



**UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNAMA DE MÉXICO**

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA

**Terópodos pequeños provenientes de la
formación El Gallo, Cretácico Tardío,
Baja California, México.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

LIC. EN BIOLOGÍA

P R E S E N T A:

GARCÍA GIL ALEJANDRO

DIRECTORA DE TESIS:

Dra. Marisol Montellano Ballesteros

ASESORA INTERNA:

Dra. Erika Lourdes Ortiz Martínez

Proyecto Apoyado

**PAPIIT IN IN100913 - Fauna de microvertebrados de la formación
El Gallo (Cretácico Tardío, Campaniano) Baja California, México.**



**F E S
ZARAGOZA**

Ciudad de México, 2020



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

Agradecimientos

A la Universidad Nacional Autónoma de México, a la Facultad de Estudios Superiores Zaragoza y al Instituto de Geología quienes me abrieron las puertas a grandes oportunidades.

A mi directora de tesis Dra. Marisol Montellano Ballesteros y a mi asesora interna Dra. Erika Lourdes Ortiz Martínez por apoyarme en este proyecto y a mis profesores que bajo sus enseñanzas y aliento ayudaron a lograr a cumplir esta meta.

A los siguientes proyectos de investigación:

PAPIIT IN IN100913 - Fauna de microvertebrados de la formación El Gallo (Cretácico Tardío, Campaniano) Baja California, México.

PAPIIT IN103616 - Microvertebrados de la formación El Gallo y algunos aspectos paleoambientales con base en isótopos estables de C y O.

PAPIIT IN111209 -Microvertebrados cretácicos de El Rosario, Baja California, México.

Dedicatorias

Dedico este trabajo y mis años que pasé en esta maravillosa carrera de Biología principalmente a mi madre, quien ha sido mi principal motor y sustento, quien con su esfuerzo y dedicación nos ha sacado adelante pese a los problemas, corajes y todas las adversidades por las que hemos enfrentado, le agradezco tanto por todas cosas que he disfrutado, los consejos, enseñanzas, regaños y sobre todo por la oportunidad de llevar una educación desde pequeño, además de ser la primera persona que me incentivó la curiosidad por la ciencia. Con mucho cariño gracias también a mi abuelita por dedicarme tiempo y cuidado, a mi tía Marta y mi tío Josafat quien en paz descansen, con todo corazón muchas gracias por todo el apoyo que le brindaste a mi mamá, fuiste un pilar muy importante para nuestras vidas y desde luego un factor fundamental para alcanzar este logro.

A cada uno de mis maestros desde el kínder hasta la prepa y por supuesto a todos a mis maestros de la carrera de Biología de la F.E.S. Zaragoza muchas gracias en verdad, este trabajo se lo dedico principalmente a los profesores José Luis Guzmán Santiago, Jorge Antonio Valdivia Anistro, Rocío Espitia Licea, Raúl Arcos Ramos, David Nahúm Espinosa Organista, Balbina Vázquez Benítez, Juan José Rodríguez Mercado, Gabriela Selene Ortiz Burgos, Joel Romero Carmona, Luis Samuel Campos Lince, Carlos Castillejos Cruz, Dolores Alicia Escorza Carranza, Ordoñez Reséndiz María Magdalena, Pérez Malávez Carlos, Armando Cervantes Sandoval, García Santos Elvia entre muchos otros que con sus consejos, recomendaciones y correcciones supe salir adelante.

También agradezco a la Dra. María Patricia Velasco de León, a los maestros Rigoberto Rodríguez Becerra, Pedro C. Martínez Martínez y a la Dra. Erika Lourdes Ortiz Martínez quienes me abrieron las puertas al laboratorio de Paleontología de la F.E.S. Zaragoza, quienes fueron muy importantes para conseguir este gran paso.

Particularmente quiero dedicar y agradecer al profesor René Hernández Rivera y a la Dra. Marisol Montellano Ballesteros por abrirme las puertas del Instituto de Geología de la UNAM y me permitieron trabajar tanto mi servicio como hacer posible esta tesis. Estoy muy agradecido por las enseñanzas tanto técnicas como teóricas adquiridas por parte del profesor René y principalmente quiero darle las gracias al maestro Ángel Alejandro Ramírez Velasco quien fue un factor muy importante en mi desarrollo académico principalmente en el conocimiento de la anatomía de los dinosaurios. Agradezco las enseñanzas y el enorme apoyo por parte de la Dra. Marisol, gracias en verdad por la paciencia y dedicación.

También a Ricardo Servín Pichardo, Jonathan Silvino Cabrera, Oliver López Conde y María Luisa Chavarría Arellano por aportarme de su experiencia y conocimiento, gracias en verdad por todos los momentos que he vivido en el Laboratorio de Paleontología de Vertebrados del Instituto de Geología.

Dedico este logro a mis compañeros del Museo de Geología del Instituto ya que este recinto me permitió desenvolverme mejor en el ámbito de la divulgación de la paleontología, un gran abrazo a Leonardo, Lizbeth, Nicole, Lorena, Juan José, Ulises, Ana e Itzel.

Dedico esta tesis a Diana Laura Hernández Priego que ha sido parte de este viaje desde que entré a la carrera, has sido un muy buen equipo y mucho más, de verdad gracias por tu apoyo y aliento ya que pude superar varios baches que creí no poder sobrepasar, gracias en verdad por todo lo que has dedicado hacia mí.

Por último, quiero darme el reconocimiento por mi esfuerzo dedicación, plenitud y seriedad que he demostrado a lo largo de esta etapa de mi vida, ya que he conseguido muchísimos logros que no imaginé llegar a alcanzar, logrando lo que de niño había soñado, llegar a este momento ha sido muy enriquecedor y desde luego seguir avanzando en mi vida siempre.

“Al borde del caos se producen resultados imprevistos”

Ian Malcolm

ÍNDICE

RESUMEN	1
I.- INTRODUCCIÓN	3
II.- MARCO TEÓRICO	6
2.1.- Terópodos y dientes	6
2.2.- Análisis Estadísticos	8
III.- JUSTIFICACIÓN	10
IV.- OBJETIVO GENERAL	11
4.1.- Objetivo particular	11
V.- ÁREA DE ESTUDIO	12
5.1.- Marco Geológico y Estratigrafía del Área	13
VI.- MÉTODO	16
VII.- RESULTADOS	21
7.1.- Paleontología Sistemática	21
7.2.- Resultados Estadísticos	59
VIII.- DISCUSIÓN	73
8.1.-Abundancia	81
IX.- CONCLUSIONES	86
X.- BIBLIOGRAFÍA	88

Resumen

Los terópodos fueron un grupo muy diverso y extenso durante el Mesozoico. Aquéllos de tamaño relativamente pequeño están poco estudiados debido al escaso material esquelético conservado. Los dientes, aunque aislados, son más abundantes y por lo tanto son más comunes encontrarlos en el registro fósil, por lo que constituyen una evidencia muy importante para analizar su diversidad. La formación "El Gallo" aflora en las cercanías del poblado El Rosario, Baja California. Fue estudiada en la década de los 1960s y 1970s y en 2004 se reiniciaron las prospecciones en el área. Como resultado de los trabajos de recolecta y tamizado de sedimento se recuperaron 44 dientes de terópodos pequeños aislados provenientes de distintos micrositios.

El objetivo de este trabajo es la identificación de estos dientes por medio de la comparación tanto morfológica como haciendo uso de análisis multivariados para establecer una correspondencia entre los dientes de "El Gallo" y los de terópodos pequeños previamente descritos de formaciones norteamericanas del Cretácico Tardío. Los análisis multivariados llevados a cabo revelan que no es posible diferenciar agrupaciones de manera clara, no obstante, los caracteres dentales morfológicos proporcionan información útil para la agrupación, por lo anterior el material dental de "El Gallo" solo puede asignarse con confianza a tres familias: Dromaeosauridae, Troodontidae y Tyrannosauroidae; y, dos subfamilias: Saurornitholestinae y Dromaeosaurinae. Sólo dos ejemplares resultaron indeterminados.

Los dromaeosáuridos representan el grupo de terópodos más abundante en "El Gallo". En este estudio se reconoce a *Richardoestesia* como un morfotipo

dental ya que tanto la descripción y asignación de restos a este género son muy controversiales, dicho morfotipo es el segundo más abundante dentro de la muestra de “El Gallo”. Por lo tanto, la formación “El Gallo” presenta un patrón de abundancia semejante al reportado en la formación Aguja de Texas.

La presencia de Troodontidae es particular en la formación el “El Gallo” siendo un componente más septentrional y puede deberse a la posición (Costa oeste) respecto a las demás formaciones norteamericanas.

Los ejemplares identificados como Tyrannosauridae, son más pequeños, lo que sugiere dos posibilidades: 1) que correspondan a individuos juveniles; o 2) que pertenezcan a un taxón más grácil. Esta segunda hipótesis se apoya por la descripción de material poscraneal de un tiranosáurido proveniente de “El Gallo” que se ha identificado como un posible taxón grácil relacionado con taxa más derivados. Se registra un diente diminuto que probablemente corresponda a un troodontido juvenil, esto apoyado en registros de cáscaras asociadas a troodontidos anteriormente mencionadas para “El Gallo”.

El uso de técnicas multivariadas como el Análisis de Agrupamiento y el ACP permiten evaluar la similitud entre ejemplares y nos ayuda a observar las variaciones existentes en los dientes aislados, estos nos permiten reconocer la presencia de algún individuo o grupo en una zona determinada, sin embargo, las asignaciones taxonómicamente son difíciles debido al desconocimiento de la variación morfológica intraespecífica y/u ontogenética lo que puede dar paso a malinterpretaciones, aun así, la muestra de 44 ejemplares arroja información que permite sugerir la presencia de ciertos taxones y aportar conocimiento de la diversidad de la fauna continental cretácica en México.

I. Introducción

Durante el período Cretácico, el aumento en el nivel del mar provocó la existencia de un mar interior poco profundo que se extendía desde Alaska hasta el Golfo de México con 6,000 km de longitud y que dividía a Norteamérica en dos masas continentales: Appalachia al este y Laramidia al oeste (Hay *et al.*, 1993; Kauffman y Caldwell, 1993; Sampson *et al.*, 2010; Slattery *et al.*, 2013).

Las regiones emergidas de México constituían la parte más sureña de Laramidia y abarcaba lo que ahora son los estados de Coahuila, Chihuahua, Sonora y Baja California (Aguillón-Martínez, 2010; Ferrari *et al.*, 2005), dichos estados presentan hallazgos fosilíferos destacables con una gran diversidad de dinosaurios cretácicos, principalmente hadrosaurios, anquilosaurios, saurópodos, ceratópsidos y terópodos donde se incluye tiranosáuridos, ornitomímidos, dromaeosáuridos, troodontidos y aviales (Ramírez-Velasco y Hernández-Rivera, 2015).

En el Estado de Baja California aflora la formación “El Gallo” que constituye una fuente valiosa para estudiar la paleodiversidad del oeste norteamericano. La formación fue descrita informalmente por Kilmer (1963) y aflora en los alrededores de la población de El Rosario, abarcando un rango de edad de entre 74.87 ± 0.05 Ma a 73.59 ± 0.09 Ma lo que corresponde al límite Campaniano/ Maastrichtiano (Renne *et al.*, 1991).

En la década de los 50's, se realizaron múltiples exploraciones y excavaciones paleontológicas en el área de El Rosario; por ejemplo, en 1953 Durham y Peck

registraron fragmentos de dinosaurios y en 1960 Colbert documentó el primer diente de terópodo en Baja California (Hilton, 2003).

Pedro Fonseca y Mario Torres en 1967 descubrieron parte de un hadrosaurio nombrado por el Dr. Morris como *Lambeosaurus laticaudus* (Aranda, 2013) mismo que recientemente fue reasignado a *Magnapaulia laticaudus* por Prieto-Márquez *et al.* (2012). Morris (1967, 1973, 1981) documentó otros dinosaurios como anquilosaurios y terópodos.

A finales de los años 60 's y principio de la década de los 70 's se realizaron trabajos de prospección paleontológica, en el área de El Rosario, a cargo del personal del Museo de Historia Natural del Condado de Los Ángeles (LACM) California, junto con miembros de la Universidad de California y del Instituto de Geología de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), con el propósito de buscar y recolectar restos de vertebrados fósiles del Cretácico Tardío.

Actualmente, parte del material se encuentra depositado en el Museo de Historia Natural del Condado de Los Ángeles y otra parte en la Colección Nacional de Paleontología del Instituto de Geología de la UNAM (Nydam, 1999; Montellano-Ballesteros, 2015).

En el año 2004 se retomaron las exploraciones en la formación "El Gallo" bajo la dirección de los Dres. Montellano Ballesteros y Wilson, con el objetivo de recolectar principalmente material de microvertebrados como anfibios, lagartijas, mamíferos y dinosaurios pequeños.

A la fecha, se han logrado identificar varios taxa entre los que destacan restos de Chondrichthyes del género *Ptychotrygon*, osteoíctios de la familia Lepisosteidae, anfibios de la familia Albanerpetontidae, escamosos como *Dicothodon bajaensis*, tortugas como *Naomichelys speciosa*, *Compsemys victa*, *Basilemys* sp., Trionychidae indet y cf. Chelydridae, cocodrilos de la familia Atoposauridae. Además de restos asignados a los géneros *Leidyosuchus* y *Brachychampsa*, así como el cráneo y mandíbula de un mamífero multituberculado del género *Cimolodon* (Wilson *et al.*, 2011; García-Alcántara, 2016; Romo de Vivar *et al.*, 2016; Chavarría-Arellano *et al.*, 2018, López-Conde *et al.*, 2019; Montellano-Ballesteros *et al.*, 2019).

También se han reportado restos de diferentes grupos de dinosaurios: tiranosáuridos, dientes aislados del pico de pato *Magnapaulia laticaudus*, así como de terópodos asignados a *Troodon* sp., *Saurornitholestes* sp., *Richardoestesia gilmorei* y *Dromaeosaurus* sp. (Rodríguez-de la Rosa y Aranda-Manteca, 1999; Romo de Vivar, 2011; Peacock *et al.*, 2012; Romo de Vivar *et al.*, 2016; García-Alcántara, 2016).

II. Marco Teórico

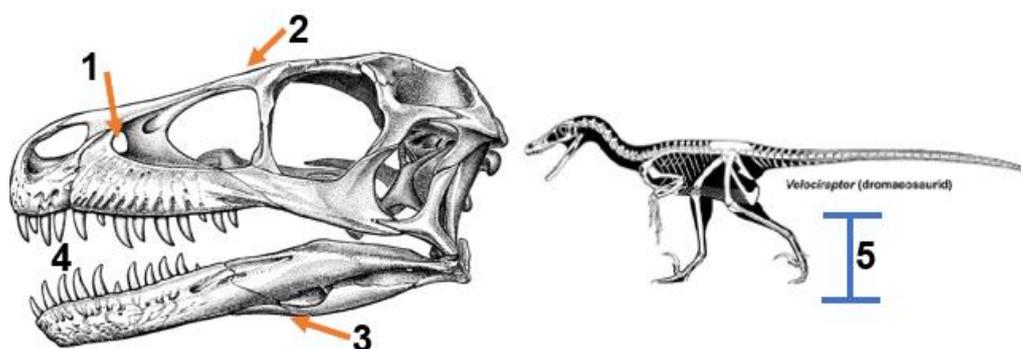
Terópodos y dientes

Uno de los grupos de dinosaurios más sobresalientes dentro del registro fósil es el de los terópodos (Theropoda, del griego Therion = bestia - Podos = pie: pie de bestia). Estos dinosaurios cosmopolitas tuvieron una larga historia evolutiva que se remonta al Triásico Tardío (Fastovsky *et al.*, 2009), un grupo sumamente diverso durante el Mesozoico y abundante en el Cretácico, representa el 50% de las familias reconocidas de dinosaurios y el 40% de los géneros válidos (Currie, 1988; Fastovsky *et al.*, 2004).

Entre las características generales del grupo de los terópodos están la presencia de un foramen premaxilar, extensión hacia la parte dorsal del hueso lacrimal, articulación intramandibular, andar bípedo y la presencia de dientes aplanados con forma de cuchilla curvados con serraciones conocidos como dientes tipo zifodonto (Figura 1) (Currie, 1988; Brusatte, 2012; Smith y Dodson, 2003; Hendrickx *et al.*, 2015a).

Por lo general son dientes aislados los que constituye la mayor cantidad de material de terópodos recolectados. Dicha abundancia no es de sorprender ya que los dientes son órganos constituidos de tejidos mineralizados de mayor resistencia que el material esquelético y además los dinosaurios reemplazaban continuamente sus dientes a lo largo de su vida; la mayoría de estos dientes aislados carecen de raíz debido al desprendimiento del diente como consecuencia de la mordida a una presa (considerando que la fuerza tuvo que ser más que suficiente para remover y perder cualquier diente), y/o, a causa de

la reabsorción de la raíz durante el remplazo natural del diente (Ryan *et al.*, 1998), además las coronas aisladas casi siempre están asociadas al consumo de un cadáver o de la presa donde comúnmente se desprende el diente (Fiorillo y Currie, 1994; Erickson, 1996).



Características de Theropoda; **1.** Foramen premaxilar, **2.** Extensión dorsal del hueso lacrimal, **3.** Articulación intramandibular, **4.** Dientes con forma de cuchilla tipo zifodonto **5.** Andar bípedo.

Imágenes tomadas de Currie (1995) y Brusatte (2012).

Es usual encontrar dientes desprendidos en varios yacimientos fósiles; estudios recientes coinciden en que los dientes de terópodos pequeños tienen utilidad tanto taxonómica como biogeográfica (Baszio, 1997b; Larson y Currie, 2013; Williamson y Brusatte, 2014; Krumenacker *et al.*, 2016).

Currie *et al.* (1990), Fiorillo y Currie, (1994), Smith (2005) y Smith *et al.* (2005) propusieron el uso de ciertas características dentales que consideran diagnósticas para la identificación a nivel de género o especie; por ejemplo, la forma de la curvatura del diente, de los dentículos y de la base, o la altura de la corona.

Análisis estadísticos

Recientemente, los análisis morfológicos se han complementado con métodos estadísticos, principalmente utilizando análisis multivariados, los cuales derivan de técnicas numéricas empleadas en la taxonomía fenética cuya unidad de trabajo son las OTU's (Unidades Taxonómicas Operativas por sus siglas en inglés). Uno de los métodos utilizados es el Análisis de Agrupamientos (también conocido como análisis Clúster) el cual agrupa a las OTU's basándose en la afinidad o similitud entre ellas, donde cada carácter usado tiene el mismo peso durante el análisis (Sneath y Sokal, 1973).

Este método forma grupos de OTU's basados en el cálculo de similitudes utilizando coeficientes, ya sea de similitudes o disimilitudes, los cuales se eligen de acuerdo al tipo de caracteres utilizados. Los coeficientes de similitud se prefieren para datos doble estado, mientras para disimilitudes (también conocidas como distancias), están desarrollados para aplicarse a datos multiestado y a los datos cuantitativos. Posteriormente se utilizan técnicas de agrupamiento que permiten visualizar las relaciones entre las OTU's (Núñez-Colín *et al.*, 2004; Núñez-Colín y Escobedo-López, 2011).

El coeficiente de agrupamiento más utilizado es el UPGMA (media aritmética no ponderada), el cual agrupa a las OTU's mediante el promedio de los valores de los coeficientes de similitud o disimilitud (Crisci y López-Armengol, 1983).

Por otro lado, el uso del coeficiente de correlación cofenética permite dar robustez al análisis de agrupamiento ya que muestra si el análisis tuvo o no una distorsión en los datos, usualmente valores arriba de 0.8 son suficientes

para establecer que la agrupación no fue azarosa (Sneath y Sokal, 1973; Crisci y López-Armengol, 1983).

Otra técnica multivariada muy usada es el Análisis de Componentes Principales (ACP) que también permiten agrupar a las OTU's pero en este caso da peso específico a los caracteres usados a diferencia del Análisis de Agrupamiento, lo que permite explicar de mejor manera las variables involucradas en la agrupación de las OTU's (Jolliffe y Cadima, 2016).

El método de componentes principales tiene por objetivo transformar un gran conjunto de variables en un nuevo conjunto de variables más manejables denominadas componentes. El análisis parte de la reducción de la dimensión del número de variables originales, conservando la mayor parte de la información que resulta en un plano 3D.

Las componentes se caracterizan por no estar correlacionados entre sí y su información está incorporada en su varianza. Cuanto mayor sea su varianza mayor es la cantidad de información que lleva incorporada, esto se muestra en los valores propios (o eigenvalores) de cada componente, por ello es usual que los tres primeras componentes abarquen toda la información.

Cada componente resultante muestra un valor determinado a cada variable, los valores que presenten un valor absoluto más alto indicarán que esa variable es mayormente responsable del acomodo de los datos, cada signo (- / +) solo expresa orientación en el plano cartesiano donde se representa. La variación acumulada en el tercer componente debe ser de al menos 60%. Este valor

señala o establece la robustez del análisis de componentes (Fuente-Fernández, 2011).

La combinación de ambos análisis (morfológicos y estadísticos) han ayudado a comprender el panorama de diversidad y evolución de los terópodos pequeños (Larson y Currie, 2013).

III. Justificación

El registro fósil de terópodos del Cretácico Tardío es diverso en los estados norteños de México, la mayoría de los casos son restos fragmentados o dientes aislados. Los análisis morfológicos de los dientes aislados suelen ser insuficientes para distinguir taxones, dada la falta de material esquelético; por lo que surge la necesidad de utilizar métodos cuantitativos que ayuden a diferenciarlos. La identificación de los dientes aislados recolectados de la formación "El Gallo" utilizando análisis multivariados y morfológicos, llevó considerar a ambos métodos como complementarios, permitiendo, de forma preliminar, medir la diversidad de terópodos pequeños cretácicos de México.

IV. Objetivo General

Identificar y describir los dientes aislados de terópodos pequeños presentes en la formación "El Gallo". Calcular la abundancia relativa de los grupos reconocidos y contrastarla con los patrones de terópodos pequeños norteamericanos anteriormente registrados.

Objetivos particulares

- Identificar y describir los dientes aislados de terópodos pequeños, de la formación "El Gallo".
- Comparar los ejemplares de "El Gallo" con grupos previamente descritos de terópodos pequeños de otras localidades norteamericanas.
- Contrastar la abundancia relativa de terópodos pequeños de la formación "El Gallo" con patrones de abundancia norteamericanos.

V. Área de estudio

La formación “El Gallo” aflora aproximadamente a 7.5 km al poniente del poblado de El Rosario de Arriba (Figura 2, A y B), dicho poblado se localiza a 248 km al sur de Ensenada y a 61 Km de San Quintín en el estado de Baja California. La formación se extiende al oeste de El Rosario hasta encontrarse con el océano Pacífico y abarca rocas cretácicas desde el Campaniano al Maastrichtiano.

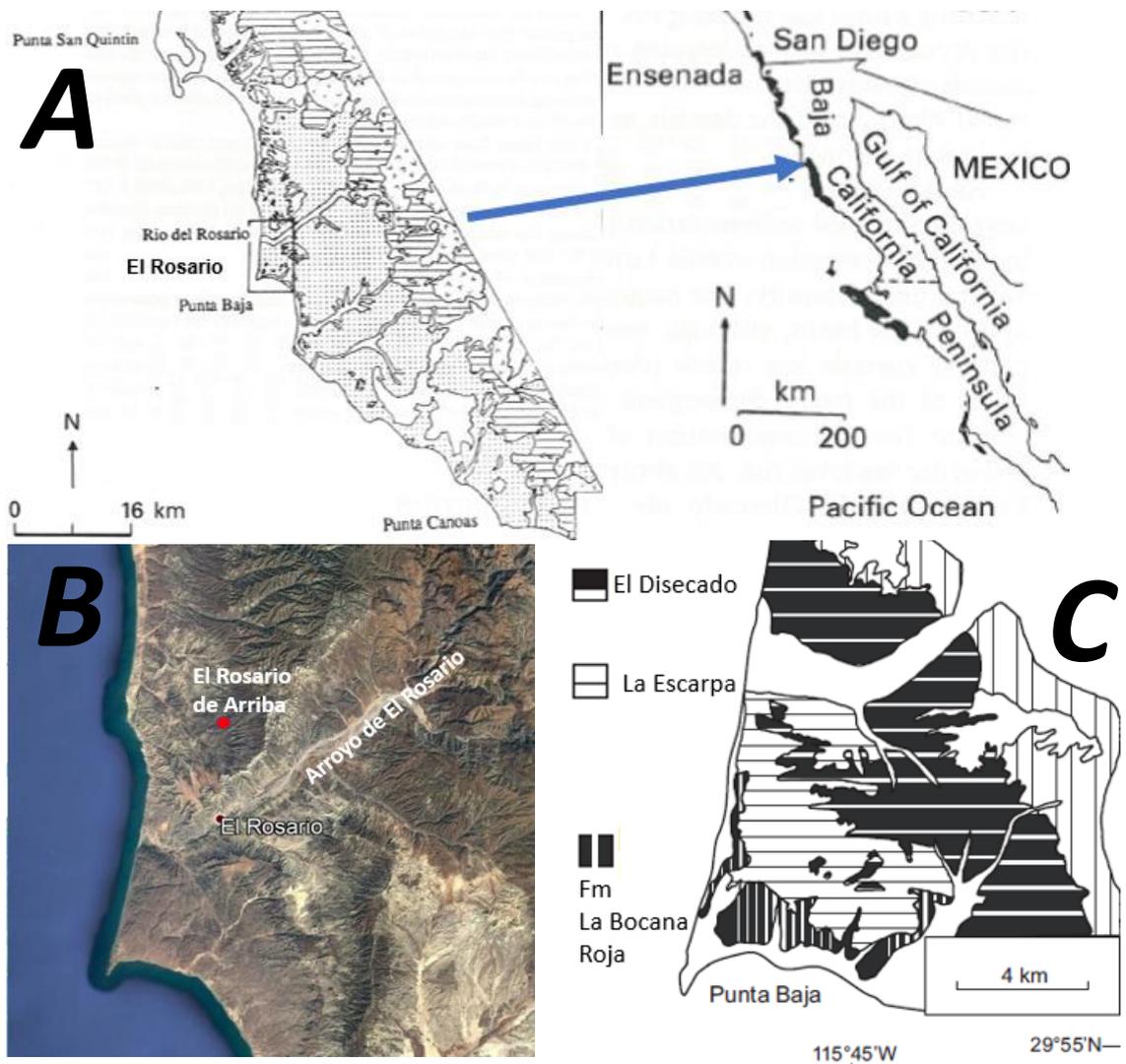


Figura 2. A). - Localización de El Rosario de Arriba, Baja California, obtenida de Fulbord y Busby (1993). B) - Vista ampliada del área de El Rosario, obtenido de Google. (Mapa de México, Google Earth). C) – Distribución de los miembros “El Disecado” y “La Escarpa” de la formación “El Gallo” tomado de Peacock *et al.* (2014).

Marco geológico

Kilmer (1963) describió de forma informal la formación “El Gallo”, la cual tiene entre 500 y 1300 metros de espesor; está caracterizada por la presencia de sedimentos no marinos, que incluyen conglomerados, areniscas masivas de color pardo, limolitas grises, lutitas y tobas, los cuales están expuestos en el flanco occidental y oriental del sinclinal del Rosario. Kilmer dividió esta formación en tres miembros La Escarpa, La Escarpa, El Disecado y El Castillo (Figuras 2C y 3).

Hacia el oeste la formación “El Gallo” descansa sobre sedimentos continentales de la Formación La Bocana Roja presentando una discordancia angular. En el noreste se intercalan con la parte superior de la Formación Punta Baja.

El miembro La Escarpa constituye la parte inferior de la formación y se encuentra mejor expuesto en los acantilados sureños de La Bocana Roja, su litología consiste en capas masivas de conglomerado alternando con arenisca, limolita, arenisca arcillosa y toba. La base de este miembro se encuentra interdigitada con la Formación Punta Baja.

El miembro El Disecado tiene cerca de 1150 m de espesor y comprende la parte central y más prominente de la formación, el mayor espesor de este miembro está expuesto al norte del Arroyo de El Rosario.

Se ha documentado que el miembro El Disecado está dominado por tres facies, la primera de ellas (La Amarilla) es una arenisca gruesa, lenticular, de estratificada cruzada, con oxidación presente y de bases erosivas y en donde es común encontrar troncos petrificados y vertebrados grandes desarticulados, reflejando flujos de alta energía. La segunda (GF) es un limo gris oscuro de 0.5 - 1 m de espesor, sin estructuras sedimentarias visibles, con gránulos de sílice moderadamente bien redondeados, aquí se presenta una fauna de microvertebrados desarticulados, además, se presenta una tercera facies correspondiente a un paleosuelo que contiene nódulos de carbonato y una estructura poco desarrollada de color moteado de Fe_2O_3 , esta facies contiene material vegetal incluyendo raíces y el fruto compuesto *Operculifructus* (Fastovsky *et al.*, 2018; Hayes *et al.*, 2018).

El miembro El Castillo es el más joven, litológicamente se caracteriza por ser un conglomerado gris bien redondeado y mal clasificado, además, presenta, areniscas de grano grueso con estratificación cruzada. Se encuentra expuesto en los acantilados del Arroyo de El Rosario (Kilmer, 1963).

Por otra parte, se ha interpretado que el ambiente de depósito de la formación “El Gallo” corresponde a un sistema fluvial (Kilmer, 1963) principalmente el miembro El Disecado como un meandro, probablemente un área de transición de aguas continentales y aguas marinas con una inestabilidad del paisaje de muy alta energía, pero con cierta estabilidad de la superficie terrestre entre canales (Renne *et al.*, 1991; Schile, 1974; Fastovsky *et al.*, 2018).

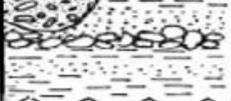
Edad		Unidad	Columna Estratigráfica	Espesor (Metros)	Litología	
Cretácico Superior	Maastrichtiano	Formación El Rosario		79-383	Limolitas, areniscas y conglomerado (marino)	
	Campaniano	formación El Gallo	Miembro El Disecado		404-1300	Areniscas y limonita (no marino)
			Miembro El Castillo			Cantos rodados - conglomerado (no marino)
		Miembro La Escarpa	Guijarros - conglomerados y areniscas (no marino)			
		Formación Punta Baja		6-107	Conglomerados y areniscas (marino)	
Cretácico Temprano-Tardío	Formación La Bocana Roja		1280+	Arcillas, areniscas y conglomerados (no marino)		
Cretácico Inferior	Aptiano Albiano	Formación Alisitos		1768+	Clastos volcánicos (marino)	

Figura 3. Columna estratigráfica generalizada de la Formación "El Gallo", tomada de Fulford y Busby (1993).

VI. Método

Como resultado de las temporadas de campo realizadas desde el año 2004, en varios micrositios tales como Ros50, Ros51, Esqueleto, Fiesta de huesos, Suerte, Ok, DinoTATA, DinoEST, ComoNo, Cadael, El Cielo, Chayito, KM0, Colina-Mamífero, SGreg y Cascarita incluidos en el miembro El Disecado de la formación “El Gallo” en Baja California, se han obtenido restos de material fósil que incluyen dientes aislados de terópodos que están resguardados en el Instituto de Geología de la UNAM.

Dichos restos fueron recuperados de capas de lutitas grises. Se recuperaron por medio de la técnica del tamizado, que consiste en la colecta de sedimento después este se pone a remojar para que se disgregue la roca, posteriormente se tamiza para descartar el sedimento más fino (arcillas) y liberar los restos fósiles del sedimento, posteriormente los dientes obtenidos de esta manera fueron colocados en charolas de 17 x 8.4 cm para su limpieza. Cualquier sedimento que estuviera presente en el diente fue retirado cuidadosamente con puntas de alfileres y se revisaron minuciosamente bajo microscopio estereoscópico Olympus ®.

El lavado de sedimento de varias localidades dentro de la formación “El Gallo” arrojó 44 dientes aislados (ninguno conserva la raíz) muchos son de moderados a muy desgastados y solo 38 resultaron completos a más o menos completos para realizar medidas precisas.

En la Tabla 1 y Figura 4 se presentan las diferentes medidas que fueron tomadas para cada uno de los dientes de terópodo de acuerdo a Smith y Dodson (2003) Hendrickx *et al.* (2015a); todas las medidas están en milímetros.

Los dentículos y dientes pequeños fueron medidos utilizando el micrómetro ocular 10X del microscopio estereoscópico Olympus ®. Para dientes más grandes se utilizó un Vernier.

Los dientes fueron descritos y separados en morfotipos basados en su morfología con base en las metodologías y terminologías propuestas por Currie (1990), Sankey *et al.* (2005), Smith y Dodson (2003), Smith *et al.* (2005), Hendrickx *et al.* (2015a) entre otras de la literatura especializada, se tomaron los caracteres morfológicos dentales más importantes como la forma de la corona del diente, presencia o ausencia de dentículos en la carena, el desplazamiento lingual de la carena mesial, tamaño y forma de sus dentículos, así como la forma de la sección transversal del diente en vista basal.

Con el fin de establecer afinidades entre los ejemplares y observar si existían grupos que se delimitaran cuantitativamente, se utilizaron dos análisis estadísticos. El primero consistió en un Análisis de Agrupamiento, que permite establecer el parecido entre los ejemplares, para ello se construyó una matriz básica de datos conformada por quince caracteres cuantitativos y 38 OTU's que corresponden a los ejemplares más completos, se empleó como coeficiente de disimilitud la distancia taxonómica promedio, ya que a diferencia de la distancia euclidiana, permite tener escalas comparables sin importar el número de caracteres evaluados y como índice de agrupamiento se usó la

media aritmética (UPGMA). Además, se utilizó el coeficiente de correlación cofenético para establecer la robustez de los datos; todo ello utilizando el programa NTSYSpc® versión 2.11.

El segundo análisis estadístico realizado fue el Análisis de Componentes Principales (ACP) que permitió establecer el peso de cada carácter utilizado. Para este segundo análisis la matriz básica de datos se estandarizó y se corrió en software Past® 3.21 obteniendo los valores propios y el porcentaje de varianza, así como la gráfica correspondiente del ACP.

Por último, se realizó una comparación y contraste entre los ejemplares de “El Gallo” y dientes de varios terópodos predominantemente del Cretácico Tardío de formaciones norteamericanas. Los datos (la matriz básica) de los 39 ejemplares fueron incorporados a cuatro conjuntos de datos publicados anteriormente que contienen mediciones de dientes de varios terópodos in situ (dientes dentro mandíbula) o aislados, ello con el fin de visualizar a los ejemplares dentro de grupos taxonómicos ya conocidos asignando los morfotipos dentales a un grupo en particular. Para ello se usó un ACP, los datos fueron corridos usando el software Past® 3.21.

Se calculó la proporción de abundancia relativa mediante los resultados obtenidos de la identificación de los ejemplares.

Tabla 1. Medidas utilizadas para los dientes de terópodos de la muestra de 39 ejemplares completos.

<i>Medida</i>	<i>Abreviatura</i>	<i>Descripción</i>
Largo de la base de la corona	LonBC	Del lado mesial al punto más lejano del lado distal de la base de la corona
Ancho de la base de la corona	AnBC	Corresponde a la línea perpendicular a LongBC, que va del punto más lejano de la cara lingual al punto más lejano en la cara labial
Altura de la corona	AC	Extensión apicobasal. Medida desde el ápice hasta el cuello de la corona
Dentículos mesiales por mm	DentM/mm	Número de dentículos por unidad de distancia sobre la carena mesial
Dentículos distales por mm	DentD/mm	Número de dentículos por unidad de distancia sobre la carena distal
Altura dentículo mesial	ADenM	Altura correspondiente en dentículo mesial, desde la base a su ápice
Longitud dentículo mesial	LDenM	Longitud del dentículo mesial en su parte proximal.
Altura dentículo distal	ADenD	Altura correspondiente del dentículo distal, desde la base a su ápice.
Longitud dentículo distal	LDenD	Longitud del dentículo distal en su parte proximal.
Longitud en la parte media de la corona dental	LMC	Extensión mesiodistal desde la parte central de la corona dental
Anchura en la parte media de la corona dental	AMC	Extensión labio-lingual desde la parte central de la corona dental
Relación del ancho vs largo de la base de la corona	RBC	Cuya fórmula es: $RBC = AnBC / LonBC$
Relación de la altura vs largo de la corona	RAC	Cuya fórmula es: $CHR = AC / LonBC$
Relación del ancho vs largo de la parte media de la corona dental	RCM	Cuya fórmula es: $RCM = AMC / LMC$
Longitud apical	LA	Máxima extensión apico-basal. Desde el ápice hasta el extremo mesial – basal

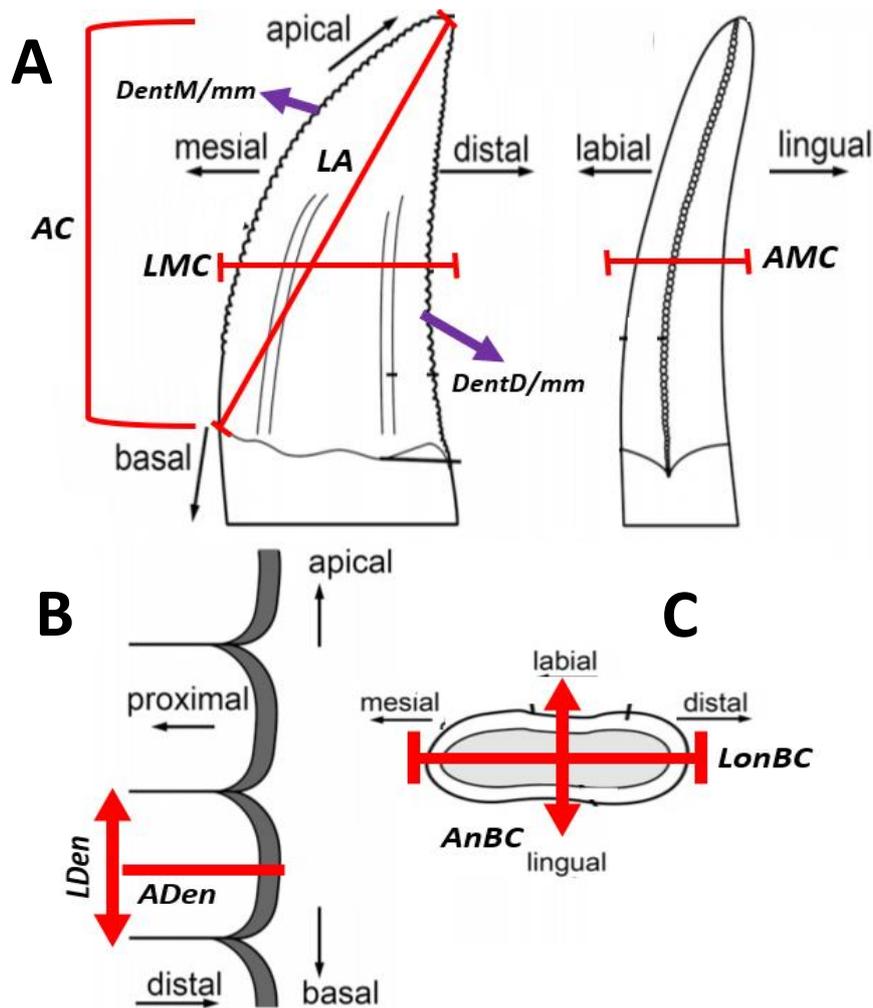


Figura 4. Esquemas de medidas para los dientes de terópodo utilizadas en este estudio, A) – Medidas de la corona: **AC** -Altura de la corona, **DentM/mm** -Denticulos mesiales por mm, **DentD/mm** -Denticulos distales por mm, **ADenM** -Altura denticulo mesial, **LDenM** -Longitud denticulo mesial, **ADenD** -Altura denticulo distal, **LDenD** -Longitud denticulo distal, **LMC** -Longitud en la parte media de la corona dental **AMC** - Ancho de la parte media de la corona dental, **LA** -Longitud apical. B) – Medidas para los denticulos: **Proximal**: Dirección hacia la parte de la base del denticulo. **Distal**: Dirección hacia el ápice del denticulo. C) – Medidas de la base: **LonBC** -Largo de la base de la corona, **AnBC** -Ancho de la base de la corona. Terminologías del diente propuesta por Smith y Dodson (2003) y Hendrickx *et al.* (2015a): **Apical**: Cerca del ápice del diente. **Basal**: Cerca de la base del diente. **Mesial**: hacia la parte más anterior de la mandíbula. **Distal**: hacia la parte más posterior de la mandíbula. **Lingual**: hacia la parte interna, donde se contacta con la lengua. **Labial**: hacia la parte externa, donde se contacta con el labio.

VII. Resultados

Los ejemplares de “El Gallo” presentan diferencias morfológicas tanto en la corona como en los dentículos (mesiales y distales), lo que permite distinguir siete morfotipos, cinco de ellos son formas típicas del Campaniano norteamericano, cada morfotipo puede ser asignado a una categoría taxonómica posible.

Paleontología Sistemática

Dinosauria Owen, 1842

Saurischia Seeley 1888

Theropoda Marsh 1881

Paraves Sereno, 1997

Eumaniraptora Padian *et al.*, 1997

Dromeosauridae Mathew y Brown, 1922

Saurornitholestinae Larson y Currie, 2013

Saurornitholestinae indeterminado

Material referido: Ej1 *SL24-256*, Ej3 *FH58*, Ej4 *RO51-224*, Ej5 *SL1*, Ej12 *RO51-70*, Ej15 *CIEL1*, Ej16 *RO51-209*, Ej20 *ESQT3*, Ej22 *CIEL2*, Ej23 *RO51-69*, Ej33 *CHA-211*, Ej34 *E56-225*, Ej37 *RO50G*, Ej39 *FH-B*. (Lámina 1).

Dientes asociados al Morfotipo A.

Descripción morfológica: Dientes de corona alta, recurvados distalmente o ligeramente recurvados, leve o fuertemente comprimidos labio-lingualmente,

presentan en la sección transversal una forma ovalada o lanceolada parecida a la forma de una “gota”. Dentículos mesiales ausentes o en caso de estar presentes, son cortos, más anchos que largos, de forma casi cuadrada, un tanto estrechos entre sí, con puntas redondeadas a aplanadas, con diferencia de tamaño a lo largo de la carena mesial. Los dentículos distales siempre son más grandes que los mesiales, son alargados y espaciados entre sí, típicamente de puntas ganchudas con clara orientación hacia el ápice del diente, a veces rectos con puntas agudas, pero nunca redondeadas, dichos dentículos varían de tamaño a lo largo del margen distal con aproximadamente de 4 – 5 dentículos por mm (Currie *et al.*, 1990; Sankey *et al.*, 2002; Larson y Currie, 2013).

Discusión: Estos ejemplares presentan una morfología que concuerda con lo descrito para el género *Sauornitholestes* Sues (1978), principalmente en su forma recurvada, su fuerte compresión y forma de sus dentículos distales que en su mayoría son ganchudos. Además, sus medidas están incluidas en el rango de tamaños documentado anteriormente por Currie *et al.* (1990), Sankey *et al.* (2002) y Sankey (2008).

Sauornitholestes langstoni es una especie que fue descrita originalmente en la Formación Judith River, Alberta, Canadá (Sues, 1978); varios dientes de diversas localidades cretácicas en Norte América han sido asignados a este taxón: Formación Judith River, Montana (Currie *et al.*, 1990; Sankey *et al.*, 2002), Formación Milk River, Alberta, (Larson, 2008), Lance y Hell Creek, Montana (Sankey, 2008; Longrich, 2008), Formación Aguja, de la zona de Coahuila (Torres-Rodríguez *et al.*, 2010), todos estos registros fueron

cuestionados por Larson y Currie (2013) quienes agruparon todos los dientes con estas características en la Subfamilia Saurornitholestinae.

Larson (2008), Longrich (2008), Williamson y Brusatte (2014) sugirieron que *S. langstoni* debe restringirse sólo al material proveniente de las localidades del Campaniano Superior de Alberta, Canadá, donde fue inicialmente descrito. Por esta última razón los ejemplares aquí descritos se pueden solo asignar esta subfamilia debido a la falta de material esquelético comparativo. Los ejemplares difieren de *S. langstoni* en presentar dentículos distales delgados, puntas ligeramente ganchudas, agudas con o sin orientación apical, en sí, son más semejantes a los descritos para Velociraptorinae indet. de la Formación Milk River descrito por Larson (2008) y a *Saurornitholestes* sp. de la Formación Aguja de zonas del estado de Coahuila señalados por Torres-Rodríguez *et al.* (2010).

Varios ejemplares presentan desgaste en sus puntas y/o en sus dentículos o bien, están rotas, tal es el caso del **Ej1 SL24-256** (Lámina 1, A-C) el cual solo posee un dentículo completo en la carena distal en el parte central, cuya punta es aguda sin forma ganchuda, es comprimido labio-lingualmente y presenta una forma de “gota” en sección transversal.

El ejemplar **Ej5 SL 1** (Lámina 1, G-I) pese a presentar dentículos distales desgastados, que ocasiona que sus puntas tengan formas semicirculares, dos dentículos de la parte central muestran una ligera orientación hacia el ápice del diente; el **Ej34 E56-225** difiere del resto de los ejemplares en ser ligeramente

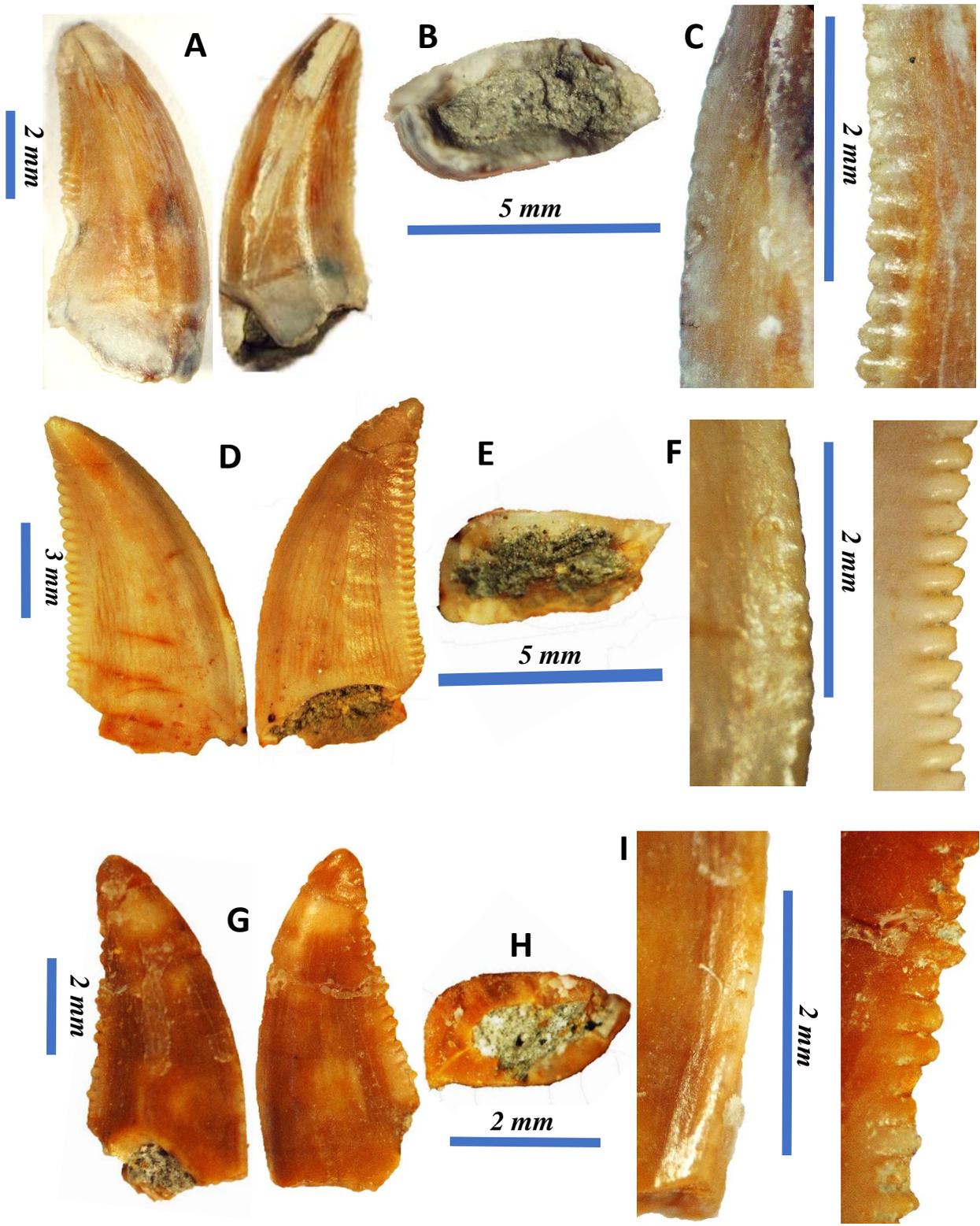
más ancho en su base (Tabla 2) y muy poco recurvado distalmente con los dentículos distales ligeramente más anchos.

Algunos ejemplares (**Ej1** SL24-256, **Ej3** FH58, **Ej5** SL1, **Ej12** RO51-70, **Ej15** CIEL1, **Ej16** RO51-209, **Ej23** RO51-69 y **Ej33** CHA-211, **Ej34** E56-225) referidos a esta subfamilia presentan una torsión que ocurre en la carena mesial (Lámina 1, I), pero a diferencia de lo que ocurre en *Dromaeosaurus albertensis*, cuya torsión es más pronunciada y ocurre más arriba (apico-central), en estos ejemplares la torsión es ligera y ocurre abajo del centro del diente siguiendo toda la zona de la base y gira casi siempre en la cara lingual. Esta torsión en los dientes referidos a *Saurornitholestes* fue notado por Longrich (2008) y por Sankey *et al.* (2002) quienes sugirieron que probablemente correspondan a dientes premaxilares o dientes anteriores del dentario; sin embargo Currie (1990) indicó que en dientes premaxilares ambas carenas se posicionan en cara lingual, condición que no presentan los ejemplares, por lo tanto, su posición en la mandíbula aunque incierta es probable que correspondan a dientes maxilares/o del dentario más anteriores.

Tabla 2. Medidas de los ejemplares más completos asignados a la subfamilia Saurornitholestinae.

	Ej1 <i>SL24-256</i>	Ej3 <i>FH58</i>	Ej4 <i>RO51-224</i>	Ej5 <i>SL1</i>	Ej12 <i>RO51-70</i>	Ej15 <i>CIEL1</i>
AC	8,9	8,2	6,5	7,6	9,6	6,7
LonBC	3,9	3,63	3,2	3,13	4,5	2,7
AnBC	1,93	1,66	1,73	1,6	2,06	1,27
DentM/mm	6	6,5	?	7	5,5	5
DentD/mm	4,5	4,5	4	4	4	4,5
ADenM	0,075	0,076	?	0,113	0,15	0,1
LDenM	0,125	0,15	?	0,125	0,162	0,23
ADenD	0,325	0,33	0,287	0,3	0,35	0,35
LDenD	0,25	0,25	0,2	0,25	0,25	0,25
LMC	3,7	3,2	3	2,7	4	2,7
AMC	1,7	1,6	1,3	1,2	1,5	1
RBC	0,49487179	0,45730028	0,540625	0,51118211	0,45777778	0,47037037
RAC	2,28205128	2,25895317	2,03125	2,42811502	2,13333333	2,48148148
RCM	0,45945946	0,5	0,43333333	0,44444444	0,375	0,37037037
LA	10,9	9,3	6,2	7,6	10,5	7,1

	Ej16 <i>RO51-209</i>	Ej20 <i>ESQT3</i>	Ej22 <i>CIEL2</i>	Ej23 <i>RO51-69</i>	Ej34 <i>E56-225</i>	Ej37 <i>RO50G</i>
AC	8,1	4,5	8,1	8	5,9	7,5
LonBC	3,26	2,7	4,7	3,8	3,9	4,5
AnBC	1,5	1,2	1,77	1,76	2	1,75
DentM/mm	7	9	?	6	6	?
DentD/mm	5	6	4	4	4	4,5
ADenM	0,15	0,1	?	0,15	?	?
LDenM	0,138	0,02	?	0,18	?	?
ADenD	0,29	0,23	0,27	0,32	0,33	0,3
LDenD	0,2	0,2	0,25	0,25	0,25	0,225
LMC	3,1	2,5	3,8	6,7	3,3	4
AMC	1,1	1	1,9	3,1	2	1,5
RBC	0,4601227	0,44444444	0,37659574	0,46315789	0,5128205	0,38888889
RAC	2,48466258	1,66666667	1,72340426	2,10526316	1,51282051	1,66666667
RCM	0,35483871	0,4	0,5	0,46268657	0,60606061	0,375
LA	9	5,4	9,6	9,6	6,6	9,7



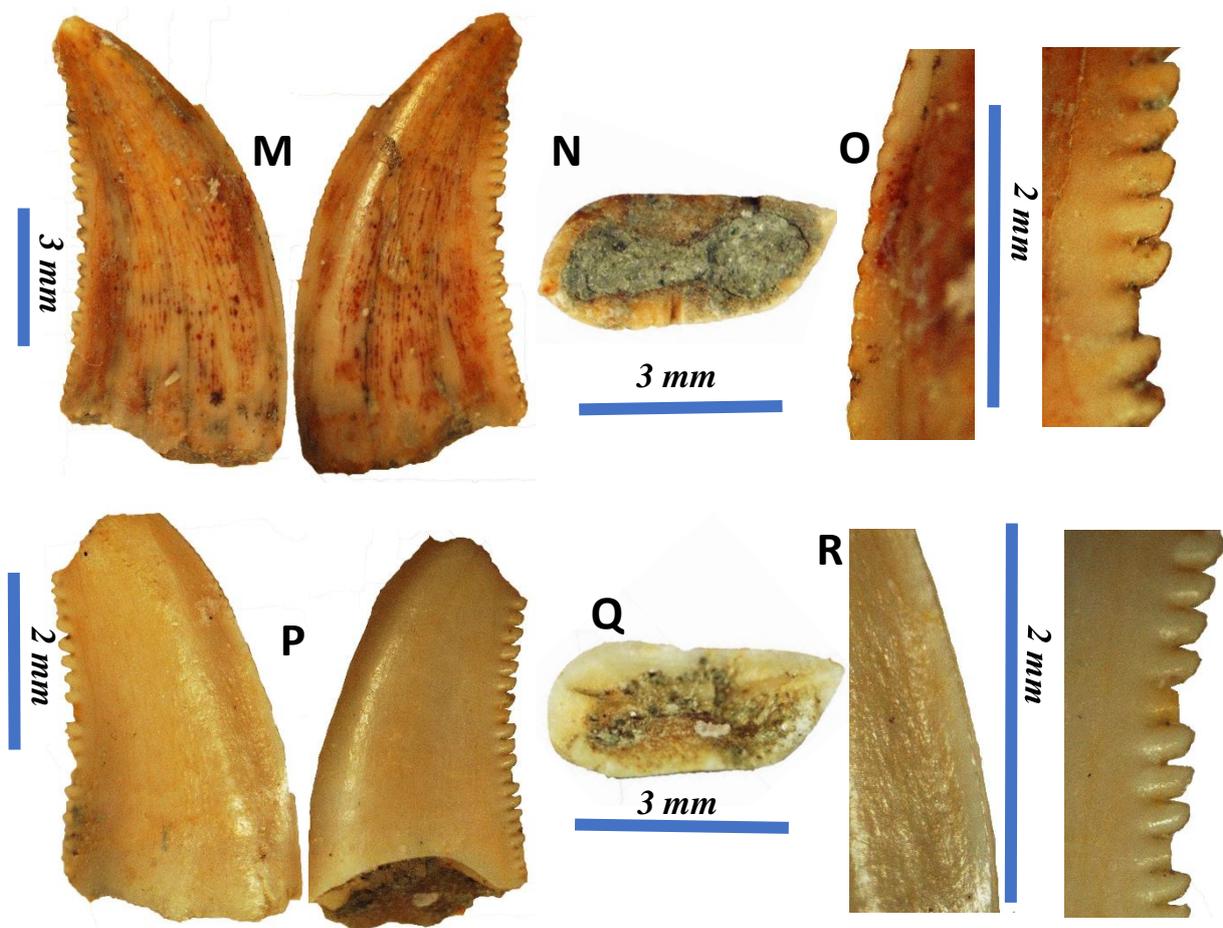


Lámina 1. Morfotipos dentales de la formación “El Gallo”. Morfotipo A, Saurornitholestinae. A - C. **Ej1**SL24-256, Vista lingual o labial (A), sección transversal (B), dentículos mesiales (C, der) dentículos distales (C, izq). D - F. **Ej3**FH58, Vista lingual o labial (D), sección transversal (E), dentículos mesiales (F, der) dentículos distales (F, izq). G - I. **Ej5**SL1, Vista lingual o labial (G), sección transversal (H), dentículos mesiales (I, der) dentículos distales (I, izq). M - O. **Ej12**RO51-70, Vista lingual o labial (M), sección transversal (N), dentículos mesiales (O, der) dentículos distales (O, izq). P - R. **Ej20**ESQT3, Vista labial o lingual (P), sección transversal (Q), dentículos mesiales (R, der), dentículos distales (R, izq).

Dromeosauridae Mathew y Brown, 1922

Dromeosauridae indeterminado

Material referido: Ej2SL23-255, Ej24SL2, Ej26B-KM0, Ej28RO51-223.

(Lámina 2, A-I). **Dientes asociados al Morfotipo B.**

Descripción morfológica: Dientes de coronas altas, comprimidos labio-lingualmente ligera a fuertemente, recurvados distalmente, la forma de la base puede ser lanceolada u ovalada, poseen dentículos mesiales pequeños, con forma casi cuadrada y con puntas redondeadas a aplanadas, mientras los dentículos distales son alargados, espaciados entre ellos y mucho más grandes que los dentículos mesiales, la punta de dichos dentículos puede presentar una forma recta sin orientación apical con puntas redondeadas a casi planas (Turner *et al.*, 2012; Williamson y Brusatte, 2014).

Discusión: Estos ejemplares en general son pequeños, presentan dentículos distales que son grandes y alargados, pero no tanto como en *Troodon* o tiranosáuridos, además, estos dentículos no tienen forma ganchuda como en *Saurornitholestes* y *Troodon*, por el contrario, son rectos de forma semirectangular y con puntas redondeadas a planas. También presentan dentículos mesiales pequeños, pero no tanto como aquéllos referidos a *Richardoestesia*, a su vez, están de ligera a fuertemente comprimidos a diferencia de *Dromaeosaurus* o tiranosáuridos.

Cabe aclarar que la mayoría de estos ejemplares están incompletos, aunque los dentículos distales están bien conservados.

El ejemplar **Ej2SL23-255** (Lámina 2, A-C) difiere de los otros ejemplares por presentar una forma subrectangular en la base del diente y presentar una corona relativamente más grande (Tabla 3) y la carena mesial se tuerce levemente hacia la cara lingual a partir de la parte basal, mientras el **Ej24SL2** (Lámina 2, D-F) posee su punta desgastada y es levemente ancho hacia su base.

Los análisis filogenéticos de dromaeosáuridos realizados por Turner *et al.* (2012) indicaron que la diferencia de tamaños entre los dentículos de la carena distal y mesial es una condición extendida entre dromaeosáuridos, además, ciertos dromaeosáuridos tienen dentro de la serie mandibular algunos dientes con dentículos en ambas carenas, incluso algunos carecen totalmente de ellos.

Dado que estos ejemplares difieren sobre todo en la forma de sus dentículos, éstos podrían representar un tipo de dromaeosáurido diferente, por lo que se asignan dentro de esta familia únicamente.

Tabla 3. Medidas de dos ejemplares completos asignados como Dromeosauridae indeterminado.

	Ej2SL23-255	Ej24SL2
AC	15,4	8,9
LonBC	6,4	6,8
AnBC	3,1	3,3
DentM/mm	4,5	5
DentD/mm	3,5	5
ADenM	0,13	0,25
LDenM	0,26	0,26
ADenD	0,38	0,325
LDenD	0,225	0,25
LMC	5,7	3,2
AMC	2,4	1,5
RBC	0,484375	0,48529412
RAC	2,40625	1,30882353
RCM	0,42105263	0,46875
LA	17,2	10,5

Dromeosauridae Mathew y Brown, 1922

Dromaeosaurinae indeterminado

Material referido: Ej14R051-207, Ej36R051-367. (Lámina 2, J-O). **Dientes asociados al Morfotipo B.**

Descripción morfológica: Diente de corona alta, levemente comprimido, sin una constricción basal, la base del diente es ovalada o con una muy leve forma de "8", ambas carenas son aserradas. La carena mesial presenta dentículos casi rectangulares, ligeramente más largos que anchos cuyas puntas son redondeadas, dentículos distales alargados de forma rectangular y de puntas redondeadas o de forma de "cincel", dichos dentículos pueden ser tamaño equivalente entre distales y mesiales o bien dentículos distales ligeramente más largos que los dentículos mesiales. Exhiben una carena mesial mostrando una torsión pronunciada hacia la cara lingual (Currie *et al.*, 1990).

Discusión: Los dentículos de ambas carenas no son tan pequeños como aquellos descritos para *Richardoestesia*, ni tampoco tan grandes como los observados en *Troodon* y *Sauornitholestes*.

Larson (2008) asignó esta subfamilia Dromaeosaurinae a dientes que carecían de serraciones en la carena mesial con dentículos distales cortos y redondeados, sin embargo, Turner *et al.* (2012) indicaron que debe asignarse a Dromaeosaurinae aquellos dientes que presenten ambas carenas aserradas con dentículos, sin diferencia de tamaños entre los dentículos mesiales y distales en todos los dientes de la serie mandibular; por su parte, Larson y

Currie (2013) asignan dientes aislados que carecen de diferencias de tamaño relativo entre los dentículos mesiales y distales a *Dromaeosaurinae*.

El ejemplar **Ej14R051-207** no varía tanto en el tamaño de sus dentículos (Tabla 4) por lo anterior, este diente puede ser asignado a esta subfamilia, por otro lado, este ejemplar se diferencia del ejemplar **Ej36R051-367** en poseer una corona más recurvada, así como presentar una faceta de desgaste en la cara labial que se extiende hasta la parte central del diente, mientras que la cara lingual exhibe un surco central basal marcado en la base y se extiende hasta la zona apical, la carena mesial tiene dentículos que disminuyen de tamaño hacia la base y los dentículos distales están mejor conservados.

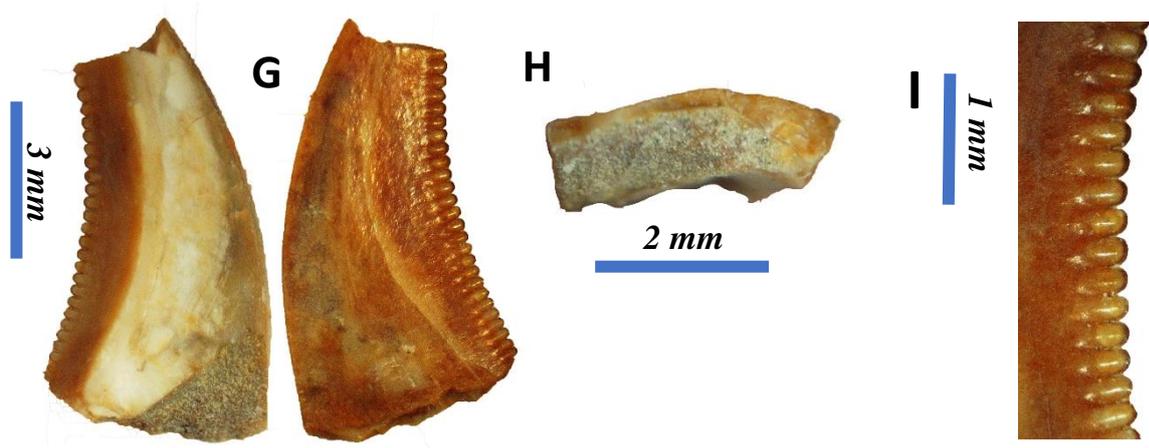
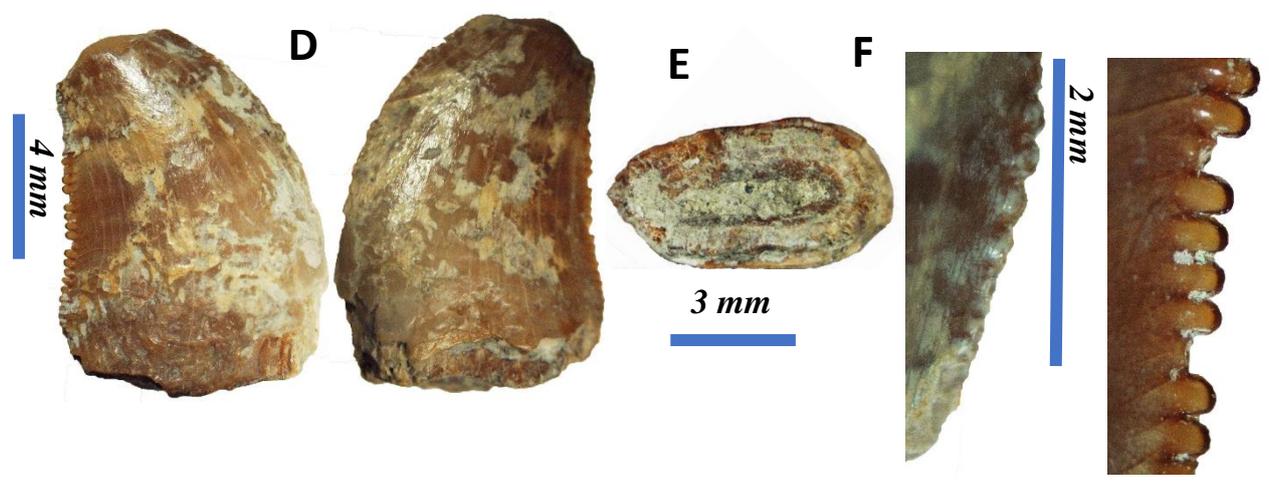
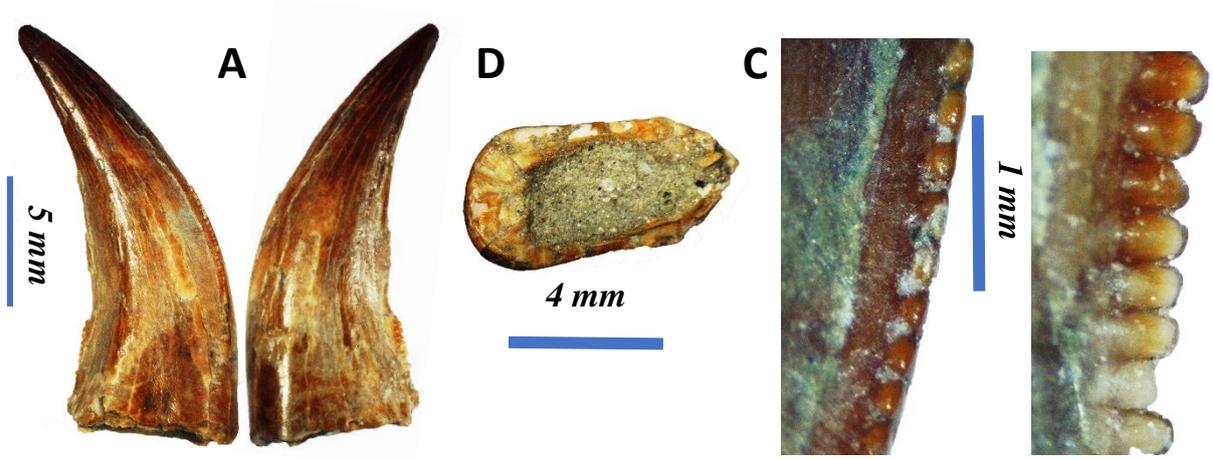
El ejemplar **Ej36R051-367** se diferencia por poseer dentículos distales ligeramente más largos que los mesiales y una corona más recta (Lámina 2, M), además, a diferencia del ejemplar **Ej14R051-207** y del resto de ejemplares de “El Gallo”, el ejemplar **Ej36R051-367** presenta una torsión más marcada de la carena mesial a partir de la zona apical hacia la cara lingual, esta característica se ha observado en la especie tipo *Dromaeosurus albertensis* reportado en Alberta, Canadá.

Matthew y Brown (1922) fueron los primeros en mencionar esta característica en los dientes premaxilares de dicha especie, sin embargo, Currie *et al.* (1990) registraron esta misma característica en los dientes maxilares. Turner *et al.* (2012) mencionaron que dicha torsión es una característica inusual de *D. albertensis* y no está presente en ningún otro dromaeosáurido. Por ello Williamson y Brusatte (2014), tras la revisión de Turner *et al.* (2012), indicaron

que esta torsión de la carena mesial es un claro indicador de que un diente aislado pertenece a *Dromaeosaurus* o a un dromaeosaurino que está más relacionado con *Dromaeosaurus* que con cualquier otro taxón, sin embargo, Hendrickx *et al.* (2019) indicaron que esta condición aparece en los dientes más mesiales del maxilar o del dentario en otros grupos de terópodos y aunque Currie *et al.* (1990) observaron que *Dromaeosaurus* presenta dicha condición en todos sus dientes, es difícil precisar si el ejemplar **Ej36R051-367** presenta en toda su dentición esta torsión, por otro lado es semejante al reportado anteriormente en la formación “El Gallo” (García-Alcántara, 2016) y entra en el rango de tamaños de los dentículos descritos por Sankey *et al.* (2002), difiriendo en poseer 4 dentículos por mm en los dentículos distales (Tabla 4) por lo tanto éste ejemplar se asigna dentro de esta familia únicamente.

Tabla 4. Medidas de los ejemplares asignados a la subfamilia Dromaeosaurinae.

	Ej14R051-207	Ej36R051-367
AC	9,1	7,6
LonBC	4,66	3,3
AnBC	2,3	2,23
DentM/mm	5	5
DentD/mm	5	4
ADenM	0,2	0,13
LDenM	0,188	0,225
ADenD	0,275	0,27
LDenD	0,23	0,25
LMC	4,7	3,1
AMC	1,5	1,6
RBC	0,49356223	0,67575758
RAC	1,9527897	2,3030303
RCM	0,31914894	0,51612903
LA	9,9	7,8



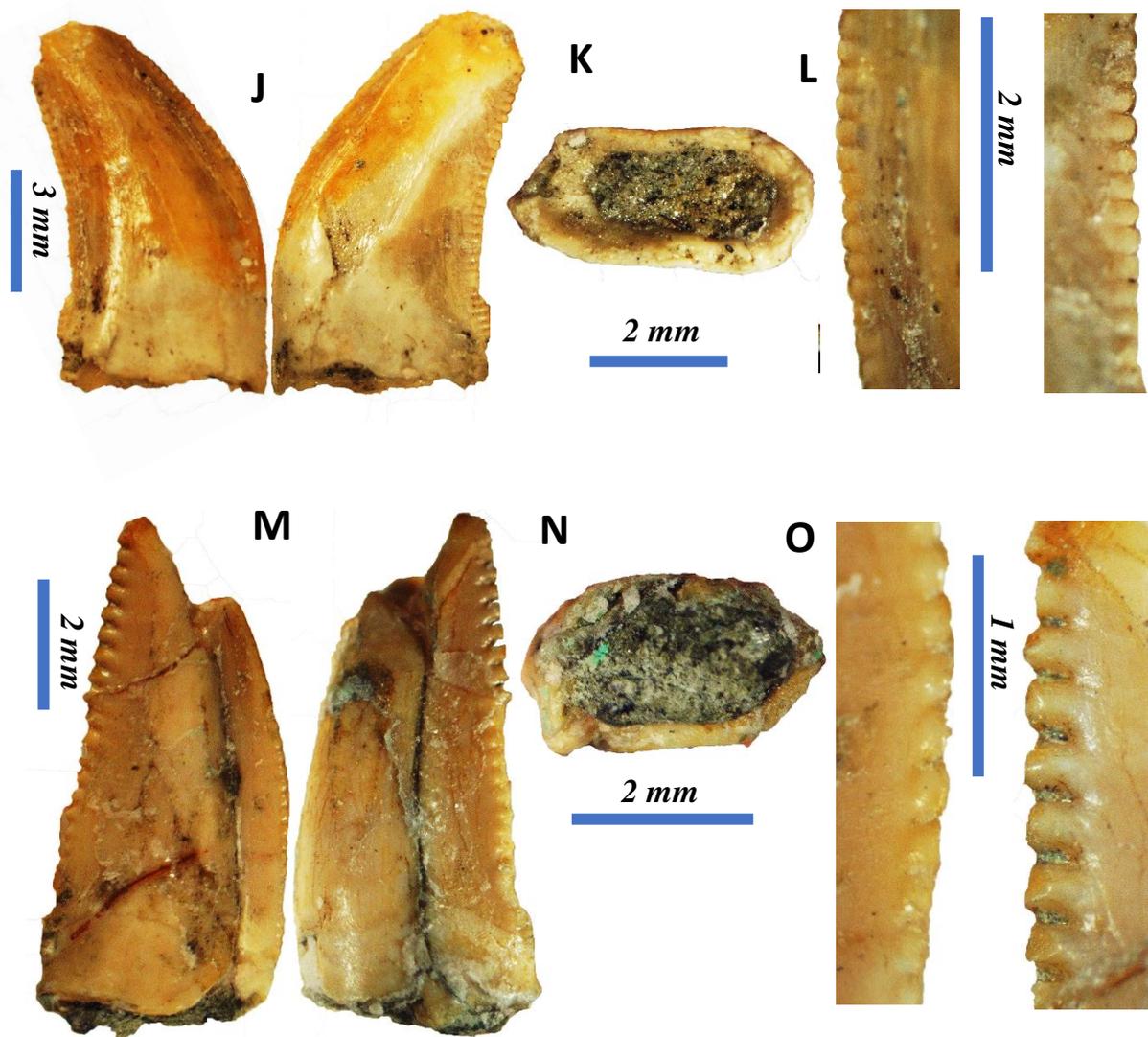


Lámina 2. Morfotipos dentales de la formación “El Gallo”. Morfotipo B, dromaeosáurido. (Dromaeosauridae indet.). A - C. **Ej2SL23-255**, Vista lingual o labial (A), sección transversal (B), denticulos mesiales (C, der) denticulos distales (C, izq). D - F. **Ej24SL2**, Vista lingual o labial (D), sección transversal (E), denticulos mesiales (F, der) denticulos distales (F, izq). G - I. **Ej28RO51-223**, Vista lingual o labial (G), sección transversal (H), denticulos distales (I). (Dromaeosaurinae indet.). J - L. **Ej14RO51-207**, Vista lingual o labial (J), sección transversal (K), denticulos mesiales (L, der) denticulos distales (L, izq). M - O. **Ej36RO51-367**, Vista lingual o labial (M), sección transversal (N), denticulos mesiales (O, der) denticulos distales (O, izq).

Troodontidae Gilmore, 1924

Troodontidae indeterminado

Material referido: *Premaxilares:* **Ej6RO50-360**, **Ej7DTATA-201** y **Ej21CAD21**;
maxilares: **Ej38CAS-B**, **Ej40ESQ-B**; *anteriores dentario:* **Ej32SGREG-7**;
posteriores dentario: **Ej9B-OK**; *sin posición:* **Ej18SL353**, **Ej19CAD-199**.

(Lámina 3). **Dientes asociados al Morfotipo C.**

Descripción morfológica: Dientes con marcada variedad de tamaños y formas de la corona, usualmente son ligera o fuertemente recurvados hacia la porción distal, anchos de la base, presentan corona foliodonta con dentículos tanto mesiales (si están presentes) como distales bastante grandes y espaciados, con una típica punta ganchuda, además, están constreñidos de la base (Currie, 1987; Currie *et al.*, 1990; Sankey *et al.*, 2002; Sankey, 2008; Torices *et al.*, 2014; Williamson y Brusatte, 2014; Hendrickx *et al.*, 2015a).

Discusión: Los troodontidos son un grupo de terópodos muy poco entendidos, principalmente por el poco material encontrado (Agnolin *et al.*, 2019; Reest y Currie, 2017). El ejemplar tipo *Troodon formosus* (Leidy, 1856) es un diente aislado descrito de la Formación Judith River, Montana, varios dientes que comparten esta morfología característica han sido asignados a este taxón (Currie, 1987; Currie *et al.*, 1990; Sankey *et al.*, 2002; Sankey 2008; Larson y Currie, 2013; Torices *et al.*, 2014; Williamson y Brusatte, 2014). Torices *et al.*, (2014), con base a las muestras de Larson y Currie (2013) indicaron que no es posible diferenciar los dientes de *Troodon* provenientes de tres formaciones distintas (Wapiti, Dinosaur Park y Horseshoe Canyon, Alberta, Canadá) debido

a que reconocieron que existe una enorme variación en la morfología de los dientes de troodontidos que no permiten reconocer diferentes morfotipos.

Reest y Currie (2017) al reanalizar material esquelético proveniente de la Formación Dinosaur Park, Alberta, Canadá, comentaron que el nombre *Troodon formosus* debe limitarse únicamente al material que provengan de la Formación Judith River y que al menos, el uso de dientes es poco práctico para diferenciar taxones.

En México, hay registros de dientes asignados a *Troodon* en Coahuila (Torres-Rodríguez *et al.*, 2010; Ramírez-Velasco y Hernández-Rivera, 2015), así como también en la formación “El Gallo” (Makovicky y Norell, 2004; García-Alcántara, 2016; Romo de Vivar, 2011).

Los ejemplares aquí analizados muestran una morfología que cuadra con las descripciones para el género *Troodon*, principalmente en la morfología y tamaño denticular, además, se ha identificado que los dientes asignados a *Troodon* presentan de 2 a 3 dentículos por mm (Turner *et al.*, 2012; Torices *et al.*, 2014), los ejemplares entran en este rango ya que poseen en promedio 2.5 dentículos por mm (Tabla 5) tanto para la carena mesial como distal.

Los dientes de troodontidos presentan una alta variedad de morfologías según su posición en la mandíbula (Currie, 1987; Currie *et al.*, 1990; Sankey *et al.*, 2002), dicha variabilidad de formas fue estudiada por Currie (1987) quien identificó dientes premaxilares, maxilares, anteriores y posteriores del dentario, de acuerdo con dichas morfologías descritas por Currie (1987) los ejemplares **Ej6RO50-360**, **Ej7DTATA-201** y **Ej21CAD21** son típicamente dientes

premaxilares ya que poseen dentículos mesiales bastante grandes (Tabla 5) con forma casi cuadrada y con una ligera orientación hacia la cara lingual.

Existen diferencias morfológicas entre estos tres ejemplares, principalmente en la forma de sus bases, en el caso del **Ej6RO50-360** presenta una forma subrectangular y su carena mesial se tuerce muy levemente hacia la cara lingual en la parte basal; la base de **Ej21CAD21** es ancha con una forma transversal de "D" (Lámina 3, E).

Por otro lado, el **Ej38CAS-B** es un diente maxilar debido a que posee dentículos en la carena mesial mucho más pequeños que aquéllos de los dientes premaxilares y su base presenta una forma casi ovalada a lenticular, este ejemplar presenta una leve torsión a partir de la base hacia la cara lingual generando en esta cara, una forma más cóncava.

A su vez, el **Ej40ESQ-B** (Lámina 3, G-I) probablemente corresponda también a un diente maxilar debido a que contiene dentículos mesiales muy pequeños y su base es lenticular, desafortunadamente está incompleto y su faceta de desgaste se extiende hacia la carena mesial, por lo que su asignación como diente maxilar podría ser dudosa.

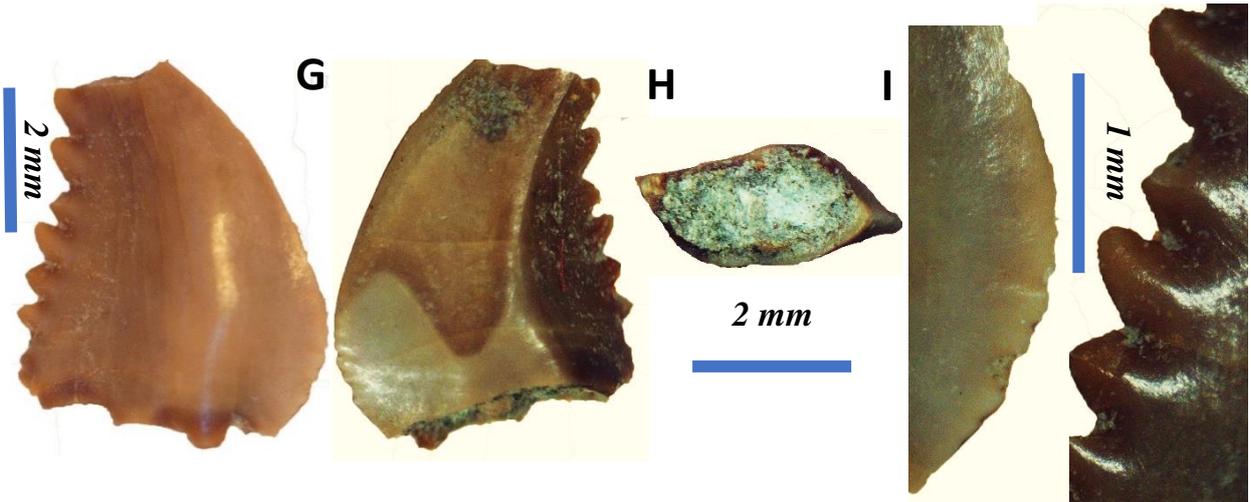
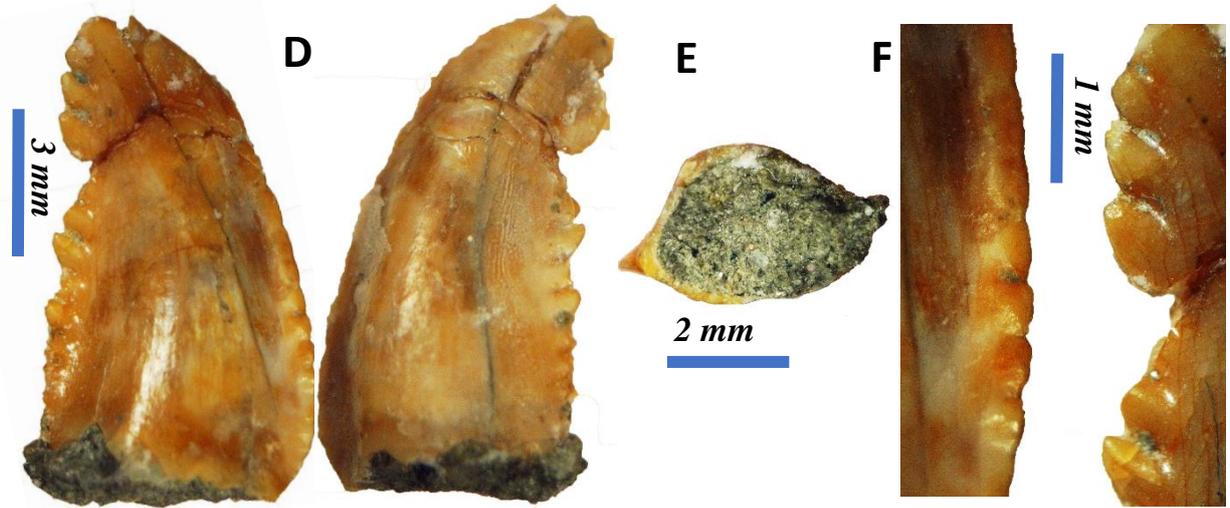
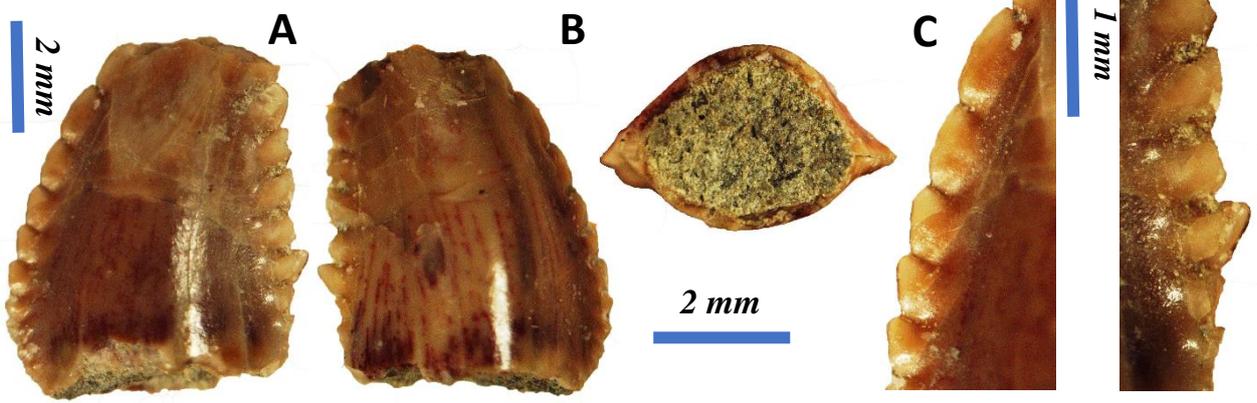
El **Ej32SGREG-7** (Lámina 3, J-L) es un diente anterior del dentario debido a que su carena mesial es muy pronunciada y delgada sin dentículos, orientándose hacia la cara lingual, lo que le confiere a esta cara un aspecto mucho más cóncavo, además, se observa en la parte basal del diente una curvatura que indica una constricción en el cuello del diente.

Por otra parte, el **Ej9B-OK** correspondería a un diente posterior del dentario debido a que no presenta carena mesial aserrada y ésta no es tan pronunciada como en los dientes anteriores del dentario.

La posición de los ejemplares **Ej18SL353**, **Ej19CAD-199** es incierta, ambos presentan un desgaste en la zona apical y la carena mesial no está conservada, en el **Ej18SL353** sólo corresponde a la punta del diente y sus dentículos son muy parecidos al **Ej19CAD-199**, este último podría corresponder a un diente maxilar debido a la forma de su base en sección transversal.

Tabla 5. Medidas de aquellos ejemplares completos asignados a la familia Troodontidae.

	Ej6 <i>RO50-360</i>	Ej7 <i>DTATA-201</i>	Ej9 <i>B-OK</i>	Ej19 <i>CAD-199</i>	Ej21 <i>CAD21</i>	Ej32 <i>SGREG-7</i>	Ej38 <i>CAS-B</i>	Ej40 <i>ESQ-B</i>
AC	8,1	5,7	7,2	6,2	8,3	2,6	5	4,1
LonBC	4,8	3,56	4	3,6	4,1	1,93	4,9	3,1
AnBC	3	3,03	2,43	1,8	2,45	0,73	2,35	1,7
DentM/mm	2,5	2	?	?	2,5	?	3	5
DentD/mm	2,5	2,5	2	2	2	4	2	2
ADenM	0,275	0,26	?	?	0,38	?	0,2	0,25
LDenM	0,325	1	?	?	0,5	?	0,3	0,2
ADenD	0,775	0,65	0,425	0,56	0,58	0,27	0,55	0,55
LDenD	0,475	0,5	0,46	0,46	0,45	0,25	0,43	0,46
LMC	5	4,3	4,1	4,1	4,1	2,3	5	3,2
AMC	2,2	2,1	2	1,7	2,2	0,6	2	1,2
RBC	0,625	0,85112	0,60	0,5	0,59756	0,378	0,4795	0,5483
RAC	1,687	1,6011	1,8	1,72222	2,0243	1,3471	1,020	1,322
RCM	0,44	0,48837	0,487	0,4146	0,53658	0,260	0,4	0,375
LA	7,8	6,6	7,4	6,7	8,6	2,6	7,1	?



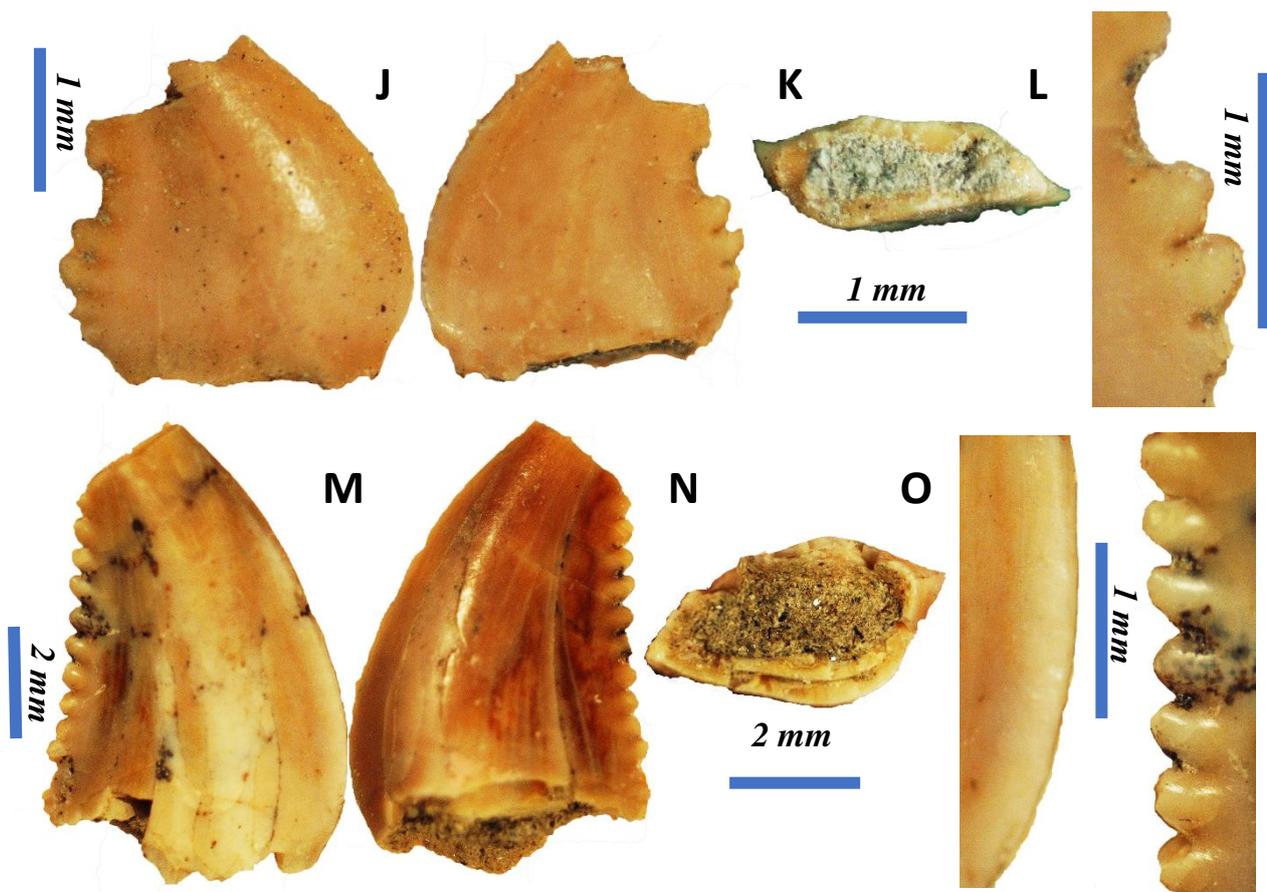


Lámina 3. Morfotipos dentales de la formación “El Gallo”. Morfotipo C, Troodontidae. *Premaxilares*: A - C. **Ej7DTATA-201**, Vista lingual o labial (A), sección transversal (B), dentículos mesiales (C, der) dentículos distales (C, izq). D - F. **Ej21CAD21**, Vista lingual o labial (D), sección transversal (E), dentículos mesiales (F, der) dentículos distales (F, izq). *Maxilar*?: G - I. **Ej40ESQ-B**, Vista lingual o labial (G), sección transversal (H), dentículos mesiales (I, der), dentículos distales (I, izq). *anteriores dentario*: J - L. **Ej32SGREG-7**, Vista lingual o labial (J), sección transversal (K), dentículos distales (L). *posteriores dentario*: M - O. **Ej9B-OK**, Vista lingual o labial (M), sección transversal (N), dentículos mesiales (O, der) dentículos distales (O, izq). *sin posición*.

Maniraptora Gauthier, 1986

Incertae sedis

cf. *Richardoestesia* Currie *et al.*, 1990

Material referido: Ej8SUER2, Ej10B-OK3, Ej11CAS-6, Ej13RO50, Ej17CAD-202, Ej25OK-203, Ej29RO51-359, Ej35RO50-33-419. (Lámina 4).

Dientes asociados al Morfotipo D.

Descripción morfológica: Dientes grandes a pequeños de corona alta, ligeramente recurvados o bien rectos asemejado a un triángulo isósceles, exhiben una sección transversal ovalada o lenticular, ligeras crestas longitudinales pueden estar presentes en ambas caras de la corona, usualmente ambas carenas son aserradas con dentículos minúsculos generalmente rectos y cuadrados de puntas redondeadas a planas, dichos dentículos casi no varían en tamaños a lo largo del diente y siguen recto el margen de las carenas, en general, los dentículos tanto mesiales como distales suelen ser del mismo tamaño (Sankey *et al.*, 2002; Averianov y Sues, 2019).

Discusión: *Richardoestesia* está reportado en varias localidades del Campaniano - Maastrichtiano de Norte América y es un género bastante problemático debido a que el holotipo contiene dientes emergentes (en erupción) de un par de fragmentos del dentario que son inusualmente delgados y casi rectos (Currie *et al.*, 1990) y no se conoce su variabilidad dentro de la mandíbula.

En un principio Currie *et al.* (1990) mencionaron dos tipos de morfología dentro de este género, uno recto con corona alta y una más curvada de corona pequeña y fueron asignadas a *Richardoestesia gilmorei*; Sankey (2001) reconoció el morfotipo recto como válido asignándolo como *Richardoestesia isosceles* cuyo holotipo es una corona incompleta proveniente de la formación campaniana Aguja de Texas, el cual es incompleto, corto, con lados de la corona claramente convexos; posteriormente Sankey *et al.* (2002) hicieron notar que los denticulos de *R. gilmorei* no presentan una forma cuadrada, además el diente es más recurvado que en *R. isósceles*, Longrich (2008) señaló que ambos morfotipos corresponden a un solo taxón y que la diferencia era más bien producto de la variación mandibular e incluyó los dientes identificados como pertenecientes al género *Paronychodon* como parte de dicha variación; Larson (2008) también indicó que existen diferencias entre ambos morfotipos por lo que considera estos dos por separado; por otro lado, Williamson y Brusatte (2014) hicieron hincapié en que estas dos formas corresponden a un solo taxón.

Dientes con estas características han sido reportados también en Asia, Nessonov (1995) reconoció una nueva especie *Richardoestesia asiatica*, posteriormente Sues y Averianov (2013), asignaron dientes aislados de la Formación Bissekty de Uzbekistán (Cenomaniano-Turoniano) a dicha especie y más tarde en un estudio reciente Averianov y Sues (2019) reportaron que *R. isosceles* no puede diferenciarse morfológicamente ni cuantitativamente de *R. asiática*, además no encontraron suficiente sustento en la diagnosis de Sankey (2001) para

conservar a *R. isosceles* por lo que consideraron que este último taxón debe ser tratado como un *nomen dubium*.

En México, se han reportado dientes de *Richardoestesia* (García-Alcántara, 2016; Romo de Vivar, 2011) tanto en la formación “El Gallo”, como en la formación Ocozocoautla en Chiapas (Carbot–Chanona y Rivera–Sylva, 2011).

Aquí se reconoce que mientras no exista consenso, así como la falta de material esquelético que ayude a la comprensión de la variabilidad morfológica y taxonómica, el uso del nombre *R. isosceles* solo se reconoce como un tipo morfológico más que un género o especie.

Los ejemplares coinciden con lo descrito para *R. isosceles* (Sankey, 2001) en presentar en general una corona alta y comprimida, además presenta dentículos diminutos pues éstos no sobrepasan los 0.1 mm de altura ni de anchura (Tabla 6), también cuadran con las medidas establecidas por Larson (2008) y Sankey *et al.* (2001), estos últimos autores indicaron que *R. isosceles* presenta de 5 a 12 dentículos por mm, los ejemplares de “El Gallo” están dentro del rango (entre 6 – 10 dentículos por mm).

Los ejemplares difieren con lo reportado por Sankey *et al.* (2001) y Larson (2008) en que no son completamente rectos, además presentan un surco que se extiende de manera apico-basal en la parte central de ambas caras, lo que provoca que la base en la sección transversal tenga forma de “8”. Hendrickx *et al.* (2019) mencionan que esa forma es bastante común en los dromaeosáuridos.

Los ejemplares son más parecidos al Morfotipo C y D descritos por Averianov y Sues (2019) provenientes de la Formación Bissekty de Uzbekistán, en ser ligeramente curvados y presentar ligeras crestas longitudinales en cara labial o lingual, las medidas de los ejemplares también cuadran con lo reportado por estos autores principalmente en LonBC y AC.

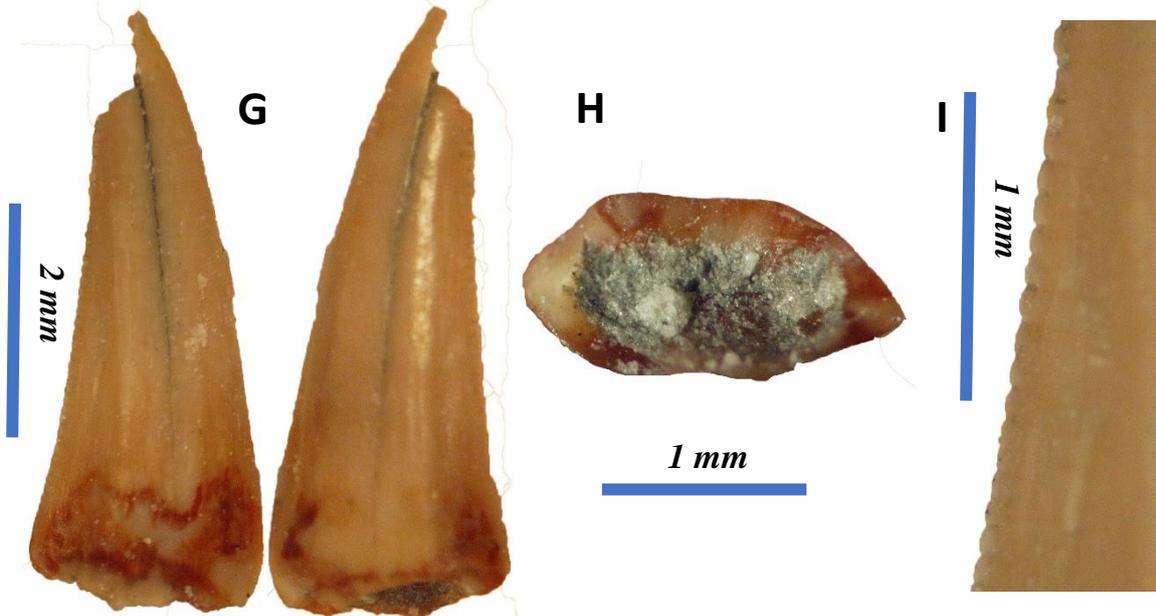
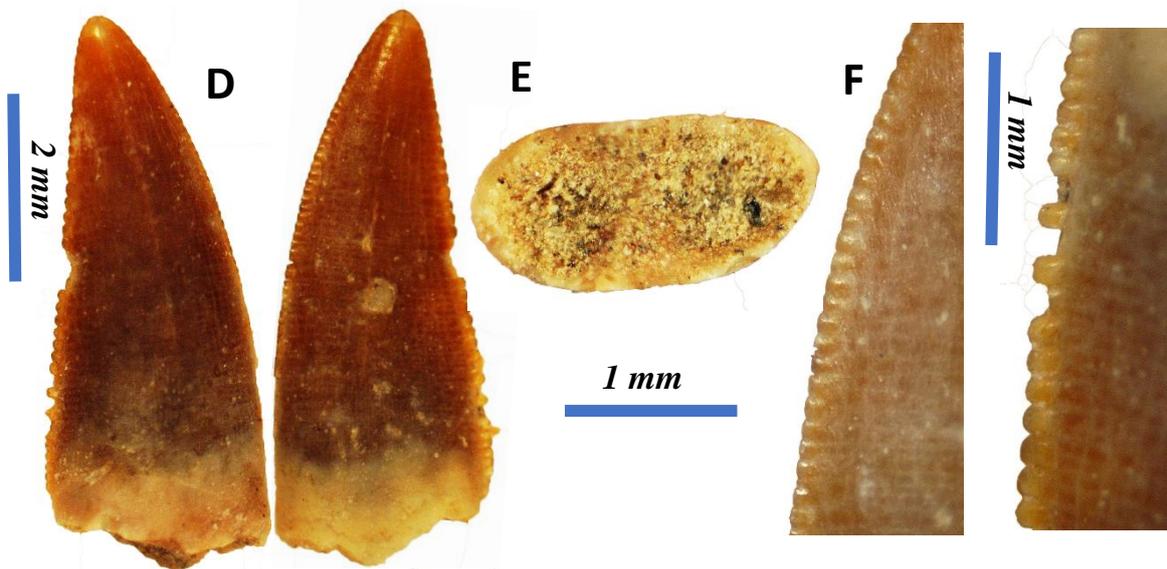
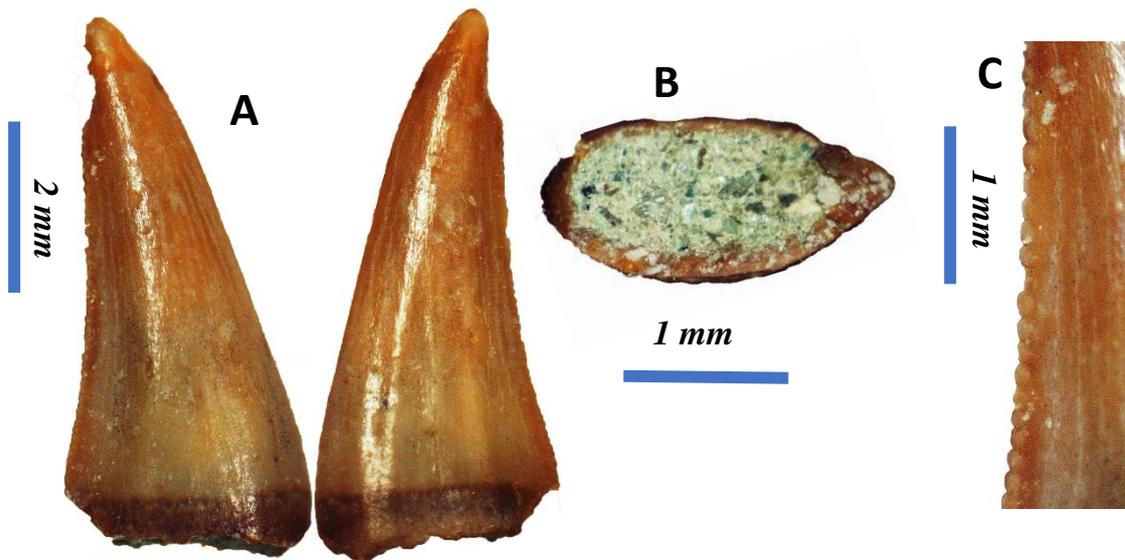
Averianov y Sues (2019) también comentaron que existe una gran área que carece de esmalte en la base del diente distintiva de *Richardoestesia*, debido a las condiciones de los ejemplares no se observa muy bien esta característica.

Algunos ejemplares, como el **Ej11CAS-6**, **Ej13RO50** y **Ej25OK-203**, no poseen carenas mesiales aserradas debido a la mala conservación del diente, solo el **Ej35RO50-33-419** se observa una carena mesial lisa que recorre el margen mesial sin embargo, este ejemplar está incompleto.

El **Ej17CAD-202** (Lámina 4, J) se diferencia en ser el más recurvado, Sankey *et al.* (2001) y Larson (2008) notaron que puede presentarse una morfología curva en *R. isosceles* sin embargo, ésta no es tan marcada como en *R. gilmorei*, en este ejemplar los dentículos siguen siendo pequeños que no pasan del 0.1 mm de altura con siete dentículos por mm (Tabla 6), por lo que su asignación se basa principalmente en el tamaño de sus dentículos.

Tabla 6. Medidas de los ejemplares asignados al morfotipo dental *Richardoestesia*.

	Ej8 <i>SUER2</i>	Ej10 <i>B-OK3</i>	Ej11 <i>CAS-6</i>	Ej13 <i>RO50</i>	Ej17 <i>CAD-202</i>	Ej25 <i>OK-203</i>	Ej29 <i>RO51-359</i>	Ej35 <i>RO50-33-419</i>
AC	5,5	6,1	5,8	7,3	11,5	10,7	4,6	5
LonBC	2,36	2,46	2,13	3,16	4,63	6,1	2,46	2,4
AnBC	1,13	1,2	1,03	1,27	2,1	2,4	1,13	1,14
DentM/mm	?	9	?	?	9	?	8	?
DentD/mm	9,5	7,5	10	8	7	6	9	7,5
ADenM	0,087	0,124	?	?	0,075	?	0,1	?
LDenM	0,1	0,087	?	?	0,13	?	0,12	?
ADenD	0,074	0,175	0,125	0,086	0,15	0,175	0,125	0,125
LDenD	0,1	0,125	0,1	0,1	0,125	0,15	0,126	0,125
LMC	2	1,9	1,8	2,1	4,3	5,2	2,2	2,1
AMC	1	0,9	0,6	1,1	1,9	2	0,8	1
RBC	0,4788	0,4878	0,483	0,40	0,453	0,3934	0,4593	0,475
RAC	2,330	2,4796	2,7230	2,31	2,4838	1,7540	1,86	2,083333333
RCM	0,5	0,47368421	0,333	0,523	0,441867	0,384	0,3636	0,47619048
LA	3,8	6,5	6	7,2	12,9	12,2	5,2	5,6



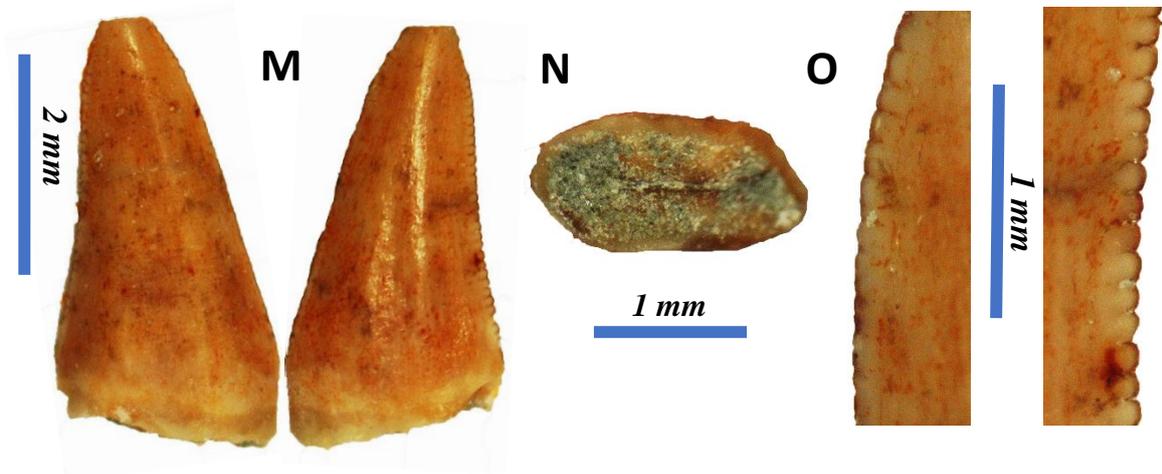
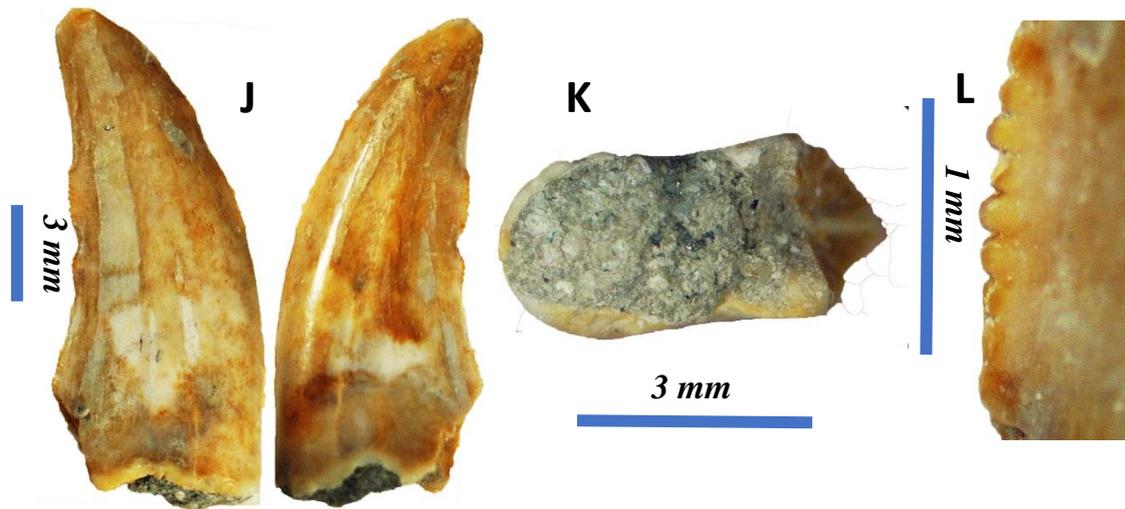


Lámina 4. Morfotipos dentales de la formación “El Gallo”. Morfotipo D, *Richardoestesia*. A - C. **Ej8SUER2**, Vista lingual o labial (A), sección transversal (B), dentículos distales (C). D - F. **Ej10B-OK3**, Vista lingual o labial (D), sección transversal (E), dentículos mesiales (F, der) dentículos distales (F, izq). G - I. **Ej11CAS-6**, Vista lingual o labial (G), sección transversal (H), dentículos distales (I). J - L. **Ej17CAD-202**, Vista lingual o labial (J), sección transversal (K), dentículos distales (L). M - O. **Ej29RO51-359**, Vista labial o lingual (M), sección transversal (N), dentículos mesiales (O, der), dentículos distales (O, izq).

Coelurosauria Von Huene, 1914

Tyrannosauroida Osborn, 1905

Tyrannosauridae Osborn, 1906

Tyrannosauridae indeterminado

Material referido: **Ej27COLMAF**, **Ej41M1OK**, **Ej43M3-(SL258)**, **Ej44M4-(DINE276-38)**. *Maxilar Distal:* **Ej42M2-(CONO)**. (Lámina 5). **Dientes asociados al Morfotipo E.**

Descripción morfológica: Dientes grandes, de coronas altas y robustos, ligeramente recurvados, usualmente anchos de la base presentando formas ovaladas, circulares, semicirculares o semirectangulares en sección transversal, pueden llegar a ser ligeramente a fuertemente comprimidos labio-lingualmente (principalmente aquellos maxilares o del dentario).

Los dentículos mesiales son cortos, un tanto más largos que anchos, presentan formas casi cuadráticas con puntas redondeadas a planas y suelen ser más pequeños que los dentículos distales. Estos últimos son grandes, robustos, alargados y espaciados, con puntas en forma de cincel o aplanados sin ninguna forma ganchuda y presentan un rango que va de 2 a 3.5 dentículos por mm (Currie *et al.*, 1990; Samman *et al.*, 2005; Smith *et al.*, 2005; Williamson y Brusatte, 2014).

Discusión: Estos ejemplares han sido referidos a tiranosáuridos porque en general la corona es más robusta y más grande en comparación con aquéllos referidos como dromaeosáuridos o troodontidos, además, los ejemplares muestran una morfología que cuadra con las descripciones de este grupo, principalmente en el tamaño y grosor de los dentículos y poseen en promedio de 3.25 dentículos por mm.

El ejemplar **Ej27COLMAF** (Lámina 5, A-C) está incompleto y probablemente corresponda a la punta de un diente mucho más grande, su margen mesial es fuertemente convexo a diferencia de los otros ejemplares.

Los ejemplares **Ej42M2-(CONO)**, **Ej43M3-(SL258)** y **Ej44M4-(DINE276-38)** están más comprimidos a diferencia del **Ej41M1OK** que es casi cónico.

Cabe destacar que dos ejemplares difieren en la forma de sus bases, en **Ej43M3-(SL258)** es lenticular (Lámina 5, H), mientras que en el **Ej44M4-(DINE276-38)** es reniforme (Lámina 5, N).

Por otro lado, los ejemplares **Ej41M1OK**, **Ej42M2-(CONO)** y **Ej43M3-(SL258)** exhiben una leve torsión hacia la cara lingual en parte central.

Estos cinco ejemplares no son dientes muy grandes, pero si más que el resto de los ejemplares aquí descritos, siendo el **Ej42M2-(CONO)** el más grande con una altura de la corona de 22.4 mm (Tabla 7), sin embargo, debido a que el lado distal de la base está roto, podría ser mucho más alto.

Este ejemplar **Ej42M2-(CONO)** debido a la forma de su base y al ser un tanto comprimido labio-lingualmente es probable que corresponda a un diente

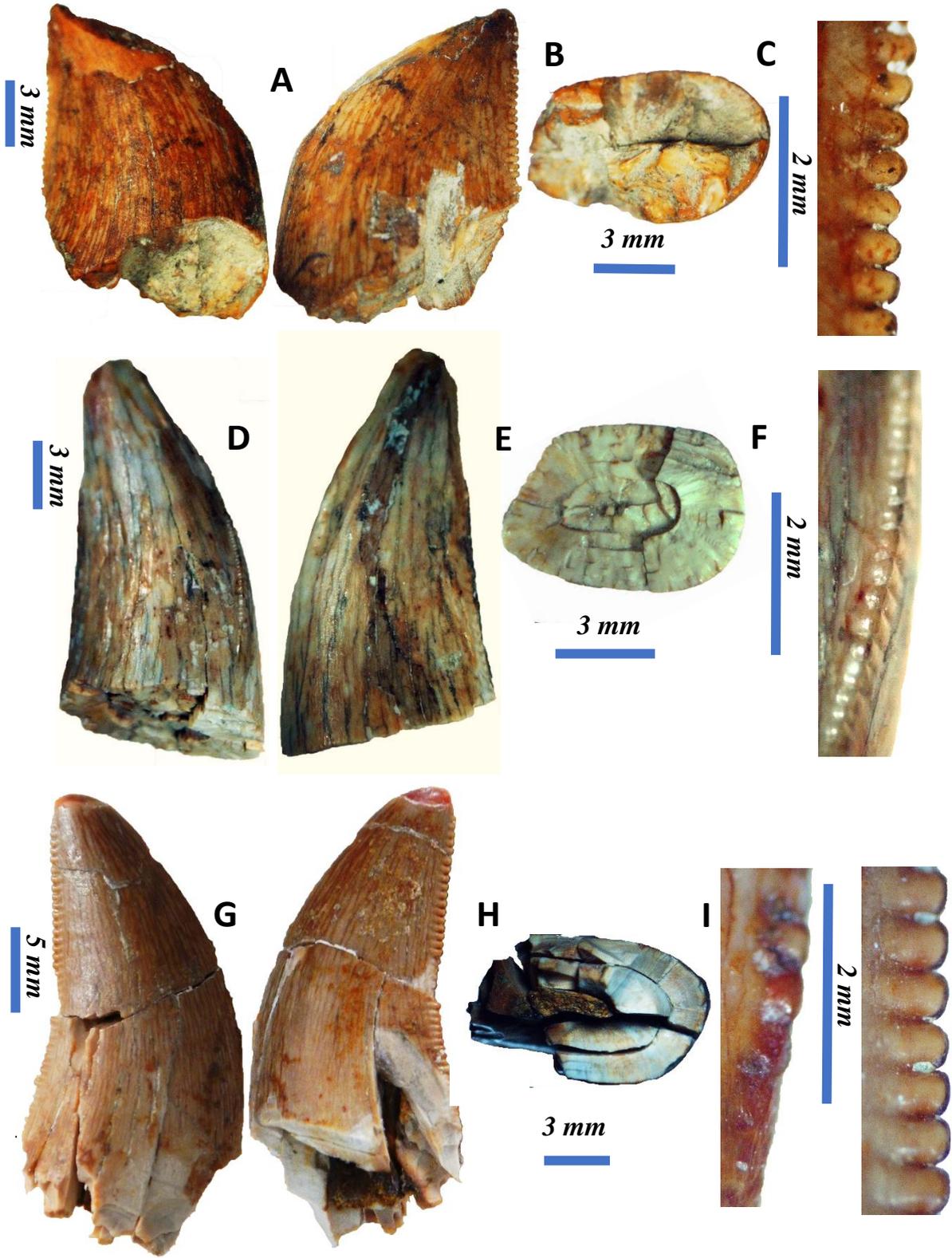
maxilar distal (Samman *et al.*, 2005), la posición de los otros ejemplares es un tanto incierta, el **Ej43M3-(SL258)** podría corresponder a un diente maxilar.

Las medidas de estos ejemplares cuadran con las medidas y descripciones de Tyrannosauridae identificados en la cuenca de San Juan, Nuevo México por Williamson y Brusatte (2014), quienes indicaron que su material probablemente corresponda a individuos juveniles o alguna etapa ontogénicamente más temprana debido principalmente al tamaño mucho menor de los dientes comparado con las grandes coronas que usualmente se ven para los tiranosáuridos para dientes maxilares/dentarios, aunque no se puede descartar que la variación de tamaños también puede indicar diferentes taxones (Smith *et al.*, 2005).

En este sentido Currie *et al.* (1990), mencionaron que los dientes juveniles son una versión escalada de los dientes de individuos adultos. Tanto por su tamaño, así como el registro previo en la formación “El Gallo” de un metatarso correspondiente a un tiranosáurido menos robusto (Peacock *et al.*, 2012), sugeriría que los ejemplares **Ej41M1OK**, **Ej42M2-(CONO)**, **Ej43M3-(SL258)** y **Ej44M4-(DINE276-38)** podrían corresponder a un tipo de tiranosáurido juvenil o a un tiranosáurido de cuerpo más grácil.

Tabla 7. Medidas de los ejemplares asignados a la familia Tyrannosauridae.

	Ej27 <i>COLMAF</i>	Ej41 <i>M1OK</i>	Ej42 <i>M2-(CONO)</i>	Ej43 <i>M3-(SL258)</i>	Ej44 <i>M4-(DINE276-38)</i>
AC	12,3	14,4	22,4	13,6	22,2
LonBC	8,9	7,7	10,2	8,8	9,6
AnBC	6,2	5,2	4,9	4,8	5,3
DentM/mm	?	3,5	3	3,5	3
DentD/mm	4	2,5	3	3,5	3,5
ADenM	?	1,75	0,3	?	0,2
LDenM	?	0,25	0,37	?	0,37
ADenD	0,45	?	0,49	0,5	0,45
LDenD	0,3	0,35	0,45	0,35	0,35
LMC	8,9	6,7	8,9	8,1	9
AMC	4,1	3,7	5,3	3,5	4,1
RBC	0,696629	0,6753	0,4803	0,54545	0,5520
RAC	1,382022	1,87012	2,1960	1,54545	2,3125
RCM	0,46067	0,5522	0,5955	0,4320	0,45555
LA	15,4	15,2	21,2	17,1	24



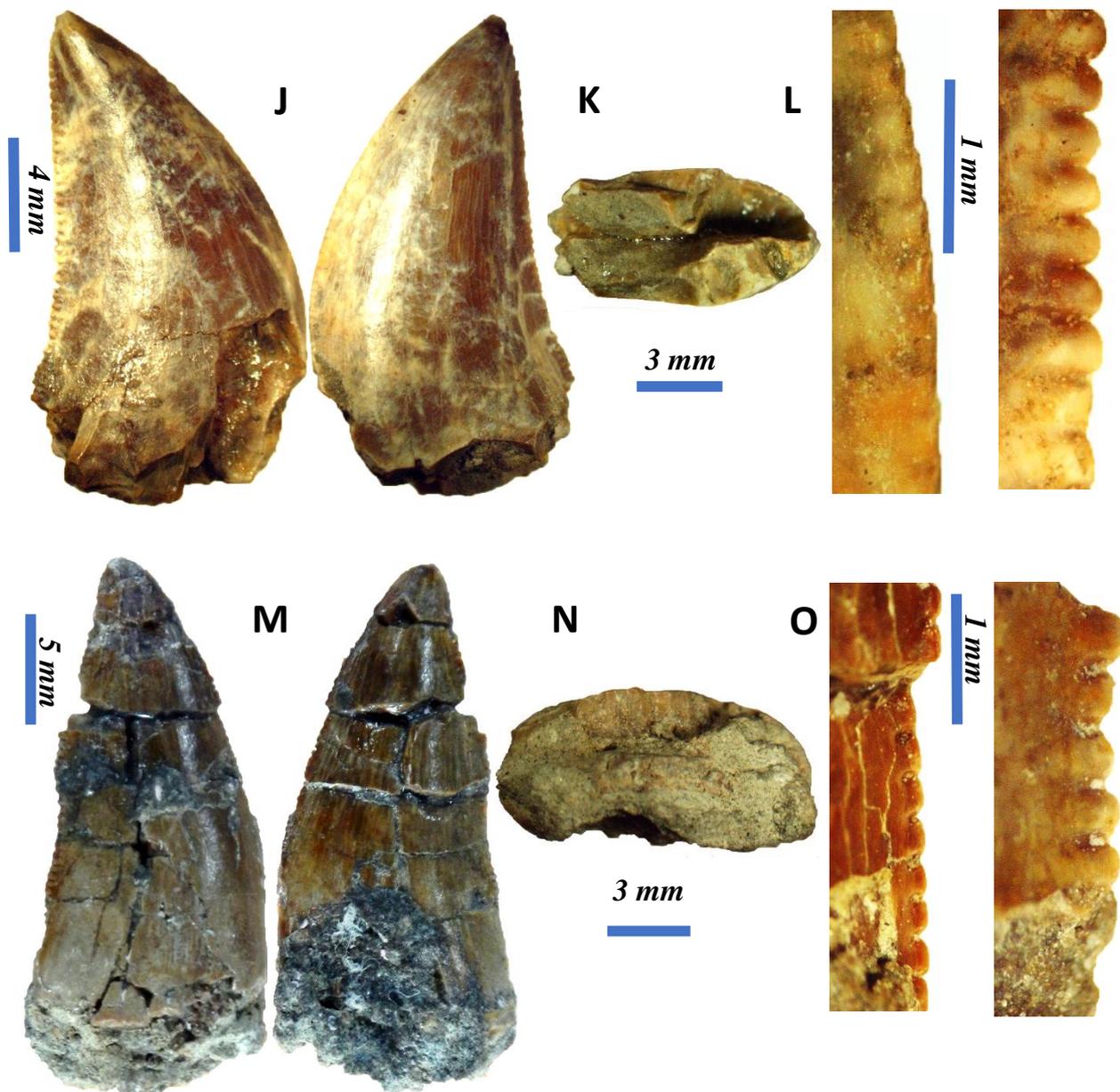


Lámina 5. Morfotipos dentales de la formación “El Gallo”. Morfotipo E, tiranosáuridos (Tyranosauridae). A - C. **Ej27COLMAF**, Vista lingual o labial (A), sección transversal (B), dentículos distales (C). D - F. **Ej41M1OK**, Vista lingual o labial (D), sección transversal (E), dentículos mesiales (F, der) dentículos distales (F, izq). *Maxilar distal*: G - I. **Ej42M2-(CONO)**., Vista lingual o labial (G), sección transversal (H), dentículos mesiales (I). J - L. **Ej43M3-(SL258)**, Vista lingual o labial (J), sección transversal (K), dentículos mesiales (L, der) dentículos distales (L, izq). M - O. **Ej44M4-(DINE276-38)**, Vista lingual o labial (M), sección transversal (N), dentículos mesiales (O, der) dentículos distales (O, izq).

Terópodo indeterminado A

Material referido: Ej30R050-355. (Lámina 6, A-C). **Diente asociado al Morfotipo F.**

Descripción morfológica: Diente pequeño sin esmalte, presenta desgaste desde su punta y se extiende hasta la parte central de la corona del lado mesial, la corona es relativamente ancha hacia su base con sección transversal semiredondeada.

Está fuertemente comprimido hacia la carena distal, ligeramente recurvado, no presenta carena mesial, la carena distal posee once dentículos de los cuales sólo siete están completos, estos son relativamente grandes, rectos y alargados, los centrales y apicales poseen puntas más semiredondeadas, mientras que los dos más basales poseen puntas subtriangulares, los dentículos decrecen en tamaño hacia la base del diente y presentan espacios interdenticulares amplios y profundos.

Discusión: La morfología general de este ejemplar es parecida a *Troodon*, es ancho sobre todo de la base y posee dentículos distales un tanto grandes para su tamaño, sin embargo, los dentículos no son tan grandes como aquéllos presentes en *Troodon*, incluso Ej32SGREG-7 que es el ejemplar más pequeño posee dentículos un poco más grandes que Ej30R050-355.

Por otra parte, no se aprecia la forma típicamente ganchuda y ocurren 5 dentículos por mm, es más parecido a los reportados para *Pectinodon* por Longrich (2008) sin embargo, este género es único para el Maastrichtiano (Cretácico Tardío) de la Formación Lance, Montana y Wyoming, por lo que su

identificación es incierta y dada sus condiciones de preservación no hay otras características que permitan asignarlo a uno de los grupos de terópodos con mayor confianza.

Terópodo indeterminado B

Material referido: Ej31 R051-354. (Lámina 6, D-E). **Diente asociado al Morfotipo G.**

Descripción morfológica: Corona incompleta, sólo se preserva la mitad de ésta, es ligeramente recurvado y ancho sobre todo en la base, la sección transversal es casi cuadrada, el ejemplar exhibe ambas carenas, la carena mesial no presenta dentículos y se muestra como un margen liso que se tuerce ligeramente hacia la cara lingual, los dentículos distales son pequeños casi cuadrados de puntas redondeadas, un tanto estrechos entre sí y no varían de tamaño a lo largo del margen distal.

Discusión: El ejemplar posee dentículos diminutos, pero, a diferencia de aquéllos referidos como *Richardoestesia*, no está comprimido y la base es ancha y cuadrada, se visualiza que la carena mesial se tuerce ligeramente, pero varios ejemplares que han sido identificados a grupos diferentes muestran esta característica, aunado al hecho de que desafortunadamente está incompleto, no es posible hacer una identificación más precisa.

Tabla 8. Medidas de los ejemplares indeterminados.

	Ej30R050-355	Ej31R051-354
AC	2,3	?
LonBC	1,8	1,76
AnBC	1	1,4
DentM/mm	?	?
DentD/mm	5	7
ADenM	?	?
LDenM	?	?
ADenD	0,26	0,115
LDenD	0,23	0,125
LMC	2,1	2
AMC	1,1	1,2
RBC	0,55555556	0,79545455
RAC	1,27777778	?
RCM	0,52380952	0,6
LA	3,4	?

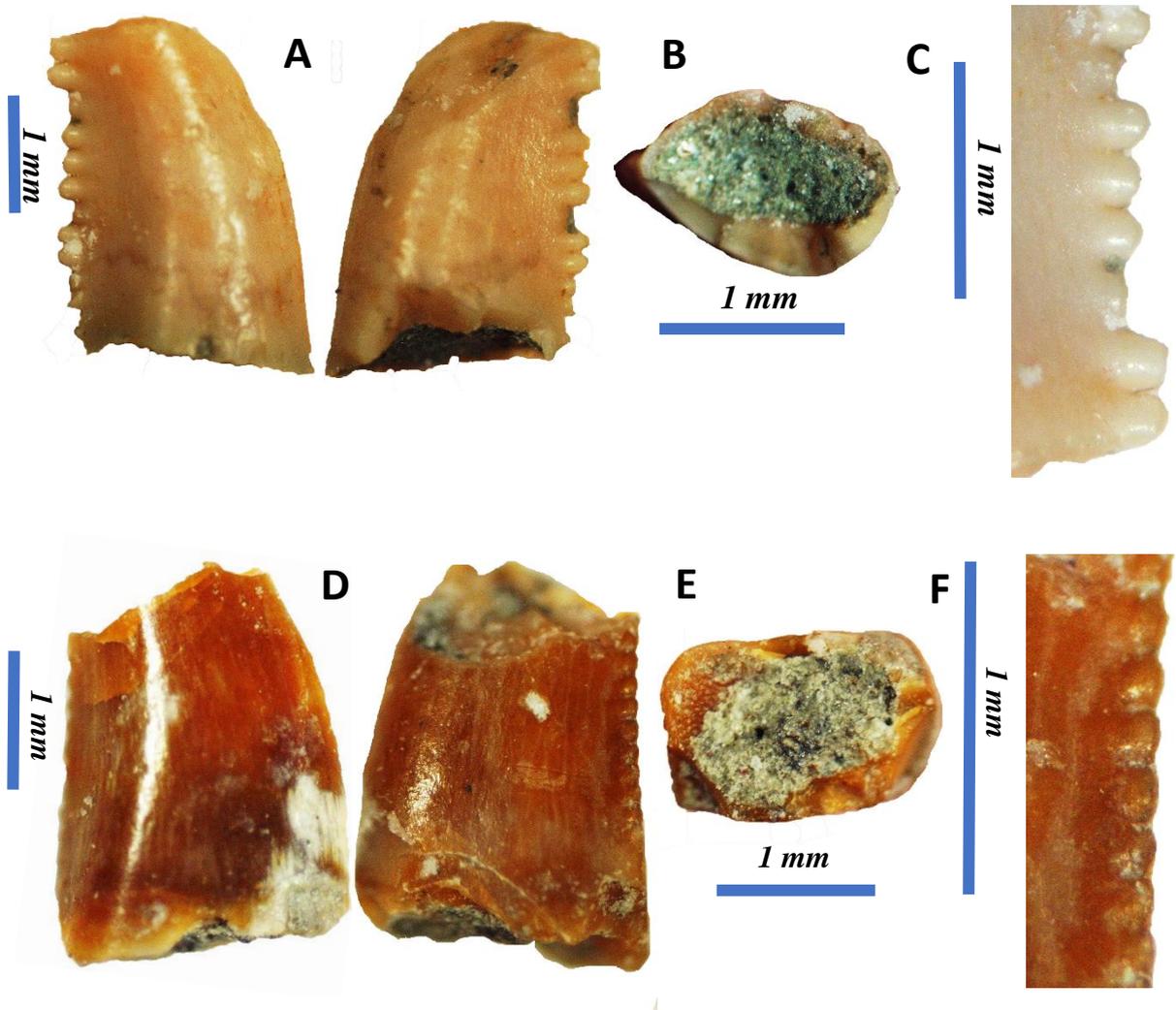


Lámina 6. Morfotipos dentales de la formación “El Gallo”. Indeterminado A: A - C. **Ej30R050-355**, Vista lingual o labial (A), sección transversal (B), dentículos distales (C). D - F. Indeterminado B: **Ej31R051-354**, Vista lingual o labial (D), sección transversal (E), dentículos distales (F).

Resultados estadísticos.

Para contrastar y complementar la revisión morfológica, en este estudio se realizó un Análisis de Agrupamiento seguido de un ACP que ayudaron a comprender las similitudes entre los 38 ejemplares y a establecer la influencia de cada carácter en el acomodo de las OTU's.

El análisis de agrupamiento arrojó un fenograma (Figura 5) con un coeficiente de correlación (valor de r) de 0.82733, aceptable, indicando un acomodo no azaroso. Se observa una clara separación de dos grupos principales que se unen con un coeficiente de disimilitud aproximado de 2.

El primero de ellos (**A**) está conformado por los ejemplares **Ej27COLMAF**, **Ej41M1OK**, **Ej42M2-(CONO)**, **Ej43M3-(SL258)** y **Ej44M4-(DINE276-38)** (referidos al morfotipo E) que comparten similitud en la altura de la corona y en la longitud y anchura de la base de la corona (AC, LonBC, AnBC), así como en el número reducido de dentículos (mesiales y distales) por mm (Tabla 7), siendo este grupo el que contiene los dientes más grandes de toda la muestra.

El segundo grupo **B** reúne la mayoría de los ejemplares (Figura 5), con un coeficiente de disimilitud aproximadamente 1.35 se divide en dos subgrupos. El primer subgrupo **B1** contiene a los ejemplares **Ej6RO50-360**, **Ej9B-OK**, **Ej19CAD-199**, **Ej21CAD21**, **Ej38CAS-B** y **Ej40ESQ-B** estos comparten un bajo número de dentículos por mm y semejanza en el ancho de sus bases (Tabla 5), el ejemplar **Ej7DTATA-201** se separa del resto al presentar un LonBC ligeramente más corto y tamaños de dentículos mesiales más grandes, estos ejemplares son referidos al morfotipo C.

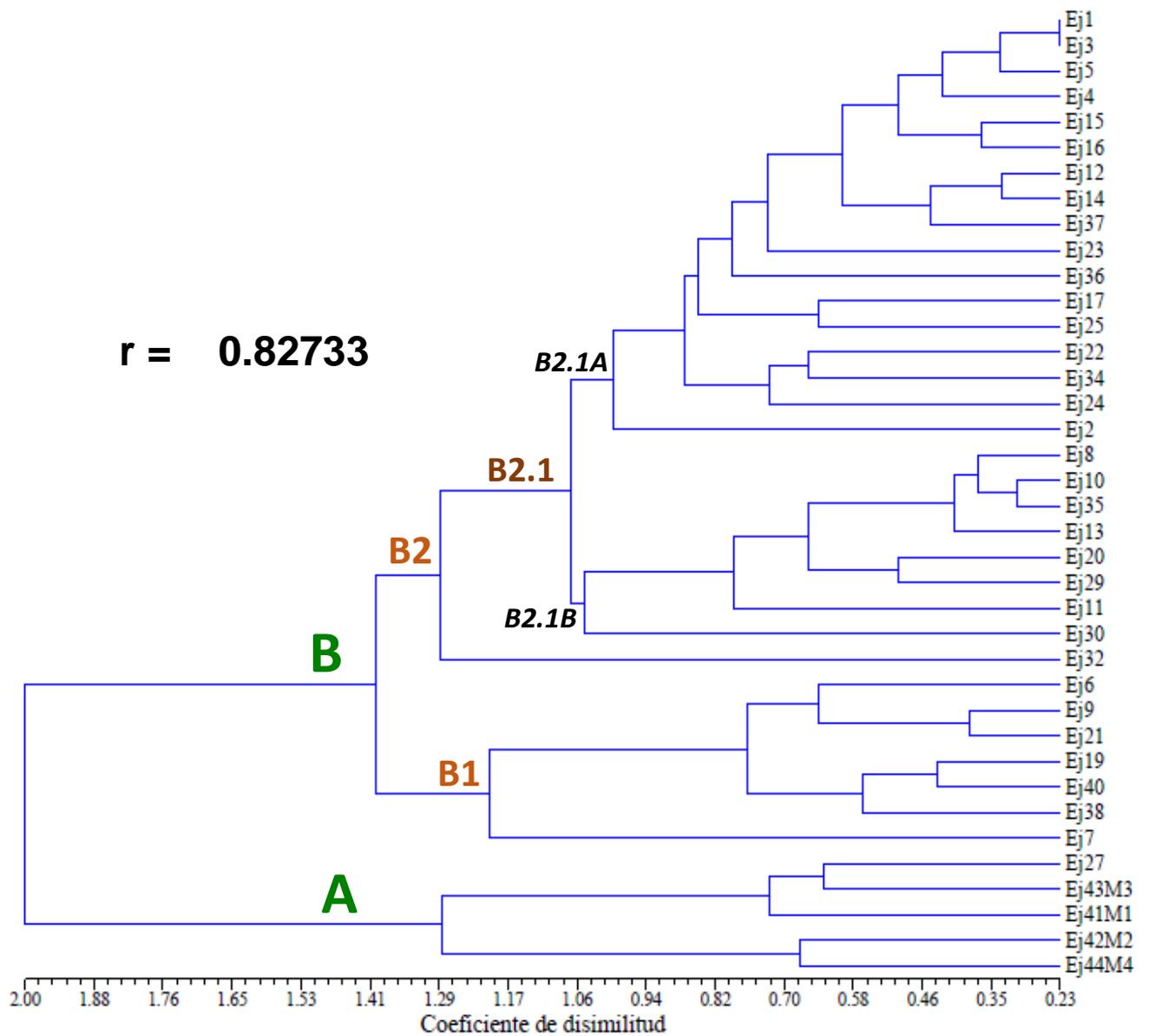


Figura 5. Fenograma de los 38 ejemplares que muestra las relaciones de disimilitud, se utilizó la distancia taxonómica promedio como coeficiente de disimilitud y es construido por la técnica de ligamiento promedio (UPGMA).

El segundo subgrupo **B2** con un coeficiente de disimilitud aproximadamente 1.28 se subdivide en el grupo **B2.1** y una rama en donde el ejemplar **Ej32SGREG-7** queda aislado diferenciándose del resto por presentar una menor anchura de la base de la corona y dentículos distales pequeños.

Con un coeficiente de disimilitud de 1.08 el subgrupo **B2.1** se ramifica en dos subconjuntos **B2.1A** y en **B2.1B**, en este último subconjunto quedan agrupados los ejemplares **Ej8SUER2**, **Ej10B-OK3**, **Ej11CAS-6**, **Ej13RO50**, **Ej29RO51-359**, **Ej35RO50-33-419** (estos ejemplares son referidos morfotipo D) y el **Ej20ESQT3**, estos ejemplares comparten entre si tamaños pequeños de sus dentículos y tamaños relativamente menores en la anchura de la corona (Tabla 6), por su parte el **Ej30RO50-355** se separa del resto al presentar valores menores de AC y DentD/mm.

Por último, el subconjunto **B2.1A** contiene al resto de los ejemplares **Ej1SL24-256**, **Ej3FH58**, **Ej4RO51-224** **Ej5SL1**, **Ej12RO51-70**, **Ej15CIEL1**, **Ej16RO51-209**, **Ej14RO51-207**, **Ej23RO51-69**, **Ej36RO51-367**, **Ej37RO50G**, **Ej22CIEL2**, **Ej24SL2**, **Ej17CAD-202** y **Ej25OK-203**, comparten tamaños similares de la altura de la corona así como número semejante de dentículos distales por mm, siendo dientes de tamaño mediano, además se observa que el par **Ej1 – Ej3** presentan una distancia menor de 0.30, por lo que son los más similares entre sí que con el resto, cabe destacar que dentro de este subconjunto **B2.1A** el ejemplar **Ej2SL23-255** queda aislado con respecto al resto y se diferencia por presentar un tamaño de altura de la corona más grande.

El Análisis de Agrupamiento muestra que los ejemplares forman cuatro grupos distintivos:

- 1 - Dientes grandes y gruesos con un número bajo de dentículos/mm.
- 2 – Dientes pequeños y gruesos con un tamaño grande en sus dentículos.
- 3 - Dientes de tamaño mediado, con dentículos pequeños.
- 4 - Dientes de tamaño mediado, comprimidos, dentículos de tamaño mediado.

Dentro de estas cuatro agrupaciones, únicamente dos de ellas (**B1** y **A**) coinciden con los morfotipos cualitativos C y E. La división que existe dentro del grupo **B2.1** engloba a los morfotipos A, B y D pero no se muestra distinción entre ellos.

En el ACP (Figura 6) se muestra el contraste entre las agrupaciones formadas en el fenograma (círculos rojos) y los morfotipos cualitativos (polígonos irregulares), se puede observar que únicamente dos morfotipos se corresponden con los grupos formados por el Análisis de Agrupamiento.

Las variables importantes en el componente 1 (eje “X”) son AnBC, AMC, LMC y ADenD las tres primeras relacionadas con la anchura y grosor del diente (Tablas 10 y 11); mientras en el componente 2 (eje “Y”) las variables de peso son AC, LA, LDenM y DentD/mm, las primeras dos relacionadas a la altura del diente; y por último el componente 3 las variables que predominan son ADenM, LDenM, ADenD y LDenD relacionadas al tamaño de los dentículos, la acumulación es mayor del 60% en este tercer componente lo que genera robustez al ACP (Tablas 10 y 11).

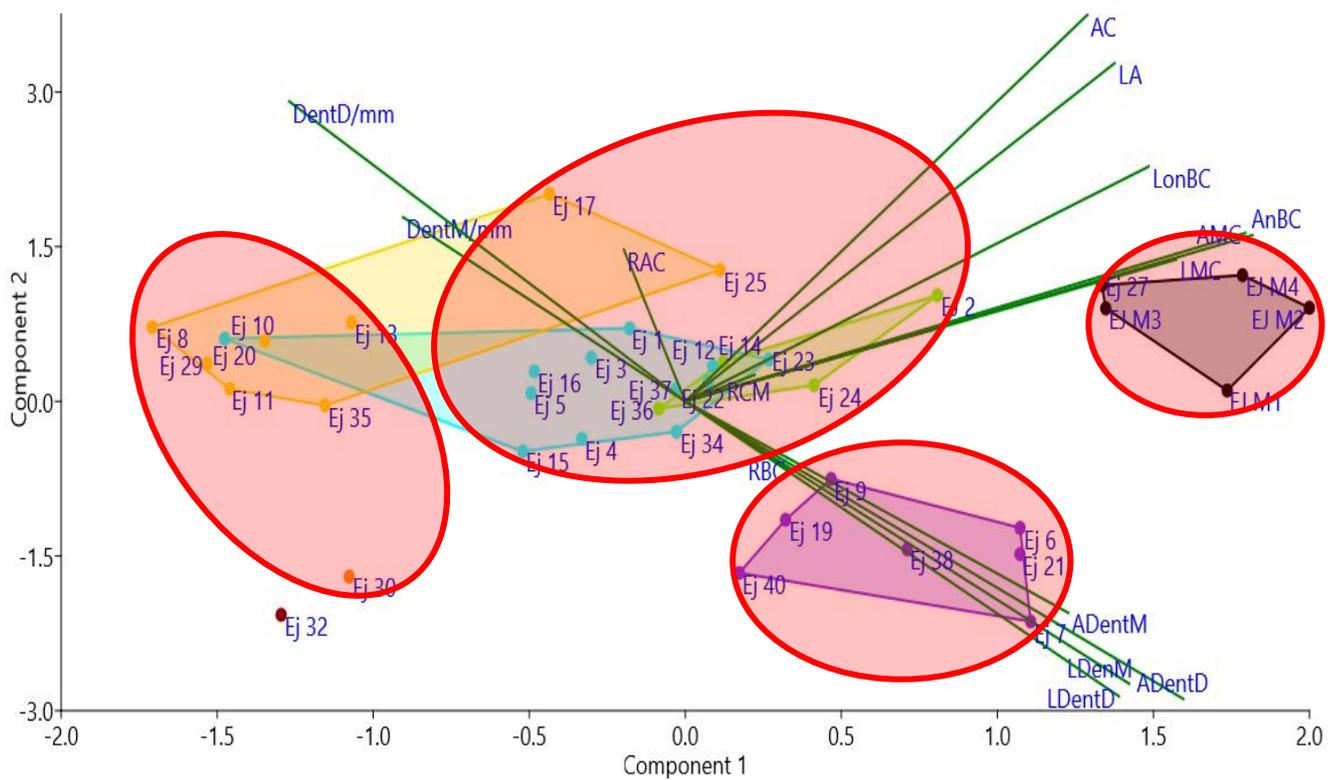


Figura 6. Análisis de componentes principales (ACP) de 38 ejemplares mostrando agrupamientos en el morfo-espacio de los dos primeros componentes.

Círculos rojos: Agrupaciones correspondientes al fenograma del Análisis de Agrupamientos.

Polígonos irregulares (al fondo) marcan los morfotipos cualitativos.

Tabla 9. Resultados del ACP. Valores propios de cada componente indicando la cantidad de varianza que contiene cada componente con su respectivo acumulativo.

Componentes	Eigenvalores	% Varianza	Acumulativo
1	0.331979	58.89	58.89
2	0.105768	18.762	77.652
3	0.0511795	9.0788	86.7308
4	0.030566	5.4221	92.1529
5	0.0133225	2.3633	94.5162

Tabla 10. Resultados del ACP. Valores de cada componente con respecto a cada variable, caracteres con mayor peso de los componentes marcados de verde, los signos indican orientación en el plano de la gráfica de ACP.

	CP 1	CP 2	CP 3
AC	0.25561	0.41987	0.07902
LonBC	0.29463	0.25513	-0.0050158
AnBC	0.36077	0.18056	0.024601
DentM/mm	-0.17949	0.20011	-0.25844
DentD/mm	-0.25187	0.32594	0.24877
ADenM	0.24345	-0.22953	0.51821
LDenM	0.28228	-0.30671	0.52893
ADenD	0.31669	-0.32323	-0.43989
LDenD	0.27575	-0.32044	-0.30546
LMC	0.31217	0.15414	-0.11776
AMC	0.35628	0.18303	-0.05925
RBC	0.066136	-0.074561	0.029617
RAC	-0.039027	0.16474	0.084036
RCM	0.044108	0.028888	0.058514
LA	0.27302	0.36746	-0.024297

Para contrastar con los análisis anteriores y determinar si los dientes aislados de la muestra de “El Gallo” se pueden atribuir a algún grupo taxonómico apropiado previamente establecido, fue necesario incorporar la matriz de datos de los 38 ejemplares a conjuntos de datos publicados anteriormente, se utilizaron los datos Larson (2008), Larson y Currie (2013), Torices *et al.* (2014) y Hendrickx *et al.* (2015b) principalmente por realizar sus trabajos en formaciones del Cretácico Tardío de Norte América enfocados en la identificación cuantitativa de los dientes aislados de terópodos.

Primeramente, cada uno de estos análisis arroja una gráfica distinta de ACP dependiendo que grupos haya evaluado cada autor (Figura 7), cada grupo está

referido a caracteres claves que se han utilizado para delimitar una categoría taxonómica en concreto.

En este sentido, las cuatro gráficas de ACP de la Figura 7 (**A – D**) presentan en el componente 1 las variables de peso que son relacionadas al tamaño del diente (AC, LonBC, AnBC), mientras en el Componente 2 se compone de las variables relacionadas con los dentículos, los ejemplares de “El Gallo” son marcados con X.

Por lo anterior, en el extremo superior izquierdo de las gráficas **A**, **B** y **C** de la Figura 7 (polígonos amarillos) se ubican aquellos dientes que han sido referidos al taxón *Richardoestesia* por el tamaño diminuto de sus dentículos, los ejemplares asociados al morfotipo D: **Ej8SUER2**, **Ej10B-OK3**, **Ej11CAS-6**, **Ej13RO50**, **Ej17CAD-202**, **Ej25OK-203**, **Ej29RO51-359** y **Ej35RO50-33-419** quedan perfectamente acoplados dentro de este grupo.

Cabe señalar que solo en la gráfica **A** (Figura 7) los taxones *R. gilmorei* y *R. isosceles* se toman por separado cuya principal diferencia se encuentra en el tamaño de la corona (AC y LonBC), precisamente los ejemplares más grandes con dentículos pequeños (**Ej17CAD-202** y **Ej25OK-203**) se ubican más en *R. gilmorei*, mientras los ejemplares anteriores se ubican más hacia la zona referente a *R. isosceles*.

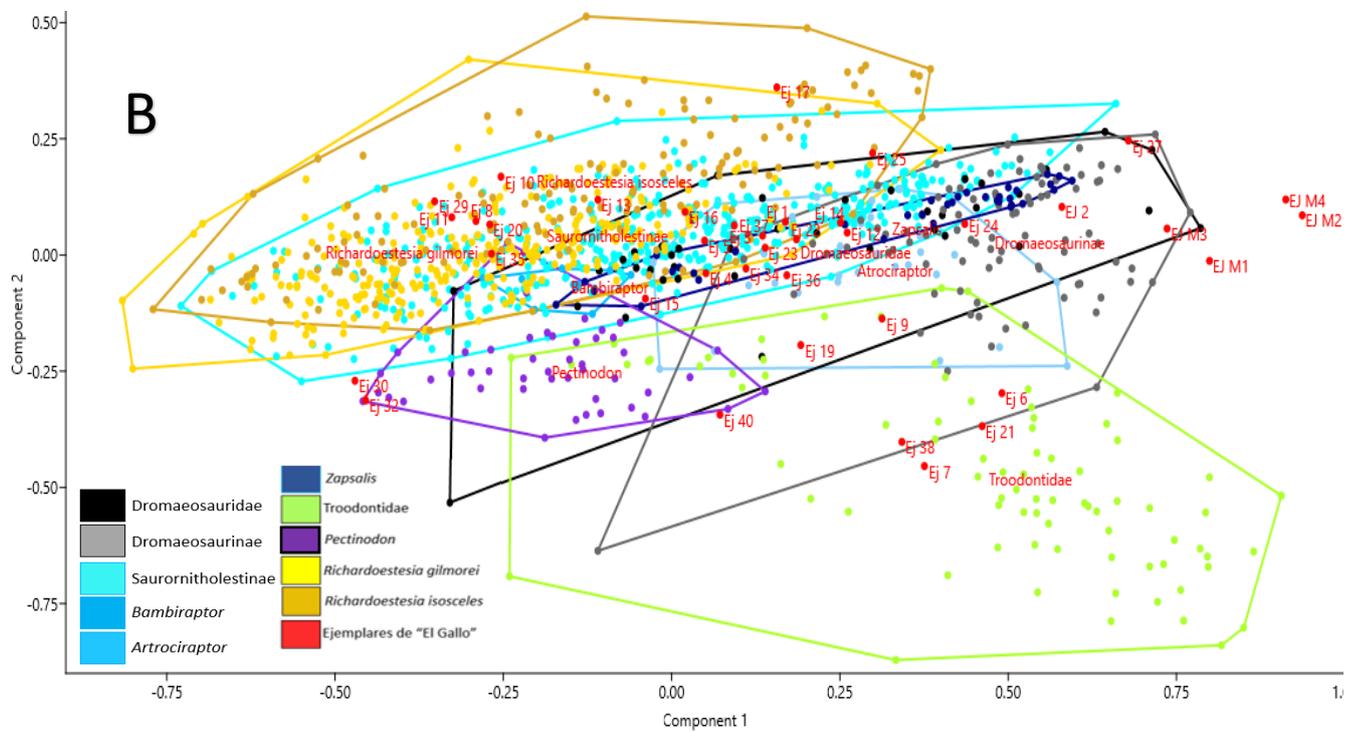
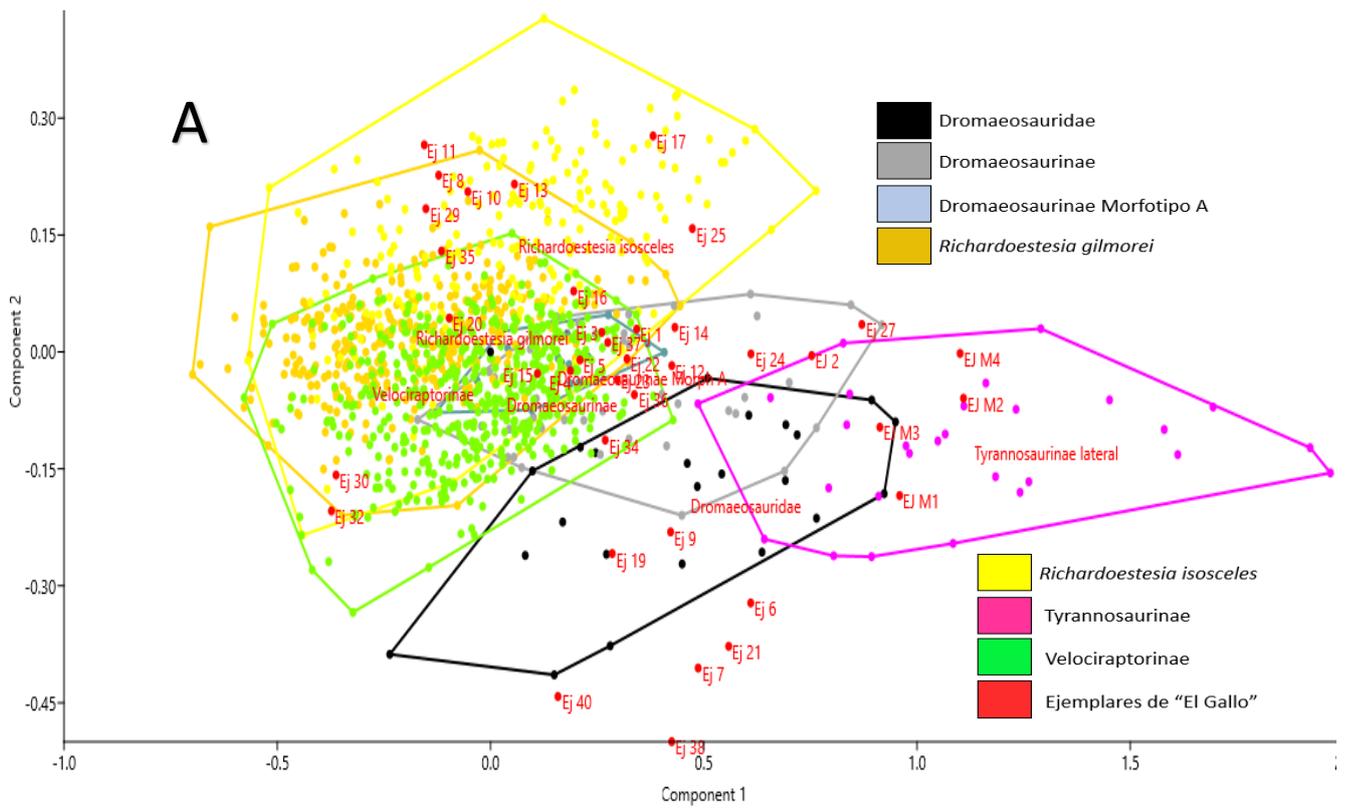


Figura 7. Ubicación de ejemplares de “El Gallo” (X en rojo) a través de los distintos morfoespacios en cuatro gráficas diferentes de ACP correspondientes a trabajos previos: **A** – Larson (2008), no incluyen troodontidos; **B** – Larson y Currie (2013), no incluyeron tiranosáuridos; **C** -; Hendrickx *et al.* (2015b) no hicieron una distinción entre *R. gilmorei* y *R. isosceles*. **D** – Torices *et al.* (2014), únicamente troodontidos.

La gráfica **C** (Figura 7) solo el **Ej35RO50-33-419** está dentro de *Richardoestesia*, los otros ejemplares que caen dentro de este morfoespacio presentan una morfología denticular diferente, por el contrario, los ejemplares que presentan una morfología más similar a *Richardoestesia* quedan fuera de dicho morfoespacio en esta gráfica.

La parte central de las tres primeras gráficas (Figura 7, **A – C**) se hallan las zonas de mayor conflicto, con una superposición de grupos muy marcada, aquí entran los dientes con DentD/mm en promedio de entre 4.2 a 7 y tamaños de la corona no muy grandes, aquí se encuentran varios grupos afines a dromaeosaurios, en esta zona quedan incluidos los ejemplares **Ej1SL24-256**, **Ej3FH58**, **Ej4RO51-224**, **Ej5SL1**, **Ej12RO51-70**, **Ej14RO51-207**, **Ej15CIEL1**, **Ej22CIEL2**, **Ej23RO51-69**, **Ej34E56-225**, **Ej36RO51-367** y **Ej37RO50G** quienes presentan AC entre 4.5 – 9.6 y DentD/mm de entre 5,5 – 9 (Tabla 12 – 1).

En las gráficas **A** y **C** (Figura 7) los ejemplares asociados al morfotipo A y B muestran una separación, el morfotipo B entra en la categoría de dromaeosaurios (gris y negro en gráfica **A**), mientras los ejemplares del morfotipo A se agrupan en *Saurornitholestes* (en gráfica **C**) y en la categoría Velociraptorinae en gráfica **A** (verde claro en ambas gráficas) ambos grupos

logran diferenciarse porque en general presentan diferencias en el tamaño de corona y tamaño de los dentículos (Tabla 12 – 1).

En las tres gráficas (Figura 7, **A – C**) el ejemplar **Ej2SL23-255** se ubican dentro del grupo Dromaeosaurinae (*Dromaeosaurus* en gráfica **C**), mientras los ejemplares **Ej24SL2** y **Ej27COLMAF** se ubican dentro de este mismo grupo en gráfica **A**, los ejemplares **Ej27COLMAF** y **Ej43M3-(SL258)** entran notoriamente en Dromaeosauridae de la gráfica **B**.

Los ejemplares **Ej41M1OK**, **Ej42M2-(CONO)** y **Ej44M4-(DINE276-38)** quedan perfectamente agrupados dentro de Tyrannosaurinae de la gráfica **A** debido a ser dientes con AC entre 12 y 22 mm, DentD/mm entre 2 y 3.5 (Tabla 12 - 5) y ser en general más robustos que otros ejemplares (LongBC entre 7 y 10 mm). En la misma gráfica **A** (Figura 7) el **Ej43M3-(SL258)** tiene un traslape con Dromaeosauridae por presentar un AC (Tabla 6) similar con este grupo (AC de entre 2.12 – 17.33).

Hendrickx *et al.* (2015b) (Figura 7 – **C**) incluyeron tiranosauroides gráciles de Asia como *Raptorex* (considerado como un juvenil por Fowler *et al.* 2011 y Carr *et al.* 2017) y *Alioramus* (actualmente considerado tiranosaurino basal por Brusatte y Carr, 2016) precisamente los ejemplares **Ej27COLMAF** y **Ej43M3-(SL258)**, se hallan en el extremo de *Raptorex*, mientras el **Ej42M2-(CONO)** queda incluido dentro de *Alioramus*; los ejemplares **Ej41M1OK** y **Ej44M4-(DINE276-38)** están cercanos a este último manteniéndose en la periferia.

En el extremo inferior derecho se ubican aquellos dientes que poseen coronas pequeñas pero tamaño de dentículos bastante grandes (menor conteo de

DentM/mm y DentD/mm), en esta parte de las gráficas **B** y **C** (polígonos verde y azul fuerte respectivamente) se ubican los grupos asignados a *Troodon*, aquí quedan agrupados los ejemplares asociados al morfotipo C: **Ej6RO50-360**, **Ej7DTATA-201**, **Ej9B-OK**, **Ej21CAD21** y **Ej38CAS-B**, en la gráfica **C** el ejemplar **Ej40ESQ-B** se ubica en la zona de traslape con el taxón *Pectinodon*.

En la última gráfica **D** (Figura 7), Torices *et al.* (2014) analizaron grupos de troodóntidos provenientes de tres formaciones distintas (Dinosaur Park, Wapiti y Hoshoe Canyon), al ingresar los datos de los ejemplares de “El Gallo”, se observa que los ejemplares **Ej7DTATA-201**, **Ej9B-OK**, **Ej19CAD-199** y **Ej38CAS-B** se ubican dentro de la nube de troodóntidos de la Formación Dinosaur Park, mientras los ejemplares **Ej6RO50-360** y **Ej21CAD21** permanecen cerca del morfoespacio correspondiente a troodóntidos a diferencia del resto de los ejemplares que se hayan muy afuera.

El ejemplar **Ej30RO50-355** se diferencia cuantitativamente en presentar 5 DentD/mm y ser en general un diente pequeño, no se ubica en ninguna categoría en las gráficas **B** y **C** de la Figura 7, a su vez, el **Ej32SGREG-7** no entra tampoco en ninguna categoría en la gráfica **C**, pero en la gráfica **B** entra en los límites de *Pectinodon*. Estos dos ejemplares entran en traslape en la gráfica **A** con *Richardoestesia* y *Velociraptorinae*.

Estos análisis de ACP muestran que los ejemplares de “El Gallo” entran en ciertos grupos definidos, a pesar de ello, se debe aclarar que el consenso de los grupos referente a los dientes aislados no es claro, muchos grupos han resultado ser controversiales y hasta dudosos, por lo anterior, la asignación de

los morfotipos dentales de los ejemplares de “El Gallo” dentro de las gráficas de ACP (Figura 7) solo pueden ser a nivel de familia (Tabla 11) aunque el morfotipo D puede ser referido a *Richardoestesia*, sin embargo esta asignación simplemente denota una morfología distintiva.

El ejemplar **Ej30R050-355** es un ejemplar muy incompleto que no se tomó en cuenta en los análisis multivariados, sin embargo, la morfología de su base y sus dentículos, difiere del resto, lo que representa un morfotipo diferente (morfotipo G), aunque de identidad incierta.

Tabla 11. Relación entre los morfotipos dentales y familias identificadas de la muestra de dientes aislados de la formación “El Gallo”.

Morfotipo dental	Familia	Cantidad	Subfamilia	Cantidad
Morfotipo A	Dromaeosauridae	-	Sauornitholestinae	14
Morfotipo B	Dromaeosauridae	4	Dromaeosaurinae	2
Morfotipo C	Troodontidae	9	-	-
Morfotipo D - <i>Richardoestesia</i>	?	8	-	-
Morfotipo E	Tyrannosauridae	5	-	-
F, G - Indeterminado	?	2		

Tabla 12. Variación de los dientes de terópodos pequeños de la formación "El Gallo".

Morfortipo A		Morfología	Medidas	Rangos	Promedios
Saurornitholestinae		Comprimidos labio-lingualmente. Denticulos distales largos y ganchudos. Bases ovaladas o con forma de gota. Denticulos mesiales pequeños redondeados a planos.	AC	4,5 - 9,6	7,46
Ejemplares			LA	5,4 - 10,9	8,45
Ej1SL24-256	Ej16RO51-209		LonBC	2,7 - 4,7	3,66
Ej3FH58	Ej20ESQT3		AnBC	1,2 - 2,13	1,696
Ej4RO51-224	Ej22CIEL2		DentM/mm	5,5 - 9	6,44
Ej5SL1	Ej23RO51-69		DentD/mm	4 - 6	4,41
Ej12RO51-70	Ej34E56-225		ADentM	0,075 - 0,15	0,114
Ej15CIEL1	Ej37RO50G		LDenM	0,02 - 0,23	0,141
			ADentD	0,23 - 0,35	0,306
			LDentD	0,2 - 0,25	0,235
Morfortipo B		Morfología	Medidas	Rangos	Promedios
Dromaeosauridae		Ligeramente comprimidos labiolingualmente. Denticulos distales largos redondeados a planos. Bases ovaladas o con forma de "8". Denticulos mesiales pequeños redondeados a planos.	AC	7,6 - 15,4	10,25
Ejemplares			LA	7,9 - 17,2	11,35
Ej2SL23-255			LonBC	3,3 - 6,8	5,29
Ej24SL2			AnBC	2,23 - 3,3	2,732
Dromaeosaurinae			DentM/mm	4,5 - 5	4,87
Ejemplares			DentD/mm	3,5 - 5	4,37
Ej14RO51-207			ADentM	0,13 - 0,25	0,17
Ej36RO51-367			LDenM	0,188 - 0,26	0,23
			ADentD	0,27 - 0,38	0,31
			LDentD	0,225 - 0,25	0,23
Morfortipo C		Morfología	Medidas	Rangos	Promedios
Troodontidae		Coronas pequeñas. Constricción en la base. Denticulos distales muy grandes, largos y ganchudos. Denticulos mesiales grandes redondeados, planos o ganchudos	AC	2,6 - 8,3	5,9
Ejemplares			ADentM	0,2 - 0,38	0,273
Ej6RO50-360	Ej32SGREG-7		LDenM	0,2 - 1	0,465
Ej7DTATA-201	Ej38CAS-B		ADentD	0,27 - 0,775	0,545
Ej9B-OK	Ej40ESQ-B		LDentD	0,25 - 0,5	0,435
Ej19CAD-199			DentM/mm	2 - 5	3
Ej21CAD21			DentD/mm	2 - 4	2,37
			LonBC	1,93 - 4,9	3,74
			AnBC	0,73 - 3,03	2,186
			LMC	2,3 - 5	4,01
Morfortipo D		Morfología	Medidas	Rangos	Promedios
Richardoestesia		Coronas rectas a ligeramente recurvadas. Bases ovaladas o en forma de "8". Comprimidas labiolingualmente. Denticulos distales y mesiales muy pequeños de puntas redondeadas o planas. Con o sin crestas en ambas o en una cara	AC	4,6 - 11,5	7,06
Ejemplares			LA	3,8 - 12,9	7,42
Ej8SUER2	Ej29RO51-359		DentM/mm	8 - 9	8,66
Ej10B-OK3	Ej35RO50-33-419		DentD/mm	6 - 10	8,06
Ej11CAS-6			ADentM	0,075 - 0,124	0,096
Ej13RO50			LDenM	0,087 - 0,13	0,109
Ej17CAD-202			ADentD	0,074 - 0,175	0,129
Ej25OK-203			LDentD	0,1 - 0,15	0,118
			LonBC	2,13 - 6,1	3,21
			AnBC	1,03 - 2,4	1,425

Morfotipo E	Morfología	Medidas	Rangos	Promedios
Tyrannosauridae	Coronas altas y robustas. Bases, ovaladas, circulares. Ligeramente a fuertemente comprimidos labiolingualmente. Dentículos mesiales cortos, planos a redondeados. Dentículos distales grandes, robustos, alargados redondeadas o aplanadas	AC	12,3 - 22,4	16,98
Ejemplares		LA	15,2 - 24	18,58
Ej27COLMAF		LonBC	7,7 - 10,2	9,04
Ej41M1OK		AnBC	4,8 - 6,2	5,28
Ej42M2-(CONO)		DentM/mm	3 - 3,5	3,25
Ej43M3-(SL258)		DentD/mm	2,5 - 4	3,3
Ej44M4-(DINE276-38)		ADentM	0,2 - 1,75	0,75
	LDenM	0,25 - 0,37	0,33	
	ADentD	0,45 - 0,5	0,472	
	LDentD	0,3 - 0,45	0,36	

VIII. Discusión

Si bien es posible diferenciar siete morfotipos distintivos con base en su morfología, al realizar el Análisis de Agrupamiento este indica que sólo se forman cuatro grupos distintos y sólo dos coinciden con los grupos morfológicos.

Dentro de estos cuatro grupos, tres de ellos se observa que un ejemplar queda aislado del resto, en el caso del grupo **B1** (Figura 5) es el ejemplar **Ej7DTATA-201** quien se separa, debido a su alto rango de disimilitud este ejemplar podría indicar que se trata de un diente totalmente diferente con respecto al resto de ejemplares de este grupo, difiere en el tamaño de los dentículos mesiales, de acuerdo con su morfología y posición en las gráficas de ACP (Figura 7) puede ser asociado a Troodontidae, se ha documentado una alta heterodoncia en esta familia (Currie, 1987; Currie *et al.*, 1990; Torices *et al.*, 2014) y es posible que este ejemplar corresponda a un diente premaxilar (Currie 1987) por lo tanto los ejemplares agrupados en **B1** si pertenecen a un mismo morfotipo y pueden ser asociados a Troodontidae, esta familia es bastante diferenciable cuantitativamente de otros grupos (Tabla 12 - 3) poseyendo una fuerte variación morfológica, aunque en general de coronas pequeñas, los ejemplares son parecidos en tamaño a los reportado por García-Alcántara (2016) y Romo

de Vivar (2011) esta última reportó dientes maxilares relativamente más grandes que los dientes maxilares aquí identificados.

En la gráfica **D**, de la Figura 7, los pocos ejemplares del “El Gallo” que caen dentro del morfoespacio de troodontidos de las tres distintas formaciones, revelan que son cuantitativamente distintos, en general presentan un rango menor de AC, LonBC y AnBC con relación a los troodontidos de Horseshoe Canyon y Wapiti, siendo ligeramente más parecidos en los rangos de los troodontidos de Dinosaur Park, aunque al haber un alto rango de variación es difícil diferenciar grupos de troodontidos (Torices *et al.*, 2014).

En el caso del subconjunto **B2.1B** (Figura 5) es el ejemplar **Ej30R050-355** quien se separa del resto, se diferencia de los demás ejemplares de este subconjunto por ser un diente más pequeño y poseer valores menores de DentD/mm, su posición en las gráficas de ACP (Figura 7) no es clara y su morfología es bastante diferente, por lo anterior este ejemplar se sustenta como un morfotipo distinto (morfotipo F). Si bien, el resto de ejemplares dentro de este subconjunto **B2.1B** no engloba a todos los ejemplares asignados al morfotipo dental D, si abarca a la mayoría de estos y son cuantitativamente diferentes al poseer dentículos mesiales y distales más pequeños, estos ejemplares quedan dentro de *Richardoestesia* en las gráficas de la Figura 7 por lo que pueden ser asignados a este grupo, aunque existe mucha polémica sobre este taxón, aquí *Richardoestesia* hace hincapié solo a la morfología más que algún género.

Por último, en el subconjunto **B2.1A** el ejemplar **Ej2SL23-255** se diferencia rápidamente del resto de ejemplares de este subconjunto, presenta una corona mucho más grande y dentículos distales ligeramente más grandes, cabe destacar que en este subconjunto existen dos tipos de morfologías de dentículos, estas diferencias morfológicas separan el morfotipo A (ganchudos) del morfotipo B (redondeados), el ejemplar **Ej2SL23-255** posee dentículos de morfotipo B, sin embargo, en el Análisis de Agrupamiento muestra que no hay una clara separación entre los dos morfotipos. Este acomodo es debido a que muchos de estos ejemplares comparten al menos el 75% de los caracteres como son el tamaño de AC, LonBC, ADentM, ADentD y números de dentículos distales por mm, por ejemplo, los ejemplares **Ej12RO51-70** y **Ej14RO51-207** pese a que morfológicamente presentan dentículos distales distintos, son bastante semejantes en LonBC, AnBC y DentM/mm. En las gráficas de ACP de la Figura 7 el ejemplar **Ej2SL23-255** se logra diferenciar colocándose dentro de Dromaeosaurinae, por lo tanto, en el subconjunto **B2.1A** no hay distinción cuantitativa clara y es la morfología principalmente de los dentículos importante para llegar a separar grupos (Currie *et al.*, 1990; Turner *et al.*, 2012).

El morfotipo A, referido a Saurornitholestinae, en general posee tamaños de sus dentículos mesiales ligeramente más pequeños que el morfotipo B y ser mucho más comprimido labiolingualmente que los otros morfotipos (valores LonBC y AnBC más bajos, Tabla 12 - 1 y 2). Los análisis de ACP (Figura 7) muestran que este morfotipo puede ser tentativamente asignado al género *Saurornitholestes* ya que se encuentran dentro de la categoría de *Saurornitholestes* de la Formación Dinosaur Park en el que Larson y Currie

(2013) consideran válido a este género, en un estudio reciente Currie y Evans (2019), describieron un cráneo completo de *Sauornitholestes langstoni* proveniente de esta Formación, las medidas de las coronas de los dientes del maxilar y del dentario son en general, más grandes que las coronas de “El Gallo” sin embargo, comparten tamaños de dentículos similares (Tabla 13). Por lo anterior, los ejemplares asociados al morfotipo A de “El Gallo” representarían un dromaeosáurido cercano a *Sauornitholestes*.

Tabla 13. Tamaños de la corona y longitud de los dentículos del morfotipo A en comparación de *Sauornitholestes langstoni* (nuevo ejemplar).

<i>"El Gallo" Morfotipo A</i>			<i>Sauornitholestes langstoni (nuevo ejemplar)</i>	
<i>Medidas</i>	<i>Rangos</i>	<i>Promedios</i>	<i>Rangos</i>	<i>Promedios</i>
AC	4,5 - 9,6	7,46	2 - 13,7	8,92
LonBC	2,7 - 4,7	3,66	3,4 - 7,2	5,69
LDenM	0,02 - 0,23	0,141	0,13 - 0,2	0,15
LDentD	0,2 - 0,25	0,235	0,2 - 0,28	0,23

El ejemplar **Ej20ESQT3** morfológicamente pertenece al morfotipo A, sin embargo, en la gráfica **C** (Figura – 6), se ubica dentro de *Richardoestesia*, además en el Análisis de Agrupamientos se coloca dentro del subgrupo **B2.1B** (Figura 5) presentando valores de AC, LonBC, LMC y AMC semejantes a los ejemplares de este subconjunto los cuales se asocian al morfotipo D asignado a *Richardoestesia*. Baszio (1997a) había documentado esta semejanza entre *Sauornitholestes* y *Richardoestesia* de la Formación Milk River, Alberta, Canadá, en relación a su curvatura y el tamaño de los dentículos, aunque Larson (2008), indicó que cuantitativamente la corona de *Richardoestesia* es en promedio más grande que *Sauornitholestes*.

Es de llamar la atención que el Análisis de Agrupamiento concuerde con lo descrito por Baszio (1997a) ya que el subgrupo **B2.1** se subdivide en un grupo que contiene ejemplares asociados al morfotipo A, *Saurornitholestinae* (**B2.1A**) y otro grupo que contiene ejemplares asociados al morfotipo D, *Richardoestesia* (**B2.1B**), precisamente esta semejanza se muestra en los ejemplares **Ej17CAD-202** y **Ej25OK-203** ya que se agrupan en el fenograma (Figura 5) en el subconjunto **B2.1A** por poseer semejanza en AC, LonBC, AnBC y LMC con los otros ejemplares de ese mismo subconjunto, sin embargo, como contraste, en las gráficas de la Figura 7 se colocan claramente dentro de *Richardoestesia*, además se diferencian del resto de ejemplares de este subconjunto en presentar dentículos distales redondeados más pequeños.

Algunos ejemplares solo se diferencian a través de su morfología, tal es el caso del ejemplar **Ej36R051-367** que pese a compartir varias características (como el tamaño de la corona, dentículos por mm y anchura de su parte media) que lo sitúan dentro de *Saurornitholestes* (Figura 7 – **A**, **B** y **C**) es diferenciable en la forma de los dentículos y la presencia de una torsión pronunciada hacia la cara lingual, por lo anterior, la familia Dromaeosauridae presenta variaciones en la morfología dental siendo la forma de sus dentículos y orientación de las carenas cruciales para diferenciar grupos (Currie *et al.*, 1990; Turner *et al.*, 2012).

El grupo **A** del fenograma (Figura 5) coincide con el morfotipo E asociado a Tyrannosauridae, el ejemplar **Ej27COLMAF** es ubicado dentro de los dromaeosáuridos en las gráficas **A**, **B** y **C** (Figura 7), esto último se debe a que el ejemplar está incompleto justificando su posición al tener un tamaño de

corona más similar a los dromaeosáuridos que con tiranosáuridos, aunque claramente está dentro del grupo **A** en los Análisis de Agrupamientos. Por otro lado, el **Ej43M3-(SL258)** es muy comprimido, se asigna a Tyrannosauridae principalmente por presentar dentículos distales grandes y grueso y se ubica dentro de las gráficas **A** y **C**, en los límites entre dromaeosaurios y tiranosaurios.

Carr (1999) indicó que los tiranosáuridos en estados juveniles poseen dientes maxilares muy comprimidos con forma de cuchillo más marcada que en los estados adultos con un RBC de 0.52, el **Ej43M3-(SL258)** posee una proporción semejante de 0.545. Currie *et al.* (1990) indicaron que los juveniles poseen coronas relativamente más pequeñas. La posición de los ejemplares en la gráfica **C** dentro de tiranosaurios gráciles como *Alioramus*, abre la posibilidad de que estos se tratasen de individuos gráciles o bien, de juveniles, lo que podría estar apoyado por el material poscraneal documentado anteriormente (Peacock *et al.*, 2012).

Es de destacar que los primeros registros de dientes referidos a Tyrannosauridae dentro de la formación “El Gallo” son de Morris (1967) el cual identificó *Gorgosaurus* pero no dio más detalles; Rodríguez-de la Rosa y Aranda-Manteca (1999) reportaron un diente no premaxilar, que asignaron a Tyrannosauridae, con surcos interdenticulares bien definidos pero no detallaron tamaño ni medidas, cabe mencionar que estos autores también reportaron un diente semejante a *Saurornitholestes* no muy bien conservado que contiene las bases del dentículo dentro de un surco longitudinal bien desarrollado, esta condición no se ha observado en ningún ejemplar revisado. Por su parte, Ford

y Chure (2001) reportaron dientes pequeños que corresponden a premaxilares e indicaron que son diferentes en forma con *Aublysodon*. Desafortunadamente, en la muestra de 44 ejemplares revisados no se encontró la presencia de ningún diente tipo premaxilar correspondiente a Tyrannosauridae.

Dentro de los Análisis de Agrupamiento el ejemplar **Ej32SGREG-7** queda aislado con respecto al resto mientras en las gráficas de ACP de la Figura 7 no entra en ninguna categoría con excepción de la gráfica **B** que entra en los límites del taxón *Pectinodon*, sin embargo, esta asignación es dudosa ya que dicho grupo solo ha sido encontrado en la formación HellCreek, Montana del Maastrichtiano, claramente posee diferencias muy marcadas de AC, LonBC, AnBC y DentD/mm respecto al resto de ejemplares, por lo que se podría tratarse de un morfotipo totalmente distinto, sin embargo su morfología es muy semejante a un diente anterior del dentario de *Troodon* (Currie, 1987), además posee una constricción que se logra visualizar en la base mesial del diente característica de Troodontidae (Turner *et al.*, 2012; Hendrickx *et al.*, 2015a).

Otra evidencia que podría apoyar su asociación a esta última familia es el hecho por ejemplo, a que Varricchio *et al.* (2002) indicaron que los dientes de embriones de *Troodon* presentan coronas muy comprimidas lateralmente con 1.0 mm de altura y 0.7 mm de ancho con coronas lateralmente convexas y medialmente planas a cóncavas que pueden presentar una leve carena, el ejemplar **Ej32SGREG-7** coincide en anchura y en ser muy comprimido, aunque, es ligeramente más grande (Tabla 5) que los documentados por estos autores, sin embargo, es uno de los más pequeños dentro de la muestra de dientes de “El Gallo”, Currie (1987) estableció que los dientes de juveniles de

Troodon generalmente son pequeños con pocos dentículos en relación a un adulto, este ejemplar presenta un mayor número de DentD/mm (Tabla 5) aunque también se ha documentado que las versiones adultas pueden llegar a tener dientes grandes con poco conteo denticular en relación a los dientes pequeños juveniles (Buckley *et al.*, 2010).

Además, en la formación “El Gallo” se tienen registros de cáscaras pertenecientes a la Oofamilia Prismaticolothidae que han sido relacionadas con troodontidos (Cabrera-Hernández, 2018). Por lo tanto, los análisis estadísticos reflejan que es un diente muy diferente al resto, tanto que podría representar un nuevo morfotipo, sin embargo, la evidencia morfológica, más el hecho de la presencia de esta Oofamilia en “El Gallo” indicaría que el ejemplar **Ej32SGREG-7** pudiera tratarse de un diente juvenil, esto podría corroborarse o refutarse con hallazgos de más material a futuro, por lo mientras este ejemplar se puede llegar a asociar a un troodontido juvenil.

Las variables más importantes a la hora de separar grupos son AC, LonBC, AnBC y DentM-D/mm, las variables relacionadas a las proporciones (RBC, RAC y RCM) no son lo suficientemente informativas en el ACP de la Figura 6 (Tabla 10) y además LMC, AMC y LA son complementos de LonBC, AncBC y AC, además, las variables relacionadas al tamaño de los dentículos (ADenM, LDenM, ADenD, LDenD) resultan ser más informativas que los dentículos por mm, aunque el conteo de dentículos y el tamaño de los dentículos también se pueden considerar complementarios, se ha mencionado que el tamaño de los dientes puede diferir entre adultos y juveniles, muchas veces estas diferencias ontogenéticas conducen a malinterpretaciones a la hora de definir grupos, por

lo que algunos caracteres como AC o AnBC podría no representar caracteres taxonómicos, esto podría indicar en parte, porque el ejemplar **Ej32SGREG-7** queda bastante apartado del resto de los ejemplares, por otra parte, se ha observado que existe poca diferencia en la forma dental, así como en la densidad de los dentículos entre individuos juveniles y adultos de terópodos como *Coelophysis*, *Albertosaurus* y *Gorgosaurus* (Buckley *et al.*, 2010; Buckley y Currie, 2014), además, el tamaño del diente y el tamaño de los dentículos están fuertemente correlacionados (Baszio, 1997a; Samman *et al.*, 2005; Buckley *et al.*, 2010; Torices *et al.*, 2014), por lo que el tamaño de los dentículos es mayoritariamente más informativo.

Abundancia

Previamente se han reportado dientes aislados correspondientes a terópodos pequeños en la formación “El Gallo” que fueron asociados a *Saurornitholestes* sp., *Dromaeosaurus* sp., *Richardoestesia* (tanto *R. isosceles* y *R. gilmorei*) y Tyrannosauridae (Rodríguez-de la Rosa y Aranda-Manteca, 1999; Romo de Vivar, 2011; Romo de Vivar *et al.*, 2016; García-Alcántara, 2016) incluyendo uno de posible ave (Romo de Vivar, 2011).

Los morfotipos de “El Gallo” aquí identificados complementan los reportes anteriores, destacando al morfotipo A asignado a Saurornitholestinae como el más común de entre los dientes aislados, seguido del diente tipo *Richardoestesia* (morfotipo D) y del morfotipo C asignado a Troodontidae (Figura 8).

La baja abundancia de dientes grandes (morfotipo E: tiranosáuridos) podría deberse a sesgos en el muestreo y a la fragmentación de varios de ellos que complica su identificación.

Pese a que son pocos los ejemplares asociados al morfotipo B (dromaeosaurios) en conjunto con el morfotipo A destacan a la Familia Dromaeosauridae como la más diversa dentro de “El Gallo” (Figura 9).

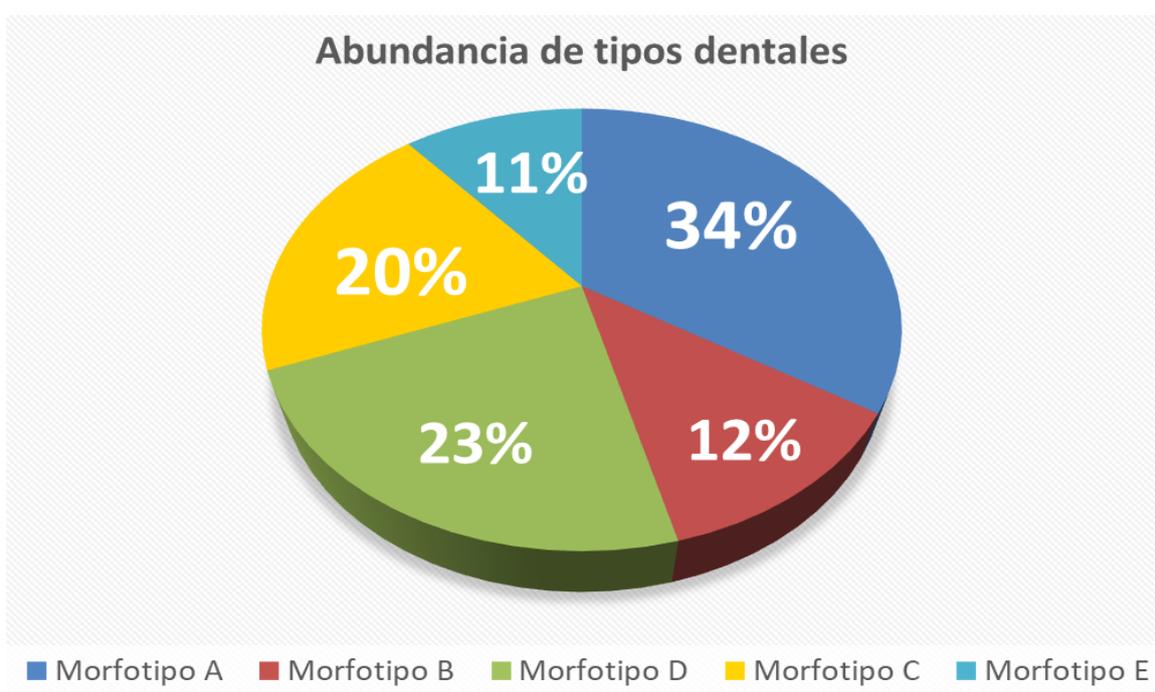


Figura 8. Abundancia relativa de tipos dentales de terópodos pequeños de la formación “El Gallo” a partir de la muestra medida de 38 ejemplares completos.

En análisis previos realizados en diferentes localidades de Norte América se documentaron patrones de abundancia para terópodos pequeños con base al material dental disponible; Baszio (1997b) registró un patrón en el norte con un dominio de *Troodon* en la asociación que abarca las formaciones Dinosaur Park y Horseshoe Canyon de Alberta Canadá (Campaniano Tardío - Maastrichtiano Temprano, Tabla 14) y una alta abundancia del género

Richardoestesia en el Maastrichtiano Tardío en las formaciones Lance de Wyoming y Scollard de Alberta (Tabla 14); mientras que Sankey (2005) documentó un patrón sureño (Campaniano Tardío - Maastrichtiano Temprano) con dominio de *Sauromitholestes* y *Richardoestesia* en la Formación Aguja de Texas (Tabla 14).

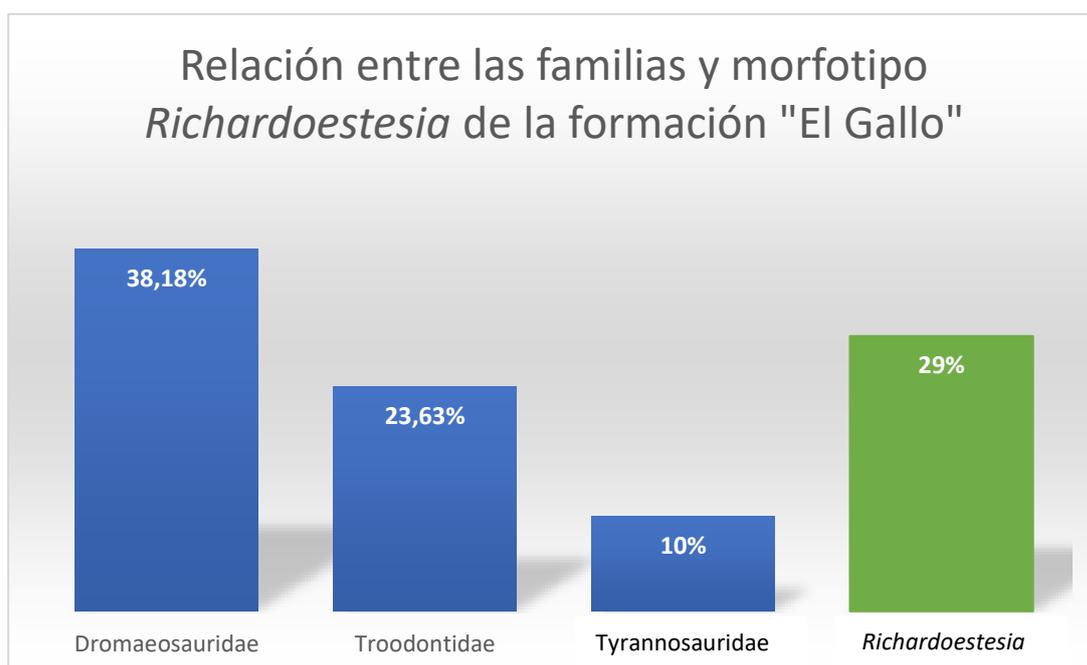


Figura 9. Barras de porcentaje de la abundancia relativa de las tres familias identificadas incluyendo reportes del 2011 y 2016. Se incluye el morfotipo *Richardoestesia* un tipo dental bastante común en las muestras de "El Gallo".

Con base en lo anterior, la presencia de *Richardoestesia* como el segundo grupo más abundante dentro de la muestra de "El Gallo" (Tabla 7) coincide con el patrón sureño de Sankey (2005) mientras que la presencia y abundancia de Troodontidae sería un componente particular en la formación "El Gallo", se ha observado con anterioridad una mezcla de asociaciones septentrionales por la

semejanza con formaciones como Horseshoe Canyon (Alberta, Canadá) y Williams Fork (Colorado, EUA) (García-Alcántara, 2016; Romo de Vivar 2011).

Tabla 14. Patrones de abundancia para terópodos pequeños a lo largo de Laramidia, con dos asociaciones principales (norteñas y sureñas).

Baszio (1997b)		
Asociaciones septentrionales	Rango	Taxas abundantes
Formaciones		
Dinosaur Park	Maastrichtiano Temprano	<i>Troodon</i>
	Campaniano Tardío	<i>Richardoestesia</i>
Horseshoe Canyon	Maastrichtiano Temprano	<i>Troodon</i>
	Campaniano Tardío	<i>Richardoestesia</i>
Formación Milk River	Campaniano Temprano	<i>Richardoestesia</i>
	Santoniano Tardío	<i>Paronychodon</i>
Sankey (2005)		
Asociaciones australes	Rango	Taxas abundantes
Formación Aguja	Maastrichtiano Tardío	<i>Saurornitholestes</i> <i>Paronychodon</i>
	Maastrichtiano Temprano Campaniano Tardío	<i>Saurornitholestes</i> <i>Richardoestesia</i>

Estas particularidades podrían deberse a la posición de “El Gallo” (Costa oeste) respecto a las demás formaciones norteamericanas estudiadas que ubican en la costa este de Laramidia, además, factores como sesgos de muestreo, taxonomía y diacronía de los fósiles pueden afectar la percepción de una provincialidad (Lucas *et al.*, 2016).

Por otro lado, para los tiranosáuridos, Baszio (1997b) mencionó que este grupo está bien representado en Alberta, Canadá desde formaciones como Milk River (Santoniano Tardío-Campaniano Temprano) hasta las formaciones Dinosaur Park y Horseshoe Canyon (Campaniano Tardío – Maastrichtiano Temprano), siendo más abundante en formaciones del Maastrichtiano Tardío como en Scollard de Alberta, la baja diversidad de dientes de tiranosaurios en “El Gallo” dificulta visualizar algún patrón en concreto.

En los afloramientos de la Formación Aguja en Coahuila solo se ha reportado un solo diente asignado a *Troodon* (Torres-Rodríguez *et al.*, 2010) por el momento es difícil observar algún patrón de abundancia para *Troodon* en dicha zona, por lo que se mantiene el patrón sureño de Sankey (2005).

Cabe mencionar que el tamaño de muestra revisada de la formación “El Gallo” es relativamente más pequeña en comparación con la de otras formaciones descritas para el resto de Norte América, lo que puede influir en el reconocimiento de los patrones de abundancia.

Un aspecto que puede influir en la identificación de patrones es el poco conocimiento de la variación morfológica intraespecífica y/u ontogenética en los diferentes taxa, lo que hace que el uso de dientes aislados puede dar paso a interpretaciones taxonómicas erróneas (Williamson y Brusatte, 2014; Buckley y Currie, 2014). Aun así, la muestra de 44 ejemplares arroja información que permite sugerir la presencia de ciertos taxones y aportar conocimiento de la diversidad de la fauna continental cretácica en México.

IX. Conclusiones

Dentro de la muestra de los 44 dientes aislados de terópodos pequeños recolectada en la formación “El Gallo” se reconocieron formas típicas del Campaniano norteamericano, pudiendo distinguir siete grupos morfológicos.

Los resultados de los análisis multivariados, muestran que los grupos formados en el Análisis de Agrupamiento no coinciden con los grupos morfológicos (con excepción de dos) reflejando que no es posible diferenciar agrupaciones de manera clara e impide determinar los dientes a grupos más específicos, por lo que la morfología, principalmente de los dentículos, es fundamental para separar grupos.

Debido a lo anterior más el hecho de existir discrepancia y controversia al momento de identificar dientes aislados a un taxón en específico, el material dental de “El Gallo” solo puede asignarse con confianza a tres familias (Dromaeosauridae, Troodontidae y Tyrannosauridae) y dos subfamilias (Saurornitholestinae y Dromaeosaurinae).

El morfotipo D con base a su morfología y a que se logra diferenciar cuantitativamente del resto puede ser asignado a *Richardoestesia*, aunque el nombre hace hincapié a su morfología más que a un género en concreto. Únicamente dos morfotipos (dos ejemplares) resultaron indeterminados.

El morfotipo A (Saurornitholestinae) es el tipo dental más abundante dentro de “El Gallo” representando un 34% del total; seguido de los morfotipos D (*Richardoestesia*) y C (Troodontidae) que contienen 23% y 20%

respectivamente de abundancia relativa, posicionando a la Familia Dromaeosauridae como la más abundante dentro de “El Gallo”.

La abundancia del morfotipo D asignado a *Richardoestesia* indica un patrón comparable a las asociaciones sureñas, la presencia y abundancia de Troodontidae, es particular en la formación el “El Gallo”.

Es posible que los ejemplares asignados como Tyrannosauridae correspondan a individuos juveniles o que pertenezcan a un taxón más grácil, apoyando lo anteriormente publicado para “El Gallo”. Así mismo el ejemplar **Ej32SGREG-7** es muy probable que represente a un troodóntido juvenil.

Los dientes aislados permite reconocer la presencia de algún individuo o grupo en una zona determinada, sin embargo taxonómicamente asignaciones a niveles más específicos son difíciles debido a no tener más elementos a comparar, muchos de ellos son considerados dudosos y controversiales; lo anterior, no permite evaluar la diversidad como tal, ya que no se conoce la variabilidad intraespecífica y/o ontogenética lo que da paso a interpretaciones erróneas, pues los dientes aislados probablemente representan un grupo de terópodos en lugar de un solo taxón.

X. Bibliografía:

Agnolin, F. L., Motta, M. J., Brissón, E. F., Lo Coco, G., Novas, F. E. (2019).

Paravian Phylogeny and the Dinosaur-Bird Transition: An Overview. *Frontiers in Earth Science*, 6:252. doi: doi.org/djn7

Aguillón-Martínez, M. C. (2010). Fossil vertebrates from the Cerro del Pueblo Formation, Coahuila, Mexico, and the distribution of Late Campanian (Cretaceous) terrestrial vertebrate faunas. Tesis de Maestría. Southern Methodist University. Texas. E.U.A. 135.

Aranda, M. F. J. (2013). Los vertebrados fósiles en el norte de la península de Baja California. *Paleontología Mexicana*, 3(1):83-91.

Averianov, A., Ivantsov, S. V., Skutschas, P. P. (2019). Theropod teeth from the Lower Cretaceous Ilek Formation of Western Siberia, Russia. *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*, 323(2): 65–84.

doi: doi.org/djn8

Averianov, A., Sues, H. D. (2019). Morphometric analysis of the teeth and taxonomy of the enigmatic theropod *Richardoestesia* from the Upper Cretaceous of Uzbekistan. *Journal of Vertebrate Paleontology*. e1614941.

doi: doi.org/djpb

Baszio, S. (1997a). Systematic Paleontology of isolated dinosaur teeth from the Latest Cretaceous of South Alberta, Canada. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, 196:33-77.

Baszio, S. (1997b). Investigations on Canadian dinosaurs: palaeoecology of dinosaurs assemblages throughout the Late Cretaceous of southern.

Courier Forschungsinstitut Senckenberg, 196:1-31.

Brownstein, C. (2018). The biogeography and ecology of the Cretaceous non-avian dinosaurs of Appalachia. *Palaeontologia Electronica*, 21:1-56.

doi: 10.26879/801.

Brusatte, S. L. (2012). *Dinosaur paleobiology*. Wiley-Blackwell. Chichester, Reino Unido. 32-40.

Brusatte, S. L., Carr, T. D. (2016). The phylogeny and evolutionary history of tyrannosaurid dinosaurs. *Scientific Reports*, 6:20252. doi:10.1038/srep20252

Buckley, L. G., Larson, D. W., Reichel, M., Samman, T. (2010). Quantifying tooth variation within a single population of *Albertosaurus sarcophagus* (Theropoda: Tyrannosauridae) and implications for identifying isolated teeth of tyrannosaurids. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 47:1227–1251.

doi: doi.org/b6qgtb

Buckley, L. G., Currie, P. J. (2014). Analysis of intraspecific and ontogenetic variation in the dentition of *Coelophysis bauri* (Late Triassic), and implications for the systematics of isolated theropod teeth. *Bulletin of the New Mexico Museum of Natural History and Science*, 63:1-73.

Cabrera-Hernández, J. S. (2018). Descripción e identificación de cáscaras de huevo de dinosaurios fósiles y de dos dinosaurios perinatales de la formación El Gallo (Cretácico Tardío) El Rosario, Baja California, México. Tesis de

Licenciatura. Universidad de Guadalajara, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, México.

Canudo, J. I. (2002). Una mirada de dentista: Los dientes de los dinosaurios saurópodos. *Asociación Paleontológica Aragonesa*, 32:12-24.

Carbot-Chanona, G., Rivera-Sylva, H. E. (2011). Presence of a maniraptoriform dinosaur in the Late Cretaceous (Maastrichtian) of Chiapas, southern Mexico. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 63(3):393-398. doi: doi.org/djpc

Carr, T. D. (1999). Craniofacial ontogeny in Tyrannosauridae (Dinosauria, Coelurosauria). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19(3):497-520. doi: doi.org/crxvkw

Carr, T. D., Varricchio, D. J., Sedlmayr, J. C., Roberts, E. M., Moore, J. R. (2017). A new tyrannosaur with evidence for anagenesis and crocodile-like facial sensory system. *Scientific Reports*, 7: 44942. doi: 10.1038/srep44942

Chavarría-Arellano, M. L., Simões, R. T., Montellano-Ballesteros, M. (2018). New data on the Late Cretaceous lizard *Dicothodon bajaensis* (Squamata, Borioteiioidea) from Baja California, Mexico reveals an unusual tooth replacement pattern in squamates. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 90(3):2781-2795. doi: doi.org/djpd

Crisci, J. V., López-Armengol, M. F. (1983). *Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica*. Secretaría General de la Organización de Estados Americanos, Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico, 1983. Washington, E.U.A. 26:132.

Currie, P.J. (1987). Bird-like characteristics of the jaws and teeth of troodontid theropods (Dinosauria: Saurischia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 7:72–81. doi: doi.org/b5mw5m

Currie, P.J. (1988). Theropoda. En P. J. Currie, J. K. Padian (eds.), *The Dinosaur Encyclopedia*. Academic Press. San Diego. E.U.A. 731-736.

Currie, P.J. (1995). New information on the anatomy and relationships of *Dromaeosaurus albertensis* (Dinosauria: Theropoda). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 15:576–591. doi: doi.org/bpj28h

Currie, P.J. (2003). Cranial anatomy of tyrannosaurid dinosaurs from the Late Cretaceous of Alberta, Canada. *Acta Palaeontologica Polonica*, 48:191–226.

Currie, P. J., Evans, D. C. (2019). Cranial anatomy of new specimen of *Sauornitholestes langstoni* (Dinosauria, Theropoda, Dromaeosauridae) from the Dinosaur Park Formation (Campanian) of Alberta. *The Anatomical Record. Special Issue Article*. doi:10.1002/ar.24241

Currie, P.J., Rigby, J. K., Jr., Sloan., R. E. (1990). Theropod teeth from the Judith River Formation of southern Alberta, Canada. En P. J. Currie, K. Carpenter (eds.), *Dinosaur systematic: approaches and perspectives*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido. 107-125.

Currie, P.J., Varricchio, D.J. (2004). A new dromaeosaurid from the Horseshoe Canyon Formation (Upper Cretaceous) of Alberta, Canada. En P.J. Currie, E. B. Koppelhus, M.A. Shugar, J. L. Wright (eds.), *Feathered Dragons: Studies on the Transition from Dinosaurs to Birds*. University Press. Bloomington, Indiana. E.U.A. 112–132.

Erickson, G. M. (1996). Incremental lines of von Ebner in dinosaurs and the assessment of tooth replacement rates using growth line counts. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 93(25):14623–14627. doi: doi.org/chdkzs

Fastovsky, D. E. (2009). *Dinosaurs*. Cambridge University Press. Reino Unido. 187-200.

Fastovsky, D. E., Huang, Y., Hsu, J., Martin–McNaughton, J., Sheehan, P. M., Weishampel, D.B. (2004). Shape of Mesozoic dinosaur richness. *Geology*, 32: 877–880. doi: 10.1130/g20695.1

Fastovsky, D. E., Montellano-Ballesteros, M., Wilson, G. P., Fricke, H. (2018). Depositional setting of the dinosaur-bearing El Disecado Mbr., “El Gallo” Fm., Late Cretaceous, Baja California, México: Episodic Clastic Sedimentation in the Dott Tradition. *GSA Annual Meeting*. Indianapolis, Indiana. E.U.A. doi: doi.org/djpf

Ferrari, L. Valencia-Moreno, M., Bryan, Scott. (2005). Magmatismo y tectónica en la Sierra Madre Occidental y su relación con la evolución de la margen occidental de Norteamérica. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 57(3):343-378. doi: doi.org/djpg

Fiorillo, A., Currie, P.J. (1994). Theropod teeth from the Judith River Formation (Upper Cretaceous) of South-Central Montana. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 14(1):74-80. doi: doi.org/bb9jcm

Ford, T. L., Chure, D. J. (2001). "Aublysodon" teeth from the El Gallo Formation (Late Campanian) of Baja California: the southernmost record of tyrannosaurid theropods. En R. D. McCord, D. Boaz (eds.), *Western Association of Vertebrate Paleontologists and Southwest Paleontological Symposium Proceedings 2001*, Mesa Southwest Museum Bulletin, 8:75-89.

Fowler, D.W., Woodward, H.N., Freedman, E.A., Larson, P.L., Horner, J.R. (2011) Reanalysis of "Raptorex kriegsteini": A Juvenile Tyrannosaurid Dinosaur from Mongolia. *PLOS ONE*. 6(6). e21376. doi: doi.org/brh

Fuente-Fernández, S. (2011). Componentes Principales. Facultad de ciencias Económicas y Empresariales. *Portal Fuentesrebollo*. Universidad Autónoma de Madrid. España.

Fulbord, M. M., Busby, C. J. (1993). Tectonic controls on non-marine sedimentation in a Cretaceous fore-arc basin, Baja California, Mexico. *Spec. Publis Int. Ass. Sediment*, 20:301–333. doi: doi.org/cgrjrd

García-Alcántara, D. (2016). Microvertebrados cretácicos de la localidad Fiesta de Huesos, El Rosario, Baja California, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Autónoma de México, México.

Google. (s.f). [Mapa de México, Baja California, Google Earth]. Recuperado el 5 de junio, 2018, de: <https://www.google.com/maps/@30.0147337,-115.7343241,41304m/data=!3m1!1e3>.

Hay, W. W., Eicher, D. L., Diner, R. (1993). Physical oceanography and water masses in the Cretaceous Western Interior Seaway. En W.G.E. Caldwell, E.G. Kauffman (eds.), *Evolution of the Western Interior Basin: Geological Association of Canada*, Special Paper, 39:297-318.

Hayes, R. F., Smith, S. Y., Montellano-Ballesteros, M., Alvarez-Reyes, G., Hernandez-Rivera, R., Fastovsky, D. E. (2018). Cornalean affinities, phylogenetic significance, and biogeographic implications of *Operculifructus infructescences* from the Late Cretaceous (Campanian) of Mexico. *American Journal of Botany*, 105(11):1-18. doi: 10.1002/ajb2.1179

Hendrickx, C., Mateus, O., Araújo, R. (2015a). A proposed terminology of theropod teeth (Dinosauria, Saurischia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35:5. doi: doi.org/djph

Hendrickx, C., Mateus, O., Araújo, R. (2015b). The dentition of megalosaurid theropods. *Acta Palaeontologica Polonica*, 60(3):627–642.

Hendrickx, C., Mateus, O., Araújo, R., Choiniere, J. (2019). The distribution of dental features in non-avian theropod dinosaurs: Taxonomic potential, degree of homoplasy, and major evolutionary trends. *Palaeontologia Electronica*, 22.(3):74 1–110. doi: doi.org/10.26879/820

Hilton, R. P. (2003). *Dinosaurs and other Mesozoic Reptiles of California*. University of California Press. California. E.U.A. doi: doi.org/djph

Jolliffe, I. T., Cadima, J. (2016). Principal component analysis: a review and recent developments. *Philosophical transactions. Series A, Mathematical, physical, and engineering sciences*, 374(2065):20150202. doi: doi.org/gcsfk7

Kauffman, E. G., Caldwell, W.G.E. (1993). The Western Interior Basin in space and time. En W.G.E. Caldwell, E.G. Kauffman (eds.), *Evolution of the Western Interior Basin: Geological Association of Canada*, Special paper, 39:1-30.

Kilmer, F. H. (1963). Cretaceous and Cenozoic stratigraphy and paleontology, El Rosario área, Baja California, Mexico. Tesis doctoral. University of California, Berkeley, California. E.U.A.

Krumenacker, L. J., Simon, D., Scofield, G., Varricchio, D. (2016). Theropod dinosaurs from the Albian–Cenomanian Wayan Formation of eastern Idaho. *Historical Biology*, 29:1-17. doi: doi.org/djpk

Leidy, J. (1856). Notice of remains of extinct reptiles and fishes, discovered by Dr. F. V. Hayden in the Bad Lands of the Judith River, Nebraska Territory. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences*. Philadelphia. E.U.A. 8. 72-73.

Larson, D. W. (2008). Diversity and variation of theropod dinosaur teeth from the uppermost Santonian Milk River Formation (Upper Cretaceous), Alberta: a quantitative method supporting identification of the oldest dinosaur tooth assemblage in Canada. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 45:1455–1468. doi: 10.1139/e08-070

Larson, D. W., Currie, P. J. (2013). Multivariate Analyses of small theropod dinosaur teeth and implications for paleoecological turnover through time. *PLOS ONE*, 8(1). e54329. doi: doi.org/f4kpmp

Longrich, N. R. (2008). Small theropod teeth from the Lance Formation of Wyoming, USA. En J.T. Sankey, S. Baszio (eds.), *Vertebrate Microfossil*

Assemblages: Their Role in Paleoecology and Paleobiogeography. University Press. Bloomington, Indiana. E.U.A. 135–158.

López-Conde, O. A., Sterli, J., Chavarría-Arellano, M. L., Brinkman, D., Montellano-Ballesteros, M. (2019). Turtles from the Late Cretaceous (Campanian) of El Gallo Formation, Baja California, Mexico. *Journal of South American Earth Sciences*, 88:693-699. doi: doi.org/djpm

Lucas, S. G., Sullivan, R. M., Robert, L. A. J., Dalman, S.G., Jasinski, S. (2016). Late Cretaceous dinosaur biogeography and endemism in the western interior basin, North America: a critical re-evaluation. *New Mexico Museum of Natural History and Science Bulletin*, 71:195-213.

Makovicky, P. J., Norell, M. A. (2004). Troodontidae. En D. B. Weishampel, P. Dodson, H. Osmolska (eds.), *The Dinosauria*. University of California Press Berkeley/Los Angeles, California. E.U.A. 2. 137-150.

Matthew, W. D., Brown, B. (1922). The family Deinodontidae, with notice of a new genus from Cretaceous of Alberta. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 46:367-385.

Moeller, D. (2003). Dental fossils and the fossil record. *Technical*, 17(2): 118–127.

Montellano-Ballesteros, M. (2003). A titanosaurid sauropod from the Upper Cretaceous of Chihuahua, Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 20(2): 160-164.

Montellano-Ballesteros, M., Cabrera-Hernández, J. S., Chavarría-Arellano, M. L., López-Conde, O. A., Hernández-Rivera, R. (2019). Nuevos descubrimientos de la formación El Gallo, Baja California, México (Campaniano, Cretácico Tardío). X Congreso Latinoamericano de Paleontología de vertebrados. El Salvador.

Morris, W. J. (1967). Baja California: Late Cretaceous dinosaurs. *New Series*, 155(3769):1539-1541.

Morris, W. J. (1973). A review of Pacific coast hadrosaurs. *Journal of Paleontology*, 47(3):551-561.

Morris, W. J. (1981). A new species of hadrosaurian dinosaur from the Upper Cretaceous of Baja California: ? *Lambeosaurus laticaudus*. *Journal of Paleontology*, 55(2):453-462.

Nessov, L. A. (1995). Dinosaurs of northern Eurasia: new data about assemblages, ecology and paleobiogeography. *Izdatel'stvo Sankt Peterburgskogo Universiteta*. San Petersburgo, Rusia.

Núñez-Colín, C. A., Rodríguez-Pérez, J. E., Nieto-Ángel, R. (2004). Construcción de dendrogramas de taxonomía numérica mediante el coeficiente de distancia X^2 : una revisión. *Revista Chapingo Serie Horticultura*, 10(2):229-237, 2004. doi: doi.org/djpn

Núñez-Colín, C.A., Escobedo-López, D. (2011). Uso correcto del análisis clúster en la caracterización de germoplasma vegetal. *Agronomía Mesoamericana*, 22(2):415-427. doi: doi.org/djpp

Nydam, R. L. (1999). Polyglyphanodontinae (Squamata: Teiidae) from the Medial and Late Cretaceous: New taxa from Utah, U.S.A and Baja California del Norte, Mexico, En G.G. Gillete (ed.), Vertebrate Paleontology in Utah. Utah Geological Survey Miscellaneous Publication. *Geological Survey*. Salt Lake City, Utah. E.U.A, 99(1): 303–317.

Peacock, B. R., Wilson, J. A., Hernández-Rivera, R., Montellano-Ballesteros, M., Wilson, G. P. (2014). First tyrannosaurid remains from the Upper Cretaceous “El Gallo” Formation of Baja California, México. *Acta Palaeontologica Polonica*, 59 (1):71–80. doi: 10.4202/app.2012.0003.

Peterson, J. E., Coenen, J. J., Noto, C. R. (2014). Fluvial transport potential of shed and root-bearing dinosaur teeth from the late Jurassic Morrison Formation. *PeerJ*, 2. e347. doi: 10.7717/peerj.347

Prieto-Márquez, A., Chiappe, L. M., Joshi, S. H. (2012). The lambeosaurine dinosaur *Magnapaulia laticaudus* from the Late Cretaceous of Baja California, Northwestern Mexico. *PLOS ONE*, 7(6). e38207. doi: doi.org/f32v7t

Ramírez-Velasco, A. A., Hernández-Rivera, R. (2015). Diversity of Late Cretaceous dinosaurs from Mexico. *Boletín Geológico y Minero*, 126 (1):63-108.

Renne, P. R., Fulford, M. M., Busby-Spera, C. (1991). High resolution $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ chronostratigraphy of the late Cretaceous El Gallo formation, Baja California del Norte, Mexico. *Geophysical Research Letters*, 28:459–462. doi: doi.org/dsxdvs

Rodríguez-de la Rosa, R. A., Aranda-Manteca F.J. (1999). Theropod teeth from the Late Cretaceous El Gallo Formation, Baja California, Mexico. VII

International Symposium Mesozoic Terrestrial Ecosystems, Buenos Aires, Argentina. 56.

Romo de Vivar Martínez, P. R. (2011). Microvertebrados cretácicos tardíos del área de El Rosario, Baja California, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Autónoma de México, México.

Romo de Vivar Martínez, P. R., Montellano-Ballesteros, M., García-Alcántara, D. (2016). Primer registro de la Familia Albanerpetontidae (Lissamphibia) en la formación El Gallo (Campaniano, Cretácico Superior), Baja California, México. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 68:571-580. doi: doi.org/djps

Ryan, M. J., Currie, P. J., Gardner, J. D., Vickaryous, M. K., Lavigne, J. M. (1998). Baby hadrosaurid material associated with an unusually high abundance of *Troodon* teeth from the Horseshoe Canyon Formation, Upper Cretaceous, Alberta, Canada. *Gaia*, 15:123-133.

Samman, T., Powell, G. L., Currie, P. J., Hills, L. V. (2005). Morphometry of the teeth of Western North American tyrannosaurids and its applicability to quantitative classification. *Acta Palaeontologica Polonica*, 50 (4):757–776.

Sampson, S. D., Loewen, M. A., Farke, A. A., Roberts, E. M., Forster, C. A. (2010). New Horned Dinosaurs from Utah provide evidence for intracontinental dinosaur endemism. *PLOS ONE*, 5(9). e12292. doi: doi.org/bkq9tz

Sander, P. M. (1997). Teeth and Jaws. En P. J. Currie, K. Padian (eds.), *Encyclopedia of Dinosaurs*. Academic Press. Nueva York. E.U.A. 717-725.

Sankey, J. T. (2001). Late Campanian southern dinosaurs, Aguja Formation, Big Bend, Texas. *Journal of Paleontology*, 75:208–215. doi: doi.org/bx8z82

Sankey, J. T., Brinkman, D. B., Guenther, M., Currie, P. J. (2002). Small theropod and bird teeth from the Late Cretaceous (Upper Campanian) Judith River Group, Alberta. *Journal of Paleontology*, 76:751–763. doi: doi.org/cvpxfv

Sankey, J. T., Standhardt, B. R., Schiebout, J. A. (2005). Theropod teeth from the Upper Cretaceous (Campanian–Maastrichtian), Big Bend National Park, Texas. En K Carpenter (ed.), *The Carnivorous Dinosaurs*. University Press. Bloomington, Indiana. E.U.A. 127–152.

Schile, C. A. (1974). Sedimentology of the “El Gallo Formation” (Upper Cretaceous), El Rosario, Baja California, Mexico. Tesis de Maestría. State University. San Diego. E.U.A.

Schwenk, K. (2000). An Introduction to tetrapod feeding. En K. Schwenk (ed.), *Feeding, form, function and evolution in tetrapod vertebrates*, Academic Press. San Diego. E.U.A. 21-61.

Serrano-Brañas, C. I., Gutierrez-Blando C., Duarte B, R., Gonzalez-Leon C. M. (2017). First occurrence of tyrannosaurid theropods from the Corral de Enmedio Formation (Upper Cretaceous) Sonora, Mexico. *Cretaceous Research*, 75: doi: doi.org/gbgq28

Slattery, J. S. Cobban, W. A., McKinney, K. C., Harries, P. J., Sandness, A. L. (2013). Early Cretaceous to Paleocene paleogeography of the Western Interior Seaway: the interaction of eustasy and tectonism. En M. Bingle-Davis (ed.),

Casper Wyoming Geological Association Guidebook, Wyoming Geological Association 68th Annual Field Conference. Wyoming. E.U.A. 68.

Smith, J. B. (2005). Heterodonty in *Tyrannosaurus rex*: implications for the taxonomic and systematic utility of theropod dentitions. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25(4):865-887. doi: doi.org/cd55cc

Smith, J. B., Dodson, P. (2003). A proposal for a standard terminology of anatomical notation and orientation in fossil vertebrate dentitions. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23(1): 1-12. doi: doi.org/d7ngzf

Smith, J. B., Vann, D.R., Dodson, P. (2005). Dental morphology and variation in theropod dinosaurs: implications for the taxonomic identification of isolated teeth. *The Anatomical Record, Part A*. 285:699-736. doi: 10.1002/ar.a.20206

Sneath, P. H. A., Sokal, R. R. (1973). Numerical taxonomy, The principles and practice of numerical classification. *The Quarterly Review of Biology*, 50(4):525-526.

Sues, H. D. (1978). A new small theropod dinosaur from the Judith River Formation (Campanian) of Alberta, Canada. *Journal of the Linnean Society: Zoology*, 62:381-400.

Sues, H. D., Averianov, A. (2013). Enigmatic teeth of small theropod dinosaurs from the Upper Cretaceous (Cenomanian-Turonian) of Uzbekistan¹. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 50:306-314. doi: 10.1139/e2012-033

Torices, A., Funston, G. F., Kraichy, S. T., Currie, P. J. (2014). The first appearance of *Troodon* in the Upper Cretaceous site of Danek Bonebed, and a

reevaluation of troodontid quantitative tooth morphotypes. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 51:1039–1044. doi: doi.org/djpt

Torres-Rodríguez, E., Montellano-Ballesteros, M., Hernández-Rivera, R., Benammi, M. (2010). Dientes de terópodos del Cretácico Superior del Estado de Coahuila, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 27(1):72-83.

Turner, A. H., Makovicky, P. J., Norell, M. A. (2012). A Review of Dromaeosaurid Systematics and Paravian Phylogeny. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 371:1-206. doi: 10.7934/p660

Varricchio, D., Horner, J., Jackson, F. (2002). Embryos and eggs for the Cretaceous theropod dinosaur *Troodon formosus*. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22:564-576. doi: doi.org/bcmxn8

Williamson, T. E., Brusatte, S. L. (2014). Small theropod teeth from the late Cretaceous of the San Juan Basin, northwestern New Mexico and their implications for understanding latest cretaceous dinosaur evolution. *PLOS ONE*, 9(4). e93190. doi: doi.org/f57rh5

Wilson, G. P., Meng, C., Montellano-Ballesteros, M. (2011). A new multituberculate skull from the Upper Campanian “El Gallo” formation, Baja California, Mexico. IV Congreso Latinoamericano de Paleontología de vertebrados. San Juan, Argentina. 22-27.

