

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS INSTITUTO DE GEOLOGÍA SISTEMÁTICA

DINOSAURIOS PERINATALES Y LA DIVERSIDAD DE OOTAXA DE DINOSAURIOS DE LA FORMACIÓN EL GALLO: Y ALGUNAS INFERENCIAS PALEOAMBIENTALES

TESIS

(POR ARTÍCULO CIENTÍFICO)

LATE CAMPANIAN DIVERSITY AND PALEOENVIRONMENT FROM FOSSIL EGGSHELLS ASSEMBLAGES AND STABLE ISOTOPE COMPOSITIONS IN EL GALLO FORMATION OF BAJA CALIFORNIA, MEXICO

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

JONATHAN SILVINO CABRERA HERNÁNDEZ

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. MARISOL MONTELLANO BALLESTEROS INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM COMITÉ TUTOR: DR. PRIYADARSI DEBAJYOTI ROY INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM DR. OSCAR FLORES VILLELA FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., NOVIEMBRE, 2021



Universidad Nacional Autónoma de México



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS INSTITUTO DE GEOLOGÍA SISTEMÁTICA

DINOSAURIOS PERINATALES Y LA DIVERSIDAD DE OOTAXA DE DINOSAURIOS DE LA FORMACIÓN EL GALLO: Y ALGUNAS INFERENCIAS PALEOAMBIENTALES

TESIS

(POR ARTÍCULO CIENTÍFICO)

LATE CAMPANIAN DIVERSITY AND PALEOENVIRONMENT FROM FOSSIL EGGSHELLS ASSEMBLAGES AND STABLE ISOTOPE COMPOSITIONS IN EL GALLO FORMATION OF BAJA CALIFORNIA, MEXICO

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

JONATHAN SILVINO CABRERA HERNÁNDEZ

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. MARISOL MONTELLANO BALLESTEROS INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM COMITÉ TUTOR: DR. PRIYADARSI DEBAJYOTI ROY INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM DR. OSCAR FLORES VILLELA FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX. 2021





COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

ENTIDAD INSTITUTO DE GEOLOGÍA

OFICIO CPCB/1074/2021

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C Ivonne Ramírez Wence Directora General de Administración Escolar, UNAM Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Subcomité de Biología Experimental y Biomedicina del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 13 de septiembre de 2021 se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS en el campo de conocimiento de Sistemática del alumno CABRERA HERNÁNDEZ JONATHAN SILVINO con número de cuenta 520010332 por la modalidad de graduación de tesis por artículo científico titulado: "Late Campanian diversity and paleoenvironment from fossil eggshells assemblages and stable isotope compositions in El Gallo Formation of Baja California, Mexico", que es producto del proyecto realizado en la maestría que lleva por título: "DINOSAURIOS PERINATALES Y LA DIVERSIDAD DE OOTAXA DE DINOSAURIOS DE LA FORMACIÓN EL GALLO: Y ALGUNAS INFERENCIAS PALEOAMBIENTALES", ambos realizados bajo la dirección de la DRA. MARISOL MONTELLANO BALLESTEROS, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente:	DR. ANTONIO ALFREDO BUENO HERNANDEZ
Vocal:	DRA. LAURA EUGENIA BERAMENDI OROSCO
Vocal:	DRA. LETICIA MARGARITA OCHOA OCHOA
Vocal:	DR. BRUNO MANUEL CHÁVEZ VERGARA
Secretario:	DR. PRIYADARSI DEBAJYOTI ROY

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

A T E N T A M E N T E **"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"** Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 11 de noviembre de 2021

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NÁVARRO SIGÜENZA

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por la oportunidad de realizar mis estudios de maestría, cuyos resultados se encuentran en el presenta trabajo.

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencias y Tecnología (CONACyT) por el apoyo económico otorgado (CVU 1002773) durante el transcurso de estos dos años para poder llevar a cabo mis estudios de posgrado.

Finalmente agradezco a los miembros de mi comité tutoral, Dra. Marisol Montellano Ballesteros, al Dr. Priyadarsi D. Roy y al Dr. Oscar Flores Villela, por todo el apoyo, consejos y enseñanzas brindadas a lo largo de la realización de este proyecto.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

Primeramente, agradezco a mis padres Silvino Cabrera Cortes y Martha Hernández Rosales y hermanos Erick Uriel e Idiana Belén Cabrera Hernández por todo su apoyo que me han brindado todo este tiempo, realmente muchas gracias, he podido llegar hasta aquí gracias a ustedes, los amo.

Agradezco a mi tutora la Dra. Marisol Montellano por aceptarme como estudiante de posgrado, así como guiarme y apoyado en la realización de este proyecto. Gracias por su tiempo, sus consejos, observaciones y sugerencias hechas durante el desarrollo de esta tesis.

Agradezco a mi comité tutoral el Dr. Oscar Flores y el Dr. Priyadarsi Roy por su tiempo y sugerencias para mejorar este proyecto. También le agradezco de una manera muy especial al Dr. Roy por todo su apoyo, consejos y enseñanzas para la realización del artículo científico resultado de este proyecto.

Agradezco a la técnica del Laboratorio de Microscopia Electrónica de Barrido (ICMyL) M. en C. Laura Elena Gómez Lizarraga por la toma de imágenes MEB de las cáscaras fósiles. También agradezco al encargado del Taller de Laminación (IG) Mtro. Jaime Díaz Ortega por su apoyo en la preparación de láminas delgadas de cáscaras fósiles.

Agradezco al Maestro Rene Hernández Rivera por su tiempo, apoyo y enseñanzas durante todo el tiempo que llevo de conocerlo.

Agradezco a Nicole Gama Kwick y su familia por todo el cariño que me han brindado, así como su apoyo y bienvenida a su familia, muchas gracias por todo.

A mis grandes amigos Josué Marco Antonio Huerta Ruiz (Maico), Nayeli Rosales y José Raúl Alfaro (Pepe y familia) como a mi primo Ali Cervantes Hernández, les agradezco todas esas pláticas y momentos inolvidables que aliviaban el estrés del posgrado.

Un enorme agradecimiento a mis compañeros de comida Aurora Mendoza, Dalia García, Germán Guzmán y Francisco Peñaloza por todos esos momentos de filosofando durante la hora de comida, como también esas tardes y noches de películas y videojuego. Muchas gracias por todo el tiempo compartido. Un enorme agradecimiento al maestro Angel Alejandro Ramírez, a Óliver Conde, al técnico Gerardo Álvarez, a María Luisa Chavarria y a todos mis compañeros del Laboratorio de Paleontología de Vertebrados, Ricardo (Dinoboy), Eduardo (Eddy), Emiliano, Ana, Kevin, Carlos, Paulina, Ehecatl y Andrea, por todo su apoyo y platicas tanto ñoñas como de la vida cotidiana, haciendo el trabajo del laboratorio bastante agradable.

También agradezco al Instituto de Geología por brindarme un espacio de trabajo y servicios académicos que me permitieron finalizar este proyecto.

Finalmente agradezco mi jurado: Dr. Antonio Alfredo Bueno Hernández, Dra. Laura Eugenia Beramendi Orosco, Dra. Leticia Margarita Ochoa Ochoa, Dr. Bruno Manuel Chávez Vergara y al Dr. Priyadarsi Debajyoti Roy, por sus comentarios y sugerencias que ayudaron a mejorar este trabajo.

,		
INI	าเ	٦Ŀ
11 11	л	- L ' •

RESUMEN	1
ABSTRACT	3
I- <u>INTRODUCCIÓN</u>	5
1.1 Antecedentes	6
II- <u>OBJETIVOS</u>	8
2.1 Objetivos particulares	8
III- <u>ÁREA DE ESTUDIO</u>	8
IV- <u>MATERIALES Y MÉTODOS</u>	10
4.1 Estudios de las cáscaras de huevo fósiles	10
4.2 Preparación y descripción de los dinosaurios perinatales	11
V- RESULTADOS	13
5.1 Artículo: Cabrera-Hernández, J.S., Montellano-Ballesteros, M., Roy, P.D., En PUB. Late Campanian diversity and paleoenvironment from fossil eggshells assemblage and stable isotope compositions in El Gallo Formation of Baja California, Mexico. <i>Cretaceous Research</i> .	14
5.2 Descripción de los dinosaurios perinatales	70
VI-DISCUSIÓN	90
6.1 Discusión general del artículo	90
6.2 Cambios ontogenéticos de Magnapaulia laticaudus	94
VII- <u>CONCLUSIÓN</u>	104
VIII- REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	106
ANEXO I	110

RESUMEN:

La formación El Gallo en el estado de Baja California, en el noroeste de México es uno de los pocos afloramientos continentales de la edad campaniana fuera del Mar Interior Occidental. Comprende una secuencia sedimentaria con fósiles de mamíferos, anfibios, tortugas, lagartos, cocodrilos y dinosaurios. Recientemente, se recolectaron restos fósiles de cáscaras de huevo y hadrosaurios perinatales en diferentes sitios, incluido el primer nido con al menos un huevo y esqueletos parciales de, al menos, dos individuos en esta formación. Las microestructuras de las cáscaras de huevo recuperadas se atribuyen a un ornitópodo (ootaxon Spheroolithus), nueve dinosaurios terópodos (ootaxones Prismatoolithus, Spheruprismatoolithus, dos Tubercuoolithidae, Continuoolithus, Tristraguloolithus, Dispersituberoolithus, Styloolithus y un ave enantiornithe), una a un cocodrilo y otra a un geco. Algunas de las cáscaras de huevo están asociadas al registro osteológico, pero otras revelan la presencia de otros terópodos de pequeño tamaño, como la primera evidencia de aves enantiornites. Las cáscaras de huevo atribuidas a geco también son nuevas en la formación. La composición isotópica de carbono y oxígeno de las cáscaras de huevo de los ornitópodos difieren de las de los nódulos de carbonato, lo que indica una falta o una mínima influencia de la diagénesis. Los valores de $\delta^{13}C_{cáscarasdehuevo}$ (-10.97 ‰ a -13.14 ‰) sugieren plantas C3 con δ^{13} C -27 ‰ a -29 ‰. δ^{18} O enriquecido en el agua ingerida en comparación con el agua meteórica inferida del $\delta^{18}O_{cáscarasdehuevo}$ indica condiciones de evaporación más cálidas. La estimación de la temperatura atmosférica entre 15.5-34.5 ° C (media: 21 ° C) a partir de las composiciones de isótopos de oxígeno tanto de los nódulos pedogénicos como de las cáscaras de huevo es congruente con la temperatura propuesta de la paleolatitud de esta formación.

La mayoría de los restos perinatales aislados solo pueden asignarse al nivel de familia o subfamilia. Uno de los húmeros aislados está casi completo y se identifica como perteneciente a Hadrosaurine debido a que su proporción entre el ancho de la cresta deltopectoral y el diámetro mínimo de la diáfisis del húmero es de 1.61. Los perinatales del nido están representados por varios elementos del cráneo como premaxilar, maxilar, dentarios, varios cuerpos vertebrales que carecen de arcos neurales y huesos apendiculares como escápulas, fémures y tibia. Debido a los caracteres presentes principalmente en el maxilar como el ángulo entre la región rostrodorsal y el margen alveolar ventral, la curvatura del margen dorsolateral de la región rostral de la plataforma premaxilar, el reborde prominente en el margen medial de la plataforma premaxilar, el número y ubicación de los forámenes, estos restos perinatales se identifican como *Magnapaulia laticaudus* que ha sido descrita previamente en la zona. Las diferencias morfológicas debido a la ontogenia observada en estos ejemplares con respecto al adulto son congruentes con la mayoría reportada previamente en otros hadrosaurios como *Maisaura peeblesorum* e *Hypacrosaurus stebingeri*. Estos ejemplares perinatales de *M. laticaudus* son el primer registro de un perinatal de lambeosaurino en México.

ABSTRACT

El Gallo formation in the Baja California state of northwest Mexico is one of the few continental outcrops of the Campanian age outside the Western Interior Basin. It comprises a sedimentary sequence with fossils of mammals, amphibians, turtles, lizards, crocodiles and dinosaurs. Recently, remains of fossil eggshells and perinatal hadrosaurs were collected from different sites including the first nest with at least one egg and partial skeletons of at least two individuals in this formation. Based on microstructures, the recovered eggshells are attributed to one ornithopod (ootaxon Spheroolithus), nine theropods dinosaurs (ootaxa Prismatoolithus, Spherooprismatoolithus, two Tubercuoolithidae, Continuoolithus, Tristraguloolithus, Disperituberoolithus, Styloolithus and enantiornith bird), one crocodile and a gecko. Some of them are associated to the osteological record, but others reveal the presence of small size theropods, such as the first evidence of enantiornith birds. The eggshell of gecko was also new in the formation. Carbon and oxygen isotope compositions of the ornithopod eggshells differ from that of the carbonate nodules, indicating lack or minimal influence of diagenesis. $\delta^{13}C_{eggshell}$ values (-10.97‰ to -13.14‰) suggest C3 plants with δ^{13} C -27 ‰ to -29 ‰. Enriched δ^{18} O in ingested water compared to the meteoric water inferred from the $\delta^{18}O_{eggshell}$ indicate warmer evaporate conditions. Our estimation of atmospheric temperature between 15.5-34.5 °C (mean: 21 °C) from oxygen isotope compositions of both pedogenic nodules as well as eggshells is congruent with paleolatitude of this formation.

Most of the perinatal remains can be only assigned to a family or subfamily level. One of the isolated humerus is almost complete and is identified to belong to Hadrosaurine due to its ratio of the width of the delta pectoral crest and the minimum diameter of the humerus shaft is 1.61. The perinatals from the nest are represented by several skull elements like premaxila, maxilla, dentaries, several vertebrae bodies lacking neural arches and appendicular bones like scapulae, femurs and a tibia. Because of the characters present mainly in the maxilla like the angle between the rostrodorsal region and the ventral alveolar margin, the curvature of the dorsolateral margin of the rostral region of the premaxillary shelf, the prominent flange on the medial margin of the premaxillary shelf, and the number and location of the foramina, these perinatal remains are identified to belong to

Magnapaulia laticaudus which has been previously described from the area. The differences in the morphology these specimens with regard to the adult are congruent with the most previously reported due to ontogeny in other hadrosaurs like *Maisaura peeblesorum* and *Hypacrosaurus stebingeri*. These *M. laticaudus* perinatal specimens are the first record of lambeosaurine perinatal in Mexico.

I. INTRODUCCIÓN

Los registros de cáscaras de huevos fósiles, huevos, nidos y dinosaurios perinatales han sido encontrados en todos los depósitos del Mesozoico, principalmente los que corresponden al Cretácico Tardío (Mikhailov, 1997; Carpenter, 1999). En Norteamérica son relativamente comunes en los estratos del Campaniano tardío, con aproximadamente 40 localidades portadoras de cáscaras de huevos (Tanaka *et al.*, 2011). De estas localidades, dos corresponden a México, una está en la Formación Cerro del Pueblo, al sur de Coahuila (Aguillón-Martínez *et al.*, 2004) y la otra pertenece a la formación El Gallo, Baja California (Rodríguez de la Rosa, 1998; Cabrera-Hernández *et al.*, 2018).

La mayoría de los trabajos sobre cáscaras de huevos fósiles se centran en la descripción de la morfología para desarrollar una clasificación, la cual está basada en diferentes características como la morfología general, forma del poro, grosor y principalmente su arreglo biocristalino (ver ANEXO I) (p. ej. Zelenitsky y Hills, 1997; Zelenitsky y Therrien, 2008; Jackson y Varricchio, 2010; Barta *et al.*, 2013; Xie *et al.*, 2016; Fernández *et al.*, 2019). Todo esto con el fin de clasificar y asignarlos a una oofamilia, oogénero u ooespecies (ver Anexo I). Además, algunos de estos trabajos han ayudado a inferir una mayor diversidad de dinosaurios que la que está representada por los restos esqueléticos (Tanaka *et al.*, 2016; Zelenitsky *et al.*, 2017).

Otros estudios con huevos fósiles de dinosaurios incluyen algunos aspectos paleobiológicos como calcular el tiempo de incubación (Carpenter, 1999); reconocer los lugares y estrategias de anidación (Liang *et al.*, 2009; Hechenleitner *et al.*, 2016); establecer algunos comportamientos reproductivos, como el caso de *Maiasaura peeblesorum* que formaba colonias de anidación, además que tenían fidelidad a estos sitios (Horner, 1982); determinar la posible temperatura corporal de algunos grupos de dinosaurios (Eagle *et al.*, 2015); e inferir condiciones paleoambientales al analizar los isótopos estables de δ^{13} C y δ^{18} O presente en la calcita (CaCO₃) de las cáscaras fósiles (Montaniri, 2018).

En cuanto a los restos de dinosaurios perinatales, éstos se han reportado en varios grupos de dinosaurios (e.g. Sauropodomorfa, Oviraptoridae, Troodontidae, Ankilosauria) (Norell *et*

al., 1994; Chiappe et al., 1998; Varricchio et al., 2002; Reisz et al., 2010; Stanford et al.,
2011), siendo el grupo de hadrosaurios en el que mejor se conocen. Como ejemplos están el lambeosaurino Hypacrosaurus stebingeri (Horner y Currie, 1994), y los hadrosaurinos
Saurolophus angustirostris (Dewaele et al., 2015), Edmontosaurus sp. cf. E. annectens
(Wosik et al., 2018) y M. peeblerosum (Prieto-Márquez y Guenther, 2018). En este último hadrosaurino se ha logrado obtener la secuencia del desarrollo ontogenético (Horner, 1999; Horner et al., 2000).

El descubrimiento y estudio de estos dinosaurios han permitido realizar estudios de heterocronía (Guenther, 2014), paleohistología (Horner *et al.*, 2000, 2001), biomecánica (Dilkes, 2001); además que se ha sugerido que los estadios ontogenéticos tempranos podrían proporcionar caracteres con información útil para inferencias sistemáticas y filogenéticas (Prieto-Márquez, 2011; Prieto-Márquez y Guenther, 2018).

1.1 Antecedentes

La formación El Gallo aflora dentro del área de El Rosario, Baja California. En esta área los primeros trabajos fueron de carácter geológico (Romo de Vivar-Martínez, 2011). Dentro de estos trabajos podemos mencionar el de Kilmer (1963), el cual estableció ocho formaciones para el área El Rosario, incluida El Gallo. Sin embargo, su propuesta no cumple con el Código de Nomenclatura Estratigráfica, impidiendo la formalización de los nombres.

Otros trabajos con este enfoque son los de Renne *et al.* (1991) y Fulford y Busby (1993). El primero utilizando datación radiométrica con ⁴⁰Ar/³⁹Ar en tobas de la formación El Gallo, obtuvieron edades que van de 74.87±0.05 Ma a 73.59±0.09 Ma, correspondiendo al Campaniano tardío. Después Fulford y Busby (1993) reconocieron cuatro distintas sucesiones litológicas, la cual inició con una sedimentación de llanura aluvial y terminó con una transgresión marina.

Los primeros estudios paleontológicos se realizaron durante las décadas de los años 60 y 70 del siglo XX por parte del personal del Museo de Historia Natural del Condado de Los

Ángeles, California tanto en la formación El Gallo como en la formación La Bocana Roja. Dentro de estas expediciones se colectaron vertebrados fósiles como lagartijas, aves, tortugas, cocodrilos mamíferos y dinosaurios (Morris, 1967, 1973; Lillegraven, 1972, 1976; Brodkord, 1976; Nydam, 1999).

Después de estos años los trabajos se suspendieron, con la excepción de las expediciones esporádicas del personal de la Universidad Autónoma de Baja California, a cargo del Dr. Francisco Aranda (García-Alcántara, 2016). Fue hasta el año 2004 cuando se reiniciaron los trabajos sistemáticos en el área El Rosario por la Dra. Marisol Montellano Ballesteros (UNAM) y el Dr. Gregory G. Wilson (Universidad de Washington, Seattle) con el objetivo de recolectar microvertebrados y comprobar las nuevas hipótesis del gradiente latitudinal propuesto por Lehman (1987, 1997, 2001) (Montellano-Ballesteros *et al.*, 2008; García-Alcántara, 2016).

Estas nuevas expediciones lograron aumentar el número de taxones, no solo de animales (Montellano-Ballesteros *et al.*, 2008; Romo de Vivar-Martínez, 2011; Peecook *et al.*, 2012; García-Alcántara, 2016; Romo de Vivar-Martínez *et al.*, 2016; Cabrera-Hernández *et al.*, 2018; Chavarria-Arrellano *et al.*, 2018) sino también se obtuvo el primer trabajo botánico al reconocer la presencia de *Operculifructus* (Hayes *et al.* 2018). Además, en conjunto con estos trabajos se realizó la reconstrucción paleoambiental de un miembro de la formación El Gallo (El Disecado) por medio de estudios de sedimentología y análisis isotópicos de nódulos de carbonatos presentes en paleosuelos y de dientes de picos de patos; al igual que se dataron los zircones de una toba de caída "airfall" localizada en la zona inferior de la secuencia estudiada, sobre la cual obtuvo una edad mediante U-Pb de 74.706 + 0.028 Ma (Fastovsky *et al.*, 2020).

Durante las prospecciones del 2014-2018 en la formación El Gallo, Baja California, se recolectaron cáscaras de huevo de dinosaurios tanto en superficie durante el trabajo de campo como en el laboratorio después del tamizado y recuperación bajo el microscopio estereoscópico; también se recolectaron varios huesos de dinosaurios perinatales aislados y

un nido con restos de dos perinatales de un lambeosaurino. Todo el material de cáscaras de huevo de dinosaurios y los restos de perinatales son objeto de estudio de este trabajo.

II. OBJETIVOS

Analizar la diversidad de ootaxones y de dinosaurios perinatales de la formación El Gallo y su relación con condiciones paleoambientales inferidas por medio de análisis isotópicos de δ^{13} C y δ^{18} O en cáscaras de huevo.

2.1 Objetivos particulares

- Describir e identificar las cáscaras de huevo fósiles recolectadas en la formación El Gallo.
- Determinar si existe afinidad taxonómica de las cáscaras de huevo de dinosaurios con la presente basada en los restos de esqueletos identificados en la formación.
- Realizar análisis isotópicos de δ¹³C y δ¹⁸O en cáscaras de la formación El Gallo para inferir algunas cuestiones paleoambientales, y que se compararán con los estudios realizados en nódulos de carbonato recolectados en la misma formación y descritos por Fastovsky *et al.* (2020).
- Describir e identificar los restos perinatales, así como identificar el estadio ontogenético.
- Comparar la diversidad de ootaxones en conjunto con los restos óseos de El Gallo con la descrita para otras localidades de Norte América.

III. ÁREA DE ESTUDIO

La formación El Gallo comprende una superficie de 16 km² localizada al noroeste del pueblo El Rosario, Baja California, México (Fig. 1; Kilmer, 1963). Tiene un espesor que va de los 500 a 1300 m y está compuesta por sedimentos continentales como conglomerado, arenisca, limolita, lutita y toba. Kilmer (1963) dividió la formación en tres miembros: La Escarpa, El Castillo y El Disecado; de esta última proviene el material fósil. La reconstrucción paleoambiental de este último miembro sugiere que fue depositada con episodios de alta energía formando canales de ríos trenzados y depósitos de flujos de escombros, pero también presentaba estabilidad del paisaje, indicando una ciclicidad climática de humedad/aridez (Fastovsky *et al.*, 2020).

La edad de la formación se obtuvo usando los análisis de 40 Ar/ 39 Ar en granos individuales (sanidina) de cuatro tobas, obteniendo una edad de 74.87 ± 0.05 Ma – 73.59 ± 0.09 Ma (Renne *et al.*, 1991). Esta edad fue corregida por Peecook *et al.* (2014) a 75.84 ± 0.05Ma – 74.55±0.09Ma; colocándolo en el Campaniano tardío. Recientemente, se obtuvo una edad de 74.706 ± 0.028 Ma obtenida de zircones de una ceniza (Fastovsky *et al.*, 2020).

El material fósil fue recuperado de diez micrositios de la formación El Gallo (Cascarita, Esqueleto, El Tortugario, Ros 51, Ok, Fiesta de Huesos, JAO 200, Escorpio, El cielo y Chayito), los cuales sus coordenadas se encuentras resguardadas en el catálogo de referencia geográfica del Museo; el material fósil se resguardará en la Colección Nacional de Paleontología, Museo Ma. Del Carmen Perrilliat, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, CDMX, México.



Figura 1: Mapa geológico y distribución de las capas del miembro El Disecado de la formación El Gallo, en Baja California. Las localidades fosilíferas están indicadas por círculos. Tomada y modificada de Hayes et al. (2018).

IV. MATERIALES Y MÉTODOS

Para el presente trabajo, se empleó el material depositado en el Laboratorio de Paleontología de Vertebrados del Instituto de Geología de la UNAM obtenido durante las prospecciones realizadas en los años 2014-2018. El material comprende cáscaras de huevos fósiles recolectados en seis sitios; restos de dinosaurios perinatales de ocho sitios; y un posible nido con restos de un lambeosaurino perinatal del sitio El Tortugario.

4.1 Estudio de las cáscaras de huevo fósiles

Este material se estudia con dos enfoques, parataxonómico y paleoambiental. Para la identificación y caracterización primero se describieron las estructuras cristalinas de las cáscaras. Para esto se observaron bajo microscopio estereoscópico y electrónico de barrido (MEB):

- Microscopio estereoscópico: Éste se utilizó para observar la ornamentación presente en la superficie externa de la cáscara, contar el número de poros, así como su forma y el diámetro que poseen.
- Microscopio electrónico de Barrido (MEB): Con este equipo se observó la ultraestructura de la cáscara como la forma del canal del poro. Las cáscaras se colocaron en los portaobjetos con la superficie fracturada visible. Se recubrieron con una película delgada de oro en la ionizadora Jeol JFC-1100 para volver conductora a la muestra. Finalmente se tomaron las imágenes MEB con el equipo JEOL JSM6360LV en el Instituto de Ciencias del Mar y Limnología.

Para la descripción de las cáscaras se utilizó la clasificación y descripción dada por Mikhailov (1991, 1997), Mikhailov *et al.* (1996) y Carpenter (1999) (Fig. 2) (ANEXO I). Las medidas se tomaron empleando un editor de imagen, GIMP 2.10.20, utilizando como base la escala proporcionada en las imágenes MEB.

En el estudio paleoambiental se analizaron los isótopos estables de carbono (δ^{13} C) y oxígeno (δ^{18} O) presentes en algunas cáscaras de huevo fósiles de los sitios "Cascarita (CA)", "Esqueleto (E12)", y "El Tortugario (CT)". Pero primero se determinó el grado de alteración diagenética presentes en ellas. Para ambos análisis se eliminaron los carbonatos y sedimentos presentes en la superficie de las cáscaras por medio de lijas, y se lavaron con agua destilada y alcohol isopropílico para remover cualquier sedimento fino pegado a las cáscaras.

Para evaluar la alteración diagenética se molieron con un mortero de ágata 2 gr de cáscaras del sitio Cascarita y el Tortugario y 1 gr de Esqueleto. Estas muestras se analizaron con Difracción de Rayos X (DRX) empleando el equipo Difractómetro SIEMENS D5000 y Fluorescencia de Rayos X (FRX) con el Espectrómetro secuencial de Fluorescencia de Rayos X RIGAKU ZSX Primus II, en el Laboratorio de Fluorescencia de Rayos X del Laboratorio Nacional de Geoquímica y Mineralogía del Instituto de Geología, UNAM.

Para el análisis de isótopos estables, se seleccionaron 11 muestras de ~1 mg: cinco de las localidades Cascarita y Tortugario y una de la localidad Esqueleto. Las cáscaras fueron molidas tanto por un mortero de ágata como de cerámica. Para la obtención de las proporciones de δ^{13} C y δ^{18} O, las muestras fueron enviadas a la Universidad de Florida. Las mediciones isotópicas se realizaron en el Laboratorio Ligth Stable Isotope Mass Spectrometry en el Departamento de Geological Sciences, para lo cual se usó un dispositivo de preparación de carbonato Kiel III junto con un espectrómetro de masas de relación de isótopos Finningan-Mat 252. Cada lote de muestras se midió con ocho National Bureau of Standards (NSB) -19 ($\delta^{13}C = +1.95\% \delta^{18}O = -2.20\%$) y NSB-18 ($\delta^{13}C = -5.01\%, \delta^{18}O = -$ 23.01‰) para su calibración. La precisión analítica es de $\pm 0.033\%$ (n= 4) para δ^{13} C y de $\pm 0.055\%$ (n= 4) para δ^{18} O. Los resultados de los análisis isotópicos se reportan usando la notación " δ " que se refiere a (R_{muestra}/R_{estandar} - 1) x 1000‰ en δ^{13} C y δ^{18} O, donde R es la proporción entre el isótopo pesado con el isótopo ligero de carbono y oxígeno respectivamente. Todos los resultados están reportados en per mil, relativo al Vienna Pee Dee Belemnite (VPDB) como estándar tanto para el carbono como para el oxígeno. Los datos obtenidos se compararon con los resultados obtenidos por Fastovsky et al. (2020).

4.2 Preparación y descripción de los dinosaurios perinatales

La preparación de los ejemplares aislados se realizó con el empleo de agujas odontológicas y percutores de mano como Micro Jack #4 y PaleoAro #1. Una vez eliminada la matriz se

agregó una capa delgada de endurecedor (alcohol poli-vinílico diluido en agua al 5%). La preparación del nido se realizó eliminando la matriz rocosa en capas para ir descubriendo los huesos y los posibles huevos. Conforme se fueron descubriendo los elementos óseos, éstos se dibujaron, fotografiaron y se determinó su orientación. La identificación y descripción de los restos perinatales se basó en literatura especializada como el trabajo de Prieto-Márquez (2008).

Abreviaturas: Natural History Museum of Los Angeles County, (LACM); partes por miles (**ppm**).



Figura 2: Terminología general de las estructuras de la cáscara de huevo basad en la de un ave. Esquema dibujado de una vista real es una sección radial bajo diferentes microscopios: A, luz polarizada; B, luz normal; C, electrónico de barrido. D-E, ultraestructura escamosa en magnificación; D, patrón de hueso de pez, superpuesta sobre un patrón de la unidad de la cáscara escamosa; E, matriz orgánica que consiste en grandes membranas, finas fibrillas y vesículas (Tomada de Mikhailov, 1997).

V. RESULTADOS

Los resultados se dividen en cuatro secciones: Descripción e identificación de las cáscaras fósiles; análisis de Difracción y Fluorescencia de Rayos-X; análisis de los isótopos estables de carbono y oxígeno; y descripción e identificación de los restos óseos de los dinosaurios perinatales.

Las primeras tres secciones se utilizaron para generar el artículo: Cabrera-Hernández, J.S., Montellano-Ballesteros, M., Roy, P.D., En PUB. Late Campanian diversity and paleoenvironment from fossil eggshells assemblage and stable isotope compositions in El Gallo Formation of Baja California, Mexico. *Cretaceous Research*. El cual se incluye en este apartado.

Por otro lado, los resultados de los dinosaurios perinatales se presentan en su propio apartado en los resultados y en la de discusión. Todos los restos aislados de dinosaurios perinatales pertenecen a hadrosaurios. A la fecha el material perinatal incluye un proceso transverso de una vértebra cervical, dos fragmentos distales de húmeros, un húmero izquierdo casi completo, dos fémures casi completos y un fragmento proximal y otro distal de tibias izquierdas. El nido de lambeosaurino presenta la mayor cantidad de restos óseos los cuales provienen de al menos dos individuos diferentes. Dentro del material están incluidos varios huesos craneales, como huesos del esqueleto axial y apendicular.

Cretaceous Research

Late Campanian diversity and paleoenvironment from fossil eggshells assemblage and stable isotope composition in El Gallo Formation of Baja California, Mexico. --Manuscript Draft--

Manuscript Number:	
Article Type:	Full Length Article
Keywords:	$\delta 13 Ceggshell; \ \delta 18 Oeggshell; C3 plant; Theropod diversity; Late Cretaceous; North America$
Corresponding Author:	Jonathan Silvino Cabrera Hernández, Masters student Universidad Nacional Autónoma de México Instituto de Geologia: Universidad Nacional Autonoma de Mexico Instituto de Geologia Ciudad de México, MEXICO
First Author:	Jonathan Silvino Cabrera Hernández, Masters student
Order of Authors:	Jonathan Silvino Cabrera Hernández, Masters student
	Marisol Montellano-Ballesteros
	Priyadarsi D. Roy
Abstract:	El Gallo formation in the Baja California state of northwest Mexico is one of the few continental outcrops of the Campanian age outside the Western Interior Basin. It comprises a sedimentary sequence with fossils of mammals, amphibians, turtles, lizards, crocodiles and dinosaurs. Based on microstructures, the recovered eggshells are attributed to one ornithopod (ootaxon Spheroolithus), nine theropods dinosaurs (ootaxa Prismatoolithus, Spherooprismatoolithus, two Tubercuoolithidae, Continuoolithus, Tristraguloolithus, Disperituberoolithus, Styloolithus and enantiornithes bird), one crocodile and a gecko. Some of them are associated to the osteological record, but others reveal the presence of small size theropods, such as the first evidence of enantiornith birds. The eggshell of gecko was also new in the formation. Carbon and oxygen isotope compositions of the ornithopod eggshells differ from that of the pedogenic carbonate nodules, indicating lack or minimal influence of diagenesis. δ 13Ceggshell values (-10.97‰ to -13.14‰) suggest C3 plants with δ 13C between -27 ‰ and -29 ‰. Enriched δ 18O in ingested water compared to the meteoric water inferred from the δ 18Oeggshell indicate warmer evaporate conditions. Our estimation of atmospheric temperature between 15.5-34.5 °C (mean: 21 °C) from oxygen isotope compositions of both pedogenic nodules as well as eggshells is congruent with the paleolatitude of this formation.
Suggested Reviewers:	Henry C. Fricke Colorado College hfricke@coloradocollege.edu
	Miguel Moreno-Azanza Universidade Nova de Lisboa Faculdade de Ciências e Tecnologia: Universidade Nova de Lisboa Faculdade de Ciencias e Tecnologia mmazanza@fct.unl.pt
	Darla K. Zelenitsky University of Calgary dkzeleni@ucalgary.ca
Opposed Reviewers:	

Highlights

- The diversity of eggshells is greater than the osteological record.
- Eggshell's carbon isotopic values suggest humid conditions.
- Estimated temperature from δ 18O values is congruent with the paleolatitude position.

1 Late Campanian diversity and paleoenvironment from fossil eggshells assemblage and

2 stable isotope composition in El Gallo Formation of Baja California, Mexico.

3 Jonathan Silvino Cabrera-Hernández^{1*}, Marisol Montellano-Ballesteros², Priyadarsi D.

4 Roy^2

¹Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad

6 Universitaria, Alcaldía Coyoacán, Ciudad de México, CP 04510, México.

⁷ ²Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria,

8 Alcaldía Coyoacan, Ciudad de México, CP 04510, México.

9

10 Abstract

11 El Gallo formation in the Baja California state of northwest Mexico is one of the few continental outcrops of the Campanian age outside the Western Interior Basin. It comprises 12 13 a sedimentary sequence with fossils of mammals, amphibians, turtles, lizards, crocodiles and dinosaurs. Based on microstructures, the recovered eggshells are attributed to one 14 15 ornithopod (ootaxon Spheroolithus), nine theropods dinosaurs (ootaxa Prismatoolithus, Spherooprismatoolithus, two Tubercuoolithidae, Continuoolithus, Tristraguloolithus, 16 17 Disperituberoolithus, Styloolithus and enantiornithes bird), one crocodile and a gecko. Some of them are associated to the osteological record, but others reveal the presence of 18 small size theropods, such as the first evidence of enantiornith birds. The eggshell of gecko 19 20 was also new in the formation. Carbon and oxygen isotope compositions of the ornithopod eggshells differ from that of the pedogenic carbonate nodules, indicating lack or minimal 21 influence of diagenesis. $\delta^{13}C_{\text{eggshell}}$ values (-10.97‰ to -13.14‰) suggest C3 plants with 22 δ^{13} C between -27 ‰ and -29 ‰. Enriched δ^{18} O in ingested water compared to the meteoric 23 water inferred from the $\delta^{18}O_{eggshell}$ indicate warmer evaporate conditions. Our estimation of 24 atmospheric temperature between 15.5-34.5 °C (mean: 21 °C) from oxygen isotope 25 26 compositions of both pedogenic nodules as well as eggshells is congruent with the paleolatitude of this formation. 27

Keywords: δ¹³C_{eggshell}; δ¹⁸O_{eggshell}; C3 plant; Theropod diversity; Late Cretaceous; North
 America.

31

32 **1. Introduction**

At global scale, most of the fossil eggshells, eggs, and nest are found in the Late Cretaceous 33 terrestrial deposits (Mikhailov, 1997; Carpenter, 1999). In North America, they are 34 35 relatively common in the Late Campanian strata with reports of approximately 40 eggshells localities (Tanaka et al., 2011). They have been studied through description and 36 37 classification, using different characteristics like general morphology, outer ornamentation, 38 shape of the pore, thickness and mainly its bio-crystalline arrangement (e.g. Zelenitsky and Hills, 1997; Zelenitsky and Therrien, 2008; Jackson and Varricchio, 2010; Barta et al., 39 40 2013; Xie et al., 2016; Fernández et al., 2019). One interesting outcome was the revelation of a greater dinosaur diversity than the information obtained just from skeletal remains 41 (Tanaka et al., 2016; Zelenitsky et al., 2017). 42 The fossil eggshells and stable isotopic composition of its biogenic calcite (CaCO₃) have 43 also been used to infer paleoenvironmental conditions (Montanari, 2018). Folinsbee et al. 44 (1970) and Schaffner and Swart (1991) showed that the food source and drinking water 45 controlled δ^{13} C and δ^{18} O of the eggshells. Using both these paleoenvironmental tools, the 46 study of Sakar et al. (1991) revealed semi-arid environment in India (Lameta Formation) 47 and Cojan et al. (2003) inferred a change in the rate of evaporation in the Provence Basin of 48 49 France. Several sites in Romania (Hateg Basin) had different environmental conditions, with some warmer than others, even indicating a transition from semi-arid towards more 50 humid conditions (Bojar et al., 2005, 2010). Dinosaur eggshells in the Nemegt Basin of the 51

Gobi Desert (Mongolia) suggested a transition from arid to a humid environment within the
same region during the Late Cretaceous (Montanari *et al.*, 2013).

In Mexico, the fossil eggshells were recovered from the Cerro del Pueblo Formation in 54 55 Coahuila (Aguillón-Martínez et al., 2004) and the El Gallo formation in Baja California (Rodríguez de la Rosa, 1998). The later formation is of Campanian age, and it is one of the 56 few deposits outside the Western Interior Basin that provided information about vertebrate 57 58 faunas from the Pacific coast of Laramidia (Morris, 1967; Peecook et al., 2014). The vertebrate fossils represent fish, amphibians, turtles, lizards, crocodiles, mammals and 59 60 dinosaurs (Morris, 1967, 1973, 1981; Lillegraven, 1972, 1976; Brodkord, 1976; Montellano et al., 2005, Montellano Ballesteros et al., 2008; Romo de Vivar 2011; Wilson et al., 2011; 61 Peecook et al., 2014; García-Alcántara 2016; Romo de Vivar-Martínez et al., 2016). 62 Additionally, Hayes et al. (2018) recognized fossil plants such as Operculifructus. We 63 report the first descriptions of an assemblage of fossil eggshells collected from six localities 64 within El Gallo formation during the field expeditions between 2014-2018, together with 65 the first isotopic geochemistry of the ornithopod dinosaurs' eggshells in order to infer some 66 of the paleoenvironmental features of the Late Campanian Stage of the Upper Cretaceous 67 Epoch of Baja California. 68

69

70 **2.** Geological setting

El Gallo formation covers a surface area of 16 km² and it occurs in an extensive sequence
of northeast dipping exposure at the north and west of the El Rosario town in the Baja
California state of northwest Mexico (Fig 1. Kilmer, 1963). The name of this formation has
not been formalized yet, but it has been useful to describe the general stratigraphic position
of fossils found in this region. Fulford and Busby (1993) recognized four different



Figure 1. A. Simplified geologic maps of the fossiliferous localities of Cascarita (red), Esqueleto (green), El Tortugario (orange), Fiesta de Huesos (blue) Ros-51 (yellow) with exposures of El Disecado member of the El Gallo formation; B. Lithostratigraphic relationships of the Campanian units, modified after Fulford and Busby (1993). The entire figure was modified from Fastovsky et al. (2020).

76	lithological successions, beginning with an alluvial plain sedimentation and ending with a
77	marine transgression. El Gallo formation is divided into the La Escarpa, El Castillo and El
78	Disecado members, with the last one being a fossiliferous unit (Kilmer 1963; Renne et al.
79	1991). Its thickness ranges from 500 to 1300 m and it is composed of non-marine
80	conglomerate, sandstone, siltstone, claystone and tuff. This formation is underlain by the
81	non-marine La Bocana Roja Formation and overlain by the marine Rosario Formation.
82	The El Disecado member includes three sedimentological facies, suggesting its deposition
83	under high-energy and episodic events with salient features deriving from active river
84	channels and sheet, as well as debris-flow deposits. The presence of compound paleosol
85	horizons, containing Fe ₂ O ₃ mottling in B horizons, cutans and calcium carbonate

86	concretions indicate landscape stability and wet/dry cyclicity in subsurface horizons,
87	attributable to the climate (Fastovsky et al., 2020). Microvertebrates were recovered from
88	the GF (Grey facies) facies and the petrified trees and dinosaur bones were retrieved from
89	the yellow sandstone facies (Fastovsky et al., 2020).
90	⁴⁰ Ar/ ³⁹ Ar analysis of individual sanidine grains from four tuffs constrains the El Gallo
91	formation between 73.59 \pm 0.09 and 74.87 \pm 0.05 Ma (Renne <i>et al.</i> 1991), and the
92	subsequently rectification (74.55 \pm 0.09 to 75.84 \pm 0.05 Ma) placed it in the Late
93	Campanian stage (Peecook et al., 2014). Recently, the zircons of the ash from the El
94	Disecado member provided a similar age of 74.706±0.028 Ma (Fastovky et al., 2020).
95	
96	3. Material and methods
97	The fossil eggshells were found at six microsites, i.e. Cascartia, Esqueleto, El Tortugario,
98	Ok, Fiesta de Huesos and Ros-51, during the field seasons of 2014-2018. They were
99	recovered on the surface and through screen washing. Presently, all of them are
100	permanently housed in the Colección Nacional de Paleontología, Museo Ma. del Carmen
101	Perrilliat, Instituto de Geología, Universidad Nacional Autónoma de México, CDMX.,
102	Mexico. Eggshells from the site El Tortugario belong to a lambeosaurine nest. Mesh sizes
103	of 5 mm^2 and 1 mm^2 were used for the screen washing and the recovery of the eggshells
104	was done under a stereoscopic microscope. Fifty-six fragments were mounted, gold-coated
105	and viewed and photographed with a JEOL JSM-6360LV Scanning Electron Microscope.
106	The nomenclature follows Mikhailov (1991, 1997) and Mikhailov et al. (1996).
107	
108	3.1. Fossil eggshells geochemical composition

109	We only selected ornithopod and lambeosaurine eggshells for this study. The ornithopod
110	corresponds to Spheroolithus from the localities of Cascarita and Esqueleto, and the
111	lambeosaurinae eggshells were collected from El Tortugario. Prior to the geochemical
112	analysis, both the diagenetic cally altered carbonates and sediments present on surface of the
113	selected eggshells were removed with sandpaper and washed with deionizer water and
114	isopropyl alcohol. These samples were grounded with an agate mortar and divided into two
115	subsets for the geochemical analysis. One part was used to determine the chemical
116	composition of the eggshells and evaluate the degree of diagenetic alteration present in the
117	eggshells, and the second part was used for stable isotope analysis.

First subset of the samples (2 g from Cascarita and El Tortugario, and 1 g from Esqueleto) 119 were analyzed in the SIEMENS D5000 X-Ray Diffraction and RIGAKU ZSX Primus II 120 Sequential X-Ray Fluorescence. The stable isotope compositions of carbon and oxygen 121 $(\delta^{13}C \text{ and } \delta^{18}O)$ were measured in 11 samples of ~ 1 g (five from Cascarita, five from El 122 Tortugario and one from Esqueleto) using a Kiel III carbonate preparation device coupled 123 with a Finningan-Mat 252 isotope ratio mass spectrometer. Each batch of samples was 124 measured along with eight National Bureau of Standards (NSB) -19 ($\delta^{13}C = +1.95 \%, \delta^{18}O$ 125 = -2.20 ‰) and two NSB-18 (δ^{13} C = -5.01 ‰, δ^{18} O = -23.01 ‰) for calibration. The 126 analytical precision is ± 0.033 ‰ (n = 4) for δ^{13} C and ± 0.055 ‰ (n = 4) for δ^{18} O. Results 127 of the isotopic analyses are reported using the notation "δ" which refers to (R_{sample} / R_{standard} 128 - 1) x 1000 ‰ in δ^{13} C and δ^{18} O, where R is the ratio of the heavy and light isotopes of 129 carbon and oxygen, respectively. All the results relative to the Vienna Pee Dee Belemnite 130 (V-PDB) are compared with isotopic compositions of pedogenic nodules (samples EGF-1-131 N1-2 and six EGF-2-N1 samples) obtained previously by Fastovsky et al. (2020). 132

154

134	Abbreviations: CA, Cascarita; CL, continuoes layer; CT, El Tortugario; E12, Esqueleto;
135	EZ, external zone; ML, mammillary layer; SZ, squamatic zone.
136	
137	4. Systematic Paleontology
138	Oofamily Spheroolithidae Zhao, 1979, emended Mikhailov, 1991
139	Oogenus Spheroolithus Zhao, 1979, emended Mikhailov, 1994a
140	Studied material. Thirty-one eggshell fragments.
141	Description. This eggshell type is the most abundant, with samples recovered in Cascarita,
142	Esqueleto and OK localities. None of them are complete. They are brown, dark brown to
143	black in color whit thickness between 750-1275 μ m with a mean of 1010 μ m (Fig. 2).
144	Several eggshells have a secondary calcitic layer (Fig. 2A). The outer surface is smooth or
145	exhibits sagenotuberculata ornamentation representing 4-25% of the eggshell thickness.
146	Pore openings vary from round (50-300 μm), sub-round (75-250 μm X 10-375 μm), to
147	narrow slits (50-100 μm X 450-1000 $\mu m)$ and they typically occur between or near the
148	ridges. Pore density varies between 8 - 38 per 25 mm ² on the smooth eggshells and 10-29
149	per 25 mm ² on the ornamentations. The pores canals are prolatocanaliculate pore system
150	(Fig. 2B).
151	SEM images on radial view of the eggshells show a single calcitic layer. The fan-shaped
152	shell units are made of narrow wedges with tabular crystal, making a herringbone pattern in

some part through the eggshells thickness, characteristic of the radial-tabular ultrastructure

shell unit height, characteristic of the prolatospherulithic morphotype (Fig. 2D). Most of the

(Fig. 2C). The shells units interlock and get fused at their lateral boundaries at $\frac{1}{4}$ - $\frac{1}{2}$ of the



Figure 2. Spheroolithid eggshells from El Gallo formation. Spheroolithus oosp eggshells A-E and Lambeosaurine eggshell (T-6) F. A. Ca3-26, radial view under SEM. Note the secondary calcitic layer over the external surface of the eggshell (black arrows); B.Ca3-27, radial view under SEM. Note de irregular pore canal (white arrows); C. OK-2, radial view under SEM. Unit shells made of wedges crystals; D.Ca3-22, radial view under SEM. Observe the fusion of the unit shells, characteristic of the prolatospherulitic morphotype; E. Close up of white square in A. Note the base of the unit shell where the crystal radially grow; F. T-6, radial view under SEM. Note the eggshell.

specimens lack the mammillary core at the inner surface showing a width of $117 \,\mu m$ to 420

- 157 μ m in the basal portion of the shell units (Fig. 2E).
- 158
- 159 *Comparison.* In North-America, there is record of two oospecies of *Spheroolithus*;
- 160 Spheroolithus albertensis from the Oldman Formation (Zelenitsky and Hills, 1997) and
- 161 Spheroolithus choteauensis from the Two Medicine Formation (Jackson and Varricchio,
- 162 2010). El Gallo *Spheroolithus* shared with *S. albertensis* the sagenotuberculata
- 163 ornamentation that is generally less than 200 µm in height. However, some of these
- eggshells are thinner than S. albertensis (940 1200 μ m). It also exhibits two types of pore
- 165 apertures. Spheroolithus choteauensis presents ramotuberculate ornamentation as an
- 166 irregular boundary that delineates the spherulitic zone from the overlying horizontal

accretion lines, characters that are not present in these Baja California *Spheroolithus*specimens.

170	Taxonomic affinity. Spheroolithus is attributed to hadrosaurs on the basis of the association
171	of eggshell fragments with hatchlings and in ovo embryos of the hadrosaur Maiasaura
172	peeblesorum (Horner and Makela, 1979; Carpenter, 1999; Horner, 1999), and the embryos
173	of Saurolophus cf. S. angustirostris (Dewaele et al., 2015). But this ootaxon has been also
174	reported in the Upper Jurassic Morrison Formation of Utah (Zelenitsky et al., 2000)
175	indicating that this ootaxon was laid also by non-hadrosaur ornithopods.
176	
177	Oofamily Prismatoolithidae Hirsch, 1994
178	Oogenus Prismatoolithus Zhao and Li, 1993, sensu Zelenistky and Hills, 1996
179	Studied material. Twelve eggshell fragments.
180	Description. These prismatic eggshells are only present in the locality Esqueleto, which is
181	the second most common type from El Gallo formation. The eggshells exhibit a smooth
182	surface with a thickness of 692 μ m to 1000 μ m (Fig. 3A-C). The pore opening is rounded
183	and slightly oval, with a diameter of 66-95 $\mu m.$ The pore system is angusticanaliculate (Fig.
184	3A). Some eggshells exhibit a secondary calcitic extra layer.
185	The eggshells are angustiprismatic morphotype with two structural layers: the mammillary
186	and the continuous. The mammillary layer is formed of wedge crystals that radiate outward
187	from the base of the shell units and truncated by crystal growth from adjacent mammillae.
188	The wedge displays parallel laminae interpreted as tabular ultrastructure (Fig. 3B). The
189	bases of the mammillae are barrel-shaped with a width of 66 μ m to 94 μ m. The transition
190	between this layer and the continuous layer is gradual. The thickness ratio between the

191	mammillary and continuous layer (ML: CL) is 1:2.5 to 1:3. The continuous layer is made of
192	narrow prisms with tabular crystal which are hidden by an incipient squamatic
193	ultrastructure with vesicles (Fig. 3C).
194	
195	Comparison. The only North American Prismatoolithus ooespecies described are
196	Prismatoolithus levis from Alberta and Montana (Hirsch and Quinn, 1990; Zelenitsky and
197	Hills, 1996; Varricchio et al., 2002), Prismatoolithus jenseni from Utah (Bray, 1999) and
198	Prismatoolithus hirschi from Montana (Jackson and Varricchio, 2010). All three oospecies
199	as the prismatic eggshell from Baja California have smooth outer surface, but P. hirschi
200	(500-560 μ m) presents thinner eggshells as a different pattern of the squamatic texture; and
201	P. levis and P. jensesi have a ML:CL ratio of 1:6-8 and 1:6-7, respectively, that differs from
202	the 1:2.5-3 of the Prismatoolihus from El Gallo formation.
203	
204	Taxonomic affinity. Since the discovery of embryos of the troodontid "Troodon formosus"
205	inside prismatoolithid eggs (oospecies Prismatoolithus levis) from the Two Medicine
206	Formation in Montana, USA, this type of eggs or eggshells are attributed to non-avian
207	theropods mainly of troodontids affinities (Varricchio et al., 2002; Varricchio and Jackson,
208	2004; Jackson <i>et al.</i> , 2010).
209	
210	Oogenus cf. Spheruprismatoolithus Bray, 1999
211	Studied material. One eggshell fragment.

212 Description. Only present in the locality Ros 51, this eggshell has a thickness of 370 µm to

213 476 μm (Fig. 3D). The outer surface has ramotuberculata ornamentation. No pore opening

214 was distinguished.



Figure 3. Prismatoolithidae eggshells from El Gallo formation, Prismatoolithus oosp. eggshell (E12-11) A-C and Spheruprismatoolithus oosp. eggshell (R5-9) D-F. A. Radial view under SEM. Note the two distinct layers with gradual transition between them (white bar) and the straight pore canal (white arrow); B. Mammillae made of wedge crystals made of tabular crystals; C. Continuous layer with incipient squamatic texture; D. Radial view under SEM. Note the two distinct layers with similar thickness; E. Mammillae made of acicular crystals; F. Note the gradual transition (white bar) between the mammillary and continuous layer and the squamatic texture on the continuous layer.

- 215 Structurally, the eggshell presents two calcite layers: the mammillary layer compound by
- acicular crystals that radiate from the base of the mammillae (Fig. 3E). The bases of the
- mammillae are $83.3 102 \mu m$ of diameter, with a distance between them of 64-70 μm ; and
- the continuous layer with an incipient squamatic ultrastructure (Fig. 3F). Tabular crystals
- can be seen in some areas of the continuous layer near the external surface. The transition
- between theses layers is gradual and the thickness ratio (ML:CL) is 1:1.18-1.22.
- 221
- 222 Comparison. This Spheruprimsatoolithus eggshell is thinner than Spheruprismatoolithus
- 223 condesus, which has a thickness of 660 µm to 940 µm. Also, the ML:CL ratio is slightly
- larger in this specimen than from S. condesus (Bray, 1999). The El Gallo
- 225 Spheruprismatoolithus can be distinguished from other Prismatoolithidae eggshell based on
- the 1:1.18-1.20 ML:CL ratio and the presence of ramotuberculata ornamentation.

228	Taxonomic affinity. At the moment this type of eggshell has not been associated with any
229	kind of dinosaur, but due to their morphology it is considered that they are related to
230	theropods, mainly maniraptors (Glut, 2003).
231	
232	Oofamily Tubercuoolithidae Jackson and Varricchio, 2016
233	Type 1 Morphology
234	Studied material. One eggshell fragment.
235	Description. Recovered from the locality Ros-51, the eggshell has an ornamentation based
236	of dispersed domed-like nodes. The thickness is of 205 μ m without the ornamentation and
237	320 μm with it (Fig. 4A). The height of the nodes is of 114 μm and its diameter of 237 $\mu m.$
238	There is a thin secondary calcitic layer on the outer surface.
239	The eggshell consists of two structural layers: the mammillary and the continuous. The
240	transition from the mammillary to the continuous layer is abrupt. The width of the base of
241	the mammillae is of 42.8 μ m to 57.1 μ m, also they are very tight it. These mammillae are
242	made of wedges with tabular ultrastructure (Fig. 4B). The continuous layer has a squamatic
243	ultrastructure with small vesicles (Fig. 4C). Below the ornamentation, some wedges from
244	the mammillary layer invade almost half the thickness of the continuous layer. The
245	thickness ratio between the mammillary and the continuous layer (ML: CL) taking into
246	account the ornamentation is of 1:2 and without it is of 1:1.
247	
248	Comparison. The only two oogenera described of Tubercuoolithidae are Tubercuoolithus

249 (Jackson and Varricchio, 2010) and *Dimorphoolithus* (Jackson and Varricchio, 2016). The

250 Baja California specimen differs from these oogenera: it is thinner, a greater ML:CL ratio


Figure 4. Tubercuoolithidae eggshells from El Gallo formation, morphotype No. 1 (R5-14) A-C and Tubercuoolithus oosp. eggshell (FH-2) D-H. A. Radial view under SEM. Note the two structural layers with an abrupt transition (white bar); B. Note the tightly mammillae with tabular crystals. C. Continuous layer with squamatic texture; D. Radial view under SEM. Note the two structural layers and the prominent domed tubercules; E. Note the abrupt transition between the mammillary and continuous layer (white bar); F. Continuous layer with incipient squamatic texture.

- and different pattern of ornamentation. Also, it can be distinguished from *Porituberoolithus*
- 252 *warnerensis*, because this oospecies has thicker eggshell and the pore aperture is situated on
- the node (Zelenitsky et al., 1996; Tanaka et al., 2011). Features not present in El Gallo
- tubercuoolithid eggshell.

- 256 Taxonomic affinity. For the moment no tuberculolithid eggshell have been found associated
- 257 with dinosaurs' remains but based on their crystallographic features these eggshells were
- presumably laid by no-avian theropod (Jackson and Varricchio, 2016).

- 260 **Oogenus** cf. *Tubercuoolithus* Jackson and Varricchio, 2010
- 261 *Studied material.* One eggshell fragment.

262	Description. This eggshell was found in the locality Fiesta de Huesos. This eggshell has an
263	ornamentation of slightly disperse domed-like nodes of different sizes (Fig. 4D). The
264	thickness ranges from 240-256 μm without the ornamentation and to 380-430 μm with it.
265	The height of the nodes varies from 124 to 172 μ m, with a diameter of 251-293 μ m.
266	This eggshell consists of two structural layers, the mammillary and the continuous.
267	Unfortunately, due to how the specimen was mounted for observation with the SEM, the
268	base of the mammillary layer cannot be observed (Fig. 4E). The mammillae consist of
269	wedge with tabular ultrastructure. The transition with the continuous layer is abrupt. The
270	continuous layer possesses an incipient squamatic ultrastructure with vesicles, making
271	possible to observe some prisms with tabular crystals (Fig. 4F). The thickness ratio between
272	the layers (ML:CL) is of 1:1.4 without ornamentation and 1:3 with it.
273	
274	Comparison. El Gallo Tubercuoolithus eggshell shared almost all the features of
275	Tubercuoolithus tetonensis from Two Medicine Formation (Jackson and Varricchio, 2010).
276	The only difference is the eggshell thickness, this specimen is $240 - 430 \ \mu\text{m}$, being thinner
277	than that of <i>T. tetonensis</i> which is 831 μ m to 1186 μ m. The specimen is distinguished from
278	Dimorphoolithus benneti by having a thinner eggshell, no present pore aperture on the
279	nodes and does not present the conical tubercles.
280	
281	Taxonomic affinity. For the moment no tubercuoolithid eggshell have been found

- associated with dinosaurs' remains but based on their crystallographic features these
- eggshells were presumably laid by no-avian theropod (Jackson and Varricchio, 2016).
- 284

285 Incertae sedis

286 **Oogenus** *Continuoolithus* Zelenitsky, Hills and Currie, 1996

287 *Studied material.* Three eggshell fragments.

288 Description. Present in the localities Esqueleto and Fiesta del Hueso, these eggshells have

dispersituberculate ornamentation (Fig. 5A). The eggshell thickness is of $981 - 1058 \,\mu m$

with ornamentation and of 851 - 895 without it. Their nodes have an obtuse triangle shape,

with a height of 125 - 264 μ m and a width of 544 – 617 μ m. The pore aperture is round and

located between the nodes with 94 μ m in diameter. The pore system is angusticanaliculate

293 (Fig. 5B).

294 These eggshells have two structural layers, with an abrupt transition between them. The

295 mammillary layer has a thickness that varies from 105 µm to 179 µm. This range is caused

by the abrasion present on the mammillae of the layer. The mammillae have acicular

297 crystals radially distributed on its base, which are substitute by wedge with tabular

298 ultrastructure (Fig. 5C). The continuous layer has an incipient squamatic ultrastructure,

where in some zones of the layer tabular crystals can be seen (Fig. 5D). The thickness ratio

300 of the layers ML:CL ranges from 1:4 to 1:5.

301

302 *Comparison.* These *Continuoolithus* specimens as *Continuoolithus canadensis* from

303 Oldman Formation, Alberta have a dispersituberculate ornamentation and a ML:CL ratio of

1:4 to 1:5, but El Gallo *Continuoolithus* have slightly thinner eggshells. *Continuoolithus*

specimens from Fruitland Formation (Tanaka *et al.*, 2011) and Willow Creek Formation

306 (Zelenitsky *et al.*, 2017) are thinner and have reduced ML:CL thickness ratio (~1:7),

307 respectively. *Continuoolithus* from El Gallo formation differs from *Spongiolithus hirschi*

308 (synonymized to *Continuoolithus* by Voris *et al.*, 2018) from North Horn Formation (Bray,

1999) in that the later has thicker eggshells and a reduced ML:CL thickness ratio (1:7). The



Figure 5. Continuoolithus oosp. eggshells A-D and Tristraguloolithus oosp. eggshell (R5-17) E-F. A. E12-40, radial view under SEM. Note the outer surface with dispersituberculate ornamentation; B. Close up of A, note the two structural layer (white bar) and the pore canal (white arrow); C. FH-4, radial view under SEM. Note the mammillary layer with mammillae made of radial wedge; D. FH-3, radial view under SEM. Note the continuous layer with tabular crystals; E. Radial view under SEM, Note dispersituberculate ornamentation; F. Note the abrupt transition between the mammillary and continuous layer (white bar), and the squamatic zone and external zone on the continuous layer (black bar).

- 310 Continuoolithus cf. C. canadensis from St. Mary River Formation (Voris et al., 2018)
- shows no differences with these *Continuoolithus* eggshells.
- 312
- 313 *Taxonomic affinity*. No skeletal materials have been found in association with
- 314 Continuolithus eggs, but this ootaxon shares similarity to elongatoolithid eggshells, which
- have been ascribed to oviraptosaurs (Zelenitsky *et al.*, 1996; Norell *et al.*, 1994; Zelenitsky
- and Therrien, 2008; Fanti et al., 2012; Zelenistky et al., 2017)
- 317
- 318 Incertae sedis
- 319 **Oogenus** cf. *Tristraguloolithus* Zelenitsky, Hills and Currie, 1996
- 320 *Studied material.* One eggshell fragment.

321 Description. This thin eggshell was found on the sediments of the Ros-51 locality. It has a 322 thickness of 120 μ m to 160 μ m and a dispersituberculate ornamentation, made of low tubercles with flat peaks. But this last morphology might be product of weathering. The 323 height of these tubercles ranges from 20 µm to 40 µm (Fig. 5E). 324 325 The SEM images show that this eggshell has two structural layers, the mammillary and the 326 continuous, where the later has two zones, a squamatic and the external zone (Fig. 5F). The 327 mammillary layer has mammillae barrel-shape and tightly between them. From their base, 328 wedge radiate outside with tabular ultrastructure. The transition of the mammillary to the

329 continuous layer is abrupt, while the transition between the squamatic and the external zone

is more or less gradual. The continuous layer has a squamatic ultrastructure well defined

and presents some vesicles. The external zone is made by blocky compact crystals, where

in some zones horizontal lamination is observed, indicating a tabular ultrastructure. The

thickness ratio between the mammillary layer, squamatic zone and external zone

334 (ML:SZ:EZ) is 0.8:1:0.35, without considering the ornamentation.

335

Comparison. As Tristraguloolithus cracioides (Zelenitsky et al., 1996), this specimen 336 presents an external zone, an ornamentation based on isolated nodes and almost the same 337 338 ML:SZ:EZ thickness ratios, where in the first is of 1:1:0.5 and in the later is of 0.8:1:0.35. 339 But the El Gallo Tristraguloolithus has thinner eggshells. Triprismatoolithus stephensis has 340 a dispersituberculate ornamentation and an external zone (Jackson and Varricchio, 2010) 341 shared with this specimen, but also has thicker eggshells and its continuous layer is five times the thickness of the mammillary layer, where in the El Gallo *Tristraguloolithus* they 342 343 are almost of the same thickness.

344

345 *Taxonomic affinity*. At the moment no skeletal materials have been associated with

346 *Tistraguloolithus* eggs, but based on the microstructure characteristics, this type of egg was

347 probably laid by theropod (Jackson and Varricchio, 2010).

348

349 Incertae sedis

350 **Oogenus** cf. *Dispersituberoolithus* Zelenitsky, Hills and Currie, 1996

351 *Studied material.* One eggshell fragment.

352 Description. This eggshell was recovered from the Ros-51 locality. The thin eggshell has

dispersituberculate ornamentation, with a thickness of 193 μ m with the ornamentation and

of 175-181 μ m without it (Fig. 6A). The nodes have conical shape, with height of 12 μ m to 18 μ m.

356 In radial view, the eggshell exhibits two structural layers, the mammillary and the

357 continuous. The mammillary layer has wedged that radiate from the center of the

mammillae, given a petal-like appearance in some of them (Fig. 6B). The wedges present a

tabular ultrastructure. The transition of the mammillary to the continuous layer is slightly

abrupt. The continuous layer has two zones, a squamatic zone characterized by squamatic

361 ultrastructure which is more conspicuous in the area above the transition of the two layers,

where on the upper middle half prisms with tabular crystals can be distinguished (Fig. 6C);

and the external zone is made of slender prism with tabular crystals, which are more

364 evident the ones that conform the ornamentation. The transition between the squamatic

zone and the external zone is gradual. The thickness ratio (ML:SZ:EZ) is 1:1.6-2:0.25

366

367 *Comparison*. El Gallo *Dispersituberoolithus* differs from *D. exilis* (Zelenistky *et al.*, 1996)
368 in that the later has thicker eggshells and its ornamentation is more pronounced. But its

369	ML:SZ:EZ ratio (1:2:0.5) is almost equal to the present in the specimen of Baja California.
370	This El Gallo Dispersituberoolithus eggshell can be distinguished from Trigonoolithus
371	amoae (Monero-Aranza et al., 2014) and Arriagadoolithus patagoniensis (Agnolin et al.,
372	2012) by differences in their thickness, ornamentation (<i>T. amae</i> has protuberance isosceles
373	triangles shaped, and A. patagoniensis has low nodes, node-like ridges and interconnected
374	ridges), and the ML:SZ:EZ thickness ratio of 1:3-4:0.5-0.33 and 1:4.9-4.4:0.1, respectively.
375	
376	Taxonomic affinity. At the moment no skeletal materials have been associated with
377	Dispersituberoolithus eggs, but based on the microstructure characteristics, this type of egg
378	was probably laid by theropod (Jackson and Varricchio, 2010).
379	
380	Incertae sedis
381	Oogenus Styloolithus Varricchio and Barta, 2015
382	Studied material. Two eggshell fragments.
383	Description. This type of eggshells was found in the locality Cascarita. The outer surfaces
384	of the eggshells present very low nodes with flat peaks dispersed. The low heights of the
385	nodes give an appearance of a rough outer surface (Fig. 6D). The thickness of the eggshells

The eggshells are formed by two structural layers: the mammillary and the continuous. The 387

thickness ratio between the mammillary layer, squamatic and external zones (ML: SZ: EZ) 388

389 is of 1:2:0.8. The mammillae are made of wedge with horizontal lamination, indicating its

390 conformation of tabular ultrastructure. The shape of the mammillae is barrel like, with a

- width of 20 μ m to 25 μ m (Fig. 6E). The transition between the mammillary and the 391
- 392 continuous layers is gradual (prismatic). The continuous layer has a squamatic

393	ultrastructure with vesicles that corresponds to the squamatic zone, which then has a
394	gradual transition to the external zone (Fig. 6F). The latter is thicker than the mammillary
395	layer and almost as thick as the squamatic zone. The external zone is made of tall slender
396	prism with horizontal striation, caused by the tabular crystal that makes them up.
397	
398	Comparison. As the only oospecie of the oogenus Styloolithus, S. sabathi, these two

399 specimens from Baja California share the external zone being thicker than the mammillary



Figure 6. Dispersituberoolithus *oosp. eggshell (R5-16) A-C*, Styloolithus *oosp. eggshells D-F and Enanthiornithid eggshell (E12-22) G-I. A. Radial view under SEM. Note the two structural layers (white bar), with a squamatic zone and external zone on the continuous layer (black bar); B. Mammillary layer with the petal-like mammillae and the squamatic texture over it; C. Note the prism that conform the node; D. Ca3-9, radial view under SEM. Note the outer surface with low nodes; E. Ca3-5, radial view under SEM. Note the mammillae made of wedge with tabular structure and their transition to the squamatic texture (white bar); F. Ca3-5, radial view under SEM. Note the continuous layer with a squamatic zone as thick as the external zone made of prims (black bar); G. Radial view under SEM, Note the two structural layer with gradual transition between them (white bar); H. Note the wedge that conform the mammillae; I. Continuous layer with the squamatic zone and the external zone (black bar).*

400	layer and almost as thick as the squamatic zone, which is diagnostic of this oospecies
401	(Varricchio and Barta, 2015); also, their ML:SZ:EZ are nearly similar, with 1:1.6:0.9 in S.
402	sabathi and 1:2:0.8 in the Styloolithus from this formation. One difference is the presence
403	of short nodes in El Gallo specimens, where in S. sabathi possess smooth outer surface.
404	
405	Taxonomic affinity. This type of eggshell has been found associated with forelimbs
406	elements of a non-ornithuromorpha bird, possible an enantiornithine (Varricchio and Barta,
407	2015).
408	
409	Enantiornithid eggshells
410	Studied material. one eggshell fragment.
411	Description. The eggshell found in the locality of Esqueleto, has a thickness of 239 μ m to
412	272 μ m. its outer surface is slightly smooth with small flat nodes, indicating
413	microtuberculate ornamentation.
414	The SEM images show that this eggshell has two structural layers, the mammillary and the
415	continuous, where the later has a squamatic and an external zone (Fig. 6G). The transition
416	of the mammillary to the continuous layer is gradual (prismatic), while the transition of the
417	squamatic-external zone is abrupt (aprismatic). The thickness ratio ML:SZ:EZ is 1:2:04-
418	0.5. The mammillary layer possesses mammillae with semicircular shaped bases and widths
419	of 48 μ m to 73 μ m. Wedge with tabular ultrastructure radially grow from the base of the
420	mammillae (Fig. 6H). The squamatic zone from the continuous layer is made of a
421	squamatic ultrastructure with vesicles, but also tabular crystals can be seen near the contact
422	with the external zone (Fig. 6I). The external zone is made of prisms compound of tabular
423	crystals.

425	<i>Comparison</i> . The presence of an external zone together with a prismatic condition (gradual
426	transition between mammillary and continuous layer) are attributed to neognathes birds
427	(Grellet-Tinner and Norell, 2002; Grellet-Tinner, 2006). However, in this type of eggshell
428	the continuous layer is much thicker than the mammillary layer also the transition between
429	the squamatic zone and the external zone is gradual. In this way, this specimen doesn't
430	belong to neognathes birds. Eggs found in Sao Paulo, Brazil (Upper Cretaceous) and in
431	Bajo de la Carpa, Argentina (Upper Cretaceous) (Schweitzer et al., 2002; Marsola et al.,
432	2014) have an external zone, with a prismatic contact between the mammillary-continuous
433	layer, and an aprismatic contact between the squamatic-external zone, similar to that
434	observed in this specimen. In addition, the ML:SZ:EZ ratio between this specimen and the
435	eggs from Argentina (1:1.5:0.3) are almost identical, indicating that they belong to the same
436	type of eggshells.
437	
438	Taxonomic affinity. Egg with this type of microstructures has been associated with
439	enantiornithines embryos in Bajo de la Carpa, Argentina (Schweitzer et al., 2002).
440	
441	Oofamily Krokolithidae Kohring and Hirsch, 1996
442	Studied material. Five eggshell fragments.
443	Description. Recovered from the locality Ros-51, these eggshells have a thickness of 190-
444	$300 \ \mu m$ and an outer surface rough with tubercles and irregular ridge. Some of the
445	eggshells have a secondary calcitic layer.
446	Most of the eggshells show evidence of weathering and have lost almost the nucleation site
447	from the inner surface of the eggshells (Fig. 7A). Their unit shells, when distinguished,

448 have a trapezoidal shape, with the widest edge on the outer surface; their width:tall ratio is 0.83 to 0.85. These eggshells present three structural layers: inner, middle and external, 449 following the description from Moreno-Azanza et al. (2014b). Most part of the inner layer 450 is lost, and only in one eggshell the nucleation site can be observed, where granular crystal 451 radially grows (Fig. 7B). Above this, the middle layer is constituted mainly by irregular 452 453 wedge with tabular ultrastructure, and in some areas tabular crystals with an arrangement of 454 book sheets (Fig. 7C) are observed. Despite the dissolution of some unit shells, the horizontal striation that corresponds to tabular ultrastructure still can be seen. The external 455 layer is characterized by striations ranging from nearly vertical to diagonal from the outer 456 457 surface. In this layer a tabular ultrastructure can be present also.

458

Comparison. Krokolithid eggshells from Two Medicine and Fruitland Formations are 459 thicker and possesses different outer surface than these krokolithid eggshells (Jackson and 460 Varricchio, 2010; Tanaka et al., 2011). The two oogenera of the oofamily Krokolithidae are 461 462 Krokolithes (Kohring and Hirsch, 1996) and Bauruoolithus (Oliveira et al., 2011). The krokolithids from this work have thinner eggshell than the *Krokolithes* eggshells, also at the 463 moment there is no evidence of the deep inner interstices present in this oogenus (Hirsch 464 465 and Kohring, 1992; Kohring and Hirsch, 1996; Jackson and Varricchio, 2010). The El 466 Gallo krokolithid eggshells as *Bauruoolithus* eggshells are thin, with a thickness of 150 to 467 $250 \,\mu\text{m}$, but its shells unit are much wider than taller, characteristic not observed in these krokolithid eggshells. 468

469



Figure 7. Krokolithid eggshells A-C and geckolithid eggshell (E12-10) D-F. A. R5-8, radial view under SEM. Note the unit shells made of wedge; B. R5-6, radial view under SEM. Note the base of the unit shell with de nucleation site (white arrow); C. R5-7, radial view under SEM. Note the tabular crystals forming a pattern of book sheets; D. Geckolithid eggshell outer surface view under SEM. Note the domed tubercles with the pore opening on it (white arrows); E. Radial view of the geckolithid eggshells; F. Radial view under SEM. Note the pore canals (white arrows) and the prism conforming the domed tubercles.

- 470 Taxonomic affinity. Eggshells with unit shells made of irregular wedge with tabular
- 471 ultrastructure is characteristic of crocodiloid morphotype (Kohring and Hirsch, 1996), a
- 472 type of egg and eggshell only laid by crocodilians.
- 473
- 474 Gekkolithid eggshell
- 475 *Studied material.* One eggshell fragment.
- 476 Description. Only one eggshell of this type was collected from the Esqueleto site. It is
- 477 orange in color with domed-like tubercles and conical nodes with flat peaks in the outer
- 478 surface (Fig. 7D). The overall thickness is 300-318 μm without ornamentation and 355-375
- μ m with ornamentation. The prominent domed tubercles measure 158-236 μ m at the base
- and the conical nodes measure $81-123 \mu m$ at the base. Pore openings within the center of
- 481 the domed-like tubercles have a diameter of 38-61 μ m.

In radial view, the shell consists of a nearly complete homogenous calcitic layer with
slender jagged columns shell units (when they are recognized). In its outer part, the domed
tubercles are composed by slender, numerous, densely packed vertical columns (Fig. 7E).
The pore canal is funnel shaped across the domed tubercles but then turns into a straight
and narrow tube through rest of the shell thickness (Fig. 7F). This inner surface exhibits a
polygonal pattern which represents the base of the columns shell units.

488

489 *Comparison.* This specimen displays microstructure similar to *Gekkoolithus columnaris*

490 described from the Wind River Formation (Early Eocene), Wyoming (Hirsch 1996).

491 However, the G. columnaris doesn't present ornamentation and is very thin (40-50 μ m).

492 The gecko-like eggshell fragment reported from the Two Medicine Formation of Montana

493 (USA) (Hirsch and Quinn, 1990) has a similar thickness. Similarly, they also show the pore

494 canal ending in a node. The pore from the first one, however, is wider and the node doesn't495 present a domed-like shape.

496

497 *Taxonomic affinity*. Eggshells organized into jagged columns of compact crystalline

498 material are characteristic of recent geckos, specific the sub-families Gekkoninae and

499 Sphaerodactylinae (Deeming, 1988; Packard and Hirsch, 1989; Choi *et al.*, 2018). It is

500 possible that this specimen was laid by a kind of gecko.

501

502 5 Eggshells geochemical analysis

503 5.1. Mineral and chemical composition of spheroolithid eggshells.

X-ray diffraction (XRD) patterns of the dinosaur eggshells exhibit only the characteristic 504 505 peaks of calcite (CaCO₃) (Fig. 8). The eggshells are mainly composed calcium carbonate and all other minerals, undetected with XRD, possibly represented <1%. 506 Chemical composition analyzed by X-ray fluorescence (XRF) supports the mineralogical 507 508 observation, with Ca (expressed as CaO) as the most abundant and varying between 53.82-509 53.92% (Supplementary Table 1). It is associated with calcium carbonate, main component 510 of the dinosaur eggshells. Presence of about 1% of SiO_2 and traces amounts (<1%) of other 511 oxides such as Na₂O, K_2O and P_2O_5 in the eggshells can be attributed to clays infilling the eggshells pores. Traces of MnO and MgO (about 0.5-0.6%) are possibly associated with the 512 513 diagenetic minerals. Loss by calcinations in the samples (could not be determined in E-12 due to small sample size) representing between 43.8-44.2%. It is comparable to the CaO 514 515 abundances, as it is attributed to carbon dioxide (CO_2) released from decomposition of 516 calcite at higher temperature (up to 950°C). 517 Trace element analysis could not be determined in sample E12 due to the small sample size but the concentration in the other two samples, Cascarita (CA) and El Tortugario (CT) are 518 similar representing 0.09-0.13% (960-1320 ppm) of the dry sediment weight 519 (Supplementary Table 1). Barium (Ba) and Strontium (Sr) are the two most abundant trace 520 521 elements. Their occurrence probably indicate that the eggshells contained small amount of 522 strontianite and barite, both are Sr- and Ba-bearing minerals not detected in the XRD 523 analysis. Riera et al. (2013) reported both these minerals in smaller proportion in the pores 524 or scattered in the eggshell columns related to small fractures infilled with calcite of the Upper Cretaceous dinosaur eggshells from the Tremp Formation, Spain. 525

Ootaxon/taxon	Eggshell thickness (µm)	Ornamentation	ML:CL or ML:SZ:EZ thickness ratio	ML/CL boundary	Taxonomic affinity
Spheroolithus	750-1275	Smooth to sagenotuberculate			Ornithopod (Hadrosaurid)
Prismatoolithus	692-1000	Smooth	1:2.5-3	Prismatic	Troodontidae
cf. Spheruprismatoolithus	370-476	Sagenotuberculate	1:1.18-1.22	Prismatic	Maniraptora
Tubercuoolithid morphotype 1	205-320	Dispersituberculate	1:1	Aprismatic	No-avian theropod
Tubercuoolithus	240-430	Dispersituberculate	1:1.4	Aprismatic	No-avian theropod
cf. Continuoolithus	851-1058	Dispersituberculate	1:4-5	Aprismatic	Oviraptosaurid?
cf. Tristraguloolithus	120-160	Dispersituberculate	0.8:1:0.35	Aprismatic	Theropod (avian and no- avian)
cf. Dispersituberoolithus	175-193	Disperistuberculate	1:1.6-2:0.25	Aprismatic	Theropod (avian and no- avian)
cf. Styloolithus	142-243	Dispersituberculate	1:2:0.8	Prismatic	Enantiornithes
Enantiornithid	239-272	Microtuberculate	1:2:0.5	Prismatic	Enantiornithes
Krokolithidae	190-300	Tubercles with irregular ridge			Crocodilian
Geckolithid	300-375	Dispersituberculate			Gecko

Table 1. Comparison of eggshells from the El Gallo formation, arranged in the order in which they are described in the paper.

Abbreviations: CL, continuous layer; EZ, external zone; ML, mammillary layer; SZ, squamatic zone.



Figure 8. X-ray diffractogram of eggshells from Esqueleto (E-12) locality showing the peaks of calcite

528 5.2. $\delta^{13}C$ and $\delta^{18}O$ in spheroolithid eggshells

529 The δ^{13} C and δ^{18} O compositions of eggshells obtained from three locations are similar

- 530 (Supplementary Table 2). δ^{13} C shows a variation of 1‰ and δ^{18} O has a variation of about
- 531 0.1%. Eggshells from Cascarita (n= 5) show the most negative values and the eggshells
- from El Tortugario (n= 5) show the less negative values. The samples from Cascarita have

533 δ^{13} C values between -13.14‰ and -13.00‰ with a mean of -13.07 ± 0.05‰ and δ^{18} O

- between -7.06‰ and -6.93% with a mean of -7.01 \pm 0.06‰. Samples from El Tortugario
- have $\delta^{13}C$ between -11.14‰ to -10.97‰ with a mean of -11.06 ± 0.07‰ and $\delta^{18}O$ between
- -6.91‰ and -6.23‰ with a mean of -6.51 \pm 0.25‰. The only sample from Esqueleto
- 537 presents values intermediate of the stable isotope compositions of eggshells from the
- 538 Cascarita and El Tortugario localities, with δ^{13} C of -12.63‰ and δ^{18} O value of -6.38‰.

539	Stable isotope compositions of the pedogenic nodules were obtained from Fastovsky et al.
540	(2020) (Supplementary Table 2). Those samples were collected from the "Silvina" and
541	"Granito de Mostaza" localities of the El Gallo formation. EGF-1-N1-2 samples (n= 2)
542	have $\delta^{13}C$ of -10.40‰ to -9.50‰ and $\delta^{18}O$ of -9.85‰ to -10.82‰, respectively. EGF-2-N1
543	samples (n= 6) have $\delta^{13}C$ between -11.60‰ to -6.40‰ with a mean of -10.23 \pm 1.93‰ and
544	$\delta^{18}O$ between -12.38‰ and -8.98‰ with a mean of -9.73 \pm 1.32‰. In general, these values
545	are similar, except for one of the samples of EGF-2-N1 that has both the most positive
546	value of δ^{13} C and the most negative value of δ^{18} O.

6 Discussions 548

6.1 Diversity revealed by eggshells assemblage 549

550 We observed a taxonomic overlap of four to possibly five taxa by comparing the eggshells diversity with osteological diversity of the El Gallo formation. Therefore, this study 551 552 increased the taxonomic diversity, mainly of the small theropod dinosaur. Among the twelve different types of eggshells, ten were from dinosaur (no avian dinosaur, n=8 and 553 avian dinosaurs, n=2), one was associated with crocodiles and another with geckos. These 554 eggshells remain helped to expand our understanding of the dinosaur diversity as well as 555 556 other egg-laying animals of the late Campanian by providing new information outside the 557 Western Internal Basin of North America. Most of the oogenera described here were reported previously in other Campanian localities of the Western Interior Basin (e.g. 558 559 Zelenistky et al., 1996; Bray, 1999; Jackson and Varrichio, 2010; Tanaka et al., 2011). Their presence in sedimentary deposits of Baja California, however, expanded the 560 geographic distribution of oogenera towards the south and to the Pacific. 561

562	The dinosaur record includes ornithischians and theropods. The former group has fossils of
563	ankylosaurids (Morris, 1987; Martínez-Díaz, 2011), ceratopsians (Hernández-Rivera, 1997)
564	and hadrosaurs (Morris, 1972, 1981; Hilton, 2003; Ramírez-Velasco et al., 2014). The latter
565	group is more abundant, and it is represented by the lambeosaurine Magnapaulia
566	laticaudus (Morris, 1981; Prieto-Márquez, et al., 2012) and Kritosaurini hadrosaur
567	(Cabrera-Hernández et al., 2018). In case of theropods, the recovered materials are from
568	tyrannosaurids (Morris, 1967; Peecook et al., 2014), ornithomimids (Hernández-Rivera,
569	1997), dromaeosaurs such as Dromeosaurus and Saurornitholestes, a troodontid, the
570	Richardoestesia dental morphotype (Romo de Vivar, 2011; García Alcántara, 2016; García-
571	Gil, 2020) and possibly the oviraptosaurian Chirostenostes (Hilton, 2003; Ramírez-Velasco
572	and Hernández-Rivera, 2015).
573	The presence of Spheroolithus can be associated with hadrosaurs. Features in perinatal
574	bones of the El Tortugario site belonging to lambeosaurine nest were conferred to
575	Magnapaulia laticaudus (JSCH personal observation). Unfortunately, the damaged
576	microstructures of <i>M. laticaudus</i> nest eggshells could not be assigned an ootaxon, and it
577	was not possible to distinguish them from other spheroolithid eggshells from Cascarita,
578	Esqueleto and OK localities in the evaluation. Hence, we could not verify if the
579	Spheroolithus eggshells of this study belonged to M. laticaudus or to some other
580	ornithopod.
581	Presence of <i>Prismatoolithus</i> and <i>Continuoolithus</i> in the El Gallo formation were correlated
582	with troodontid and oviraptosaurid, respectively. In addition, the presence of
583	Continuoolithus reinforced the existence of oviraptosaurids in Baja California. Because the
584	first and only report of oviraptosaurids in this region, by Hilton (2003), was previously
585	questioned (Ramírez-Velasco and Hernández-Rivera, 2015). So far, none of the

586	Spheruprismatoolithus eggshells are associated with any dinosaur. Morphology suggests
587	their association with theropod, mainly maniraptors (Glut, 2003). Their presence in the El
588	Gallo formation might be linked to the dromaeosaurids. However, it was unreliable as
589	Spheruprismatoolithus has crystallographic differences with eggshells of the dromaeosaur
590	Deinonychus (Grellet-Tinner and Makovicky, 2006) and Montanoolithus strongurum
591	associated to dromaeosaurid or to oviraptorosaurians (Zelenitsky and Therrien, 2008).
592	Rest of the dinosaur eggshell could be attributed to four theropods and two birds. The
593	theropod eggshell thickness did not exceed 500 $\mu\text{m},$ indicating relatively small body size (<
594	50 kg) of the responsible (Tanaka et al., 2016). The microstructure of tubercoolithidae
595	eggshells, cf. Tristraguloolithus and cf. Dispersituberoolithus indicated their association
596	with other small non-dromaeosaurid theropods. Additionally, the eggshells of Styloolithus
597	and enantiornithid are also the first reports of more than one species of birds in this
598	formation.

	Taxa based on bones records		Taxa based on eggshell records	
Ornithischian	Hadrosaurs	<i>Magnapaulia laticaudus</i> Hadrosaurid indet.	<i>M. laticaudus</i> eggshells Ornithopod (<i>Spheroolithus</i>)	
	Ankylosauri	b		
	Ceratopsian			
	Troodontid		Troodontids (Prismatoolithus)	
	Oviraptosau	rian (Chirostenostes?)	Oviraptosaurian? (Continuoolithus)	
	Dromeosaur		Maniraptora (Spheruprismatoolithus)	
Theropoda	Tyrannosaurid		No avian small theropod (Tubercoolithid)	
	Ornithomim	id	No avian small theropod (Tubercuoolithus)	
	Richardoestesia dental morphotype		Small theropod (Tristraguloolithus)	
			Small theropod (Dispersituberoolithus)	
			Enantiornithes (Styloolithus)	
			Enantiornithes eggshells	

Table 4: Comparison between fossil records of dinosaur bones/eggshells from El Gallo formation (Baja California, Mexico).

599	However, it is not possible at this stage to relate the krokolithid eggshells of this study to
600	the genera of Leydysuchus or Brachychampsa (e.g. Romo de Vivar, 2011; García-
601	Alcántara, 2016). The lepidosaurs are represented by four families: Xenosauridae,
602	Varanidae, Anguidae and Polyglyphanodontidae (Romo de Vivar, 2011; García Alcántara,
603	2016; Chavarría-Arellano et al., 2018). The tentative identification of some isolated teeth
604	and fragmented jaws suggests presence of Xantusiidae and Scincidae (Chavarría-Arellano
605	et al., 2018). Currently, the only known Squamata capable of producing eggs with rigid and
606	completely calcified eggshells are geckos of the Gekkoninae and Sphaerodactylinae
607	subfamilies (Deeming, 1988; Packard and Hirsch, 1989; Choi et al., 2018). Fernández et al.
608	(2015) have reported the first rigid-eggshell with preserved embryo of an anguiomorph
609	from the early Cretaceous in Thailand. Crystallographic observations differentiated the
610	gecko eggshells of this study from those reported by Fernández et al. (2015), indicating the
611	possibility of a gecko species in the El Gallo formation.

613 6.2 Preservation state of dinosaur eggshells

.. .

614 The primary signals from isotopic compositions of eggshells required evaluation of the diagenetic alterations. XRD data indicate that the eggshells are mainly composed of calcite, 615 616 a fact that is corroborated with the abundance of CaO (ca. 50%) in XRF analysis. Although 617 other methods such as cathodoluminescence could have been useful, our data suggest that the isotopic composition was not obscured by diagenesis (e.g. Cojan et al., 2003; Fricke et 618 619 al., 2008, 2009; Grellet-Tinner et al., 2010). In the absence of cathodoluminescence 620 studies, we used Mn and Fe contents to evaluate the preservation state of fossil eggshells as intensity of cathodoluminiscence is correlated with Mn abundance and Fe quenches the 621 622 luminescence in eggshell (Cojan et al., 2003; Montanari, 2018). Both elements are not

623	common in eggshells of the current study, but they are typically present in anoxic pore
624	fluids, replacing calcium in the crystal lattice, and in recrystallizing calcite of the eggshell
625	during diagenesis (Grellet-Tinner et al., 2010; Montanari, 2018). Samples from the
626	Cascarita, El Tortugario and Esqueleto have Mn of 1,239 ppm, 2,169 ppm and 1,781 ppm
627	respectively. Similarly, Fe concentrations are 699 ppm in Cascarita, 420 ppm in El
628	Tortugario. It remained below the detection limit in the Esqueleto sample. Cojan et al.
629	(2003) suggested that fossil eggshells showing bright luminescence have Mn concentration
630	in the range 300 – 3000 ppm. Eggshells of Maiasaurua peeblesorum with Mn
631	concentration 1560 ppm and Fe of 741 ppm presented Cl of 11.3% (Dawson et al., 2019).
632	Compared to <i>M. peeblesorum</i> , the Cascarita sample has lower Mn and Fe concentrations
633	and the Esqueleto sample has slightly higher Mn and lower Fe (< detection limit). It is
634	possible that the Cascarita and Esqueleto eggshells have luminescence signal similar or
635	lower compared to <i>M. peeblesorum</i> . In addition, the preservation of original microstructure
636	characterizes the eggshells as moderately preserved and therefore the stable isotope data
637	can be used for paleoenvironmental interpretations (e.g. Dawson et al., 2019).
638	However, the Lampeosaurine eggshells from El Tortugario lost their original
639	microstructure (Fig. 2F), similar to the eggshells of Hypacrosausus stebingeri from Devil's
640	Coulee, and the indeterminate lambeosaurine from Wann's Hill (both in Canada, Dawson et
641	al., 2019). But the concentrations of Mn and Fe in eggshells of the El Tortugario locality
642	are different, almost half in the case of Mn and a fifth in the case of Fe when compared
643	with the eggshells of <i>H. stebingeri</i> . Similarly, they are two thirds of Mn and one quarter of
644	Fe present in the indeterminate lambeosaurine. These differences do not alter the fact that
645	the eggshells from El Tortugario fall into the poorly preserved category (Dawson et al.,
646	2019). We considered that the isotopic data from Cascarita and Esqueleto localities show

minimal alteration and hence suitable for paleoenvironmental interpretations. The stable 647 isotopes from the El Tortugario eggshells could have been altered, but the comparison with 648 stable isotope compositions of carbon and oxygen in pedogenic nodules from the El Gallo 649 formation do not show overlapping (Fig. 9). The pedogenic nodules are depleted by more 650 than 2‰ compared to the eggshells from Cascarita and Esqueleto in the δ^{13} C vs δ^{18} O plot, 651 and in the case of El Tortugario's samples the differences is on the δ^{18} O values. Diagenesis 652 tends to reduce or minimize the differences in isotopic composition between the eggshell 653 and nodules. Therefore, the different isotopic composition of eggshells compared to the 654 carbonate nodules serve here as an evidence to support the hypothesis that the initial 655 656 isotopic values of the poorly preserved eggshells from El Tortugario, as well the moderately preserved eggshells from the other two sites were not significantly altered by 657 diagenesis, and their primary environmental signal were preserved (Sakar *et al.*, 1991; 658



Figure 9. Combined $\delta^{13}C$ and $\delta^{18}O$ plots for the ornithopod eggshells and the carbonate nodules from El Gallo formation. Note how the dinosaur eggshell samples don't overlap the pedogenic nodules.

659 Cojan *et al.*, 2003; Fricke *et al.*, 2008; Bojar *et al.*, 2010; Montanari *et al.*, 2013).

6.3 Paleoenvironment

662	The dinosaur eggshells provide important paleoenvironmental information as $\delta^{13}C$ of the
663	biogenic carbonate reflects composition of the ingested food, taking into account the
664	fractionation caused by metabolic processes (Von Shirnding et al., 1982; Schaffner and
665	Swart, 1991). Similarly, the δ^{18} O values are related to the ingested water (Folinsbee <i>et al.</i> ,
666	1970; Sakar et al., 1991). The eggshells from El Gallo formation show homogeneous
667	values in each of the localities with the mean $\delta^{13}C$ values of -13.07‰ in Cascarita, -
668	12.64‰ in Esqueleto and -11.06‰ in El Tortugario. We also found some differences
669	between $\delta^{13}C$ values from this study and other Upper Cretaceous localities. In Spain, the
670	dinosaur eggshells in Tremp Formation (Reiera et al., 2013) and Coll de Nargó (Erben et
671	<i>al.</i> , 1979) have δ^{13} C values of -15.03‰ to -11.36‰ and -14.2‰ to -12.9‰, respectively.
672	The hadrosaur eggshells from Hateg Basin in Romania have $\delta^{13}C$ between -15.0‰ to -
673	12.6‰ (Bojar et al., 2005, 2010). The stable isotope compositions from Spain and Romania
674	are more negative and some of them overlap with the $\delta^{13}C$ of this work. The $\delta^{13}C$ values
675	from dinosaur eggshells of the Provence Basin (France) have wide dispersion. Erben et al.
676	(1979) reported δ^{13} C values of -14.5‰ to -8.4‰ and Cojan <i>et al.</i> (2003) obtained similar
677	$\delta^{13}C$ values varying between -14.61‰ and -8.01‰. In both cases, $\delta^{13}C$ are relatively more
678	negative as well as more positive compared to this work. The Asian dinosaurs have distinct
679	δ^{13} C values compared to the El Gallo formation. The range -6.4‰ to -4.0‰ in Mongolia
680	are much more positive than this work and all these variations are signals to the different
681	environmental conditions (Erben et al., 1979; Montanari et al., 2013). In the Nanxiong
682	Basin (China), the δ^{13} C values of dinosaur eggshells range from -11.6‰ to -8.37‰ (Zhao

and Yang, 2000). The Lameto Bebs in India have δ¹³C between -12.3‰ to -8.4‰ (Sakar *et al.*, 1991). In North America, the dinosaur eggshells belonging to North Horn (Utah) have
δ¹³C between -14.5‰ to -9.4‰ (Erben *et al.*, 1979). This wide range was attributed to
distinct environments with different vegetations where the dinosaurs lived (Cojan *et al.*,
2003).
Considering the fractionation of ~16‰ between eggshells and the food source of the birds,
the carbon isotopic composition of ingested food varied between -29‰ in Cascarita, -28‰

in Esqueleto and -27‰ in El Tortugario, all of them similar to C3 plants (e.g. Von

691 Shirnding *et al.*, 1982; Schaffner and Swart, 1991; Johnson *et al.*, 1998). Our results are

692 comparable to values previously obtained from enamel and dentin of hadrosaur teeth. With

the fractionation of 19‰ (Fricke *et al.*, 2008), Fastovsky *et al.* (2020) reported an average

694 δ^{13} C of ~29‰ (ranges between -26‰ and -30‰) for the Campanian age vegetation in Baja

695 California. Both our new results and the previous study reinforces the interpretation that the

696 negative δ^{13} C values can be related to humid conditions (Tienzen, 1991). C3 plants in

697 environments with an average annual rainfall of > 500 mm/year, possibly higher than 1,100

698 mm/year, have δ^{13} C between -27‰ and -29‰ (Kohn, 2010).

699 These δ^{13} C values represent vegetation of more humid environment compared to other

700 localities in North America, such as the Two Medicine and the Fruitland formations (Fricke

et al., 2008, 2009). However, the sedimentary evidence suggests wet/dry cyclicity and a

significant drainage in the paleosols (e.g. Fastovsky *et al.*, 2020). The negative δ^{13} C

roa excursion in an environment of fluctuating hydroclimate was possible due to higher

704 proportion of angiosperms than gymnosperms in Baja California compared to other

locations of the Western Interior Basin (Fastovsky *et al.*, 2020). The eggshells composition

also corresponds to the food source prior of the egg formation, and therefore these isotopic

707	data might also represent instantaneous moments in the life of an animal (Johnson et al.,
708	1998). The C3 plants with more negative δ^{13} C, inferred from eggshells of the El Gallo
709	formation in Baja California, enables the idea that dinosaur possibly fed on them during the
710	wetter intervals over the Campanian.
711	Similar to Bojar et al. (2010), Montanari et al. (2013) and Riera et al. (2013), we observed
712	discrepancy in δ^{13} C calculated from C3 plants from the eggshells and pedogenic nodules.
713	Using the calcrete-vegetation enrichment factor of ~16‰ (Cerling and Quade, 1993), the
714	pedogenic nodules suggested $\delta^{13}C$ composition of C3 plants to vary between -22‰ and -
715	27.60‰. These values are slightly more positive than those reported from the dinosaur
716	eggshells. This discrepancy could be due to the fact that soil carbonate provides the isotopic
717	composition of vegetation that grew at that particular site, while the eggshells $\delta^{13}C$ is a
718	proxy of the ingested food in an area where the dinosaur lived (Bojar et al., 2010; Riera et
719	<i>al.</i> , 2013).

The δ^{18} O values of this study are similar to the hadrosaur teeth recovered from other nearby 721 722 sites and they are slightly more positive compared to the tooth enamel (Fastovsky et al., 2020). In this way, our new data agree with the latitudinal gradient of δ^{18} O proposed by 723 Fricke *et al.* (2008, 2009). Baja California presents the more positive δ^{18} O values compared 724 725 to other sites of the Western Interior Basin. Its geographic position in respects to the Pacific Ocean might explain this difference as the marine air masses discharge rain with higher 726 δ^{18} O in regions near to the coast before reaching the rising mountains (Fastovsky *et al.*, 727 2020). The hadrosaurs are considered homeotherms (Dawson *et al.*, 2019) and the $\delta^{18}O$ 728 values of their eggshells are directly influenced by δ^{18} O of the drinking water slightly 729 before and during the oogenesis (Erben et al., 1979; Folinsbee et al., 1970; Johnson et al., 730

1998). In other study, the birds, both terrestrial and semi-aquatic, show a linear correlation between eggshells oxygen isotope composition and δ^{18} O of the ingested water (Johnson *et al.*, 1998; Lazzerini *et al.*, 2016). Using the equation of Lazzerini *et al.* (2016) for terrestrial birds, we estimated the average δ^{18} O values of ingested water as -9.10±3.04‰ (V-SMOW) for Cascarita, -8.54±3.07‰ (V-SMOW) for El Tortugario and -8.40±3.08‰ (V-SMOW) for Esqueleto eggshells.

The δ^{18} O values of pedogenic carbonates are related to composition of the meteoric water, 737 temperature and evaporation of the soil water (Cerling and Quade, 1993; Levin et al., 738 2004). We obtained δ^{18} O composition of meteoric water from carbonate nodules (-8.98%) 739 to -12.38‰ δ^{18} O, V-PDB), to be approximately between -10.5‰ and -14.5‰ (V-SMOW) 740 741 by employing the graphs of Cerling and Quade (1993). The dinosaur drinking water shows a slight enrichment compared to the meteoric water. This indicates an environment with 742 warm temperature and the significant evaporation enriched the drinking water in ¹⁸O 743 744 compared to the precipitation in the Campanian Baja California (e.g. Mook, 2000). The estimated values of δ^{18} O for ingested water of the dinosaur only correspond to the short 745 746 period of eggshell formation (Von Shirnding et al., 1982) and do not represent the annual δ^{18} O values of the water bodies. Using δ^{18} O of the pedogenic nodules together with the 747 average δ^{18} O values of the drinking water in the equation by Craig (1965), and as proposed 748 by Anderson and Arthur (1983), we estimate the atmospheric temperatures as: 15.5 °C to 749 31.0 °C with a mean of 19.4 °C for Cascarita, 17.8 °C to 33.8 °C with a mean of 21.9 °C 750 751 for El Tortugario and 18.4 °C to 34.5 °C with a mean of 22.5 °C in Esqueleto. This range of reconstructed temperature is related to the wide range of δ^{18} O values in the pedogenic 752 carbonates. However, the mean atmospheric temperatures of around 21°C in the three 753 localities are near to the mean annual temperature for the paleo-latitude of El Gallo 754

formation. Amiot *et al.* (2004) estimated a thermal latitudinal gradient during the Late

756 Campanian-Middle Maastrichtian and the mean annual temperature of $19 - 20^{\circ}$ C at the

paleo-latitude of 35° , where the El Gallo formation was located.

Based on the conjunction of δ^{13} C and δ^{18} O data, the possible environmental conditions in

the Campanian of Baja California and during the dinosaur oogenesis correspond to humid

conditions with precipitation >500 mm/year (possibly greater than 1,100 mm/year) (Kohn,

2010), dominated by angiosperm plants over gymnosperms (Fastovsky *et al.*, 2020; Hayes

et al., 2018), with warm conditions that generated significant evaporation of the meteoric

water in soil and water bodies that the dinosaur drank and a possible air mean annual

temperature between 19.4 and 22.5 $^{\circ}$ C.

765

766 **7. Conclusions**

Among the different eggshells recovered from the Campanian deposits of El Gallo 767 formation in Baja California, ten were assigned to dinosaurs, one to crocodile and 768 769 one to gecko. The dinosaur eggshells correspond to ornithopod, possible hadrosaurs, 770 and this was the most abundant in all the sites. Other dinosaur eggshells belonged to 771 non-avian theropods (seven ootaxa) as well as the avian (two ootaxa). The ootaxa 772 Prismatoolithus and Continuoolithus were associated with the bone records of troodontidae and oviraptosauridae, respectively. The newly found theropod 773 774 eggshells and presence of enantheornites birds are evidence of the diversity of small size theropods in Baja California. 775 776 Crocodile eggshells can be correlated with the records of Leydysuchus and

Brachychampsa. On the other hand, the gecko eggshell could not be correlated with

the records of lepidosaurs, indicating the possible existence of a new type of geckoin the Campanian Baja California.

Even though the mineral and chemical compositions of the *Spheroolithus* eggshells
 used for isotopic analysis did not show anomalies, the presence of Mn and Fe
 suggested possible diagenetic alterations. The eggshells from lambeosaurine nest
 also did not preserve primary microstructure. Despite these variations, the isotopic
 compositions were presumably not modified significantly. It was supported by
 different isotopic values of eggshells and the pedogenic carbonate nodules.

The stable isotope composition of *Spheroolithus* eggshells from the Cascarita and
 Esqueleto localities and Lambeosaurine eggshells from the El Tortugario locality
 are congruent with the values of enamel and dentin of the hadrosaurs teeth obtained
 from other sites within the El Gallo formation.

• Reconstructed δ^{13} C of -27‰ to -29‰ for the C3 plants suggested humid conditions with possible precipitation of > 1,100 mm/year. The δ^{18} O composition of eggshells (-6.23‰ to -7.07‰), slightly more negative compared to tooth enamel, agree with the latitudinal gradient of δ^{18} O proposed by Fricke *et al.* (2008, 2009).

Based on the comparison between reconstructed δ¹⁸O of ingested water and
 meteoric water, we inferred warm temperatures and evaporative conditions in Baja
 California during the Campanian stage. The mean atmospheric temperature of 21 °C
 was similar to the mean annual temperature estimated by Amion *et al.* (2004) for
 the paleo-latitude of El Gallo formation.

799

801 Acknowledgements

802 The results of this research were generated during the study of the first author to obtain a

- 803 Master degree in the Posgrado de Ciencias Biológicas, UNAM. Special thanks to L. E.
- 804 Gómez Lizárraga (Instituto de Ciencias de Mar y Limnología, UNAM), for SEM and P.
- 805 Girón García (Laboratorio Nacional de Geoquímica y Mineralogía, Instituto de Geología,
- UNAM) for XRD and XRF analyses. We would like to thank Jason Curtis for the stable
- 807 Isotope analysis and extend our gratitude to all the persons that participated in different
- field seasons and helped with sample screen-washing. JSCH would like to thank M. L.
- 809 Chavarria Arellano (UNAM) for helping with image editing, the Posgrado en Ciencias
- 810 Biológicas (UNAM), and the CONACyT scholarship (CVU 1002773). Research grants to
- 811 MMB (PAPIIT IN 100913, IN 103616) helped to generate the data used in this paper.
- 812 MMB wants to acknowledge the support of the Rojas and Acevedo families and friendship
- of R. Hernández-Rivera and G. Alvarez-Reyes, without their support in El Rosario this
- 814 work could not have been carried out.

815 8. Literature cited

- Agnolin, F.L., Powell, J.E., Novas, F.E., Kundrát, M., 2012. New alvarezsaurid
- 817 (Dinosauria, Theropoda) from uppermost Cretaceous of north-western Patagonia with
- 818 associated eggs. *Cretaceous Research 35*, 33-56.
- Aguillón-Martínez, M., Zelenitsky, D.K., Brikman, D., Eberth, D., 2004. Eggshell
- 820 fragments from the uppermost Cerro del Pueblo Formation (Upper Cretaceous; Mexico).
- *Journal of Vertebrate Paleontology 24*, 33A.
- Amiot, R., Lécuyer, C., Buffetaut, E., Fluteau, F., Legendre, S., Martineau, F., 2004.
- 823 Latitudinal temperature gradient during the Cretaceous Upper Campanian-Middle

- 824 Maastrichtian: δ^{18} O record of continental vertebrates. *Earth and Planetary Science Letter* 825 224, 255-271.
- Anderson, F., Arthur, M.A., 1983. Stable isotopes of oxygen and carbon and their
- application to sedimentologic and paleoenvironmental problems. In: Anderson, T.F.,
- Arthur, M.A. (Eds.) Stable Isotopes in Sedimentary Geology, SEPM Short Course, 10, pp.
- 829 1.1-1.151.
- 830 Barta, D.E., Brundridge, K.M., Croghan, J.A., Jackson, F.D., Varricchio, D.J., Jin, X.,
- 831 Poust, A.W., 2013. Eggs and clutches of the Spheroolithidae from the Cretaceous Tiantai
- 832 Basin, Zhejiang province, China. *Historical Biology: An International Journal of*
- 833 *Paleontology* 26, 183-194.
- 834 Bojar, A.-V., Grigorescu, D., Ottner, F., Csiki, Z., 2005. Palaeoenvironmental
- 835 interpretation of dinosaur- and mammal-bearing continental Maastrichtian deposits, Haţeg
- basin, Romania. *Geological Quarterly* 49(2), 205-222.
- 837 Bojar, A.-V., Csiki, Z., Grigorescu, D., 2010. Stable isotope distribution in Maastrichtian
- vertebrates and paleosols from the Hateg Basin, South Carpathians. *Palaeogeography*,
- 839 *Palaeoclimatology, Palaeocology 193*, 329-342.
- 840 Bray, E.S., 1999. Eggs and eggshells from the upper Cretaceous North Horn Formation,
- 841 *Central Utah.* In: Gillette, D.D. (Ed.), Vertebrate Paleontology in Utah. Miscellaneous
- Publication 99 Utah Geological Survey, Utah, pp. 361-376.
- 843 Brodkord, P., 1976. Discovery of a Cretaceous bird, apparently ancestral to the orders
- 844 Coraciiformes and Piciformes (Aves: Carinatae). In: Olson, A.L. (ed.), Collected Papers in
- Avian Paleontology Honoring the 90th Birthday of Alexander Wetmore. Smithsonian
- 846 Institution Press, Ciudad de Washington, pp. 67-74.

- 847 Cabrera-Hernández, J.S., Hernández-Rivera, R., Montellano-Ballesteros, M., 2018. Fossil
- eggshells and two perinatals dinosaurs from the El Gallo Formation (Late Cretaceous) El
- 849 Rosario, Baja California, Mexico. Society of Vertebrate Paleontology, Abstracts of papers,
- 850 78^{th} Annual meeting, 100.
- 851 Carpenter, K., 1999. Eggs, nest, and baby dinosaurs: A look at dinosaur reproduction. Life
- of the past. *Indiana University Press, Indiana*, 336 pp.
- 853 Cerling, T.E., Quade, J., 1993. Stable carbon and oxygen isotopes in soil carbonates. In:
- 854 Swart, P.K., Lohmann, K.C., McKenzie, J.A., and Savin. S. (Eds), Climate Change in
- 855 Continental Isotopic Records, American Geophysical Union, Geophysical Monograph 78,
- 856 217-231
- 857 Chavarría-Arellano, M.L., García-Alcántara, D., Romo de Vivar-Martínez, P., Montellano,
- 858 M., 2018. Lizard from El Gallo Formation (Campanian) Baja California, Mexico. Society
- 859 of Vertebrate Paleontology, Abstracts of papers, 78th Annual meeting, 104.
- 860 Cojan, I., Renard, M., Emmanuel, L., 2003. Palaeoenviromental reconstruction of dinosaur
- nesting sites base on a geochemical approach to eggshells and associated palaeosols
- 862 (Maastrichtian, Provence Basin, France). Palaeogeography, Palaeoclimatology,
- 863 *Palaeoecology 191*, 111-138.
- 864 Craig, H., 1995. The measurement of oxygen isotope paleotemperatures. In: tongiorgi, E.,
- 865 (Ed.) Stable Isotopes in Oceanographic Studies and Paleotemperatures. Consiglio
- Nazionale delle Richerche-Laboratorio de Geologia Nucleare, Pisa, pp. 161-182.
- B67 Dawson, R.R., Field, D.J., Hull, P.M., Zelenitsky, D.K., Therrien, F., Affek, H.P., 2019.
- 868 Eggshell geochemistry reveals ancestral metabolic/thermoregulation in Dinosauria. *Science*
- 869 *Advances* 6, eaax9361

- 870 Deeming, D.C. 1988. Eggshell structure of lizards of two sub-families of the Gekkonidae.
- 871 *Herpetological Journal 1*, 230-234.
- 872 Dewaele, L., Tsogtbaatar, K., Barsbold, R., Garcia, G., Stein, K., Escuillié, F., Godefroit,
- 873 P., 2015. Perinatal specimens of Saurolophus angustirostris (Dinosauria: Hadrosauridae),
- from the Upper Cretaceous of Mongolia. *PloS ONE 10*, e0138806.
- 875 Erben, H.K., Hoefs, J., Wesepohl, K.H., 1979. Paleobiological and isotopic studies of
- eggshells from a declining dinosaur species. *Paleobiology* 5(4), 380-414.
- 877 Fanti, F., Currie, P.J., Badamgarav, D., 2012. New specimens of Negmegtomaia from the
- 878 Baruungoyot and Nemegt Formations (Late Cretaceous) of Mongolia. *PLoS ONE* 7(2),
- e31330.
- 880 Fastosvky, D.E., Montellano-Ballesteros, M., Fricke, H.C., Ramezani, J., Tukui, K.,
- Wilson, G.P., Hall, O., Hernández-Rivera, R., Álvarez, G., 2020. Paleoenviroments,
- taphonomy, and stable isotopic contents of the terrestrial, fossil-vertebrate bearing sequence
- of the El Disecado Member, El Gallo Formation, Upper Cretaceous, Baja California,
- 884 Mexico. *Geosphere 16*, 1-21.
- Fernandez, V., Buffetaut, E., Suteethom, V., Rage, J.C. Tafforeau, P., Kundrát, M. 2015.
- 886 Evidence of egg diversity in Squamata evolution from Cretaceous anguimorph embryos.
- 887 *Plos one 10*(7), e0128610.
- 888 Fernández M.S., Wang, X., Vremir, M., Laurent., Naish, D., Kaiser., G., Dyke, G., 2019. A
- 889 mixed vertebrate eggshell assemblage from the Transylvanian Late Cretaceous. *Scientific*
- 890 *Reports* 9, 1-10.
- Folinsbee, R.E., Fritz, P., Krouse, H.R., Robblee, A.R., 1970. Carbon-13 and Oxygen-18 in
- B92 Dinosaur, crocodile, and cird Eggshells indicate environmental conditions. *Science 168*,
- 893 1353-1355.

- Fricke, H.C., Rogers, R.R., Backlund, R., Dwyer, C.N., Echt, S., 2008. Preservation of
- 895 primary stable isotope signals in dinosaur remains, and environmental gradients of the Late
- 896 Cretaceous of Montana and Alberta. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*897 266, 13–27.
- 898 Fricke, H.C., Rogers, R.R., Gates, T.A., 2009. Hadrosaurid migration: inferences based on
- stable isotope comparisons among Late Cretaceous dinosaur localities. *Paleobiology 35*,
- 900 270-288.
- 901 Fulford, M.M., Busby, C.J., 1993. Tectonic control on non-marine sedimentation in a
- 902 Cretaceous fore-arc basin, Baja California, Mexico. International Association of
- 903 *Sedimentologists 20*, 301-333.
- 904 García-Alcántara, D., 2016. Microvertebrados cretácicos de la localidad Fiesta de Huevos,
- 905 El Rosario, Baja California, México. Tesis profesional de licenciatura. Facultad de
- 906 Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria, Ciudad de
- 907 México, 89 pp.
- 908 García-Gil, A., 2020. Terópodos pequeños provenientes de la formación El Gallo,
- 909 Cretácico Tardío, Baja California, México. Tesis profesional de licenciatura. Facultad de
- 910 estudios superiores Zaragoza, Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de
- 911 México, 103 pp.
- 912 Gautron, J., Stapane, L., Le Roy, N., Nys, Y., Rodriguez-Navarro, A.B., Hincke, M.T.,
- 913 2021. Avian eggshells biomineralization: an update on its structure, mineralogy and protein
- tool kit. BMC Molecular and Cell Biology 22. https://doi.org/10.1186/s12860-021-00350-0
- 915 Glut, D.F., 2003. "Appendix: Dinosaur tracks and eggs". Dinosaurs: The Encyclopedia. 3rd
- Supplement. Jefferson, North Carolina, McFarland and Company, Inc. pp 613-652.

- 917 Grellet-Tiner, G., Makovichy, P. 2006. A possible egg of the dromaeosaur Deinonychus
- 918 antirrphopus: phylogenetic and biological implications. Canadian Journal of Earth
- 919 *Sciences* 43, 705-719.
- 920 Grellet-Tinner, G., Norell, M., 2002. An avian egg from the Campanian of Bayn Dzak,
- 921 Mongolia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22(3), 719-721.
- 922 Grellet-Tinner, G., Corsetti, F., Buscalioni, D., 2010. The importance of microscopic
- 923 examinations of eggshells: discrimination of bioalteration and diagenetic overprints from
- biological features. *Journal of Iberian Geology 36*, 181–192.
- 925 Grellet-Tinner, G., 2006. Phylogenetic interpretation of eggs and eggshells: implications for
- 926 phylogeny of Palaeognathae. *Alcheringa 30*, 141-182.
- 927 Hayes, R.F., Smith, S.Y., Montellano-Ballesteros, M., Álvarez-Reyes, G., Hernández-
- 928 Rivera, R., Fastovsky, D.E., 2018. Cornelean affinities, phylogenetic significance, and
- 929 biogeographic implications of *Operculifrctus* infructescences from the Late Cretaceous
- 930 (Campanian) of Mexico. *American Journal of Botany 105(11)*, 1-18.
- 931 Hernández-Rivera, R., 1997. Mexican dinosaurs. In: Currie, P.J. and Padian K. (Eds.),
- 932 Encyclopedia of Dinosaurs. Academic Press, San Diego, California, 433–437.
- Hilton, R.P., 2003. Dinosaurs and other Mesozoic Reptiles of California. University of
- 934 California Press, Berkeley, California, 356 pp.
- Hirsch, F.K., 1996. Parataxonomic classification of fossil Chelonian and Gecko eggs.
- 936 *Journal of Vertebrate Paleontology* 16(4), 752-762.
- 937 Hirsch, K. F., Kohring, R., 1992. Crocodilian eggs from the middle Eocene Bridger
- 938 Formation, Wyoming. *Journal of Vertebrate Palaeontology* 12(1), 56-65.
- Hirsh, K.F., Quinn, B., 1990. Eggs and eggshell fragments from the Upper Cretaceous Two
- 940 Medicine Formation of Montana. *Journal of Vertebrate Paleontology* 10(4), 491-511.

- 941 Horner, J.R., Makela R., 1979. Nest of juveniles provides evidence of family structure
- 942 among dinosaurs. *Nature 282*, 296-298
- Jackson, F.D., Horner, J.R., Varricchio, D.J., 2010. A study of a *Troodon* egg containing
- 944 embryonic remains using epifluorescence microscopy and other techniques. Cretaceous
- 945 *Research 31*, 255-262.
- Jackson, F.D., Varricchio, D.J., 2010. Fossil eggs and eggshell from the lowermost Two
- 947 Medicine Formation of western Montana, Sevenmile Hill Locality. Journal of Vertebrate
- 948 Paleontology 30, 1142-1156.
- Jackson F.D., Varricchio, D.J., 2016. Fossil egg and eggshells from the upper Cretaceous
- 950 Hell Creek formation, Montana. *Journal of Vertebrate Paleontology*, e1185432.
- Johnson, B.J., Fogel, M.L., Miller, G.H., 1998. Stable isotopes in modern ostrich eggshell: a
- 952 calibration for paleoenvironmental applications in semi-arid regions of southern Africa.
- 953 *Geochimical et Cosmochimica Acta* 62(14), 2451-2461.
- 954 Kilmer, F.H., 1963. Cretaceous and Cenozoic Stratigraphy and Paleontology, El Rosario
- 955 area, Baja California, Mexico. PH. D. dissertation, University of California, Berkeley,
- 956 USA, 216 pp.
- 957 Kohn, M.J., 2010. Carbon isotope compositions of terrestrial C3 plants as indicators
- 958 (paleo)ecology and (paleo)climate. Proceedings of the National Academy of Sciences 107,
- 959 19691–19695.
- 960 Kohring, R., Hirsch, K.F., 1996. Crocodilian and avian eggshells from the middle Eocene
- 961 of the Guiseltal, Eastern Germany. *Journal of Vertebrate Paleontology 16(1)*, 67-80.
- 962 Lazzerini, N., Lécuyer, C., Amiot, R., Angst, D., Buffetaut, E., Fourel, F., Daux, V.,
- 963 Betancort, J.F., Flandrois, J.P., Sánches-Marco, A., Lomoschitz, A., 2016. Oxygen isotope

- 964 fractionation between bird eggshell calcite and body water: application to fossil eggs from
- 965 Lanzarote (Canary Islands). Sci Nat 103(81), DOI 10.1007/s00114-016-1404-x
- Levin, N.E., Quade, J., Simpson S.W., Semaw, S., Rogers, M., 2004. Isotopic evidence for
- 967 Plio-Pleistocene environmental change at Gona, Ethiopia. *Earth and Planetary Science*
- 968 *Letters 219*, 93-110.
- Lillegraven, J.A., 1972. Preliminary report on Late Cretaceous mammals from the El Gallo
- 970 Formation, Baja California del Norte, Mexico. Natural History Museum, Los Angeles
- 971 Country, Contribution Science 232, 1-11.
- 272 Lillegraven, J.A., 1976. A new genus of therian mammal from the Late Cretaceous "El
- 973 Gallo Formation," Baja California, Mexico. *Journal of Paleontology* 50(3), 437-443.
- 974 Marsola, J.C. de A., Grellet-Tinner, G., Montefeltro, F. C., Sayão, J.M., Schmaltz-Hsiou,
- A., Langer, M.C., 2014. The first fossil avian egg from Brazil. Alcheringa: An Australasian
- 976 Journal of Palaeontology 38, DOI: 10.1080/03115518.2014.926449
- 977 Martínez-Díaz, J.L., 2011. El registro fósil de anquilosaurios (Thyreophora-Ankylosauria)
- 978 de Cretácico Superior de México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad
- 979 Nacional Autónoma de México, México D.F., 49 pp.
- 980 Mikhailov, K.E., 1991. Classification of fossil eggshells of amniotic vertebrates. Acta
- 981 *Palaeontologica Polonica 36*, 193-238; pls 21-39.
- 982 Mikhailov, K.E., 1997. Fossil and recent eggshell in amniotic vertebrates: Fine structure,
- 983 comparative. *The Paleontological Association, London,* 80 pp.
- 984 Mikhailov, K.E., Bray, E.S. Hirsch, K.F., 1996. Parataxonomy of fossil eggs remains
- 985 (Veterovata): Principles and applications. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16, 763-769.
- 986 Montanari, S., 2018. Cracking the egg: the use of modern and fossil eggs for ecological,
- 987 environmental and biological interpretation. R. Soc. Open sci. 5,180006.
- 988 Montanari, S., Higgins, P. Norell, M.A., 2013. Dinosaur eggshell and tooth enamel
- 989 geochemistry as an indicator of Mongolian Late Cretaceous paleoenvironments.
- 990 Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 370, 158-166.
- 991 Montellano, M., Wilson, G., Álvarez-Reyes, G., Hernández-Rivera, R., Quintero, E.,
- 992 Aranda-Manteca, F., 2005. New material of *Polyglyphanodon bajaensis* from El Rosario
- 993 Baja California, Mexico. Journal of Vertebrate Paleontology 25(39), 93A
- 994 Montellano-Ballesteros, M., Wilson, G.P., Hernández-Rivera, R. Álvarez-Reyes, G.,
- 995 Aranda-Manteca, F., 2008. Microvertebrados de la Formación El Gallo (Cretácico
- 996 Superior), Baja California, México. Libro de Resúmenes III Congreso Latinoamericano de
- 997 Paleontología de Vertebrados-Neuquén, Patagonia, Argentina, pp. 161.
- 998 Mook, W.G., 2000. Environmental isotopes in the hydrological cycle: Principles and
- 999 Applications. Volume I: Introduction, Theory methods review. International Atomic Energy
- 1000 Agency, 291 pp. <u>https://www.hydrology.nl/images/docs/ihp/Mook_I.pdf</u>
- 1001 Moreno-Azanza, M., Bauluz, B., Canudo, J.I., Puértolas-Pascual, E., Sellés, A.G., 2014. A
- 1002 re-evaluation of aff. Megaloolithidae eggshell fragments from the uppermost Cretaceous of
- 1003 the Pyrenees and implications for crocodylomorph eggshell structure. *Historical Biology*
- 1004 25(2), 195-205
- Morris, W.J., 1967. Baja California: Late Cretaceous dinosaurs. *Science New series 155*,
 1006 1539-1541.
- Morris, W.J., 1973. A review of Pacific Coast hadrosaurs. *Journal of Paleontology* 47, 551561.
- 1009 Morris, W.J., 1981. A new species of hadrosaurian dinosaur from the Upper Cretaceous of
- 1010 Baja California Lambeosaurus laticaudus. Journal of Paleontology 55, 453-462.

- 1011 Norell, M.A., Clark, J. M., Demberelyin, D., Rhinchen, B., Chiappe, L.M., Davidson, A.
- 1012 R., McKenna, M.C., Altangerel, P., Novacek, M.J., 1994. A theropod dinosaur embryo and
- the affinities of the Flaming Cliffs dinosaur eggs. *Science 266*, 779-781.
- 1014 Oliveira, C. E. M., Santucci, R. M., Andrade, M. B., Fulfaro, V. J., Basilio, J. A. F. y M. J.
- 1015 Benton. 2011. Crocodylomorph eggs and eggshells from the Adamantina Formation (Bauru
- 1016 Group), Upper Cretaceous of Brazil. *Paleontology* 54(2): 309-321.
- 1017 Packard, M.J., Hirsch K.F., 1989. Structure of shells from eggs of the geckos *Gekko gecko*
- and Phelsuma madagascarensis. Canadian Journal of Zoology 67, 746-758.
- 1019 Peecook, B.R., Wilson, J.A., Hernández-Rivera, R. Montellano-Ballesteros, M., Wilson,
- 1020 G.P., 2014. First tyrannosaurid remains from the Upper Cretaceous "El Gallo" Formation
- 1021 of Baja California, Mexico. *Acta Paleontologica Polonica 59*, 71-80.
- 1022 Prieto-Márquez, A., Chiapppe, L.M., Joshi, S.H., 2012. The Lambeosaurine Dinosaur
- 1023 *Magnapaulia laticaudus* from the Late Cretaceous of Baja California, Nortwestern Mexico.
- 1024 *PloS ONE* 7(6), e38207.
- 1025 Ramírez-Velasco, A.A., Hernández-Rivera, R., 2015. Diversity of Late Cretaceous
- 1026 dinosaurs from Mexico. *Boletín Geológico y Minero 126*, 63-108.
- 1027 Ramirez-Velasco, A.A., Hernández-Rivera, R., Servín-Pichardo, R., 2014. The
- hadrosaurian record from Mexico. In: Eberth, D.A. and Evans D.C. (Eds.), Hadrosaurs.
- 1029 Indiana University Press, Bloomington, Indiana, 340-360.
- 1030 Renne, P.R., Fulford, M.M. Busby-Spera, C., 1991. High resolution 40Ar/39Ar
- 1031 chronostratigraphy of the Late Cretaceous El Gallo Formation, Baja California del Norte,
- 1032 México. *Geophysical Research Letters* 28(3), 459-462.

- 1033 Rodríguez de la Rosa, R.A., 1998. Cáscaras de huevo avianas (Neognathae) y de
- 1034 Ornithopoda (Dinosauria) del Cretácico Tardío, Baja California, México. VI Congreso
- 1035 Nacional de Paleontología, Memorias, 59-60.
- 1036 Romo de Vivar-Martínez, P.R., 2011. Microvertebrados cretácicos tardíos del área de El
- 1037 Rosario, Baja California, México. Tesis profesional de Licenciatura. Facultad de Ciencias,
- 1038 Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad Universitaria. Ciudad de México, 146

1039 pp.

- 1040 Romo de Vivar-Martínez, P.R., Montellano Ballesteros, M., García Alcántara, D., 2016.
- 1041 Primer registro de la Familia Albanerpetontidae (Lissamphibia) en la formación El Gallo
- 1042 (Campaniano, Cretácico Superior), Baja California, México. Boletín de la Sociedad
- 1043 *Geológica Mexicana* 68(3), 571-580.
- 1044 Sarkar, A., Bhattacharya, S.K., Mohabey, D.M., 1991. Stable-isotope analyses of dinosaur

1045 eggshells: palaeoenvironmental implications. *Geology 19*, 1068-1071.

- 1046 Schaffner, F.C., Swart, P.K., 1991. Influence of diet and environmental water on the carbon
- and oxygen isotopic signatures of seabird eggshell carbonate. Bulletin of Marine Science
- **1048** *48*, 23-38.
- 1049 Schweitzer, M.H., Jackson, F.D., Chiappe, L.M., Schmitt, J.G. Calvo, J.O., Rubilar, D.E.,
- 1050 2002. Late Cretaceous avian eggs with embryos from Argentina. Journal of Vertebrate
- 1051 *Paleontology 22(1)*, 191-195.
- 1052 Tanaka, K., Zelenitsky, D.K., Williamson, T., Weil, A., Therrien, F., 2011. Fossil eggshells
- 1053 from the Upper Cretaceous (Campanian) Fruitland Formation, New Mexico. *Historical*
- 1054 *Biology 23*, 41-55.

- 1055 Tanaka, K., Zelenitsky, D.K., Saegusa, H., Ikeda, T., DeBuhr, C.L. Therrien, F., 2016.
- 1056 Dinosaur eggshell assemblage from Japan reveals unknown diversity of small theropods.
- 1057 *Cretaceous Research* 57, 350-363.
- 1058 Tienzen, L.L., 1991. Natural variation in the carbon isotope values of plants: implications
- 1059 for archaeology, ecology and paleoecology. Journal of Archaeological Science 18, 227-
- 1060 248.
- 1061 Varricchio, D.J., Horner, J.R. Jackson, F.D., 2002. Embryos and eggs for the Cretaceous
- theropod dinosaur *Troodon formosus*. Journal of Vertebrate Paleontology 22, 564-576.
- 1063 Varricchio, D.J., Barta, D.E., 2015. Revisiting Sabath's "Larger Avian Eggs" from the
- 1064 Gobi Cretaceous. *Acta Palaeontologica Polonica 60(1)*, 11-25.
- 1065 Varricchio, D.J., Jackson, F.D., 2004. Cladistic analysis of eggshell characters: a
- 1066 phylogenetic assessment of prismatic dinosaur eggs from the Cretaceous Two Medicine
- 1067 Formation of Montana. *Journal of Vertebrate Paleontology* 24, 931-937.
- 1068 Von Schrindig, Y., Van Der Merwe, N.J., Vogel, J.C., 1982. Influence of diet and age on
- 1069 carbon isotope ratios in ostrich eggshell. *Archaeometry* 24, 3-20.
- 1070 Voris, J.T., Zelenitsky D.K., Therrien, F., Tanaka, K., 2018. Dinosaur eggshells from the
- 1071 lower Maastrichtian St. Mary River Formation of southern Alberta, Canada. Canadian
- 1072 *Journal Earth Science* 55, 272-282.
- 1073 Wilson, G., Meng, C., Montellano-Ballesteros, M., 2011. A new multituberculate skull
- 1074 from the Upper Campanian "El Gallo Formation" Baja California, Mexico. IV Congreso
- 1075 *Latinoamericano de Paleontologia de Vertebrados, San Juan, Argentina: Ameghiniana, v.*
- 1076 *48, no. 4. Supplement,* p.R115.
- 1077 Xie, J.F., Zhang, S.K., Jin, X.S., Li, D.Q., Zhou, L.Q., 2016. A new type of dinosaur eggs
- 1078 from Early Cretaceous of Gansu Province, China. *VertebrataPalAsiatica* 54, 1-10.

- 1079 Zelenitsky, D.K., Hills, L.V., Currie, P.J., 1996. Parataxonomic classification of ornithoid
- 1080 eggshell fragments from the Oldman Formation (Judith River Group; Upper Cretaceous),
- 1081 southern Alberta. *Canadian Journal of Earth Sciences 33*, 1655-1667.
- 1082 Zelenitsky, D.K., Carpenter K., Currie, P.J., 2000. First record of Elongatoolithid Theropod
- 1083 eggshell from North America: the Asian oogenus *Macroelongatoolithus* from the Lower
- 1084 Cretaceous of Utah. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20(1), 130-138.
- 1085 Zelenitsky, D.K., Therrien, F., Tanaka, K., Currie, P.J., DeBuhr, C.L., 2017. Latest
- 1086 Cretaceous eggshell assemblage from the Willow Creek Formation (Upper Maastrichtian-
- 1087 Lower Paleocene) of Alberta, Canada, reveals higher dinosaur diversity than represented by
- skeletal remains. *Canadian Journal of Earth Sciences* 54, 134-140.
- 1089 Zelenitsky, D.K., Hills, L.V., 1997. Normal and pathological eggshell of Spheroolithus
- 1090 *albertensis* oosp. nov., from the Oldman formation (Judith River Group, Late Campanian),
- 1091 Southern Alberta. *Journal of Vertebrate Paleontology* 17(1), 167-171.
- 1092 Zelenitsky, D.K., Hills, L.V., 1996. An egg clutch of *Prismatoolithus levis* oosp. nov. from
- 1093 the Oldman Formation (Upper Cretaceous), Devil's Coulee, southern Alberta. Canadian
- 1094 Journal of Earth Sciences 33, 1655-1667.
- 1095 Zelenitsky, D.K., Therrien, F., 2008. Unique maniraptoran egg clutch from the Upper
- 1096 Cretaceous Two Medicine formation of Montana reveals theropod nesting behavior.
- 1097 *Paleontology 51*, 1253-1259.
- 1098 Zhao, Z., Yan, Z., 2000. Stables isotopic studies of dinosaur eggshells from the Nanxiong
- 1099 Basin, South China. *Science in China (Series D)* 43, 84-92.
- 1100
- 1101

1102 Supplementary table 1

Mayor Elements (%)												
	SiO ₂	TiO ₂	Al ₂ O ₃	Fe ₂ O ₃ t	MnO	MgO	CaO	Na ₂ O	K ₂ O	P ₂ O ₅	Loi	Total
Ca	1.02	0.01	ND	0.1	0.16	0.37	53.82	0.14	0.03	0.16	44.2	100.01
CT	0.99	ND	ND	0.06	0.28	0.34	53.91	0.06	0.02	0.53	43.8	99.99
E12	1.07	ND	ND	ND	0.23	0.32	53.92	0.11	0.04	0.27	Not D	et.
Traza Elements (ppm)												
	Rb	Sr	Ba	Y Zr	Nb	V C	r Co	Ni	Cu Z	n Th	Pb	Total
Ca	<2	574	661	10 8	<1	21 <3	3 3	3	15 1	4 3	6	≥1,324
CT	<2	668	196	16 12	<1	18 <3	3 3	<2	12 1	6 <2	9	≥960

Chemical composition of the ornithopod eggshell from El Gallo formation of Baja California, Mexico.

Ca= Cascarita; CT= El Tortugario; E12= Esqueleto; Loi= Loss on ignition to 950°C; ND = Not detected; No Det= Not determined.

1103

1104 Supplementary tabe 2

Carbon and oxygen stable isotope compositions (‰ V-PDB) of the ornithopod eggshells and pedogenic nodules from the El Gallo formation of Baja California, Mexico

	Cascarita		El	Tortugario	Esqueleto			
Sample	δ 13C (‰)	δ18Ο (‰)	Sample	δ 13C (‰)	δ18Ο (‰)	Sample	δ 13C (‰)	δ180 (‰)
Ca-1	-13.08	-6.95	CT-1	-11.03	-6.5	E12-1	-12.65	-6.38
Ca-2	-13.03	-7.07	CT-2	-11.14	-6.55			
Ca-3	-13.11	-7.05	CT-3	-11.14	-6.91			
Ca-4	-13.14	-6.93	CT-4	-10.97	-6.35			
Ca-5	-13	-7.06	CT-5	-11.03	-6.23			

Pedogenic nodules (Fastovsky et al., 2020)

Sample	δ 13C (‰)	δ18Ο (‰)	Sample	δ 13C (‰)	δ180 (‰)	
EGF-1-N1	-10.4	-9.85	EGF-2-N1	-10.9	-8.98	
EGF-1-N2	-9.5	-8.98	EGF-2-N1	-6.4	-12.38	
			EGF-2-N1	-11.2	-9.08	
			EGF-2-N1	-11.6	-9.56	
			EGF-2-N1	-10.2	-9.37	
			EGF-2-N1	-11.1	-8.98	

V. RESULTADOS (Continuación)

5.2 Descripción de los dinosaurios perinatales

Dinosauria Owen, 1842 Ornithischia Seeley, 1887 Ornitopoda Marsh, 1881 Hadrosauridae Cope, 1870

Esqueleto axial

Vértebra cervical: el ejemplar Esq-1PT corresponde a la prezigoapófisis de la vértebra. Posee una forma alargada casi cilíndrica con excepción de la zona proximal que presenta la faceta de articulación. Esta faceta presenta una forma ovalada y se puede observar en vista cráneo-dorsal. Debido a lo recto de la superficie ventral del proceso, es señal de que perteneció una de las vértebras cervicales posteriores del cuello.

Esqueleto apendicular

Húmero: los ejemplares Jao 200, ES3 y Esq-1H fueron identificados como húmeros y pertenecen a las localidades JAO, Escorpio y Esqueleto respectivamente. El ejemplar Jao 200 es el más completo de los tres y corresponde a un húmero derecho (Fig. 10 e-g). Carece de la terminación proximal y presenta daños en la región distal, donde deberían estar los cóndilos. La región proximal del elemento está lateromedialmente comprimido. En esta zona se puede observar la cresta deltopectoral que le da una apariencia sigmoidal al elemento en vista lateral. Esta cresta posee una proporción de entre el ancho de la cresta deltopectoral con relación al ancho del eje del hueso de 1.61. Esta proporción se encuentra dentro del rango presente en la subfamilia de los hadrosaurinos, pero esta proporción podría cambiar durante la ontogenia. La superficie medial de la cresta se puede observar una depresión triangular que se expande proximalmente. Esta depresión correspondería al punto de unión del músculo latísimo dorsal (Dilkes, 2000). La zona distal de Jao 200, a pesar de no preservar los cóndilos, presenta una torsión indicando que el cóndilo ulnar se encuentra en una posición posterior con relación al cóndilo radial.

Tanto ES3 como Esq-1H corresponden a fragmentos distales del húmero. ES3 es el menos preservado, careciendo del cóndilo ulnar y muy poco preservado el cóndilo radial (Fig. 10

a-b). A pesar de lo incompleto del ejemplar, al compararlo con el ejemplar Jao 200 se puede observar que presentan la misma desviación de los cóndilos, indicando que el cóndilo ulnar presenta una posición posterior con respecto al cóndilo radial, además que también indica que este fragmento corresponde a un húmero derecho. En vista caudolateral se pueden observar la cavidad medular del hueso en la porción proximal del ejemplar. El ejemplar Esq-1H (Fig. 10 c-d) posee la mejor preservación de los cóndilos en comparación con ES3 y Jao 200. En vista proximal el eje del hueso tiene una forma circular y se puede observar la cavidad medular. El fragmento tiene forma de trapecio isósceles, siendo angosto en la zona proximal, la cual se ensancha distalmente para formar la zona articular del húmero. El cóndilo radial tiene una mayor proyección cranial que el cóndilo ulnar, pero esto puede deberse a que este último está incompleto. A diferencia de los otros dos ejemplares, el cóndilo ulnar no posee una desviación posterior.

Fémur: se recuperaron dos fragmentos de fémures, uno de la localidad El Cielo (ejemplar EC-FH1) y otro de la localidad OK (ejemplar OK-FH1). El ejemplar EC-FH1 prácticamente corresponde la mitad distal de un fémur izquierdo, la cual presenta gran parte del cuarto trocánter y el inicio de los cóndilos (Fig. 11 a-c). En vista proximal el elemento tiene una forma ovalada mientras que en vista dista es cuadrada. El cuarto trocánter tiene una forma de triángulo escaleno con el ápice redondeado. En vista craneal se puede observar un pequeño surco en la región distal del elemento, que podría corresponder con el surco anterior intercondilar. El ejemplar OK-FH1corresponde a un fémur derecho, el cual carece de sus epífisis y presenta una compresión lateromedial por diagénesis (Fig.11 d-f). Tanto en vista proximal como distal presenta un perfil ovalado. Su cuarto trocánter, como en todos los hadrosaurios tiene una forma de triángulo escaleno con su ápice redondeado. Se puede observar que el ápice del cuarto trocantes tiene un pequeño ensanchamiento lateromedial, con relación al resto del proceso que es más plano.

Tibia: El ejemplar Ca-TH1 encontrado en la localidad Cascarita, corresponde a la terminación proximal de una tibia izquierda (Fig. 12 a-c). Gran parte de su superficie laterocaudal está dañada careciendo de sus cóndilos. Debido a la condición de perinatal, la cresta cnemial no presenta su gran proyección lateralmente, indicando el poco desarrollo



Figura 10. Húmeros aislados de hadrosaurios perinatales de la formación El Gallo. Ejemplar ES3 en vista cráneomedial (a) y caudolateral (b); ejemplar Esq-1H en vista craneal (c) y caudal (d); y ejemplar Jao 200 en vista cráneomedial (e), craneal (f) y caudolatera (g). Escalas en a)-d) equivalen a 3 mm y de e)-g) a 5 mm.



Figura 11. Fémures aislados de hadrosaurios perinatales de la formación El Gallo. Ejemplar EC-FH1 en vista lateral (a), caudal (b) y medial (c); Ejemplar OK-FH1 en vista lateral (d), caudal (e) y medial (f). Escalas equivalen a 5 mm.

del proceso. En vista proximal presenta una forma de una cuña curva, mientras que en vista distal es ovalada. El otro ejemplar (CHA-TH1) corresponde a la terminación distal de una tibia derecha (Fig. 12 d-f). La superficie distal que articula con el astrágalo está dañada. El borde lateral que origina el maléolo lateral está fragmentado, pero aún se puede distinguir que presenta un borde más delgado con respecto al maléolo medial que es más ancho cráneocaudalmente. En vista proximal el CHA-TH1 tiene una forma casi circular mientras en vista distal presenta una forma de triángulo escaleno debió a la diferencia de grosor de los maléolos.

 Tabla 2: Medidas (en mm) del esqueleto apendicular aislado de Hadrosauridae

Elementos	Medida
Húmero (Jao200), largo preservado del elemento	33
Húmero (Jao 200), Ancho de la máxima expansión de la cresta deltopectoral	15
Húmero (Jao 200), ancho cráneocaudal del eje humeral	6.5
Húmero (Jao 200), ancho de la región distal incompleta (cóndilos)	9
Húmero (Esq-1H), largo preservado del elemento	18.5
Húmero (Esq-1H), ancho de la región distal (cóndilos)	9
Húmero (ES3), largo preservado del elemento	15
Húmero (ES3), ancho de la región distal incompleta (cóndilos)	7
Fémur (EC-FH1), largo preservado del elemento	25
Fémur (EC-FH1), largo del cuarto trocánter	12
Fémur (EC-FH1), diámetro cráneocaudal del eje femoral cercano al cuarto trocante	6.5
Fémur (OK-FH1), largo preservado del elemento	32
Fémur (OK-FH1), largo del cuarto trocánter	10
Fémur (OK-FH1), diámetro cráneocaudal del eje femoral cercano al cuarto trocante	9
Tibia (Ca-TH1), largo preservado del elemento	15
Tibia (Ca-TH1), ancho cráneocaudal de la región proximal	10
Tibia (Ca-TH1), diámetro cráneocaudal de la diáfisis	5
Tibia (CHA-TH1), largo preservado del elemento	22
Tibia (CHA-TH1), ancho lateromedial de la región distal	12
Tibia (CHA-TB1), diámetro cráneocaudal de la diáfisis	6



Figura 12. Tibias aisladas de hadrosaurios perinatales de la formación El Gallo. Ejemplar Ca-TH1 en vista medial (a), proximal (b) y lateral (c); Ejemplar CHA-TH1 en vista caudal (d), distal (e) y craneal (f). Escalas en a)-c) equivalen a 3 mm y de d)-f) a 5 mm

Dinosauria Owen, 1842 Ornithischia Seeley, 1887 Ornitopoda Marsh, 1881 Hadrosauridae Cope, 1870 Lambeosaurinae Parks, 1923 *Magnapaulia* Prieto-Márquez, Chiappe, y Joshi, 2012 *M. laticauda* Morris, 1961

Descripción general- Los restos encontrados en el nido corresponden mínimo a dos individuos, debido principalmente a la presencia de dos dentarios izquierdos y dos fémures derechos. Dentro de las características que indican el estadio perinatal de los ejemplares, son la textura estriada que presenta la superficie de los huesos, la separación del arco neural y el cuerpo vertebral, la presencia del pozo notocordal (nothocordal pit) en este último, así como características propias del grupo taxonómico como un número reducido de dientes en el maxilar y dentario, y el ángulo casi vertical del proceso coronoideo del dentario. Para la identificación del lambeosaurino se utilizó principalmente el maxilar, debido a que presentaba la mayor información para comparar con la descripción de la única especie de la formación El Gallo, *Magnapaulia laticaudus* (Prieto-Márquez et al., 2012). Las características que su utilizaron para su identificación fueron el ángulo entre la región rostrodorsal y el margen alveolar, la curvatura del margen dorsolateral de la región rostral, así como su prominente borde del margen medial de la plataforma premaxilar, y el número y su posición de los forámenes.

<u>Cráneo</u>

Premaxilar: Tres fragmentos corresponden a la parte media de dos premaxilares. El ejemplar TGR-LP01 corresponde a un premaxilar izquierdo y es el ejemplar más completo de los tres ejemplares. En vista lateral se observan el proceso medial y lateral. Este último tiene un grosor dorsoventral menor al del proceso medial, pero se va engrosando caudalmente presentando un perfil ovalado. La superficie ventral del proceso lateral es ancha para recibir la plataforma premaxilar del maxilar. Esta superficie es recta al principio del fragmento, pero se va curveando dorsalmente en la región caudal. El proceso medial conserva su forma y anchura a lo largo del proceso. También está más incompleto que el

proceso lateral. Estos procesos forman un ángulo de 25° entre el margen dorsal del proceso medial y el margen ventral del proceso lateral. Entre ambos procesos se encuentra un canal que corresponde a la nariz externa. En la región caudal del canal, el proceso lateral forma una pared lateral bordea la nariz externa. La superficie medial del ejemplar TGR-LP01 es plana, pero se puede observar una superficie rugosa en la zona del proceso medial y un surco superficial a lo largo del proceso lateral.

El ejemplar TGR-LP02 pertenece a un premaxilar derecho. Al igual que en TGR-LP01 se observan los procesos medial y lateral, solo que en este los procesos están más incompletos. Se observa una pequeña región del canal de la nariz externa. La superficie medial es plana y presenta un surco superficial tanto en el proceso medial como en el lateral. El ejemplar TGR-LP03 corresponde a la región caudal del proceso lateral con forma ovalada. Sus paredes que forma el canal de la nariz externa están colapsadas sobre el canal.

Maxilar: La descripción de este hueso se basa en dos ejemplares de maxilares izquierdos. El ejemplar TGR-LP-04 es el más completo de los dos, careciendo solo de la punta del proceso anteroventral y toda la plataforma del ectopterigoide (Fig. 13a). Es un elemento alargado con un perfil lateral triangular, característico de los hadrosaurios. La región rostral del maxilar corresponde al proceso anteroventral, que forma un ángulo de 23° entre su superficie dorsal y el margen ventral que contiene la hilera de dientes. El margen laterodorsal de este proceso tiene una curvatura rostrocaudal, pero debido a lo incompleto del proceso se desconoce si la punta termina por debajo del nivel de las hileras de dientes. Como en el resto de los lambeosaurinos, en esta región se encuentra la plataforma premaxilar que soporta el proceso caudolateral de la premaxila. Esta plataforma es mediolateralmente expandida y se enfrenta dorsal y ligeramente lateralmente. El margen medial de la plataforma se proyecta dorsomedialmente formando una gruesa pestaña (borde) que termina en la base del proceso dorsal del maxilar.

Al final de la plataforma del premaxilar, se observa el gran foramen maxilar. Este foramen se expone en la superficie dorsal característico de los lambeosaurinos (Fig. 13b) (Prieto-Márquez, 2010). Dorsal al foramen se encuentra el proceso dorsal que es más ancho que alto y presenta una morfología redondeada. En la superficie rostrolateral del proceso rostral se observa un pequeño surco inclinado rostrocaudalmente que corresponde a la articulación con el lagrimal. Caudal a la articulación del lagrimal, se encuentra la articulación del yugal. Esta articulación se enfrenta más lateralmente que dorsalmente, presentando una morfología ovalada y una superficie cóncava rostrocaudalmente. Caudalmente la superficie articular se vuelve ligeramente plana y se puede observar el tubérculo dorsal del yugal al final de la superficie articular. Anterior y ventral de la articulación del yugal se observan dos pequeños forámenes.

La superficie medial del TGR-LP04 ha sufrido una compresión en la zona del parapeto dental. Debido a esto, es difícil reconocer a los forámenes alveolares y genera la apariencia que la mitad dorsal de su superficie medial se encuentra medialmente proyectado. En el margen dorsal al mismo nivel del fin de la articulación del yugal se observa la cresta del pterigoides, el cual tiene una apariencia redondeada.

En la superficie ventral se observan cinco dientes de diferentes tamaños, debido a que presentan diferente grado de exposición. El primer diente es el menos preservado de todos. La zona oclusal solo presenta un diente funcional por alveolo.

El ejemplar TGR-LP05 corresponde a porción rostral de la plataforma del ectopterigoides. En vista lateral se puede observar la cresta ectopterigoidal que se proyecta lateralmente. En la superficie medial se observa un fragmento del parapeto dental unido a uno de los dos dientes visibles en el ejemplar. Al igual que el ejemplar anterior, estos dientes presentan diferentes tamaños debido a su grado de exposición. Las superficies de fractura de este ejemplar y del anterior no articulan, dificultando interpretar si estos dos ejemplares realmente corresponden al mismo individuo. Además, que los dientes en el ejemplar TGR-LP5 son más grandes indicando que probablemente pertenezcan a diferentes individuos.

Prefrontal: El ejemplar TGR-LP06 corresponde a un prefrontal izquierdo. Debido a que tiene otros huesos y sedimentos unidos al ejemplar, gran parte de su superficie ventral y la mitad caudal de su margen lateral no se pueden observar. El prefrontal es un hueso curvo y aplanado dorsoventralmente. Su margen lateral forma el margen laterodorsal de la órbita. En la superficie ventral de la región rostrolateral se observa una ranura que servía de unión para lacrimal. Debido a su condición de perinatal, carece de su borde medial que forma parte de la plataforma ventral de articulación para la cresta hueca de los lambeosaurinos.



Figura 13. Elementos craneales del lambeosaurino perinatal de la formación El Gallo. Maxilar derecho (TGR-LP04) en vista lateral (a) y rostral (b); Dentario izquierdo (TGR-LP07) en vista lateral (c) y medial (d). Escalas en a), c) y d) equivalen a 5 mm y en b) a 4 mm

Dentario: Los ejemplares TGR-LP07 y TGR-LP 08 corresponden a dentarios derechos casi completos. TGR-LP07 es el mejor conservado de los dos, solo teniendo dañado el ápice del proceso coronoideo, carece de la superficie lateral de la terminación caudal del dentario y le falta el parapeto (Fig. 13 c y d). El ejemplar TGR-LP08 presenta desgaste en la terminación rostral del proceso sínfisial, carece de la batería dental, la mitad rostral del margen dorsal está colapsado medialmente y carece de la terminación caudal del dentario. La mayor parte de la descripción se basará en el ejemplar TGR-LP07.

La región rostral del dentario presenta la diastema, y el procesos sínfisial que presenta la zona de articulación tanto del predentario como del dentario izquierdo. El elemento posee un diastema corto con una proporción de 0.22 entre su largo y el largo de la batería dental. El ángulo que forma la diastema con el plano horizontal del dentario es de 146°, mientras que el ángulo que forma el proceso sínfisial con el plano horizontal del dentario es de 130°. El margen ventral de esta región rostral presenta una inclinación de 30° en el ejemplar TGR-LP07 y 21° en el ejemplar TGR-LP08. En ambos casos está inclinación ventral del margen rostroventral se posiciona ventral al primer diente del dentario, con una proporción de 0.78 entre el largo del margen ventral y el largo de la batería dental (en el caso del ejemplar TGR-LP07). El proceso sínfisial carece de una buena proyección lingual con una proporción de 1.20 entre la extensión labio lingual de región sínfisial y el ancho lateromedial del dentario. En vista rostral la región sínfisial tiene una sutil curvatura medialmente, formando un arco ancho. La terminación rostral del proceso sínfisial en el ejemplar TGR-LP07 es recta con una apariencia rectangular, sin embargo, en el ejemplar TGr-LP08 está redondeada y tiene una apariencia más del delgada, pero esto puede ser debido a su preservación.

La superficie lateral del ejemplar TGR-LP07 está dorsoventralmente convexa, a diferencia del ejemplar TGR-LP08 que posee una convexidad no tan evidente. Sin tomar en cuenta el proceso sínfisial, el margen ventral de los ejemplares es completamente recto. En vista dorsal el margen lateral del dentario es recto al inicio de la batería dental, pero se va curveando lateralmente conforme llega al proceso coronoideo, alcanzando su máxima anchura lateromedial en la base de este proceso. Esta curvatura no es evidente en el ejemplar TGR-LP08. En ambos ejemplares el proceso coronoideo su eje es casi vertical con un ángulo de 87°. Similar a los hadrosaurios adultos, es el desplazamiento lateral del

80

proceso coronoideo de la batería dental. El ápice del proceso coronoideo del ejemplar TGR-LP07, aunque incompleta tiene una apariencia más robusta teniendo un ancho casi constante a lo alto del proceso. En el ejemplar TGR-LP08 este ápice está completo y se va comprimiendo lateromedialmente conforme llega al margen dorsal. El ápice tiene una forma casi rectangular con una expansión rostrocaudalmente ligera, con una ligera proyección rostral del margen rostral. El margen rostrodorsal del ápice se encuentra redondeado. En vista caudal, se puede observar la fosa de Meckel que inicia cerca del inicio del ápice del proceso coronoideo. Esta fosa se va ensanchando ventralmente hasta conectarse con el canal de Meckel.

En el lado medial, ambos ejemplares carecen del parapeto, exponiendo un total de 9 alveolos (de los cuales 7 aún conservan dientes) en el ejemplar TGR-LP07. La batería dental, similar al resto de los hadrosaurios, se extiende caudal al margen caudal del proceso coronoideo. En el ejemplar TGR-LP08 es difícil reconocer los límites de los alveolos debido a los daños en esta región, pero difícilmente se logran observar 7 alvéolos. Los límites entre estos son más perceptibles en los últimos 4 alveólos preservados. En el límite caudoventral de la batería dental se observa el canal del Meckel. Este canal es muy ancho en el ejemplar TGR-LP07, el cual disminuye su grosor rostralmente hasta cerrarse a mitad de la batería dental. En el ejemplar TGR-LP08 no es tan ancho y es uniforme a lo largo del canal preservado. Al igual que el ejemplar TGR-LP07, el canal se cierra a mitad de batería dental.

Dentición: La descripción de los dientes se basó tanto en los dientes preservados en los maxilares, en el ejemplar TGR-LP07 y en varios dientes aislados encontrados durante la recuperación y preparación del nido. Tanto el maxilar como el dentario poseen un diente funcional en el plano oclusal. Cabe señalar que, a diferencia del maxilar, varios dientes del dentario poseen desgaste en este plano. Como en todos los hadrosaurios los dientes tienen una forma lanceolada y presentan una corona con esmalte en su lado labial en el caso de los maxilares y en su cara lingual en el de los dentarios.

La superficie labial de los dientes maxilares presenta una cresta primaria bien desarrollada. Esta cresta se proyecta labialmente generando una apariencia convexa a la superficie labial de la corona. La cresta primaria se posiciona a la mitad de la corona y presenta una forma recta a lo largo de la corona. Sin embargo, un diente maxilar aislado muestra que la cresta también puede tener una forma sinuosa. Los dentículos marginales de los dientes del maxilar tienen formas redondeadas a ligeramente ovaladas, presentando de 3 a 4 dentículos por milímetro (Fig. 14a).

El dentario tiene un número de tres dientes arreglados dorsoventralmente a la mitad del largo de la batería dental. Las coronas tienen una proporción alto/ancho de 1.16 a 1.6 y poseen una cresta primaria a mitad de la corona. Esta cresta es recta o sinuosa en algunos dientes. A diferencia de los dientes maxilares la superficie de la corona es más o menos plana. Los dentículos marginales consisten en bultos redondeados e individuales que varían su tamaño a lo largo de los márgenes sinfisial y caudal de la corona (Fig. 14b y c).

Esqueleto axial

Cuerpos vertebrales: Los 18 cuerpos vertebrales preservados presentan las mismas características. Poseen un pozo notocordal tanto en la superficie craneal como caudal y un canal neural ancho lateromedialmente. Las superficies suturales para el arco neural corresponden a depresiones superficiales y lisas. Todas las vértebras son anficélicas y presentan superficies laterales cráneocaudalmente cóncavas.

Elemento	Medidas
Maxilar (TGR-LP04), largo incompleto	24
Maxilar (TGR-LP04), alto dorsoventral por el proceso dorsal	13
(excluyendo los dientes)	
Prefrontal (TGR-LP06), largo por el margen dorsal	14
Dentario (TGR-LP07), largo desde la sínfisis mandibular hasta el	45
margen caudal del proceso coronoideo	
Dentario (TGR-LP07), largo de la batería dental	30
Dentario (TGR-LP07), alto a mitad de la batería dental	10
Dentario (TGR-LP07), alto del proceso coronoideo	21
Dentario (TGR-LP07), ancho a mitad de la batería dental	8
Dentario (TGR-LP08), largo desde la sínfisis mandibular hasta el	42

Tabla 3: Medidas (en mm) de elementos craneales del lambeosaurino	perinatal.
---	------------



Figura 14. Dentición del lambeosaurino perinatal. Corona de diente maxilar (TGR-LP05) en vista labiomesial (a). Dientes del dentario (TGR-LP07) en vista lingual (b y c). Escala en a) equibale a 0.5 mm y en b) y c) a 1 mm



Figura 15. Escápula izquierda (TGR-LP09) del lambeosaurino perinatal en vista lateral. Escala equivale a 5 mm.

Morfológicamente presentan dos variantes, una hexagonal y otra en forma de diamante. La forma hexagonal corresponde a vertebras caudales representado por 15 cuerpos vertebrales. La forma de diamante es el cuerpo vertebral más grande que corresponde a una vértebra torácica de la región caudal. Dos cuerpos vertebrales están incompletos.

Arcos neurales: Solo tres arcos neurales se preservaron. Estos arcos corresponden a vértebras caudales. Debido a que aún se encuentran embebidos en la matriz solo se puede observar la superficie lateral de un arco neural, y la superficie caudal de la otra. Las espinas neurales a pesar de estar incompletas son relativamente largas, presentando una proporción entre su alto dorsoventral y ancho cráneocaudal de 7.5. En la base craneal de la espina neural se observa la precigoapófisis izquierda, proyectándose rostralmente. Debido a la inclinación caudal de la espina neural, se asume que el arco neural pertenece a una de las vértebras caudales de la región media de la cola.

Chevrones: El único chevrón preservado posee su típica forma de "Y". Presenta la terminación distal fracturada por lo que se desconoce qué tan largo dorsoventral era.

Esqueleto apendicular

Escápula: Este elemento está representado por los ejemplares TGR-LP09 y TGR-LP10. El primer ejemplar corresponde a una escápula izquierda casi completa, con solo el margen distal de la hoja escapular dañada (Fig. 15). El ejemplar TGR-LP10 corresponde a la región media de la escápula derecha, la cual se puede observar el cuello de la escápula como la región proximal de la hoja escapular. La descripción del elemento se basará en el ejemplar TGR-LP09.

Este ejemplar es una escápula corta, por su proporción entre el ancho dorsoventral de la región proximal de la escápula y su largo cráneocaudal de 3.38. En vista dorsal se puede observar que la región proximal se desvía medialmente con respecto a la hoja escapular, además que también corresponde a la zona más ancha lateromedial del elemento. El ensanchamiento de esta región es para formar la faceta de articulación del coracoides. Esta faceta tiene una forma ovalada casi rectangular la cual tiene una continua estrecha hacia el proceso acromion. La faceta del coracoides como en otros lambeosaurinos (Prieto-Márquez

et al. 2012), tiene una proyección craneal moderada, con una proporción entre la distancia de esta articulación con el margen proximal del proceso acromion y la altura del proceso acromion y la punta ventral de la faceta glenoidea de 0.36. La faceta coracoides forma un ángulo de 128° con la faceta gleonoidea, la cual es más angosta y larga terminando en un ápice prominente en la esquina ventromedial. Su superficie articular tiene una forma rectangular y es ligeramente cóncava. El proceso acromion se expande laterocranealmente formando una pequeña repisa en el margen dorsal de la región proximal de la escápula. Entre este proceso y la punta ventral de la faceta glenoidea se encuentra la fosa glenoidea. El cuello de la escápula es ligeramente angosto, siendo el 53% del ancho dorsoventral de la región articular de la escápula. Distal al cuello se encuentra la hoja escapular, la cual tiene un ancho dorsoventral que va aumentando caudalmente. Su punto máximo de anchura tiene una proporción de 0.85 con respecto al ancho dorsoventral de la región proximal. Tanto el margen dorsal como el ventral de la hoja escapular están curvados caudoventralmente, tomando en cuenta como horizontal el proceso acromion. Debido a la condición de perinatal del ejemplar, no se observa la cresta deltoides.

Fémur: De los tres ejemplares de fémures disponibles, TGR-LP11 y TGR-LP12 están prácticamente completos con ligeros daños en sus epífisis. El ejemplar TGR-LP13 corresponde a la mitad proximal del elemento, la mayor parte de su cuarto trocánter está ausente, así como la cabeza del fémur y los trocánter mayor y menor. La descripción del fémur se basará en los dos primeros ejemplares. El fémur corresponde a un hueso casi cilíndrico, y con la diáfisis casi recta a lo largo del hueso (Fig. 16). En la región proximal, tanto el trocánter mayor como la cabeza del fémur poseen poco desarrollo. La cabeza del fémur tiene una superficie dorsal plana. Esta superficie está ligeramente erosionada y se puede observar que presentaba una gran vascularización. El trocánter mayor está separado de la cabeza del fémur por un surco superficial. Debido a la condición perinatal del ejemplar no presenta su proyección proximal característica del proceso. Distal de trocánter mayor en la superficie cráneolateral se observa el trocánter menor. En la superficie caudal, a mitad del fémur se encuentra el cuarto trocánter. Este proceso tiene una forma de triángulo escaleno, con el ápice redondeado. El cuarto trocánter es relativamente largo, ocupando el 30% del largo del fémur. Cómo en todos los hadrosaurios, este proceso está más cerca al margen medial del elemento. En vista caudal se puede observar que el ápice del cuarto trocánter se desvía medialmente. En la mitad distal de la base del cuarto trocánter se observa un surco longitudinal. A pesar de la condición perinatal del fémur, el cuarto trocánter, tiene una gran proyección caudalmente del eje del fémur. La terminación distal del fémur se ensancha cráneocaudalmente para formar los cóndilos. El cóndilo medial es más grande que el lateral, además que posee una mayor proyección caudal. Tanto en la superficie craneal como el caudal se puede observar el surco intercondilar. La superficie craneal de los cóndilos está dañada, imposibilitando conocer si presentaban una proyección craneal o no.

Tibia: La tibia (ejemplar TGR-LP14) es un hueso subcilíndrico con una expansión proximal craneocaudalmente y distal lateromedialmente (Fig. 17). La tibia es ligeramente delgada, presentando un largo proximodistal 9 veces mayor que el ancho mediolateral a mitad del elemento. En la región proximal, se observan los dos cóndilos caudolaterales. La superficie articular de los cóndilos es muy rugosa y está algo dañada. El cóndilo lateral es más ancho que el cóndilo interno, pero ambos tienen una superficie proximal semicircular. Estos cóndilos se encuentran separados por el surco intercondilar. Cráneolateralmente de los cóndilos se encuentra la cresta cnemial. Esta es gruesa y se proyecta ligeramente lateralmente.

La terminación distal presenta los maléolos medial y lateral. El maléolo lateral tiene un margen delgado en forma de cresta con una ligera curvatura y se proyecta distalmente. Por otro lado, el maléolo medial es más grueso cráneocaudalmente, con una ligera proyección cráneomedialmente. El ancho lateromedial de esta región tiene una relación de 2.14 con respecto al ancho del eje a mitad del hueso. Al igual que la superficie proximal, la superficie distal es rugosa.

Fíbula: El ejemplar TGR-LP15 corresponde a la porción proximal de la fíbula. Esta región está lateromedialmente comprimida. En vista proximal se puede observar que la superficie lateral es ligeramente convexa mientras que la superficie articular (medial) es cóncava. La superficie proximal es rugosa y una de sus esquinas está dañada.

86

Elemento	Medida
Escápula (TGR-LP09), largo del margen dorsal (desde la faceta del coracoides	44
hasta la esquina dorsodistal de la hoja escapular	
Escápula (TGR-LP09), ancho del proceso del acromion al ápice (proceso	12
ventral) de la faceta glenoidea	
Escápula (TGR-LP09), ancho dorsoventral del cuello de la escápula	7
Escápula (TGR-LP09), máximo ancho dorsoventral de la hoja escapular	10.5
Fémur (TGR-LP11), largo desde el margen dorsal de la cabeza femoral al	62
margen distal del cóndilo medial	
Fémur (TGR-LP11), ancho cráneocaudal del cóndilo medial	16
Fémur (TGR-LP11), largo del cuarto trocánter	18
Fémur (TGR-LP11), diámetro cráneocaudal del eje femoral	8
Fémur (TGR-LP11), ancho lateromedial de la región proximal	14
Fémur (TGR-LP11), ancho lateromedial de la región distal	12
Tibia (TGR-LP14), largo	62
Tibia (TGR-LP14), ancho cráneocaudal de la región proximal	15
Tibia (TGR-LP14), ancho lateromedial de los cóndilos	9
Tibia (TGR-LP14), diámetro cráneocaudal de la diáfisis de la tibia	7
Tibia (TGR-LP14), ancho lateromedial de la región distal	15.5
Tibia (TGR-LP14), ancho lateromedial del maléolo lateral	7
Fíbula (TGR-LP15), largo preservado del elemento	11
Fíbula (TGR-LP15), ancho de la terminación proximal	7
Fíbula (TGR-LP15), diámetro lateromedial	2.5

Tabla 4: Medidas (en mm) del esqueleto apendicular del lambeosaurino perinatal.



Figura 16. Fémur izquierdo (TGR-LP11) del lambeosaurino perinatal. a) Vista lateral, b) caudal y c) medial. Escala equivalen a 10 mm.



Figura 17. Tibia derecha (TGR-LP14) del lambeosaurino perinatal. a) vista craneal, b) vista proximal, c) vista laterocaudal, y d) vista distal. Escalas equivalen a 10 mm.

VI. DISCUSIÓN

6.1 Discusión general del artículo

Al ser la formación El Gallo uno de los pocos lugares fuera del Mar Interior Occidental con fósiles de dinosaurios, los restos de cáscaras nos ayudan a ampliar el conocimiento sobre la diversidad de dinosaurios y vertebrados ponedores de huevo que vivieron en Norte América durante el Campaniano tardío.

Los registros de dinosaurios de la formación El Gallo contemplan ornitisquios y terópodos. Dentro de los ornitisquios solo los fósiles pertenecientes a hadrosaurios, como Magnapaulia laticaudus y a un Kritosaurino indeterminado (Morris, 1972, 1981; Hilton, 2003; Prieto-Márquez, et al., 2012; Ramírez-Velasco et al., 2014; Cabrera-Hernández et al., 2018) se pueden asociar a las cáscaras Spheroolithus. Infortunadamente, las microestructuras dañadas de las cáscaras extraídas del nido de M. laticaudus impide asignarlos a un ootaxón, así como distinguirlas de las cáscaras spheroolithidas descritas en las otras localidades. De esta manera, no se puede comprobar si las cáscaras Spheroolithus descritas en el trabajo pertenecen a M. laticaudus o a algún otro ornitópodo. En el caso de los terópodos se ha descrito material referido a tiranosaúrido (Morris, 1967; Peecook et al., 2014), ornitomímido (Hernández-Rivera, 1997), dromeosaurios como Dromeosaurus y Sauronitholestes, el morfotipo dental Richardostesia, troodóntidos, (Romo de Vivar, 2011; García Alcántara, 2016) y el oviraptosaurio Chirostenostes (Hilton, 2003; Ramírez-Velasco and Hernández-Rivera, 2015). Los dos últimos taxones se correlacionan con la presencia de *Prismatoolithus* y de *Continuoolithus*, respectivamente. Además, que la presencia de *Continuoolithus* refuerza la idea de la posible presencia de oviraptosaúridos en Baja California y en México, esto debido a que se ha cuestionado el primer y único reporte de oviraptosaúridos, que corresponde a dientes conferidos a Chirostenotes por Hilton (2003) (Ramírez-Velasco and Hernández-Rivera, 2015). Por su cristalografía, Spheruprismatoolithus se considera que fue generado por los terópodos, principalmente maniraptores (Glut, 2003). Por lo que su presencia puede estar ligada a los dromeosaúridos reportados en la formación El Gallo. Sin embargo, cáscaras del dromeosaurio Deinonychus (Grellet-Tinner y Makovicky, 2006) y de la ooespecie asociada a dromeosaurios por análisis cladísticos, Montanoolithus strongurum (Zelenitsky y

Therrien, 2008), presentan diferencias cristalográficas con *Spheruprismatoolithus*, indicando que su asociación con los dromeosaurios es poco fiable.

El resto de las cáscaras de terópodos tienen un grosor $< 500 \ \mu$ m, indicando un tamaño estimado < 50kg de los animales responsables de poner dichos huevos (Tanaka *et al.*, 2016). Además, su cristalografía es diferente al de los dromeosaurios, de esta manera las cáscaras Tubercoolithidae, de *Tristraguloolithus* y *Dispersituberoolithus* pertenecen a terópodos pequeños distintos de los dromeosaurios; mientras que las cáscaras de *Styloolithus* y las de enantiornithidae apoyan la idea de la presencia de aves en la formación El Gallo, además señalan que existió más de una especie de enantiornithidae en esta formación.

Hasta el momento los únicos registros de cocodrilos en la formación El Gallo son *Leydyosuchus y Brachychampsa* (Romo de Vivar, 2011; García Alcántara, 2016). Por lo que uno de estos cocodrilos es responsable de las cáscaras krokolithidae encontradas en este lugar. Por otro lado, los registros de lepidosaurios en la formación corresponden a las familias Xenosauridae, Varanidae, Anguidae, Polyglyphanodontidae y posiblemente a Xantusiidae y Scincidae (Romo de Vivar, 2011; García Alcántara, 2016; Chavarría-Arellano *et al.*, 2018). Hasta el momento los únicos Squamata conocidos capaces de producir cáscaras rígidas son los gecos pertenecientes a las subfamilias Gekkoninae y Sphaerodactylinae, y un anguiomorfo del Cretácico temprano de Tailandia (Fernández *et al.*, 2015). Basado en la cristalografía se han asociado cáscaras tipo gekkolítidas con los gecos, y la identificación de este tipo de cáscaras sugiere su presencia en la formación El Gallo.

Al comparar la diversidad de las cáscaras con la diversidad osteológica en la formación El Gallo se puede observar un traslape taxonómico de cuatro, posiblemente cinco, taxones. De esta manera, este estudio aumenta la diversidad taxonómica principalmente de dinosaurios terópodos de pequeño tamaño esta formación.

Para la interpretación de las señales primarias de la composición isotópica de las cáscaras requiere de evaluación de la alteración diagenética. Tanto los análisis de DRX como los de FRX indican que la composición de las cáscaras es principalmente calcita (CaCO₃). Sin embargo, utilizamos su contenido de Mn y Fe como sustituto del análisis de

catodoluminiscencia para evaluar la alteración diagenética, debido a que estos elementos se correlacionan con dicho análisis.

Los contenidos de Mn y Fe en ppm de las cáscaras de Cascarita y Esqueleto son consistentes a las reportadas por Cojan *et al.* (2013) y las de *Maiasaura peeblesorum* en Dawson *et al.* (2019). Además, al preservar también su cristalografía, se establece que las cáscaras de Cascarita y Esqueleto tienen una preservación moderada y son aptas para su interpretación paleoambiental. Por otro lado, las cáscaras de El Tortugario al igual que las cáscaras de lambeosaurios del trabajo de Dawson *et al.* (2019) presentan valores altos de Mn y una preservación pobre de sus microestructuras, catalogándolas como pobremente preservadas y no aptas para sus análisis paleoambiental.

Sin embargo, al comparar los datos isotópicos de las cáscaras de las tres localidades con la de los nódulos de carbonatos obtenidos por Fastovsky *et al.* (2020), se observa en la gráfica δ^{13} C vs δ^{18} O que no existe un solapamiento entre los valores. La diagénesis tiende a homogenizar los valores entre las cáscaras y los nódulos de carbonatos (Sakar *et al.*, 1991; Cojan *et al.*, 2003; Fricke *et al.*, 2008; Bojar *et al.*, 2010; Montanari *et al.*, 2013). Al presentar diferencias mayores a 2‰ entre los valores δ^{13} C y δ^{18} O de las cáscaras de Cascarita y Esqueleto y de δ^{18} O en el caso de las cáscaras de El Tortugario, con respecto al de los nódulos, es evidencia para sustentar que los valores de δ^{13} C y δ^{18} O de las cáscaras no se encuentran alteradas, incluso en las cáscaras de El Tortugario que poseen una preservación pobre. Y de esta manera todas las muestras de Cascarita, Esqueleto y El Tortugario son aptas para ser utilizada en la interpretación paleoambiental.

Las cáscaras de dinosaurios proveen importante información paleoambiental debido a que su δ^{13} C del carbonato biogénico reflejan la composición de la comida ingerida, tomando en cuenta el fraccionamiento causado por el proceso metabólico (Von Shirnding *et al.*, 1982; Schaffner y Swart, 1991). Similarmente, los valores de δ^{18} O están relacionados con la ingesta de agua (Folinsbee *et al.*, 1970; Sakar *et al.*, 1991). Los valores de δ^{13} C son homogéneos en las localidades, con valores promedios de -13.07‰ en Cascarita, -12.64‰ en Esqueleto y de -11.06 en El Tortugario.

Al considerar el fraccionamiento de ~16‰ entre las cáscaras y la fuente de comida en aves actuales, la composición isotópica de carbono de la comida ingerida varía entre -29‰ y -

27‰, que corresponde a plantas C3 (Von Shirnding *et al.*, 1982; Schaffner y Swart, 1991; Johnson *et al.*, 1998). Estos resultados son comparables por los obtenidos en esmalte y dentina de los dientes de hadrosaurios en Fastovsky *et al.* (2020). Estos nuevos resultados refuerzan la interpretación que estos valores negativos se relacionan con condiciones húmedas, esto debido a que plantas C3 con estos valores se encuentran en ambientes con un promedio de lluvia anual de >500mm/año, posiblemente mayor a 1,100mm/año (Tienzen, 1991; Kohn, 2010).

Aunque los valores de δ^{13} C indican un ambiente húmedo, la evidencia sedimentaria de la formación El Gallo sugiere un ambiente con ciclicidad húmeda/seco y un drenaje significativo de los paleosuelos (Fastovsky *et al.*, 2020). Por ello se propuso que la causa de estos valores era debido a una mayor proporción de angiospermas con respecto a las gimnospermas en Baja California. Sin embargo, los valores isotópicos de las cáscaras corresponden a la fuente de comida ingerida previo a la formación den huevo, por lo tanto, estos datos isotópicos corresponden a momentos instantáneos durante la vida del animal (Johnson *et al.*, 1998). De esta manera, estos valores pudieron generarse cuando los dinosaurios se alimentaron en los intervalos húmedos.

Los valores de δ^{18} O de las cáscaras de huevo son similares a los reportados en los dientes de hadrosaurios recuperados en otros sitios del área de estudio (Fastovsky *et al.*, 2019). De esta manera también concuerda con el gradiente latitudinal de δ^{18} O propuesta por Fricke *et al.* (2008, 2009), donde Baja California presenta los valores de δ^{18} O más positivos comparado con otros sitios del Mar Interior Occidental. Esto debido a su posición geográfica, donde las masas de aire provienen del Océano Pacífico (Fastovsky *et al.*, 2020). Los hadrosaurios al considerarse homeotermos (Dawson *et al.*, 2019), sus valores de δ^{18} O de las cáscaras de huevo están directamente influenciados por valores de δ^{18} O del agua ingerida previo y durante la formación del huevo (Erben *et al.*, 1979; Folinsbee *et al.*, 1970; Johnson *et a.*, 1998). Empleando la ecuación de la correlación lineal de aves terrestres de Lazzerini *et al.* (2016) se estimaron los valores δ^{18} O del agua ingerida: -9.10±3.04‰ (V-SMOW) para Cascarita, -8.54±3.07‰ (V-SMOW) para El Tortugario y -8.40±3.08‰ (V-SMOW) para Esqueleto. Al comparar estos valores con los valores del agua meteórica (-10.5‰ a -14.5‰ V-SMOW δ^{18} O) obtenidas con el empleo de los valores de δ^{18} O de los nódulos de carbonatos junto con las gráficas de Cerling y Quade (1993), se observa un ligero enriquecimiento del agua que bebieron los dinosaurios. Esto indica un ambiente con temperaturas cálidas y una evaporación significativa que enriqueció los cuerpos de agua en ¹⁸O comparado con la precipitación en el Campaniano de Baja California (Mook, 2000).

Usando el δ^{18} O de los nódulos de carbonatos junto con los valores δ^{18} O promedios del agua bebida en la ecuación de Craig (1965), la temperatura atmosférica calculada varía de 15.5 °C a 34.5 °C con un promedio de 21 °C. Esta temperatura promedio anual calculada se acerca a la temperatura media anual (19-20 °C) obtenida por Amiot *et al.* (2004) en la paleo-latitud de la formación El Gallo (35°) durante el Campaniano Tardío-Maastrictiano Medio.

Basado en la conjunción de los datos δ^{13} C y δ^{18} O, las posibles condiciones ambientales en el Campaniano de Baja California durante la oogénesis de los dinosaurios corresponden a condiciones húmedas con precipitación >500mm/año (posiblemente mayor de 1,100 mm/año) (Kohn, 2010), dominado por angiospermas sobre gimnospermas (Fastovsky *et al.*, 2020; Hayes *et al.*, 2018), con condiciones cálidas que generaron evaporación significante del agua meteórica del suelo y los cuerpos de agua que bebieron los dinosaurios y una posible temperatura del aire media anual entre 19.4 y 22.5 °C.

6.2 Cambios ontogenéticos de Magnapaulia laticaudus

Un aspecto importante de la paleobiología e historia evolutiva de los hadrosaurios y dinosaurios en general es comprender como su morfología esquelética cambia durante la ontogenia (Prieto-Márquez, 2014; Prieto-Márquez y Guenther, 2018). Esto, con el fin de identificar caracteres que muestran poca o ninguna variación sustancial, de modo que puedan tratarse adecuadamente en estudios filogenéticos y taxonómicos (Prieto-Márquez, 2014).

Los caracteres más distintivos de los hadrosaurios que ayudan a la identificación taxonómica y posicionamiento filogenético se concentran principalmente en el cráneo (Horner *et al.*, 2004; Prieto-Márquez, 2008, 2010), y dentro de los caracteres postcraneales, la cintura pélvica posee los más informativos (Prieto-Márquez *et al.*, 2006). Los caracteres

de importancia filogenética que varían ontogenéticamente que se han podido observar en *Magnapaulia laticaudus* y que se han reportado en otros hadrosaurios se encuentran los siguientes:

- Número de posiciones de dientes en la batería dental del maxilar y dentario: El ejemplar adulto presenta 41 alveolos en el maxilar (LACM 17715) y mayor de 40 en el dentario (LACM 20874) (Prieto-Márquez, *et al.*, 2012), mientras el perinatal posee en el maxilar ~7 (TGR-LP04) y en el dentario 9 (TGR-LP07) (Fig. 18). La tendencia de los dientes en volverse más numerosos conforme crece, es muy bien conocida en todo el grupo de los hadrosaurios, donde los ejemplares de mayor tamaño de la misma especie presentan el mayor número de dientes (Prieto-Márquez, 2010, Bell, 2011; Campione y Evans, 2011).
- Proporción alto/ancho de la corona de los dientes del dentario: En los perinatales esta proporción es de 1.16-1.6, mientras que en adulto es de 3.2. Este cambio en proporción también se ha reportado entre los juveniles y adultos de *Edmontosaurus annectens* (Prieto-Márquez, 2014) y los perinatales y adultos de *Maiasaura peeblesorum* (Prieto-Márquez y Guenther, 2018). Sin embargo, esta proporción no cambia entre los juveniles y adultos del hadrosauroide *Bactrosaurus johnsoni* (Prieto-Márquez, 2011).
- Ángulo del proceso coronoide del dentario: En los adultos hadrosaurios el proceso coronoide del dentario se encuentra inclinado rostralmente (Prieto-Márquez, 2010), como se observa en el Ma. laticauda (Prieto-Márquez et al., 2012), a diferencia del ejemplar perinatal que posee este proceso casi vertical (Fig. 18), como en los embriones de H. stebingeri (Horner y Currie, 1994) y Saurolophus cf. S. angustirostris (Dewaele et al., 2015).
- Proceso dorsal: A pesar de que el maxilar (LACM 17715) del adulto de M. laticaudus no preserva la totalidad del proceso dorsal, es muy posible que como el resto de lambeosaurinos presentara un proceso dorsal puntiagudo más alto dorsoventralmente que ancho (Horner *et al.*, 2004; Prieto-Márquez, 2010), a diferencia del perinatal que presenta un ápice redondeado y es mucho más ancho que largo (Fig. 19). Otro aspecto, es la posición del proceso dorsal con respecto al largo de la maxila, por desgracia debido a que el maxilar TGR-LP04 está



Figura 18. Diferencias morfológicas por ontogenia observadas en el dentario de Magnapaulia laticaudus. a) Ejemplar adulto LACM 20874, dentario izquierdo en vista lateral y medial; b) Ejemplar perinatal TGR-LP07, dentario derecho en vista lateral y medial. Los caracteres en rojo señalan que hay diferencia, mientras que en amarillo el carácter no se puede comparar por los daños presentes en el material y en verde los que no presentan cambios durante la ontogenia.

incompleto no se puede conocer si al igual que otros perinatales, como el lambeosaurino *Hypacrosaurus stenbigeri* y el hadrosaurino *M. peeblesorum*, este proceso se encontraba posicionado más rostralmente con respecto a los adultos de estas especies (Horner y Currie, 1994; Prieto-Márquez y Guenther, 2018).

- Constricción proximal de la escápula: En el adulto de Ma. Laticaudus, esta constricción es 60% del máximo ancho de la región articular de la escápula mientras que en el perinatal (TGR-LP09) equivale al 53% (Fig. 20). Similarmente entre los perinatales y adultos de *E. annectens* (Wosik *et al.*, 2018), *M. peeblesorum* (Prieto-Márquez y Guenther, 2018) e *H. stenbigeri* (Horner y Currie, 1994). En el caso de *B. johnsoni*, no cambia la proporción de la constricción proximal entre juveniles y adultos (Prieto-Márquez, 2011), algo que sí se observó entre los juveniles y adultos de *E. annectens* (Prieto-Márquez, 2014).
- Cresta deltoides de la escápula: En la escápula del perinatal (TGR-LP09) no se observa la cresta deltoides (Fig. 20), a diferencia del adulto que sí la presenta y como es típicamente observable en lambeosaurines, la cresta deltoides está pobremente desarrollada (Prieto-Márquez *et al.*, 2012). Durante el crecimiento es que se define la cresta deltoides, volviéndose más larga y robusta (Prieto-Márquez, 2011, 20014; Guenther, 2014; Prieto-Márquez y Guenther, 2018).



Figura 19. Comparación entre el maxilar del adulto y perinatal de Magnapaulia laticaudus. *a) Ejemplar perinatal TGR-LP04, maxilar izquierdo en vista lateral; b) Ejemplar adulto LACM 17715, maxilar izquierdo en vista lateral. Los caracteres en rojo señalan que hay diferencia, mientras que en amarillo el carácter no se puede comparar por los daños presentes en el material y en verde los que no presentan cambios durante el crecimiento.*

Expansión de la cresta cnemial: Es el cambio más notable de la tibia, que por la condición perinatal del ejemplar no presenta una gran expansión anterolateral de la cresta cnemial (Fig. 21), como se ha observado en otros hadrosaurios perinatales y juveniles (Dilkens, 2001; Prieto-Márquez, 2011, 2014; Dewaele *et al.,* 2015; Prieto-Márquez y Guenther, 2018).

Otro carácter filogenético que presenta variación fue la forma de los dentículos marginales presentes en los dientes maxilares. En el ejemplar adulto de *Magnapaulia laticaudus* cada



Figura 20. Diferencias morfológicas por ontogenia observadas en la escápula de Magnapaulia laticaudus. a) Ejemplar adulto LACM 17715, escápula derecha en vista lateral; b) Ejemplar perinatal TGR-LP09, escápula izquierda en vista lateral. Los caracteres en rojo señalan que hay diferencia y en verde los que no presentan cambios durante la ontogenia.



Figura 21. Diferencias presentes entre la tibia del adulto y perinatal de Magnapaulia laticaudus. a) Ejemplar adulto LACM 20876, tibia izquierda en vista rostral; b) Ejemplar perinatal TGR-LP 14, tibia izquierda en vista rostral.



Figura 22. Diferencia de los dentículos presentes en los dientes del maxilar entre el adulto y el perinatal de Magnapaulia laticaudus. a) Ejemplar adulto LACM 17715; b) Ejemplar perinatal TGR-LP04.

dentículo está constituido por tres bultos pequeños y redondeados arreglados en forma triangular (Prieto-Márquez *et al.*, 2012), mientras que en los ejemplares del perinatal solo constituyen un único bulto pequeño (Fig. 22). Esta variación ontogenética no se ha reportado en otros hadrosaurios con ejemplares perinatales o juveniles.

Debido al daño presente en el maxilar del ejemplar perinatal y el dentario del adulto de Ma. laticaudus no se pudo determinar si algunos cambios ontogenéticos previamente reportados en otros hadrosaurios también están presentes. Como la placa ectopterigoidal del maxilar (Fig. 19), que en *E. annectens* se observa un aumento de su proporción de 28% en el juvenil a 40% en el adulto (Prieto-Márquez, 2014), a diferencia de M. peeblesorum que su tendencia es lo contrario, al disminuir del 40% en el perinatal a un tercio en el adulto (Prieto-Márquez y Guenther, 2018). En cambio, en el hadrosauroide B. johnsoni, tanto el juvenil como el adulto presentan la misma proporción (Prieto-Márquez, 2011). En el caso del dentario los cambios más significativos se encuentran en la región rostral de este, como son el ángulo de la desviación ventral del proceso sinfisial (Fig. 18), que en B. *johnsoni* aumenta de 12° en el juvenil a 24° en el adulto (Prieto-Márquez, 2011), patrón también observado en los lambeosaurinos Amurosaurus riabinini, Lambeosaurus lambei e H. stebingeri (Godefroit et al., 2004; Prieto-Márquez, 2008). Sin embargo, en E. annectens y Brachylophosaurus canadensis los adultos tienen un menor ángulo en comparación al juvenil (Prieto-Márquez, 2008, 2014), y en M. peeblesorum esta desviación no cambia, presentando el mismo ángulo tanto el perinatal como el adulto (Prieto-Márquez y Guenther, 2018); y la posición de esta desviación ventral en el dentario (Fig. 18), en donde aquellos
taxones donde el ángulo de la desviación ventral incrementa con la edad, la posición de su origen se desplaza caudalmente (Godefroit *et al.*, 2004; Prieto-Márquez, 2008, 2011).

Con relación a los elementos apendiculares, como el fémur y la tibia, *Magnapaulia laticaudus* mostro el mismo patrón observado en el otro lambeosaurino perinatal, *Hypacrosaurus stebingeri*, donde estos elementos son más robustos en comparación con los presentes en el adulto (Horner y Currie, 1994). En el adulto de *Ma. laticaudus* el largo próximodistal del fémur es ligeramente más de nueve veces mayor que el diámetro craneocaudal de la diáfisis del hueso, mientras que en la tibia es 10 veces mayor (Prieto-Márquez *et al.*, 2012), mientras que en los perinatales es de 7.75 en el fémur (Fig. 23) y de 8.85 en la tibia (Fig. 21).



Figura 23. Diferencias morfológicas del fémur por ontogenia en Magnapaulia laticaudus. *a*) Ejemplar adulto LACM 17715, fémur derecho en vista medial; b) Ejemplar perinatal TGR-LP11, fémur izquierdo en vista lateral. Características en verde indican estabilidad durante la ontogenia y en rojo señalan que hay cambio durante el crecimiento.

Por el momento no se ha reportado la presencia del húmero del perinatal de *Ma. laticaudus* en el nido, y los ejemplares reportados en las otras localidades, con excepción del ejemplar Jao-200, no poseen características suficientes para hacer una distinción entre los grupos de hadrosaurios (hadrosaurinos y lambeosaurinos). Una de las características que distingue hadrosaurinos y lambeosaurinos es la expansión lateroventral de la cresta deltopectoral del húmero, que en los primeros mantienen una cresta corta (con excepción de *Saurolophus*) que no se expande más del doble del diámetro del eje humeral como en los lambeosaurinos (Horner *et al.*, 2004; Prieto-Márquez, 2010).

Varios autores han documentado los cambios ontogenéticos presentes en el húmero de los hadrosauridos (Dilkens, 2001; Prieto-Márquez, 2011; Guenther, 2009, 2014). Pero según el grupo, son los cambios que sufren, por ejemplo, en el hadrosaurioide Bactrosaurus *johnsoni* hay un aumento tanto en la robustez del húmero como en la expansión lateroventral de la cresta deltopectoral de 1.60-1.65 a 1.74 entre juveniles y adultos (Prieto-Márquez, 2011). Mientras que en los hadrosaurinos como Maiasaura peeblesorum y Edmontosaurus annectes solo aumenta la robustez del húmero, presentando una expansión lateroventral de la cresta deltopectoral similar durante la ontogenia (Dilkens, 2001; Guenther, 2014; Prieto-Márquez, 2014; Prieto-Márquez y Guenther, 2018). Y en los lambeosaurinos, el húmero de los perinatales de Hypacrosaurus stebingeri y polluelo de cf. Parasaurolophus tubicen muestran una expansión lateroventral de la cresta deltopectoral comparables al de los adultos, como en los hadrosaurinos, pero en su caso el húmero es más robusto, señalando que durante la ontogenia hay una reducción en su robustez (Horner y Currie, 1994; Sullivan et al., 2011). Curiosamente este mismo patrón se observa en el hadrosaurino Saurolophus cf. S. angustirostris (Dewaele et al., 2015), que comparte (por convergencia) con los lambeosaurinos la misma proporción en la expansión lateroventral de la cresta deltopectoral.

De esta manera, el ejemplar Jao-200 al presentar una expansión lateroventral de la cresta pectoral con una proporción de 1.61, se puede distinguir de los ejemplares de *Magnapaulia laticaudus* (LACM 17715, 17712, 17716) que poseen una proporción ligeramente por encima de 1.8 (Prieto-Márquez *et al.*, 2012) (Fig. 24). Esto indica que el ejemplar Jao-200 no pertenece a *Magnapaulia laticaudus*, sino a un hadrosaurino.

Finalmente, los siguientes caracteres craneales que son similares tanto en el perinatal como adulto de *Magnapaulia laticaudus* y por lo tanto se consideran constantes durante la ontogenia son los siguientes: presencia de una cresta primaria y una o dos crestas cortas tenues en la corona de los dientes del dentario y maxilar; crestas primarias posicionadas en la mitad de la corona en la mayoría de los dientes tanto del dentario como del maxilar; crestas primarias principalmente rectas y sinuosos; presencia del esmalte solo en la cara lingual en el dentario y labial en el maxilar; extensión de la batería dental caudal al margen caudal del proceso coronoide; proceso coronoide lateralmente desfasado relativo a la hilera de dientes con la presencia de una plataforma cóncava; ausencia del proceso rostrodorsal del maxilar; ángulo entre el margen dorsal de la placa premaxilar y el segmento rostral de la hilera de dientes de 25°; superficie articular del yugal expuesto más lateralmente que dorsalmente; arreglo y número de los forámenes maxilares ventral y rostral de la articulación del yugal; el gran foramen del maxilar expuesto en la superficie dorsal del maxilar y no expuesto lateralmente; ausencia de la exposición de los pasajes nasales, encapsulados por el hueso y formando cavidades internas y pasajes.

Mientras los caracteres postcraneales que no varían durante la ontogenia se encuentran: morfología del proceso acromion recurvado craneodorsalmente; extensión craneal de la región craneodorsal de la escápula (0.36 en perinatal, 0.4 en adulto); diáfisis del fémur recto; y perfil lateral del cuarto trocánter liso y curveado.



Figura 24. Diferencia en la expansión de la cresta deltopectoral del húmero de a) Magnapaulia laticaudus (17715) y b) el ejemplar Jao-200.

VII. CONCLUSIÓNES

- Entre las diferentes cáscaras de huevo recuperadas de la formación El Gallo (Campaniano), Baja California, diez fueron asignadas a dinosaurios, una a cocodrilo y otra a geco. Las cáscaras de huevo de dinosaurios corresponden a ornitópodos (*Spheroolithus*), posiblemente hadrosaurios y es el más abundante en todos los sitios dentro de la formación El Gallo. El resto de las cáscaras de dinosaurios pertenecen a terópodos. Los ootaxones *Prismatoolithus* y *Continuoolithus* fueron asociados con el registro de troodontidae y oviratosaurodae, respectivamente. Los nuevos hallazgos de las cáscaras de terópodos y de aves enantheornites son evidencia de la diversidad de terópodos de pequeño tamaño en Baja California.
- Las cáscaras de cocodrilo se pueden correlacionar con los registros de *Leydysuchus* y *Brachychampsa*. Mientras que las cáscaras de geco indican la posible existencia de este lepidosaurio en el Campaniano de Baja California.
- La presencia de Mn y Fe en las cáscaras spheroolitidas sugieren una posible alteración diagenética, sobre todo en las cáscaras del nido de Lambeosaurino que perdieron su microestructura primaria. Pero a pesar de esto, la composición isotópica diferente entre las cáscaras y los nódulos de carbonato señalan que los valores isotópicos de las cáscaras no fueron modificados significativamente.
- La composición de isótopos estables de las cáscaras provenientes de las tres localidades es congruente con los valores de esmalte y dentina de los dientes de hadrosaurios de otros sitios de la formación El Gallo.
- La reconstrucción de plantas C3 con δ¹³C de -27‰ a -29‰ sugieren condiciones húmedas con una posible precipitación de > 1,100mm/año. Los valores de δ¹⁸O de las cáscaras de huevo concuerdan con el gradiente latitudinal de δ¹⁸O propuesta por Fricke *et al.* (2008, 2009)
- Basado en la comparación entre el δ¹⁸O del agua ingerida y agua meteórica, se infirió temperaturas cálidas y condiciones de evaporación en Baja California durante el Campaniano. Temperaturas atmosféricas entre 15.5-34.5 °C con un promedio de 21 °C, fueron similares a la temperatura media anual estimada por Amion *et al.* (2004) para la paleo-latitud de la formación El Gallo.

- Todos los registros osteológicos de perinatales corresponden a hadrosaurios y los presentes en el nido se asignaron al lambeosaurino *Magnapaulia laticaudus* con base a las características presentes principalmente en el maxilar.
- La mayoría de los cambios morfológicos que sufre *M. laticaudus* durante el crecimiento (la ontogenia) son congruentes con los reportados en otros hadrosaurios perinatales como *Maiasaura peeblesorum* (Prieto-Márquez y Guenther, 2018) e *Hypacrosaurus stebingeri* (Horner y Currie, 1994). Sin embargo, también se observa que la forma en que varían estos cambios no es constante dentro de los hadrosaurios.
- Como en otros perinatales, un número de caracteres filogenéticamente informativos de la maxila, dentario, dientes, como también de la escápula y el fémur, son invariables durante la ontogenia de *M. laticaudus*. Demostrando su utilidad para la inferencia filogenética en hadrosaurios.

VIII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Bell, P.R. 2011. Cranial osteology and ontogeny of *Saurolophus angustirostris* from the Late Cretaceous of Mongolia with comments on *Saurolophus osborni* from Canada. *Acta Palaeontologica Polonica 56 (4):* 703-722
- Campione, N.E. y Evans, D.C. 2011. Cranial growth and variation in *Edmontosaurus* (Dinosauria: Hadrosauridae): Implications for Latest Cretaceous megaherbivore diversity in North America. *PLoS ONE* 6(9): e25186.
- Chiappe, L. M., Coria, R. A., Dingus, L., Jackson, F., Chinsamy, A. y M. Fox. 1998. Sauropod dinosaur embryos from the Late Cretaceous of Patagonia. *Nature* 396: 258-261.
- Dilkes, D. W. 2001. Appendicular myology of the hadrosaurian dinosaur Maiasaura peeblesorum from the Late Cretaceous (Campanian) of Montana. Transactions of the Royal Society of Edinburg: Earth Sciences 90: 87-125.
- Eagle, R. A., Enriquez, M., Grellet-Tinner, G., Pérez-Huerta, A., Hu, D., Tütken, T., Montanari, S., Loyd, S. J., Ramirez, P., Tripati, A. K., Kohn, W. J., Cerling, T. E. Chiappe, L. M., y J. M. Eiler. 2015. Isotopic ordering in eggshells reflects body temperatures and suggest differing thermophysiology in two Cretaceous dinosaurs. *Nat. Commun* 6:8296.
- Fricke, H., Montellano-Ballesteros, M., Wilson, G. P., Sewall, J. O., Sertich, J. y D. E. Fastovsky. 2015. Looking over the Late Cretaceous cordillera: a comparison of stable isotope records and climate model simulations from Utah and New Mexico with those from Baha California, Mexico. *The Geological Society of America Annual Meeting 47*: 53-6.
- Godefroit, P., Bolotsky, Y.L. y Van Itterbeeck, J. 2004. The lambeosaurine dinosaur *Amurosaurus riabinini*, from the Maastrichtian of Far Eastern Russia. *Acta Palaeontologica Polonica 49 (4)*: 585-618.
- Guenther, M.F. 2009. Influence of sequence heterochrony on hadrosaurid dinosaur postcranial development. *The anatomical Recod* 292: 1427-1441.
- Guenther, M. F. 2014. *Comparative ontogenies (appendicular skeleton) for three hadrosaurid and a basal iguanodontian: divergent developmental pathways in*

Hadrosaurinae and Lambeosaurinae. En: Eberth D. A., Evans, D. C. (eds). Hadrosaurs. Bloomington: Indiana University Press, pp. 398-336.

- Hechenleitner, M., Fiorelli, L. E., Grellet-Tinner, G., Leuzinger, L., Basilici, G., Taborda, J. R. A., De La vega, S. R., y C. A. Bustamante.2016. A new upper Cretaceous titanosaur nesting site from La Rioja (NW Argentina), with implications for titanosaur nesting strategies. *Paleontology*:1-14.
- Horner, J. R. 1982. Evidence of colonial nesting and "site fidelity" among ornithischian dinosaurs. *Nature* 297(5868): 675-676.
- Horner, J. R. 1999. Egg clutches and embryos of two hadrosaurian dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology 19*: 607-611.
- Horner, J. R. y P. J. Currie.1994. Embryonic and neonatal morphology and ontogeny of a new species of Hypacrosaurus (Ornithischia, Lambeosauridae) from Montana and Alberta. En: Carpenter, K., Hirsch, H. F. y J. R. Horner (eds).
 Dinosaur eggs and babies. Cambridge University Press, New York, pp. 312-336.
- Horner, J. R., De Ricqlès, A. y K. Padian.2000. Long bone histology of the hadrosaurid dinosaur *Maiasaura peeblesorum*: growth dynamics and physiology based on an ontogenetical series of skeletal elements. *Journal of Vertebrate Paleontology 20*: 115-129.
- Horner, J. R., De Ricqlès, A. y K. Padian. 2001. Comparative osteohistology of some embryonic and perinatal archosaurs: developmental and behavioral implications for dinosaurs. *Paleobiology* 27: 39-58.
- Horner, J.R., Waischalpe, D.B. y Foster, C.A. 2004. *Hadrosauridae*. En: Wishample, D.B., Dodson, P. y Osmólka, H. (eds). The Dinosauria, second edition. University of California Press, Bekerley, pp. 438-463.
- Liang, X., Wen, S., Yang, D., Zhou, S., y S. Wu. 2009. Dinosaur eggs and dinosaur egg-bearing deposits (Upper Cretaceous) of Henan Province, China: Occurrences, palaeoenvironments, taphonomy and preservation. *Nature Science 19*: 1587-1601.
- Maryanska, T y Osmolka, H. 1981. Cranial anatomy of *Saurolophus angustirostris* with comments on the Asian Hadrosauridae (Dinosauria). *Palaeontologia Polonica* 42: 5-24.

- Nydam, L. R. 1999. Polyglyphanodontinae (Squamata Teiidae) from the Medial and Late Cretaceous: New taxa from Utah, USA and Baja California del Norte, Mexico. En: Gillette, D. D. (ed.) Vertebrate Paleontology in Utah. Miscellaneous Publication 99 Utah Geological Survey, Utah, 303-319.
- Prieto-Márquez, A. 2008. Phylogeny and Historical Biogeography of Hadrosauridae Dinosaurs. PhD dissertation, Florida State University, Tallahasee, Florida, 636 pp.
- Prieto-Márquez, A. 2010. Global phylogeny of Hadrosauridae (Dinosauria: Ornithopoda) using parsimony and Bayesian methods. *Zoological Journal of the Linnean Society 159*: 435-502.
- Prieto-Márquez, A. 2011. Cranial and appendicular ontogeny of *Bactrosaurus johnsoni*, a harosauroid dinosaur from the Late Cretaceous of Northern China. *Palaeontology 54*: 1-20.
- Prieto-Márquez, A. 2014. A juvenile *Edmontosaurus* from the Late Maastrichtian (Cretaceous) of North America: Implications for ontogeny and phylogenetic inference in saurolophine dinosaur. *Cretaceous Research 50*: 282-303.
- Prieto-Márquez, A. y M. F. Guenther.2018. Perinatal specimens of *Maiasaura* from the Upper Cretaceous of Montana (USA): insights into the early ontogeny of saurolophine hadrosaurid dinosaurs. *PeerJ* 6: e4734.
- Prieto-Márquez, A., Joshe, S. y Parker, W.C. 2006. Morphometrics of the hadrosaurid pelvic girdle using a new method of shape analysis. *Journal of Vertebrate Paleontology 26 (supple. 3)*: 112A
- Reisz, R. R., Evans, D. C., Sues, HD. Y D. Scott. 2010. Embryonic skeletal anatomy of the sauropodomorph dinosaur *Massospondylus* from the Lower Jurassic of South Africa. *Journal of Vertebrate Palaeontology 30*: 1653-1665.
- Stanford, R., Weishampel, D. B. y V. B. Deleon. 2011. The first hatchling dinosaur reported from the eastern United States: *Propanoplosaurus marylandicus* (Dinosauria: Ankylosauria) from the Early Cretaceous of Maryland, U.S.A. *Journal of Palaeontology* 85: 916-924.
- Sullivan, R.M., Lucas, S.G., y Jasinski, S.E. 2011. The humerus of a hatchling Lambeosaurine (Dinosauria: Hadrosauridae) referable to cf. *Parasaurolophus tubicens* from the upper Cretaceous Kirtland Formation (De-Na-Zin Member), San

Juan Basin, New Mexico. Fossil Record 3, New Mexico Museum of Natural History and Sciences, Bulletin 53: 472-474.

 Wosik, M., Goodwin, M. B. y D. C. Evans. 2018. A nestling-sized skeleton of *Edmontosaurus* (Ornithischia, Hadrosauridae) from the Hell Creek Formation of Northeastern Montana, U.S.A., with an analysis of ontogenetic limb allometry. *Journal of Vertebrate Palaeontology*: e1398168.

ANEXO I

Veterovata

El sistema de clasificación parataxonómica dedicada al estudio de huevos fósiles fue desarrollado por paleontólogos chinos (Zhao, 1979, 1994), que fue aceptada y empleada por investigadores posteriores (Mikhailov, 1991,1997; Mikhailov *et al.*, 1996; Carpenter, 1999). En 1972, Vialov introdujo el nombre Veterovata (huevo viejo) para referirse al sistema universal de identificación de restos de huevos fósiles (Mikhailov *et al.*, 1996; Carpenter, 1999). La clasificación está basada en la descripción física del huevo, que incluyen macroestructuras, microestructuras y la ultraestructura. Estas características se describen como componentes estructurales de las cáscaras entendiendo su arreglo biocristalino, definiendo el morfotipo estructural y el sistema del poro, los cuales son conservadores entre los grupos zoológicos, permitiendo de esta manera asignar niveles taxonómicos de mayor nivel a los huevos fósiles (Mikhailov, 1991; Mikhailov *et al.*, 1996; Carpenter, 1999).

Se agrega el prefijo griego "oo", que significa "huevo", para distinguir las especies, géneros y familias de huevo: ooespecies, oogéneros y oofamilias, respectivamente. Al igual que utiliza el sufijo griego "-*oolithus*" (huevo de piedra), en los géneros y familias para evitar la confusión con los nombres de animales en catálogos y listas de vertebrados fósiles (Mikhailov *et al.*, 1996; Mikhailov, 1997; Carpenter, 1999). Este sistema de clasificación sigue la metodología y reglas generales del Código Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICNZ) (Mikhailov, 1991; Mikhailov *et al.*, 1996; Carpenter, 1999).

Diferentes caracteres morfológicos se emplean para el establecimiento de las oofamilas, oogéneros y ooespecies (Mikhailov *et al.*, 1996; Mikhailov, 1997; Carpenter, 1999):

• Oofamilias: se distinguen por su morfotipo estructural, sistema del poro, y la ornamentación superficial externa del huevo.

• Oogénero: se basa en la forma del huevo, variación dentro del morfotipo, sistema del poro y ornamentación de la superficie exterior de la cáscara.

• Ooespecies: se diferencian por características cuantitativas como el rango exacto del grosor de la cáscara, tamaño del huevo, patrón externo de los poros y detalles de la ornamentación.

Dentro del nivel de la ooespecie se encuentran ciertas dificultades, debido a que se conoce por estudios en huevos de reptiles y aves modernos que el tamaño y forma del huevo puede variar a cierto punto. Tanto el tamaño como el grosor de la cáscara del huevo fluctúan dentro de la misma puesta o incluso entre puestas de la misma especie. Cabe mencionar que, dentro de las oofamilias, la ornamentación de la superficie externa del huevo varía de la misma manera que el grosor de la cáscara. Por otro lado, la diagénesis puede causar alteraciones en la microestructura y ultraestructura de la cáscara y el desgaste de la superficie externa puede afectar el grosor y los patrones de la ornamentación de la cáscara (Mikhailov *et al.*, 1996).

Literatura citada

- Carpenter, K. 1999. Eggs, Nests, and Baby Dinosaurs: A look at Dinosaur Reproduction. Life of the Past. Indiana University Press, Indiana. 336 pp.
- Mikhailov, K. E. 1991. Classification of fossil eggshells of amniotic vertebrates. *Acta Palaeontologica Polonica 36*: 193-238; pls 21-39.
- Mikhailov, K. E. 1997. Fossil and recent eggshell in amniotic vertebrates: Fine structure, comparative. The Palaeontological Association, London. 80 pp.
- Mikhailov, K. E., Bray, E. S. y K. F. Hirsch. 1996. Parataxonomy of fossil eggs remains (Veterovata): Principles and applications. *Journal of Vertebrate Paleontology 16*: 763-769.
- Zhao, Z. 1979. *The advancement of research on the dinosaurian eggs in China*. En IVPP (Institute of Vertebrate Paleontology, Paleoanthropology) and NGPI (Nanjing Institute of Paleontology) (eds.). Mesozoic and Cenozoic Redbeds in Southern China. Science Press, Beijing, pp. 330-340.
- Zhao, Z. 1994. *Dinosaur eggs in China: On the structure and evolution of eggshells*. En: Carpenter, K., Hirsch, K. F. y J. R. Horner (eds.). Dinosaur Eggs and Babies. Cambridge University Press, New York, pp. 184-203.