, Crocodiles and Enaliosaurians*. Treutzell, Wurst and Co., London, viii + 85 pp.
- Gutiérrez Claverol, M. (2010). Cuando Oviedo fue una charca. *La Nueva España*, Oviedo, 18 de julio de 2010, p. 7.
- Gutiérrez Claverol, M. & Torres Alonso, M. (1995). *Geología de Oviedo. Descripción. Recursos y Aplicaciones*. Ediciones Paraiso, Oviedo, 276 pp.
- Hay, O.P. (1930). *Second Bibliography and Catalogue of the Fossil Vertebrata of North America*, Vol. 2. Carnegie Institution, Washington, Publication 390, 1-1074.
- Hone, D.W.E.; Xu, W. & Wang, D.-Y. (2010). A probable baryonychine (Theropoda: Spinosauridae) tooth from the Upper Cretaceous of Henan Province, China. *Vertebrata Palasiatica*, 48: 19-26.
- I.G.M.E. (1973). *Mapa Geológico de España 1:50000*, Hoja 29, Oviedo. Memoria explicativa. 2ª serie, Servicio de Publicaciones del Ministerio de Industria, 64 pp.
- Jiménez Fuentes, E. (1977). Redescipción de *Asturichelys multicostatus* Bergounioux emend., quelonio del Ludense de Oviedo. *Studia Geologica Salmantica*, 13: 193-210.
- Jiménez Fuentes, E.; Martín de Jesús, J. & Mulas Alonso, E. (1991-1992). Sobre la tortuga Eocénica de Oviedo. In: *El yacimiento eocénico de Llamaquique (Oviedo, España) y su contenido paleontológico* (Casanovas, M.L.; Santafé, J.V. & Truyols, J., eds.). *Boletín de Ciencias de la Naturaleza, Real Instituto de Estudios Asturianos*, 41: 201-213.
- Julivert, M. & Truyols, J. (1969). Sobre la naturaleza del contacto Cretáceo-Terciario en la zona urbana de Oviedo. *Breviora Geologica Asturica*, 13: 17-24.
- Langston, W., Jr. (1975). Ziphodont crocodiles: *Pristichampsus vorax* (Troxell), new combination, from the Eocene of North America. *Fieldiana Geology*, 33 (16): 291-314.
- Legasa, O.; Buscalioni, A.D. & Gasparini, Z. (1993). The serrated teeth of *Sebecus* and the Iberoccitanian crocodile, a morphological and ultrastructural comparison. *Studia Geologica Salmantica*, 29: 127-144.
- Martín-Closas, C. (1991-1992). Las carófitas del Eoceno de Oviedo (Asturias). In: *El yacimiento eocénico de Llamaquique (Oviedo, España) y su contenido paleontológico* (Casanovas, M.L.; Santafé, J.V. & Truyols, J., eds.). *Boletín de Ciencias de la Naturaleza, Real Instituto de Estudios Asturianos*, 41: 215-241.
- Martín de Jesús, S.; Jiménez Fuentes, E.; Fincias, B.; Prado, J.M. del & Mulas Alonso, E. (1987). Los Crocodylia del Eoceno y Oligoceno de la Cuenca del Duero. Dientes y osteoderms. *Revista Española de Paleontología*, 2: 95-108.
- Metcalf, S.J. (1994). The palaeoenvironment of a new British dinosaur locality from the Lower Bathonian (Middle Jurassic). In: *Dinosaurs and other fossil reptiles from Europe*, Second Georges Cuvier Symposium, Montbéliard, France (Buffetaut, E. & Mazin, J.M., eds.). *Revue de Paléobiologie*, volume spécial 7 (correspondiente a 1993), 125-149.
- Montero, A. (1996). J. Royo Gómez y sus viajes europeos pensionado por la Junta para Ampliación de Estudios. *Geogaceta*, 19: 183-184.
- Moyà-Solà, S. (1991-1992). El artiodáctilo (Mammalia) del Eoceno de Llamaquique. In: *El yacimiento eocénico de Llamaquique (Oviedo, España) y su contenido paleontológico* (Casanovas, M.L.; Santafé, J.V. & Truyols, J., eds.). *Boletín de Ciencias de la Naturaleza, Real Instituto de Estudios Asturianos*, 41: 197-200.
- Ortega, F. (2004). *Historia evolutiva de los cocodrilos Mesoeucrocodylia*. Tesis doctoral, Universidad Autónoma de Madrid, Facultad de Ciencias, Madrid, 204 pp. (inédita).
- Ortega F. & Buscalioni, A.D. (1992). Cocodrilos fósiles de Castilla y León. In: *Vertebrados fósiles de Castilla y León* (Jiménez-Fuentes, E., coord.). Junta de Castilla y León, Museo de Salamanca, Salamanca, 59-70.
- Ortega, F.; Buscalioni, A.D. & Gasparini, Z. (1996). Reinterpretation and new denomination of *Atacisaurus crassiproratus* (Middle Eocene; Issel, France) as cf. *Iberosuchus* (Crocodylomorpha, Metasuchia). *Geobios*, 29: 353-364. doi:10.1016/S0016-6995(96)80037-4
- Ortega, F.; Buscalioni, A.D. & Jiménez-Fuentes, E. (1995). El cocodrilo de El Viso (Eoceno, Zamora): consideraciones acerca de los "zifodontos" (Metasuchia, Sebecosuchia) del Eoceno de la Cuenca del Duero. *Anuario del Instituto de Estudios Zamoranos "Florián de Ocampo"*, 1993: 601-613.
- Ortega, F.; Escaso, F. & Pérez-García, A. (2010). Mesoeucrocodylos zifodontos del Eoceno de la Península Ibérica. In: *III Congreso Ibérico de Paleontología /*

- XXVI Jornadas de Paleontología de la Sociedad Española de Paleontología. Lisboa, Portugal, 7 a 10 de Julio de 2010. *Ibérica en el centro de las relaciones atlántico-mediterráneas / A Ibéria no centro das relações atlântico-mediterrânicas. Livro de Resúmenes / Livro de Resumos* (Santos, A.; Mayoral, E.; Meléndez, G.; Silva, C.M. de & Cachão, M., eds.), Servicio de Reprografía, Universidad de Zaragoza (Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza, SEPAZ, 9), Zaragoza, 191-192.
- Pereda Suberbiola, X. & Ruiz-Omeñaca, J.I. (2005). Los primeros descubrimientos de dinosaurios en España. *Revista Española de Paleontología*, Número extraordinario 10: 15-28.
- Pereda Suberbiola, X.; Ruiz-Omeñaca, J.I.; Pérez-García, A.; Sánchez-Chillón, B. & Ortega, F. (2010). José Royo Gómez y los supuestos dientes de dinosaurio del Eoceno de Llamaquique (Asturias). In: *III Congreso Ibérico de Paleontología / XXVI Jornadas de Paleontología de la Sociedad Española de Paleontología. Lisboa, Portugal, 7 a 10 de Julio de 2010. Ibérica en el centro de las relaciones atlántico-mediterráneas / A Ibéria no centro das relações atlântico-mediterrânicas. Livro de Resúmenes / Livro de Resumos* (Santos, A.; Mayoral, E.; Meléndez, G.; Silva, C.M. de & Cachão, M., eds.). Servicio de Reprografía, Universidad de Zaragoza (Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza, SEPAZ, 9), Zaragoza, 203-204.
- Pérez García, A.; Sánchez Chillón, B. & Ortega, F. (2009). Aportaciones de José Royo y Gómez al conocimiento sobre los dinosaurios de España. In: *Actas do VII Encontro de Jovens Investigadores em Paleontologia. Torres Vedras, 7 a 10 de Maio de 2009* (Pérez García, A.; Silva, B.C.; Malafaia, E. & Escaso, F., eds). *Paleolusitana, Revista de paleontologia e paleoecologia*, 1: 339-364.
- Prasad, G.V.R. & Lapparent de Broin, F. de (2002). Late Cretaceous crocodile remains from Naskal (India): comparisons and biogeographic affinities. *Annales de Paléontologie*, 88: 19-71. doi:10.1016/S0753-3969(02)01036-4
- Rossmann, T. (1998). Studien an känozoischen Krokodilen: 2. Taxonomische Revision der Familie Pristichampsidae Efimov (Crocodilia: Eusuchia). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 210: 85-128.
- Rossmann, T.; Rauhe, M. & Ortega, F. (2000). Studies on Cenozoic crocodiles: 8. *Bergisuchus dietrichbergi* Kuhn (Sebecosuchia: Bergisuchidae n. fam.) from the Middle Eocene of Germany, some new systematic and biological conclusions. *Paläontologische Zeitschrift*, 74: 379-392.
- Royo Gómez, J. (1927a). Datos sobre el Terciario continental de Oviedo y hallazgo del *Palaeotherium magnum* (Sesión del 2 de febrero de 1927). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 27: 66.
- Royo Gómez, J. (1927b). Découvertes de restes de *Palaeotherium magnum* dans la Péninsule Ibérique (Séance du 7 février 1927). *Compte Rendu sommaire des séances de la Société Géologique de France*, 3: 25-27.
- Royo Gómez, J. (1927c). Resultados científicos obtenidos en su viaje por Inglaterra y Francia (Sesión del 6 de julio de 1927). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 27: 307-309.
- Royo Gómez, J. (1928). Nuevas investigaciones sobre el Terciario de Oviedo (Sesión del 3 de octubre de 1928). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 28: 418.
- Royo Gómez, J. (1930). Biología del *Megaterio*. *Alrededor del Mundo*, 1604: 301-302.
- Ruiz-Omeñaca, J.I.; Piñuela, L. & García-Ramos, J.C. (2010). *Dakosaurus* sp. (Thalattosuchia: Metriorhynchidae) en el Kimmeridgiense de Colunga (Asturias). In: *Comunicaciones del V Congreso del Jurásico de España. Museo del Jurásico de Asturias (MUJA)*, Colunga, 8-11 de septiembre de 2010 (Ruiz-Omeñaca, J.I.; Piñuela, L. & García-Ramos, J.C., eds.). Museo del Jurásico de Asturias, Colunga, 193-199.
- Sander, P.M. (1997). Teeth and jaws. In: *Encyclopedia of Dinosaurs* (Currie, P.J. & Padian, K., eds). Academic Press, San Diego, 717-725.
- Sanz, J.L. (1996). José Royo Gómez y los dinosaurios españoles. *Geogaceta*, 19: 167-168.
- Schulz, G. (1858). *Descripción geológica de la provincia de Oviedo (Descripción geológica de Asturias)*. Imprenta de D. José González, Madrid, 138 pp.
- Simpson, G.G. (1937). An ancient eusuchian crocodile from Patagonia. *American Museum Novitates*, 965: 1-20.
- Sos Baynat, V. (1962). José Royo Gómez (1895-1961). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Geológica)*, 60: 151-175.
- Truyols, J. & García-Ramos, J.C. (1991-1992). El Terciario de la Cuenca de Oviedo y el yacimiento de vertebrados de Llamaquique. In: *El yacimiento eocénico de Llamaquique (Oviedo, España) y su contenido paleontológico* (Casanovas, M.L.; Santafé, J.V. & Truyols, J., eds.). *Boletín de Ciencias de la Naturaleza, Real Instituto de Estudios Asturianos*, 41: 77-99.
- Truyols, J.; García Ramos J.C.; Casanovas, M.L. & Santafé, J.V. (1991). El Terciario de los alrededores de Oviedo. *Acta Geológica Hispánica*, 26: 229-233.
- Vilanova, J. (1873). Noticia sobre fósiles hallados en la provincia de Zamora. *Anales de la Sociedad Española de Historia Natural, Actas*, 2: 41-42, 47.
- Walker, A.D. (1970). A revision of the Jurassic reptile *Hallopus victor* (Marsh), with remarks on the classification of crocodiles. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B: Biological sciences*, 257: 323-72. doi:10.1098/rstb.1970.0028
- Whetstone, K.N. & Wybrow, P.J. (1983). A "cursorial" crocodylian from the Triassic of Lesotho (Basutoland), southern Africa. *Occasional Papers of the University of Kansas Museum of Natural History*, 106: 1-37.

Recibido el 21 de octubre de 2010

Acceptado el 11 de abril de 2011

Publicado online el 16 de enero de 2012