



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO**

---

---

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**TIPO DE LOCOMOCIÓN Y HÁBITO ALIMENTICIO  
DEL TEIIDO *Dicotodon bajaensis* DEL CRETÁCICO  
TARDÍO, BAJA CALFORNIA, MÉXICO**

**T E S I S**

**QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:**

**B I O L O G A**

**P R E S E N T A:**

**MARÍA LUISA CHAVARRÍA ARELLANO**

**DIRECTOR DE TESIS:**

**DRA. MARISOL MONTELLANO BALLESTEROS**

**2014**





Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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

1. Datos del alumno  
Chavarría  
Arellano  
María Luisa  
55 28 66 85 52  
Universidad Nacional Autónoma de México  
Facultad de Ciencias  
Biología  
30518450-8
2. Datos del tutor  
Dra.  
Marisol  
Montellano  
Ballesteros
3. Datos del sinodal 1  
Dr.  
Oscar Alberto  
Flores  
Villela
4. Datos del sinodal 2  
M. en C  
David  
Salinas  
Torres
5. Datos de sinodal 3  
Biól.  
Adriana Judith Xóchitl  
González  
Hernández
6. Datos de sinodal 4  
M. en C  
Itzia Eréndira  
Nieto  
López
7. Datos del trabajo escrito  
Tipo de locomoción y hábito alimentico del Teiido *Dicothodon bajaensis* del Cretácico Tardío, Baja California

*“Nuestro registro fósil es imperfecto,  
es como un libro que preserva sólo unas cuantas páginas,  
de estas páginas pocas líneas,  
de las líneas pocas palabras,  
y de éstas pocas letras”*

Charles Darwin

*“Cuando paseamos por sedimentos antiguos,  
buscando y encontrando fósiles,  
hacemos algo más que recoger huesos de otros milenios,  
sea cual sea su importancia.  
También hacemos algo más que  
reconstruir la historia evolutiva de una especie concreta;  
en realidad miramos por una ventana paleontológica  
que da a mundos pretéritos, presenciamos su destino en el tiempo”*

Richard Leakey

## Agradecimientos

Bien dicen que la familia va primero por lo tanto agradezco infinitamente a mis padres, Ma. Luisa Arellano Hernández y a David Chavarría Ascencio, por el ejemplo de continuar siempre hasta el final, por lo consejos, enseñanzas y sobre todo la paciencia, los quiero para siempre; y a mi hermana Nancy que me ha dado jalones de orejas, consejos y que en muchas ocasiones fungió como una segunda madre y me ha acompañado en múltiples aventuras.

A Marisela Buendía, simplemente este tiempo no hubiera sido lo mismo sin ti y a Óliver López, por llegar en el momento justo y exacto de mi historia para compartir. Porque ustedes también son mi familia.

A mi queridísima asesora Marisol Montellano, que siempre se dio el tiempo para atender mis inquietudes y guiar el camino adecuado para que este trabajo llegara a buen término, y lo más importante por permitirme parasitar su cubículo para poder trabajar.

Al Dr. Jesús Alvarado Ortega y al M. en C. José Alberto Cruz Silva por sus valiosas observaciones, correcciones y aportaciones al manuscrito.

A los Dres. Marino Aquino Ignacio y María del Carmen Granados Silvestre, de la Facultad de Odontología, UNAM; por su apoyo en la toma de radiografías del material fósil. A las Dras. Silvia Espinosa, de la Facultad de Ciencias, por las imágenes en el microscopio de barrido, a Guillermina González Mancera, del Laboratorio de Mineralogía de la Facultad de Química, UNAM, por recubrir los dientes de *D. bajaensis* en grafito y a Margarita Reyes Salas, responsable de los microscopios de electrónica de barrido del Instituto de Geología, UNAM, por las imágenes en microscopia de barrido.

A los alumnos de la Facultad de Veterinaria que realizaron sus prácticas profesionales en imagenología durante en el semestre 2013-2; por ayudarme en la obtención de Rx.

Al Museo de Zoología Alfonso L. Herrera de la Facultad de Ciencias, a Edmundo y a Walter por brindarme los ejemplares y la información adecuada, sin ustedes me habría perdido entre tantos frascos, y al Dr. Víctor Hugo Reynoso responsable de la Colección Nacional de Anfibios y Reptiles del Instituto de Biología, UNAM, por abrirme sus puertas para la revisión de ejemplares.

A el M. en C. René Hernández Rivera, por sus enseñanzas en la limpieza y preparación del material fósil. A Jerry, al señor Beltrán y a todos aquellos que participaron en la recuperación y recolección del material fósil, ya fuera en trabajo de campo o en el laboratorio.

A todos los que convivieron espacio-temporalmente conmigo en el Laboratorio de Paleontología de Vertebrados del Instituto de Geología, UNAM.

A todos mis sinodales Dr. Óscar Flores, M. en C. David Salinas, Biól Adriana González y a la M. en C. Itzia Nieto, por tomarse el tiempo para aportar y revisar mi trabajo.

El material fósil fue recolectado y preparado con el apoyo de los proyectos: "Exploring the stratigraphy and systematics of the Late Cretaceous vertebrate faunas from Baja California, México" financiado por UC-MEXUS 2004-2006; IN104506-2, "Paleontología y estratigrafía del Cretácico Tardío del área de El Rosario, Baja California, México" (2006-2007); IN 111209, "Microvertebrados cretácicos de El Rosario, Baja California, México" (2009-2010); IN 100913, "Microvertebrados de la formación El Gallo (Cretácico tardío, Campaniano) Baja California, México" (2013-2015).

**El que persevera alcanza...**

## Índice

RESUMEN .....	1
1. INTRODUCCIÓN.....	2
1.1 Morfología comparada.....	6
1.2 Locomoción .....	7
1.3 Hábitos alimenticios.....	8
OBJETIVO .....	12
Objetivos particulares .....	12
2. ÁREA DE ESTUDIO.....	13
3. MATERIAL Y MÉTODOS.....	15
3.1. Prospección y recolecta. ....	15
3.2. Preparación del material .....	15
3.3 Abreviaturas institucionales .....	15
3.4. Locomoción .....	16
3.4.1. Método estadístico.....	17
3.5. Hábito alimenticio.....	18
4. RESULTADOS.....	20
4.1. Material recolectado .....	20
4.2. Locomoción .....	28
4.3. Hábito alimenticio.....	30
Herbivoría.....	33
Insectivoría.....	34
Malacófagos.....	35
Omnívora.....	36
5. DISCUSIÓN.....	40
5.1. Locomoción .....	40
5.2. Hábito alimenticio.....	42
6. CONCLUSIONES .....	44
ANEXO I.....	47
REFERENCIAS.....	48





## RESUMEN

El grupo de los squamata fue común y abundante en las faunas cretácicas tardías de Norte América y Asia, en especial, los miembros de la subfamilia Polyglyphanodontinae, que habitaron Norte América y Mongolia. *Dicothodon bajaensis* fue descrito con base en dientes aislados y recolectado en la formación El Gallo, Baja California. En prospecciones recientes se ha recuperado material craneal, mandibular y postcraneal, permitiendo caracterizar su anatomía. El objetivo de este trabajo es determinar el tipo de locomoción y hábito alimenticio de *D. bajaensis*, al compararlo con squamata recientes. Se evaluó si existía un patrón en las proporciones óseas de las extremidades posteriores en seis especies arborícolas recientes y nueve terrestres recientes. No se observó ningún patrón que discriminara el tipo de locomoción de estas formas, sin embargo, se observaron diferencias en estructuras que infortunadamente no se conservan en los fósiles como: tipo de escamas, tamaño y forma de las garras así como el tamaño y forma de la cola. Se infiere que a lo largo de la historia evolutiva de los squamata se han conservado las proporciones óseas de las extremidades posteriores, sin importar el tipo de locomoción.

Se compararon los restos dentales de *D. bajaensis* con 14 squamata recientes con distintos hábitos alimenticios (herbívoros, insectívoros/carnívoros y malacófagos). Se tomaron en cuenta los siguientes caracteres dentales: forma y tamaño de los dientes, posición de las cúspides accesorias y desgaste dental. Se propone que *D. bajaensis* tenía una dieta durófaga (sugerido por la expansión de los dientes posteriores y la forma de las cúspides); la ausencia de desgaste en la plataforma dental es muy similar a las especies insectívoras recientes. *D. bajaensis* es diferente a las demás especies del género que se consideran de hábitos herbívoros. Este trabajo da luz sobre la diversidad en las adaptaciones dentales y de los hábitos alimenticios en los squamata cretácicos.

Palabras clave: **locomoción, dentición, squamata, Cretácico, hábitos alimenticios.**

## 1. INTRODUCCIÓN

Dentro de los Diapsida, el Orden Squamata ha tenido un gran éxito evolutivo, actualmente se han descrito alrededor de 5,851 especies recientes (Flores-Villela y García-Vázquez, 2014). Este grupo se distribuye en todos los continentes, exceptuando la Antártica; es muy diverso pues incluye a todos los reptiles llamados lagartos sin extremidades, a las serpientes, anfisbénidos y dibámidos; este Orden no es monofilético (Flores-Villela y García-Vázquez, 2014; Gauthier *et al.*, 2012; Mulcahy *et al.*, 2012; Pyron *et al.*, 2013; Townsend *et al.*, 2004). El término squamata se usa informalmente para hacer referencia a cualquier miembro del grupo exceptuando a las serpientes y a los anfisbénidos.

Los squamata se han especializado en diferentes formas de vida, excavadores (anfisbénidos); planeadores (representados actualmente por el género *Draco* y el género extinto *Kuehneosaurus* del Triásico Tardío); corredores bipedales (*Basiliscus* y *Tijubina ponteii* del Cretácico Temprano); arborícolas (*Anolis*); trepadores (camaleónidos y el género extinto *Meyasaurus* del Cretácico Temprano) y depredadores activos (*Varanus*). También ocupan ambientes marinos (serpientes marinas, y en el pasado se modificaron para vivir en el ambiente acuático representado por los mosasaurios) (Bonfim-Júnior. y Rocha-Barbosa, 2006; Carroll, 1988; Evans y Barbadillo, 1998; Evans y Jones, 2010; Pianka y Vitt, 2006; Pough *et al.*, 1998).

En el registro fósil se distinguen dos grandes radiaciones de squamata, la primera aconteció entre el Triásico Tardío y el Jurásico medio, y la segunda durante el Cretácico medio. En esta última radiación aparecen los primeros registros de las familias recientes de los squamata (Evans y Jones, 2010).

Durante el Campaniano-Maastrichtiano (Cretácico Tardío ~ 84-75Ma), aparecen en el registro fósil los representantes más antiguos de las familias de Squamata recientes (Anguidae, Cordylidae, Gekkonidae, Helodermatidae,

Iguanidae, Scincidae, Teiidae, Xantusiidae y Varanidae), por lo que este periodo es importante en la evolución de los este taxón (Alifanov, 2000; Nydam, 1999; Nydam, 2000; Nydam y Voci, 2007; Nydam, 2013; Pianka y Vitt, 2006).

En Norte América, el registro fósil de squamata es muy diverso incluye scincomorfos, anguimorfos y posiblemente algún iguánido (Nydam *et al.*, 2010; Nydam, 2013). El registro fósil de estos taxones consiste principalmente en mandíbulas, dientes aislados y vértebras, lo que dificulta su identificación. En casos muy raros se han recuperado esqueletos completos como el del teiido *Polyglyphanodon sternbergi* del Cretácico Tardío (Maastrichtiano) recolectado en Utah (Nydam, 1999; Nydam *et al.*, 2005).

La familia Teiidae, incluye 20 géneros de los cuales la mitad se encuentran extintos. La distribución de los géneros recientes se restringe a América del Sur y América Central, sin embargo, los géneros *Aspidoscelis* y *Ameiva* alcanzan una distribución hasta Norte América (Brizuela y Albino, 2009; Gao y Fox, 1991; Pianka y Vitt, 2006). El registro fósil de esta familia se encuentra muy fragmentado, Gao y Fox (1991) y Krause (1985) sugieren que la familia se originó en Norte América y se dispersó durante el Cretácico Temprano, teniendo una gran radiación en Norte América y en Asia Central durante el Cretácico Tardío.

Dentro de la familia Teiidae, se reconoce la subfamilia Polyglyphanodontinae la cual fue establecida por Gilmore (1940), y se considera el grupo más primitivo de teiidos; el cual incluye taxones del Cretácico Tardío de Norte América y Mongolia. La mayoría de los caracteres diagnósticos de los polyglyfanodontes de Norte América son mandibulares y dentales; ya que son los únicos elementos esqueléticos que se recuperan (Nydam, 1999; Nydam *et al.*, 2007, Nydam y Voci, 2007; Nydam *et al.*, 2010). Los miembros de esta subfamilia están caracterizados por presentar dientes en forma de cincel, multicúspides y en orientación transversal, a diferencia de las especies de Mongolia que presentan una mayor diversidad dental (Nydam, 1999 y 2000). La relación de esta subfamilia

con los teiididos modernos no se ha resuelto por completo ya que desaparecen a finales de Cretácico (Denton y O'Neill, 1995; Gao y Fox, 1991).

Gilmore en los años 40's realizó los primeros estudios de los miembros pertenecientes a los polyglyfanodontinos de Norte América, describió y reconoció los siguientes géneros y especies: *Polyglyphanodon sternbergi*, *Paraglyphanodon utahensis* y *Paraglyphanodon gazini* descritos para el Maastrichtiano de Utah. Gilmore (1942) propuso que la familia Polyglyphanodontidae está relacionada con los iguánidos. Años más tarde Hoffstetter (1955) y Estes (1969) argumentaron que los géneros *Polyglyphanodon* y *Paraglyphanodon* se encuentran más relacionados con los Teiididos. Sulimski (1975) transfirió la familia Polyglyphanodontidae a Scincomorpha y también incluyó a los géneros *Macrocephalosaurus* y *Darchansaurus* de Mongolia dentro de esta familia.

El registro fósil de la familia Polyglyphanodontinae en Norte América incluye localidades en Coahuila y Baja California en México; Utah, New Jersey, Texas y Montana en U.S.A. y abarca desde el Cretácico medio al Cretácico Tardío. Por otra parte en Mongolia las formas de polyglyfanodontinos se encuentran restringidas al Cretácico Tardío (Nydham, 2000).

Durante los años 1970 y 1973 personal del Museo de Historia Natural del Condado de Los Ángeles, California (LACM, por sus siglas en inglés) en un proyecto de investigación sobre el Terciario Temprano y el Cretácico Tardío, recolectaron fragmentos de mandíbulas y de extremidades de *D. bajaensis*, en sedimentos de la formación El Gallo, en Baja California, México. Estes (1969) asignó este material al género *Paraglyphanodon* y en 1983 lo asoció a *Polyglyphanodon sternbergi*; más tarde Nydam (1999) determinó que era una nueva especie debido a las diferencias en la dentición y la nombró *P. bajaensis*. Nydam, *et al.* (2007) realizaron una revisión de este ejemplar y lo reasignaron al género *Dicothodon*.

El holotipo de *Dicothodon bajaensis* se encuentra depositado en la Colección Nacional de Paleontología María del Carmen Perrilliat, del Instituto de Geología, UNAM (IGM) y comprende un diente molariforme posterior (IGM 6965) (Figura 1.1. 4-6). Como parte del hipodigma está un fragmento del dentario derecho con dos dientes posteriores y la base de un tercer diente roto (IGM 6963, Figura 1.1. 7-8); diente molariforme posterior (IGM 6964, Figura 1.1. 1-3) y el diente molariforme más posterior (IGM 6966, Figura 1.1. 9-13). Todos recolectados en sedimentos de la formación El Gallo de edad campaniana.

Nydam (1999) propuso la siguiente diagnosis para *D. bajaensis* basada en el escaso material dental. Dientes posteriores molariformes en forma de cincel, en vista oclusal son ovoides, expandidos labiolingualmente y comprimidos anteroposteriormente, los dientes están orientados transversalmente, presentan cuchillas centrales en forma de V, dientes bicúspidos que corresponden a la cúspide labial y a la lingual, ambas del mismo tamaño (Figura 1.1) (Nydam, 1999; Nydam *et al.*, 2007).

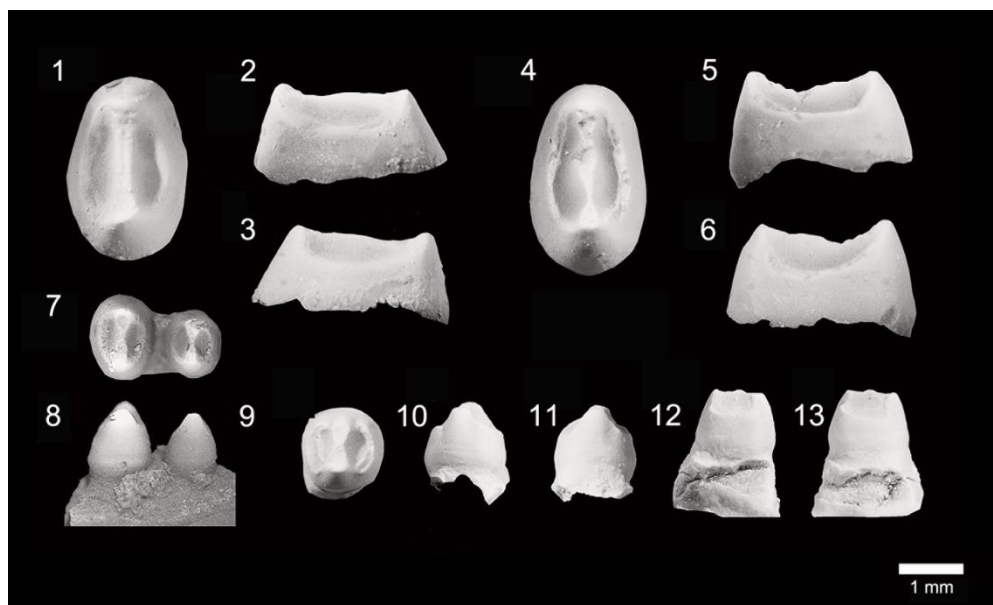


Figura 1.1. Especímenes de *D. bajaensis*. 1, 2, 3, vistas oclusal, distal y mesial de IGM 6964; 4, 5, 6 vistas oclusal, distal y mesial de IGM 6965; 7, 8, vistas oclusal y lingual de IGM 6963; 9, 10, 11, 12 y 13, vistas oclusal, labial, lingual, mesial y distal de IGM 6966 (Tomado y modificado de Nydam *et al.*, 2007).

## 1.1 Morfología comparada

La morfología de cada especie está adaptada a su ambiente, como resultado de la selección natural operando sobre el fenotipo. Por eso el estudio de la morfología brinda información sobre el hábitat en el que viven las especies y permite hacer aproximaciones acerca de los hábitos de vida (locomoción, tipo de alimentación, obtención de alimento, etc.) (McCoy y Fox, 1996).

Con los estudios de morfología comparada se integran datos espaciales y temporales para entender la biología de los organismos, ya sea recientes o del registro fósil; puesto que el ambiente es un fuerte indicador de las respuestas adaptativas y la extinción. También permite entender las variaciones que ha tenido la fauna a través del tiempo geológico. Los fósiles brindan información sobre las fluctuaciones y variaciones de los ecosistemas, para comprender de una mejor manera cómo y dónde se originó la variabilidad natural y las consecuencias en los organismos, poblaciones, comunidades y ecosistemas (Lawing *et al.*, 2012; Louys, 2012).

Los estudios de la integración fenotípica en paleontología resuelven preguntas de cómo se han desarrollado los cambios de los hábitos de vida (transición de las extremidades, origen del vuelo, tipo de alimentación, etc.) a través de la historia evolutiva de los vertebrados (Maxwell y Dececchi, 2013).

## 1.2 Locomoción

El sistema locomotor y la locomoción de los squamata, es la combinación de la morfología, la estructura de sus apéndices corporales y el comportamiento, dando como resultado la gran variedad de formas corporales, relaciones ecológicas, tendencias de reducción de extremidades, uso del bipedalismo con mayor frecuencia y otros tipos de locomoción más especializada. La locomoción juega un papel muy importante en los squamata, principalmente en la alimentación, la reproducción y para escapar de depredadores, la forma de andar de los squamata depende directamente de la morfología y estructura de sus apéndices corporales (Aerts *et al.*, 2000; Kohlsdorf y Navas, 2012; Losos, 1990; Maladen *et al.*, 2009; Melville *et al.*, 2006; Pianka y Vitt, 2006; Rusell y Bauer, 2008; Van Berkum *et al.*, 1989). La variación morfológica puede indicar adaptaciones a diferentes estilos de vida (Farley y Ko, 1997; Garland y Losos, 1994).

Las principales variaciones morfológicas relacionadas a la locomoción en los squamata recientes, se han asociado a la variación de la forma corporal y en la proporción de las extremidades respecto a la longitud hocico cloaca y en los dígitos (Garland y Losos, 1994; Kohlsdorf y Navas, 2012; Losos, 1990; Tulli *et al.*, 2009; Van Damme *et al.*, 1998; Vanhooydonck y Van Damme, 1999). Sin embargo, los efectos de la variación en la longitud de las extremidades de acuerdo a los diferentes hábitats no han sido investigados (Garland y Losos, 1994).

En squamata fósiles se han realizado muy pocos estudios sobre el tipo de locomoción, puesto que los elementos que se recuperan generalmente son dentales. Bonfim-Júnior y Rocha-Barbosa (2006) determinaron el tipo de locomoción del saurio *Tijubina ponteii* del Cretácico Temprano, como bípedo; con base en comparaciones con *Liolaemus lutzae*, squamata actual que se distribuye en Brasil; ya que comparte varias características y numerosas similitudes morfológicas, como el cuerpo pequeño, esqueleto apendicular bien desarrollado,

cola grande, miembros anteriores más cortos que los posteriores y garras alargadas. Evans y Barbadillo (1998) determinaron el hábito de vida del saurio fósil *Scandensia ciervensis* del Cretácico Temprano como una especie trepadora, debido a la gran similitud de la longitud de las extremidades posteriores, la longitud de las penúltimas falanges y la forma de las vértebras y costillas con gekkos recientes. Ji y Ji (2004) determinaron que el hábito de vida del squamata mesozoico *Dalinghosaurus longiditus*, era principalmente terrestre, debido al número de vértebras presacrales y las características del pubis y la tibia.

### **1.3 Hábitos alimenticios**

Aproximadamente la mitad de los squamata recientes ingiere algún tipo de materia vegetal. De las 5,851 especies recientes, sólo 90 se consideran herbívoras estrictas y muy pocas especies son carnívoras; al resto se les ha catalogado como especies omnívoras o insectívoras, comparando con las formas mesozoicas donde la mayoría de las especies eran herbívoras. De acuerdo a sus hábitos alimenticios, los squamata se clasifican como: insectívoros/ carnívoros, omnívoros o herbívoros (King, 1996; Pough, 1973).

La morfología dental está fuertemente influenciada por factores selectivos que operan a través de la dieta del animal, proporcionando información sobre los hábitos que se ven reflejados en el patrón de las cúspides y en el desgaste dental. Esta evidencia indirecta se puede observar en la dentición de las formas recientes (Hotton, 1955; Presch, 1974).

La gran mayoría de los teiidos presentan dientes columnares simples, las coronas pueden ser monocúspidas o con al menos dos o tres cúspides accesorias, o una estructura molariforme que puede ser planar (Figura 1.2) (Estes y Williams, 1984).



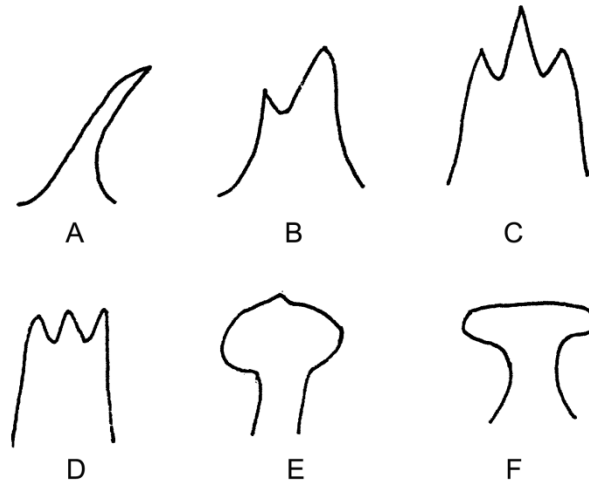


Figura 1. 2. Tipos dentales en teiidos. A. Monocúspido. B. Bicúspido. C. Tricúspido. D. Tricúspido molariforme. E. Molariforme intermedio y F. Molariforme (Tomado y modificado de Presch, 1974).

En reptiles se reconocen tres formas básicas de implantación dental: tecodonta (Figura 1.3A), el diente tiene una pequeña raíz cónica que se encuentra anclada al hueso por un socket y está fijado por medio de tejido no calcificado; acrodonta (Figura 1.3B), los dientes se encuentran fusionados a la superficie dorsal de la mandíbula y pleurodonta (Figura 1. 3C), los dientes no presentan raíz y se encuentran anquilosados en el lado interno de la mandíbula. La mayoría de los teiidos recientes presentan implantación subpleurodonta o subacrodonta (Figura 1.3D) (el diente se encuentra fusionado a la superficie interna de la mandíbula en un socket incompleto) (Edmund, 1969; King, 1996; Lillywhite, 2008; Presch, 1974).

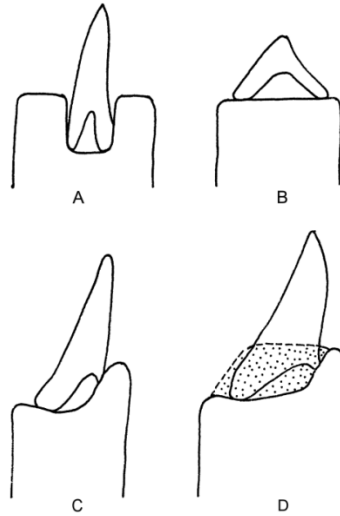


Figura 1.3. Tipos de implantación. A. Tecodonta, B. Acrodonta, C. Pleurodonta y D. Subpleurodonta (Tomado y modificado de Presch, 1974).

El recambio dental en la mayoría de los reptiles es constante y se le conoce como polifiodontia. El remplazo dental no es un resultado directo del uso, se relaciona con el proceso de crecimiento general del organismo y los dientes erupcionan de forma progresiva. El recambio dental juega un papel muy importante en los diferentes mecanismos de alimentación, se han desarrollado diferentes estrategias para asegurar que las denticiones sean totalmente funcionales (Berkovitz, 2000; Edmund, 1969; Miles y Althoff, 1990).

El estudio de la dentición en los squamata es escaso, debido a que se cree que no existe una especialización en la alimentación y a la mayoría de las especies recientes se les ha asignado arbitrariamente como omnívoras o insectívoras (Metzger y Herrel, 2005). Los estudios de dentición en squamata fósiles son de carácter descriptivo, con la finalidad de clasificarlos en los grupos recientes.

Actualmente se cuenta con muy pocos trabajos que correlacionen la forma dental y la dieta; Lönnberg (1903) realizó un estudio detallado de la morfología dental en varánidos, observó que las especies malacófagas desarrollan dientes posteriores molariformes que incrementan su facultad de triturar conchas de

moluscos terrestres (Figura 4.16). Hotton (1955) estudió la gran variedad de formas dentales en iguánidos, y observó que la altura de las cúspides es muy variable, por lo que este no es un carácter indicativo para el tipo de alimentación; que no existen diferencias sexuales respecto a los dientes y que las especies herbívoras poseen principalmente dientes esbeltos con un alto grado de compresión lateral y son aserrados (Figura 4.14), éstos actúan como tijeras para cortar las hojas. Nydam *et al.* (2000) analizaron la dentición del fósil *Peneteius aquilonius* del Maastrichtiano de Montana, determinando que se trata de un squamata insectívoro, por la similitud dental con las especies del género *Teius* (descritos como insectívoros) y por la oclusión interdigitada que favorece la maceración de exoesqueletos de insectos.

En especies recientes y fósiles se ha observado un alargamiento molariforme en la serie dental posterior, esta adaptación se ha correlacionado con hábitos durófagos en diferentes familias de squamata fósiles y recientes, donde se incluye a los varánidos, teiidos, scíncidos, lacértidos e iguánidos (Estes y Williams, 1984; Pregill, 1984).

Los taxones recientes de la familia Teiidae, presentan una gran diversidad de formas dentales. Esta diversidad fue mayor durante el Cretácico (Nydam, 2000), aunque nunca se ha estudiado a detalle la dentición de los géneros de esta familia; la orientación transversal de los dientes es rara en los squamata y hasta el momento sólo se ha registrado en especies recientes de los géneros *Teius* y *Dicrodon* (Brizuela y Albino, 2009; Nydam, 1999).

Por la gran variación presente en los dientes molares de diferentes géneros de teiidos, se sospecha que hay una mayor especialización en la dieta de lo que se cree (Sokol, 1967). De acuerdo a Evans y Manabe (2008) y Nydam (2000) las especies el género *Dicothodon* son herbívoras, basándose en la orientación transversal de los dientes posteriores e infieren que poseían hocicos cortos y esqueletos largos.

Como parte de los proyectos de investigación realizados en la formación El Gallo, Baja California, que se iniciaron desde el año 2004, se recuperaron restos de *Dicothodon bajaensis* (Montellano-Ballesteros *et al.*, 2005 y 2008). Debido a la abundancia de los elementos dentales y postcraneales que se han recuperado de este taxón, se decidió realizar un estudio de carácter paleobiológico para determinar el tipo de locomoción y el hábito alimenticio de esta especie fósil.

## **OBJETIVO**

Determinar el tipo de locomoción y hábito alimenticio de *Dicothodon bajaensis* a partir de los elementos postcraneales y mandibulares, con base en los principios del actualismo biológico y anatomía comparada.

### **Objetivos particulares**

- Comparar las proporciones óseas de las extremidades posteriores de squamata recientes arbóreos y terrestres con *D. bajaensis* y determinar su forma de locomoción.
- Describir las ramas mandibulares y la dentición de *D. bajaensis* para comparar las estructuras dentales (tipo de oclusión, número de cúspides, molariformidad y orientación dental) con squamata recientes con diferentes tipos de alimentación y determinar su hábito alimenticio

## 2. ÁREA DE ESTUDIO

La formación El Gallo (Figura 2.1) aflora a 7.5 km al oeste de El Rosario de Arriba. Fue definida originalmente por Kilmer (1963), sin embargo, conserva su condición informal ya que nunca fue descrita formalmente en una publicación como lo marca el Código de Nomenclatura Estratigráfica. Fulford y Busby (1993) dividieron esta formación en cuatro sucesiones litológicas e interpretaron una secuencia retrogradacional de depositación de un sistema fluvial trenzado a un sistema fluvial sinuoso y finalmente a un subambiente de mareas seguido por una transgresión marina. Esta formación tiene entre 500 y 1300 metros de espesor, ubicado a lo largo de la costa occidental de Baja California, México. La litología está caracterizada por intercalaciones de limolitas grises y areniscas masivas de color pardo (Figura 2.2). Se subdivide en tres miembros: “El Disecado”, “La Escarpa”, y “El Castillo”. La subyace la Formación La Bocana Roja (no marina) y la cubre la Formación El Rosario (marina).

Renne *et al.* (1991) obtuvieron edades radiométricas de capas de cenizas por medio del método  $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ ,  $74.87 \pm 0.05$  a  $73.59 \pm 0.09$  Ma lo que corresponde al Campaniano. Es la mayor exposición de rocas cretácicas no marinas en el Pacífico (Busby, 2004; Fulford y Busby, 1993; Morris, 1974 y 1976; Peacock *et al.*, 2014; Renne *et al.*, 1991).

Los vertebrados fósiles que se han recuperado de esta formación, provienen principalmente del miembro “El Disecado”. Schile (1974) sugiere para este miembro un ambiente estuarino, es decir un área de transición de aguas continentales y marinas.

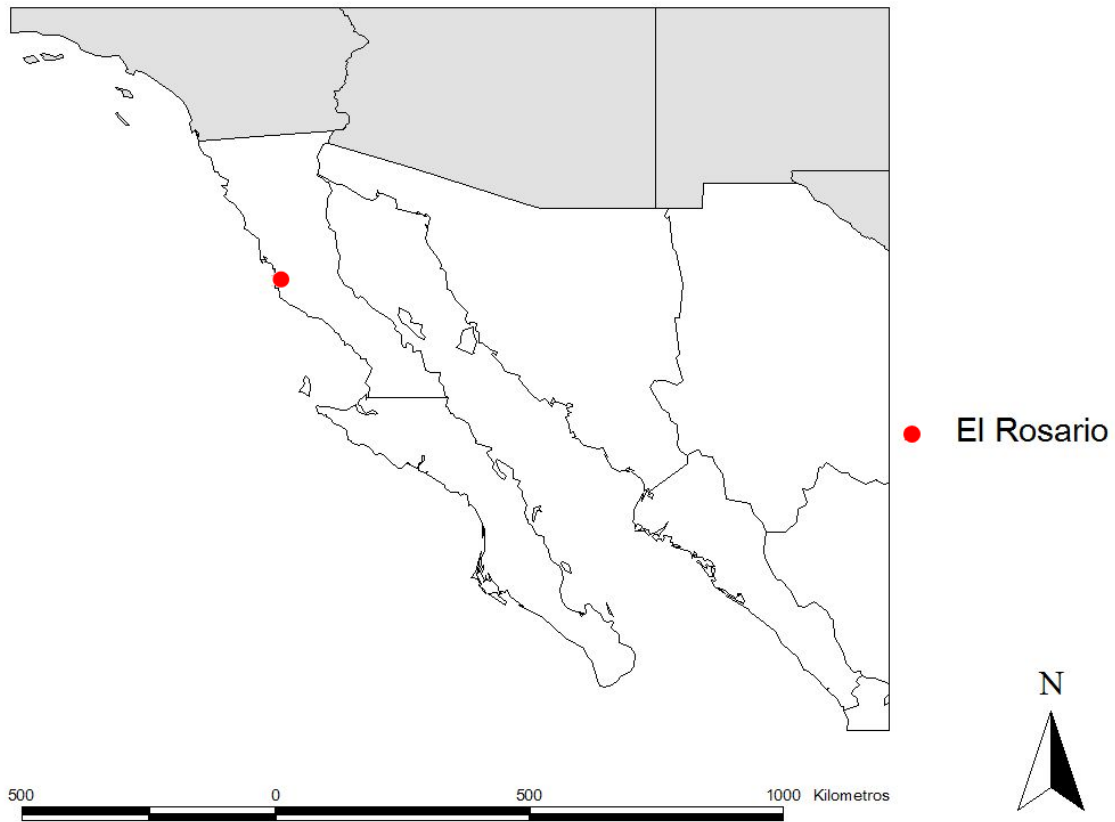


Figura 2.1. Ubicación geográfica de El Rosario, Baja California.



Figura 2.2. Formación El Gallo, se observan las intercalaciones de areniscas masivas con limolitas.

### **3. MATERIAL Y MÉTODOS**

#### **3.1. Prospección y recolecta.**

El material fósil fue recolectado en diferentes temporadas de campo comprendidas del 2004 al 2013, en El Rosario Baja California, México. La recolección consistió en caminatas a lo largo de la zona, en las que se recuperó el material fósil que se encontraba sobre el sedimento, fue envuelto en papel sanitario y colocado en frascos de plástico, y en ocasiones se realizaron férulas de yeso. También se recuperó material mediante el tamizado de sedimento; se transportó al Laboratorio de Paleontología del Instituto de Geología UNAM. El material fue debidamente etiquetado y georreferenciado.

#### **3.2. Preparación del material**

La limpieza del material fósil se llevó a cabo de forma mecánica bajo microscopio estereoscópico Olympus SZ61, con ayuda de herramientas como el air-scribe, agujas de disección, alfileres entomológicos y pinceles. Cuando la matriz contenedora era muy dura, se remojó el bloque en agua, se lavó y tamizó el sedimento resultante; posteriormente se separaron los elementos óseos bajo el microscopio estereoscópico. Para la consolidación del material fósil se empleó acetato de celulosa y para su restauración cianoacrilato.

La identificación del material fósil recuperado se realizó mediante literatura especializada (Romer, 1956 y Nydam, 1999, 2007).

#### **3.3 Abreviaturas institucionales**

CNAR-IBH, Colección Nacional de Anfibios y Reptiles, del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.

MZFC, Museo de Zoología Alfonso L. Herrera de la Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

### 3.4. Locomoción

Se calcularon las proporciones óseas de las extremidades posteriores de 14 especies de squamata recientes con diferentes tipos de locomoción (de acuerdo a la literatura). Se agruparon en dos clases: arbóreas como *Sceloporus occidentalis* (MZFC 06575 y 06576), *Abronia mixteca* (MZFC 12922), *Urosaurus bicarinatus* (MZFC 00951,004864, 01928), *Iguana iguana* (MZFC 01844), *Sceoloporus horridus* (MZFC 19720, 18277, 14260) y *Laemanctus longipes* (MZFC 18903). Terrestres como *Barisia imbricata* (MZFC 11655, 11608 y 12411), *Scincella silvicola* (MZFC 23072, 22740, 24605), *Ameiva undulata* (MZFC 02268), *Gerrhonotus liocephalus* (MZFC 26158, 24439, 26709), *Sauromalus ater* (MZFC 03698,03699, 03544), *Aspidoscelis tigris* (MZFC 04097), *Aspidoscelis sexlineata* (MZFC 11180, 11186, 11179), *Phrynosoma coronatum* (MZFC 20348) y *Lepidophyma tuxtlae* (MZFC 10630). Con base en la literatura (Gilmore, 1942) se tomaron las medidas del fósil *Polyglyphanodon sternbergi*.

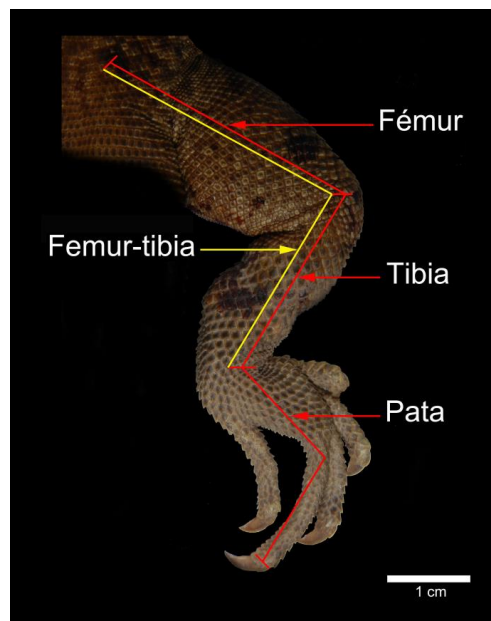


Figura 3.1. La medida del fémur se tomó desde la línea media del vientre hasta la rodilla, la tibia se midió a partir de la rodilla hasta la base del quinto dígito, la pata y la longitud total del cuarto dígito. De acuerdo a Boninne y Garland (1999).



### 3.4.1. Método estadístico

Las medidas que se emplearon son: longitud del fémur, longitud de la tibia-fíbula y la longitud total de la pata (Figura 3.1; Anexo I), fueron tomadas con vernier. Se obtuvieron las proporciones (para reducir el error de tamaño corporal): fémur vs tibia-fíbula, fémur vs. pata, tibia-fíbula vs. pata y pata vs. fémur/ tibia-fíbula (Tabla 1) (Figura 5.1). Con estos resultados se obtuvo la *media armónica*  $= \frac{n}{\sum \frac{1}{x_i}}$  (Zar, 2010); y en R 2.15.2 se generó un diagrama de caja para observar la distribución de los valores (Figura 6.9).

Para determinar si existían diferencias significativas entre las especies arbóreas y terrestres, se realizó una prueba U Mann-Whitney para dos muestras independientes  $U = n_1 n_2 + \frac{n_1(n_1+1)}{2} - R_1$  (Zar, 2010) en el programa Past. Teniendo en cuenta el siguiente criterio, para todo valor de probabilidad menor o igual que  $\alpha$ : 0.05 se rechaza  $H_0$  y para todo valor de probabilidad mayor que  $\alpha$ : 0.05 se acepta  $H_0$ .

Hipótesis biológicas.

$H_0$ : No existen diferencias entre las proporciones óseas de los squamata terrestres y los arborícolas.

$H_a$ : Hay diferencias significativas entre los squamata terrestres y los arborícolas.

### 3.5. Hábito alimenticio

Para determinar el hábito alimenticio, se realizaron comparaciones dentales (Tabla 3) de 11 especies de squamata recientes y especies fósiles, con diferentes tipos de alimentación (de acuerdo a la literatura): herbívoros *Laemanctus serratus* (IBH 25919), *Sauromalus ater* (CNAR-IBH 21513) y *Lepidophyma favimaculatum* (CNAR-IBH 26081), carnívoros (Xenosauridae CNAR-IBH 25831 y Xantusidae CNAR-IBH 25839), malacófagos Varanidae (CNAR-IBH 25909), *Dracena guianensis* (Amaral, 1950; Dalrymple, 1979) y *Adamisaurus magnidentatus* (Sulmiski, 1972), insectívoros *Aspidoscelis costata* (CNAR-IBH 15683), *A. lineatissima* (CNAR-IBH 25843), *A. gutata* (IBH 25925), *Abronia taeniata* (CNAR-IBH 26007), *Plestiodon brevisrostris* (CNAR-IBH 24265), *Peneteius aquilonius* (Nydam *et al.*, 2000), *Teius* (Brizulea y Albino, 2009). Los caracteres dentales que se compararon fueron: oclusión, número de cúspides accesorias, orientación dental y molariformidad, los dientes posteriores modificados para diferentes tipos de alimentación, principalmente se expanden, tiene en forma de cincel o con una mayor cantidad de cúspides.

Se realizaron estudios radiológicos a las ramas mandibulares de *D. bajaensis* (Figura 4.12), con el aparato X Mind Satelec (Figura 3.2) a una exposición de 70 kv por 0.200 décimas de segundo, sobre una placa de Rx; en la Facultad de Odontología, UNAM; para observar alguna evidencia de recambio dental.

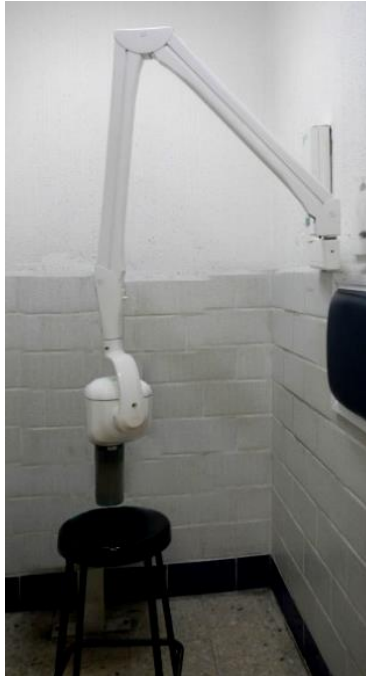


Figura 3.2. X Mind Satelec

Se tomaron imágenes de microscopía electrónica de barrido a dos dientes posteriores aislados, el material fue recubierto con grafito y posteriormente con oro en el laboratorio de Microscopía de Barrido de la Facultad de Ciencias y en el laboratorio de Microscopía Electrónica del Instituto de Geología, UNAM se tomaron fotografías en 23X, 35X, 75Xy 300X.

## 4. RESULTADOS

### 4.1. Material recolectado

El material descrito a continuación se recolectó de diferentes localidades (Figura 4.1) dentro del área de estudio. Se enlista de acuerdo a cada localidad.

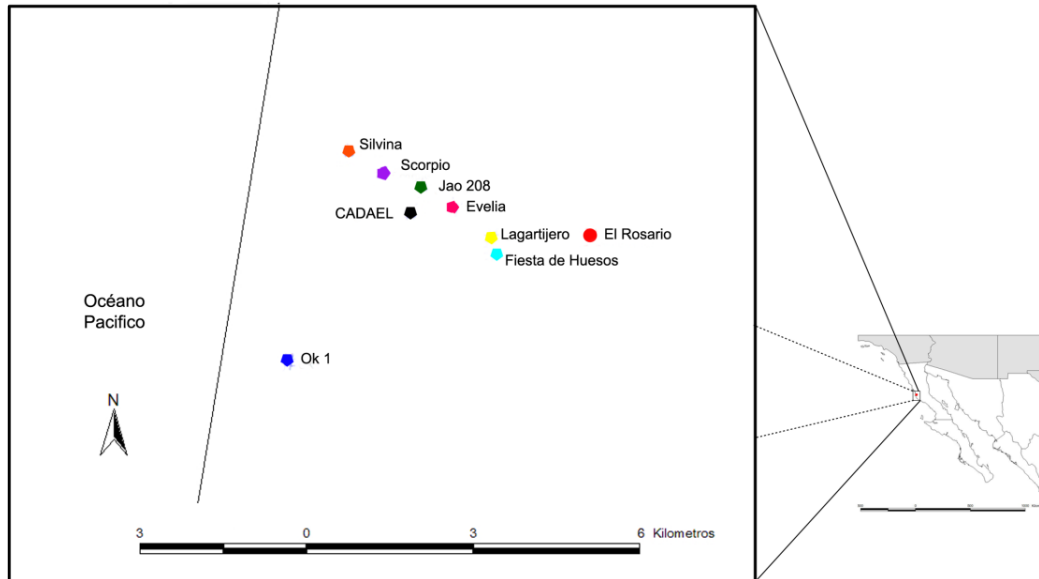


Figura 4.1. Ubicación geográfica de las localidades de donde se recuperó material de *D. bajaensis* en la formación El Gallo.

**Evelia.** En esta localidad se recuperaron elementos craneales y postcraneales todos pertenecientes al mismo individuo. Los elementos craneales son: cuatro dientes anteriores aislados rotos en la cúspide y ocho dientes posteriores, dos fragmentos de maxila, ambos con un diente anterior y ocho posteriores; una premaxila con cuatro dientes cónicos, articulada a un fragmento maxilar derecho con cuatro dientes anteriores un dentario derecho con cuatro dientes inferiores anteriores, uno roto en la base, y ocho dientes inferiores posteriores. Los elementos postcraneales son: seis vértebras cervicales, diez vértebras dorsales (Figura 4.2 C) y dos vértebras sacras articuladas (Figura 4.2 B) y tres vértebras caudales no articuladas, un húmero izquierdo, la parte proximal de la ulna izquierda, un húmero derecho, una ulna derecha y la porción proximal del radio derecho articulados. Fragmentos proximales de la escápula derecha,

fragmento proximal de la escapula izquierda, de la cintura pélvica se recuperó parte del isquion, ilion y pubis del lado izquierdo (Figura 4.1 A) el isquion del lado derecho, fragmento proximal del fémur derecho y fragmentos de falanges.

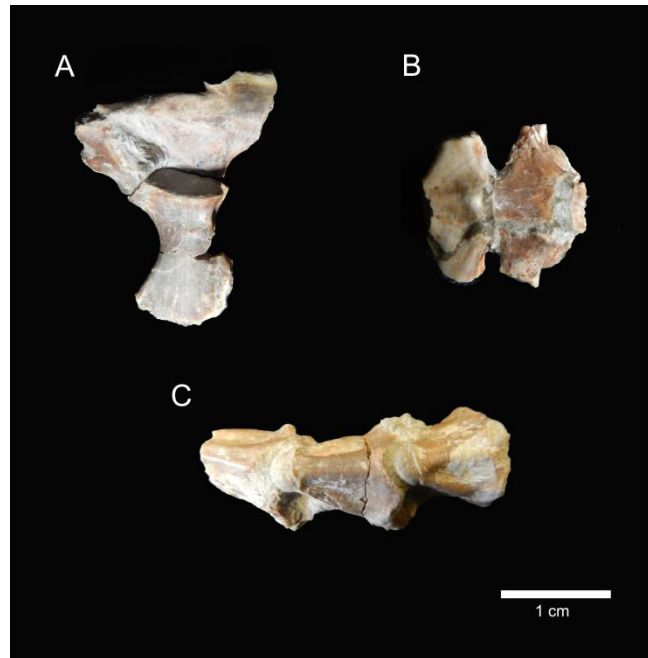


Figura 4.2. A Fragmento de cintura pélvica izquierda. B. Vértebras sacras. C. Vértebras dorsales articuladas. Recuperado de la localidad Evelia

**Scorpio.** En esta localidad se recuperaron elementos postcraneales y que probablemente correspondan al mismo individuo; fragmentos de falanges, dos garras fragmentos de costillas, dos vértebras sacras articuladas, 13 vértebras caudales articuladas (Figura 4.3 C) y dos vértebras caudales aisladas, un fragmento proximal del húmero izquierdo (Figura 4.3 B), un fémur izquierdo (Figura 4.3 A) y el fragmento proximal del fémur derecho, un ilion izquierdo.

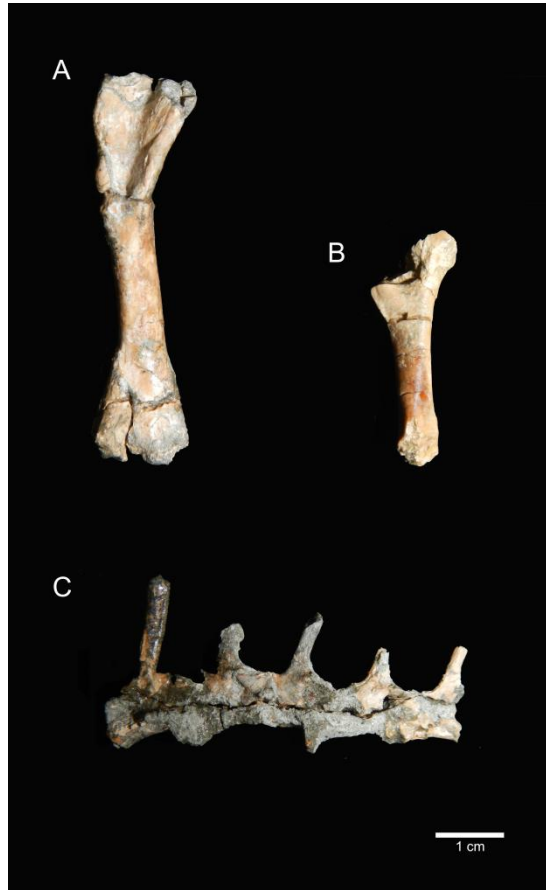


Figura 4.3. A. Fémur izquierdo. B. Fragmento proximal de húmero izquierdo. C. Vértebras caudales. Recuperado de la localidad Scorpio.

**Silvina.** En esta localidad se recuperaron elementos postcraneales: fragmentos proximales y distales de falanges, dos garras y dos dientes posteriores aislados (Figura 4.4).



Figura 4.4. Garra recolectada en la localidad Silvina.

**Jao 200.** En esta localidad se recuperó el extremo proximal de fémur izquierdo.

**Jao 208.** En esta localidad se recuperaron elementos craneales y postcraneales, posiblemente del mismo individuo. Los elementos craneales son: fragmento de maxila derecha, seis dientes superiores posteriores y fragmento de dentario con cuatro dientes inferiores posteriores (Figura 4.5 A). Elementos postcraneales son: una vértebra caudal, un fragmento proximal de húmero derecho, un fragmento distal de fíbula izquierda (Figura 4.5 B).

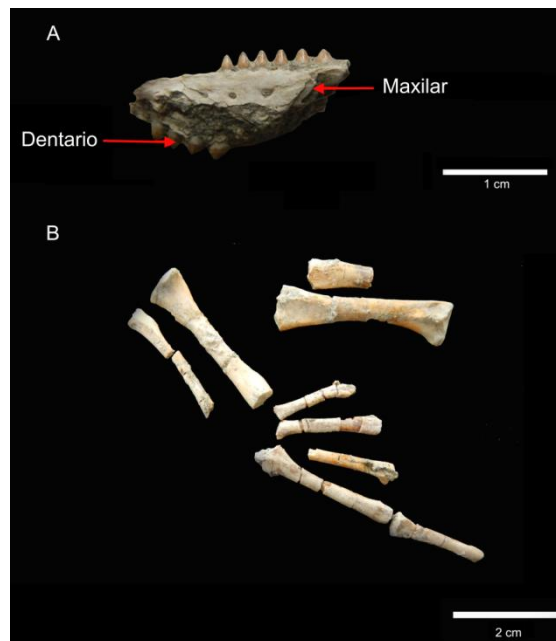


Figura 4.5. A) Fragmentos de maxilar y dentario. B) Reconstrucción de extremidad posterior derecha. Recuperado de la localidad Jao 208

**Jao 210.** En esta localidad se recuperaron elementos postcraneales: dos vértebras cervicales, cuatro dorsales y tres caudales aisladas, un ilion derecho, un fémur derecho y un fémur izquierdo; la tibia y la fíbula derechas; un fragmento proximal de tibia izquierda y la fíbula izquierda y la primera falange del cuarto dígito de la extremidad posterior.

**1256** (número de acceso a Colección Nacional de Paleontología, UNAM) (Figura 4.6) Este ejemplar incluye: elementos postcraneales: un húmero derecho, un fragmento proximal del fémur derecho, calcáneo, tibia y metatarsales, los dígitos I, II, III y IV se encuentran casi completos, el V está ausente y la garra del IV dígito.



Figura 4.6. Reconstrucción de extremidad posterior derecha.

**3315** (número de acceso a Colección Nacional de Paleontología, UNAM). En esta localidad los elementos postcraneales que se recuperaron son: cinco vértebras cervicales aisladas, una vértebra dorsal, la segunda vértebra sacra articulada con la primera caudal y seis vértebras caudales, el fragmento proximal de fémur derecho e izquierdo, falanges y el fragmento proximal de garra.



**CADAEL.** En esta localidad los elementos craneales que se recuperaron son: maxila izquierda con seis dientes superiores anteriores y seis posteriores (Figura 4.7).

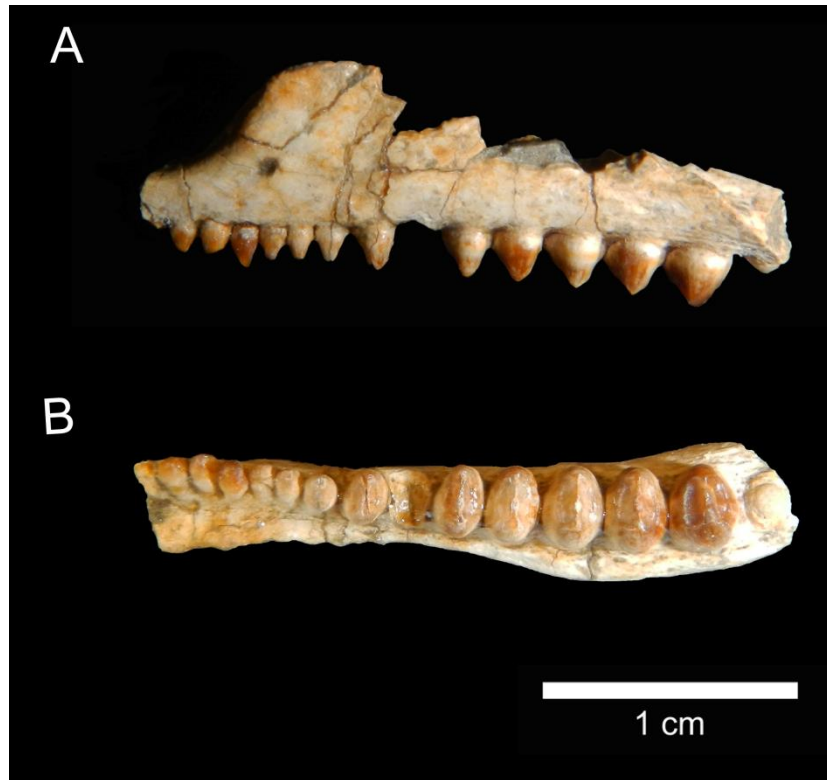


Figura 4.7. Maxilar izquierdo A. Vista labial y B vista oclusal. Recuperado de la localidad CADAEL.

**Cadael B.** En esta localidad se recuperaron elementos craneales y postcraneales, posiblemente del mismo individuo. Los elementos craneales son: cinco dientes superiores posteriores aislados y un anterior igualmente aislado. Los elementos postcraneales son: un fragmento proximal del húmero izquierdo, una vértebra caudal, un fragmento distal de fíbula izquierda, la primera falange del cuarto dígito de la extremidad posterior y falanges aisladas.

**Cadael BB.** En esta localidad se recuperó un fragmento de dentario izquierdo con tres dientes inferiores posteriores y dos dientes posteriores aislado.

**Cadael F.** En esta localidad se recuperó un fragmento anterior de dentario izquierdo y un diente posterior aislado.

**OK 1.** En esta localidad los elementos postcraneales que se recuperaron son: segunda vértebra sacra articulada de la primera caudal, un fragmento proximal de fémur derecho, fragmentos distales y proximales de falanges.

**Fiesta de huesos** En esta localidad los elementos postcraneales que se recuperaron son: dos vértebras caudales articuladas y una aislada, y una falange. (Figura 4.8).



Figura 4.8. A. Vértebras dorsales articuladas. B. Falange. Recuperado de la localidad Fiesta de huesos

**Lagartijero.** En esta localidad los elementos postcraneales que se recuperaron son: tres vértebras cervicales articuladas (Figura 4.9B), cuatro vértebras dorsales articuladas, una vértebra caudal aislada, un fragmento proximal de pubis derecho, fragmento distal de húmero derecho, un fémur izquierdo, un fémur derecho (Figura 4.9A) y una falange.

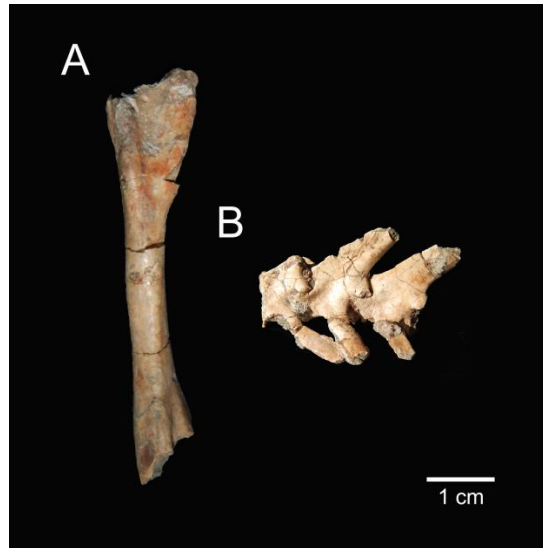


Figura 4.9. A. Fémur derecho. B. Vértebras dorsales. Recuperado de la localidad Lagartijero.

De localidades como CADAEL C, DD y E, OK y GW-ROS, el material que se recuperó se encuentra demasiado fragmentado, lo que impide su identificación.

Hasta el momento sólo se han recuperado esqueletos desarticulados; el material proveniente de la localidad Evelia (Figura 4.2) es el ejemplar más completo de *D. bajaensis*.

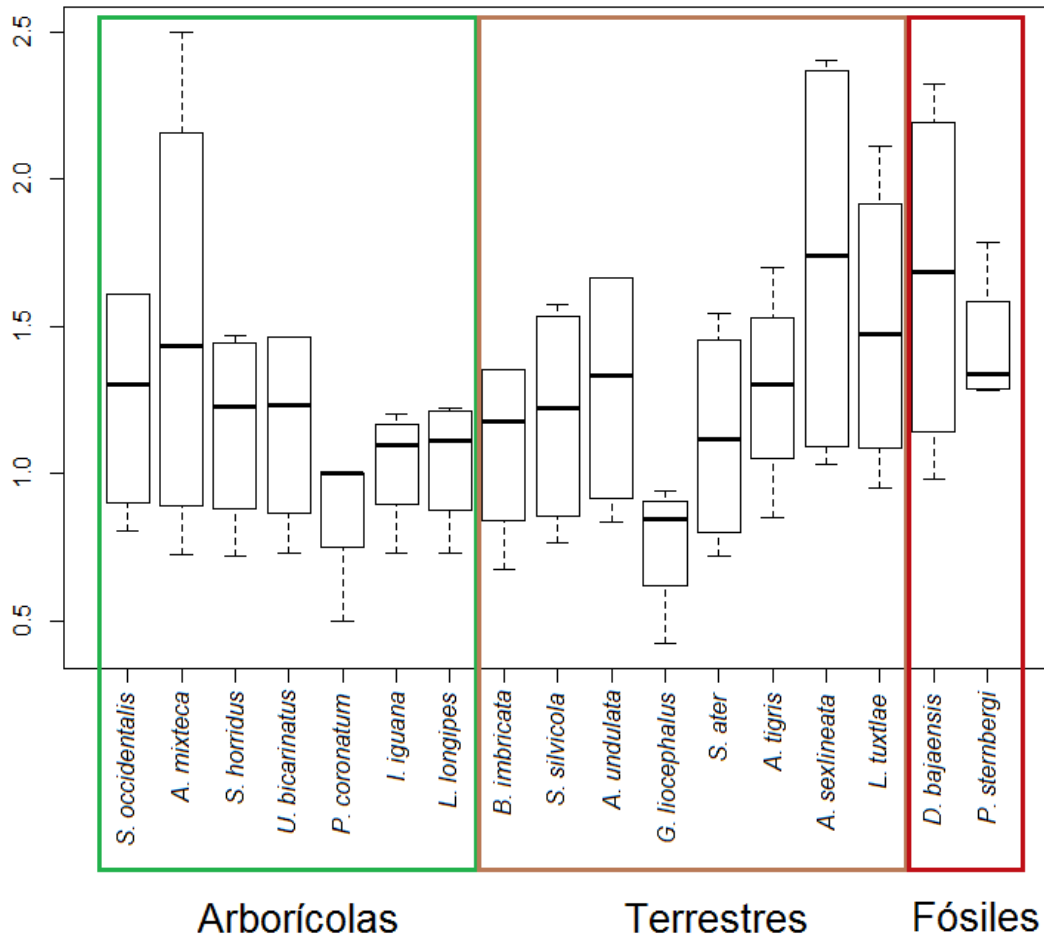


Figura 4.10. Diagrama de caja y bigote de las proporciones óseas por especie.

Analizando las diferentes proporciones de las extremidades posteriores (fémur vs. tibia-fíbula, fémur vs. pata, tibia-fíbula vs. pata y pata vs. fémur) con la prueba U Mann-Whitney (Tabla 2), se determinó que no existen diferencias significativas entre las proporciones óseas de squamata terrestres y arborícolas aquí estudiados.

Tabla 2. Probabilidades resultantes de la prueba U Mann-Whitney, todas mayores a  $\alpha$ : 0.05 la  $H_0$  se acepta.

	Probabilidad calculada
Fémur-tibia vs Pata	0.685
Tibia vs Fémur	0.953
Pata vs Tibia	0.325
Pata vs. Fémur	0.602

### 4.3. Hábito alimenticio

*Dicothodon bajaensis* cuenta con seis dientes premaxilares cónicos, seis dientes cónicos unicúspidos e isodontos en maxila y dentario. No se observa evidencia de recambio; la base de los dientes posteriores superiores e inferiores es oval en vista oclusal; presenta ocho dientes de tipo molariforme, bicúspidos en forma de cincel, con un valle en forma de U, en los dientes molariformes se observa un incremento de tamaño hacia la parte posterior, sin embargo, el último diente de la serie es de menor tamaño, redondeado generalmente cónico con dos cúspides (Figuras 4.10 y 4.11). No se observa desgaste en la plataforma dental pero si en las cúspides. En total *D. bajaensis* tiene seis dientes premaxilares y en el dentario y maxila hay 14 dientes

Fórmula dental de *D. bajaensis*  $\frac{6^1; 6^1-8^2}{6^1-8^2} \frac{14}{14}$

$\frac{\text{Premaxilares; número de dientes maxilares}}{\text{Número de dientes dentarios}}$ , el exponente indica el número de cúspides

(Presch, 1974).

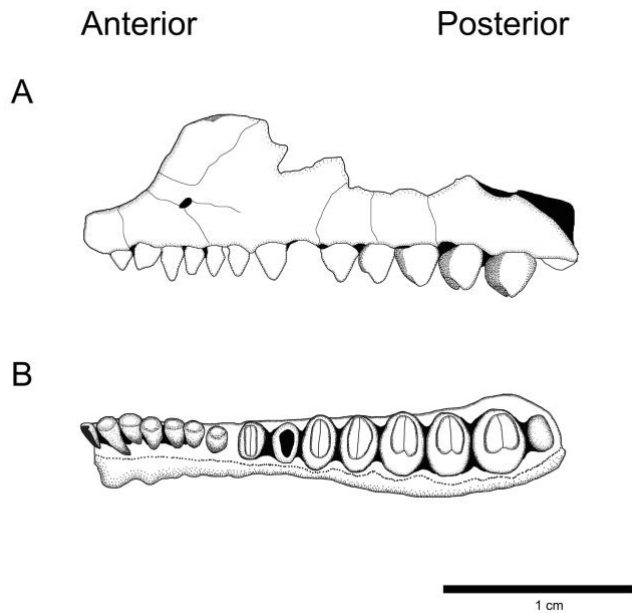


Figura 4.10. Maxilar izquierdo de *D. bajaensis* proveniente de la localidad Evelia.  
A. Vista labial. B. Vista oclusal.

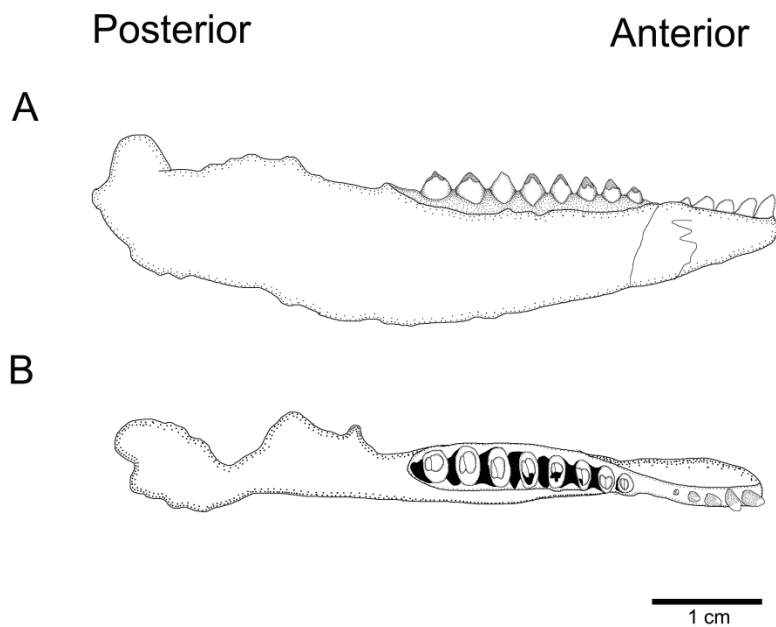


Figura 4.11. Dentario derecho de *D. bajaensis* proveniente de la localidad Evelia.  
A. Vista labial B. Vista oclusal.

En las radiografías que se realizaron no se observó evidencia de recambio dental (Figura 4.12).

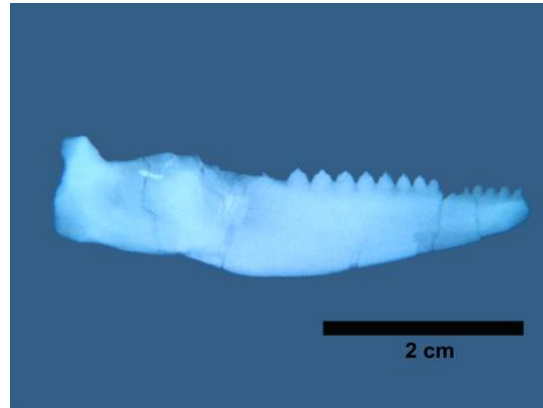


Figura 4.12. Radiografía de *D. bajaensis* proveniente de la localidad Evelia, no se observan evidencias de recambio dental.

#### 4.3.1. Denticiones según el tipo de alimentación

Las descripciones que se presentan a continuación son el resultado de la recopilación bibliográfica y observaciones personales.

**Herbivoría.** En la mayoría de las especies con este tipo de alimentación, los dientes se encuentran comprimidos lateralmente y pueden ser tri o policúspidos (Figura 4.14), a diferencia de los carnívoros donde este tipo de dientes se encuentran en posición más posterior; las cúspides son filosas como cuchillas para cortar y reducir el material vegetal. Los dientes premaxilares son monocúspidos para sujetar el alimento. Hay evidencia de recambio dental en los adultos. Los squamata con este tipo de alimentación no emplean los dientes para la masticación, sino para cortar la hoja y poder introducirla en la boca (Estes y Williams, 1984; Evans y Manabe, 2008; King, 1996; Metzger y Herrel, 2005; Montanucci, 1968; Sokol, 1967).

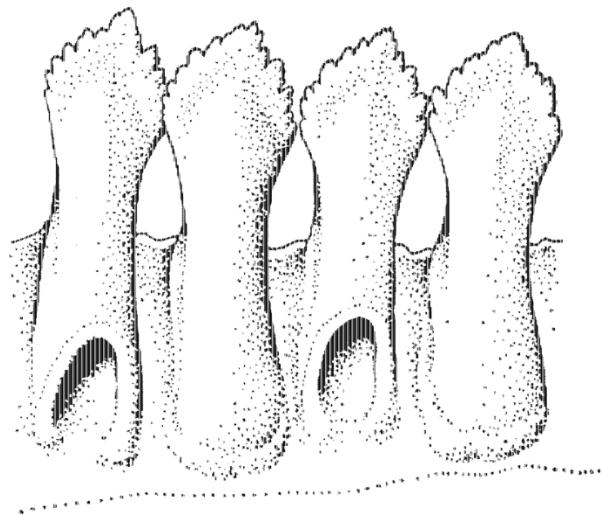


Figura 4.14. Vista lingual de dentario derecho de *Iguana* sp. especie herbívora (Tomado y modificado de Montanucci, 1968).



**Insectivoría.** Los taxones que son insectívoros tienen dientes típicamente cónicos e isodontos, sin embargo algunas especies presentan heterodoncia, dientes posteriores molariformes bi-tricúspides (Figura 4.15). El desgaste dental se restringe a los extremos distales de las cúspides y ausencia de desgaste en la plataforma dental. Presentan oclusión interdigitada. Los dientes con cúspides extras optimizan la maceración y perforación de los exoesqueletos. En los squamata insectívoros recientes y fósiles con dentición heterodonta molariforme, se ha reportado ausencia de recambio en los dientes posteriores, de los organismos adultos, con el fin de lograr una mejor oclusión (Brizuela y Albino, 2009; Dessem, 1985; Herrel *et al.*, 2004; Nydam *et al.*, 2000).

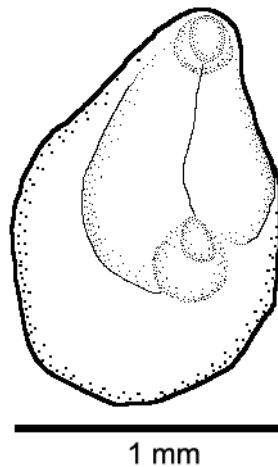


Figura 4.15. Vista oclusal de diente posterior del teiido *Teius teyou* (Tomado y modificado de Brizuela y Albino, 2009)

**Malacófagos.** Los taxones que se alimentan de moluscos, tienen los dientes heterodontos y molariformes. Los dientes anteriores de forma cónica, los dientes posteriores son obtusos, muy redondeados y robustos, para la maceración de conchas (Figura 4.16). Los dientes aumentan en tamaño hacia la parte posterior, sin embargo, los últimos dientes son de menor tamaño. En la mayoría de las especies con este tipo de alimentación, los dientes se comprimen oblicuamente hacia atrás y en la línea media (Amaral, 1950; Dalrymple, 1979; Lönnberg, 1903; Pregill, 1984; Sulimski, 1972).

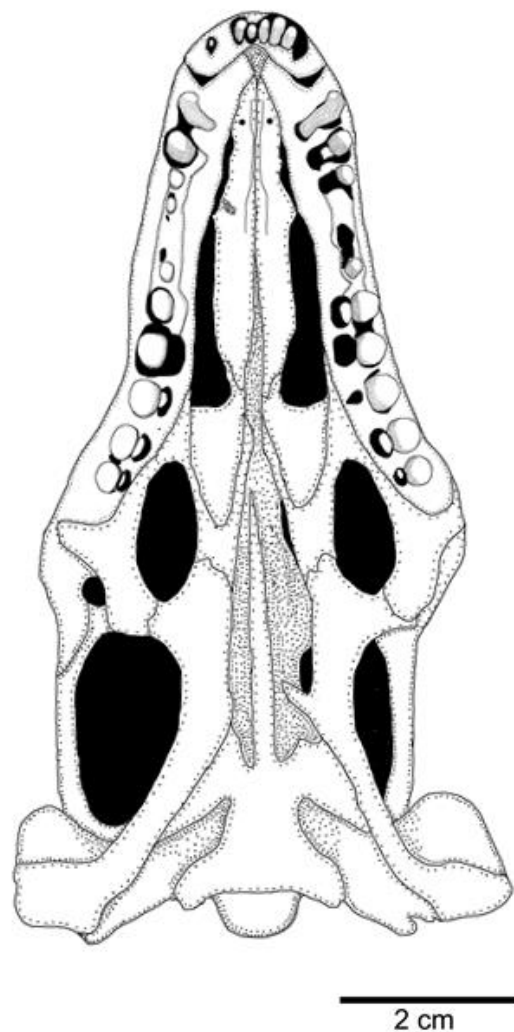


Figura 4.16. Cráneo de varánido malacófago.

**Omnívora.** A la mayoría de los omnívoros se les considera como herbívoros oportunistas, con una morfología dental más bien generalista, se distinguen de los herbívoros por tener dientes más anchos y con un mayor número de cúspides accesorias, se diferencian de los insectívoros por presentar un perímetro y un área superficial más grande y el filo de los dientes principales menor (Herrel, *et al.*, 2004; Valido y Nogales, 2003).

## 4.2. Locomoción

Las distribuciones de las proporciones óseas (Figura 4.10 y Tabla 1) de las extremidades son similares en todas las especies, y no hay diferencias significativas (Tabla 2) entre los diferentes tipos de locomoción en los squamata recientes. Por lo que este tipo de análisis no permite diferenciar entre los tipos de locomoción estudiados.

Tabla 1. Media armónica de las proporciones óseas resultantes

		Fémur-tibia- fíbula vs Pata	Tibia Fémur	vs Pata Fíbula	vs Pata Fémur	vs	
Arbóreas	<i>Sceloporus</i> <i>occidentalis</i>	0.804	1.000	1.607	1.607		
	<i>Abronia mixteca</i>	1.053	0.727	2.500	1.818		
	<i>Sceloporus horridus</i>	0.720	1.040	1.413	1.469		
	<i>Usosaurus bicarinatus</i>	0.731	1.000	1.462	1.462		
	<i>Phrynosoma</i> <i>coronatum</i>	0.500	1.000	1.000	1.000		
	<i>Iguana iguana</i>	0.732	1.060	1.200	1.132		
	<i>Laemanctus longipes</i>	0.732	1.020	1.224	1.200		
	Terrestres	<i>Barisia imbricata</i>	0.677	1.000	1.353	1.353	
		<i>Scincella silvícola</i>	0.763	0.950	1.573	1.494	
<i>Ameiva undulata</i>		0.833	1.000	1.667	1.667		
<i>Gerrhonotus</i> <i>liocephalus</i>		0.423	0.939	0.874	0.820		
<i>Sauromalus ater</i>		0.719	0.878	1.545	1.357		
<i>Aspidoscelis tigris</i>		0.850	1.250	1.700	1.360		
<i>Aspidoscelis sexlineata</i>		1.150	1.030	2.403	2.333		
<i>Lepidophyma tuxtlae</i>		0.949	1.226	2.113	1.723		
Fósil		<i>D. bajaensis</i>	0.981	1.300	2.324	2.065	
	<i>P. sternbergi</i>	1.283	1.291	1.786	1.383		

Tabla 3. Comparación de las piezas dentales entre las especies recientes y *D. bajaensis*.

	Oclusión	Número de cúspides	Molariforme	Orientación dental	Tipo de alimentación
<i>L. serratus</i>	No interdigitada	3	No	Longitudinal	Herbívoro
<i>S. ater</i>	No interdigitada	Multicúspidos	No	Longitudinal	Herbívoro
<i>L. flavimaculatum</i>	No interdigitada	-	No	Longitudinal	Herbívoro
Xenosauridae	No interdigitada	-	No	Longitudinal	Carnívoro
Xantusiidae	No interdigitada	-	No	Longitudinal	Carnívoro
Varanidae	No interdigitada	Unicúspidos	Si	Longitudinal	Malacófago
<i>D. guianensis</i>	No interdigitada	-	Si	Transversal	Malacófago
<i>A. magnidentatus</i>	Interdigitada	Tricúspidos	Si	Transversal	Carnívoro
<i>A. costata</i>	No interdigitada	Bicúspidos	No	Transversal	Insectívoro
<i>A. lineatissima</i>	No interdigitada	Bi-tricúspidos	No	Transversal	Insectívoro
<i>A. gutata</i>	No interdigitada	Bicúspidos	No	Transversal	Insectívoro
<i>A. taeniata</i>	No interdigitada	Monocúspidos	No	Longitudinal	Insectívoro
<i>P. brevirostris</i>	No interdigitada	-	No	Longitudinal	Insectívoro
<i>P. aquilonius</i>	Interdigitada	Bicúspidos	Si	Transversal	Insectívoro
<i>Teius</i>	Interdigitada	Bi-tricúspidos	Si	Transversal	Insectívoro
<i>D. bajaensis</i>	Interdigitada	Bicúspidos	Si	Transversal	¿?

*D. bajaensis* presenta oclusión interdigitada (Figura 4.14), al igual que el polyglyfanodontino *Peneteius aquilonius* descrito como insectívoro por Nydam y colaboradores (2000) la cual favorece la maceración de cuerpos duros como los exoesqueletos de insectos (Figura 4.17).

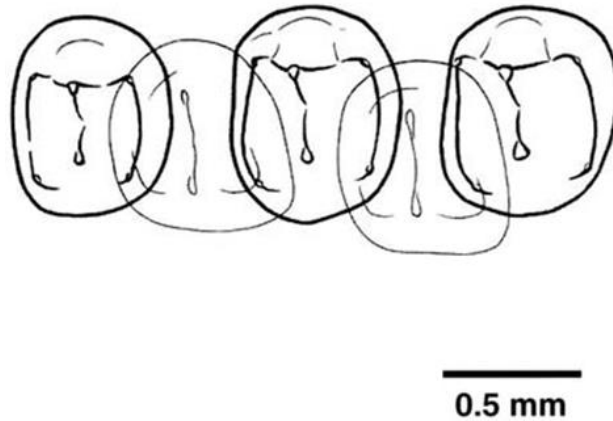


Figura 4.17. Relación oclusal entre los dientes superiores (en línea tenue) y los inferiores (tomado y modificado de Nydam *et al.*, 2000).

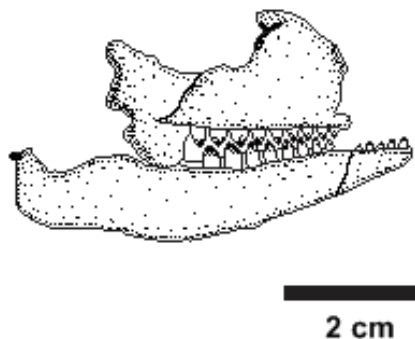


Figura 4.18. Oclusión interdigitada de *D. bajaensis*.

Aunque la dentición de *D. bajaensis* resulta muy similar a *P. sternbergi* (Figura 5.3), que Nydam y Cifelli (2005) determinaron como herbívora, con ayuda de microscopía electrónica; las diferencias estructurales en los dientes, como la ausencia de aserraciones y el desgaste dental (Figura 4.19) en *D. bajaensis* indican una probable dieta basada en insectos.

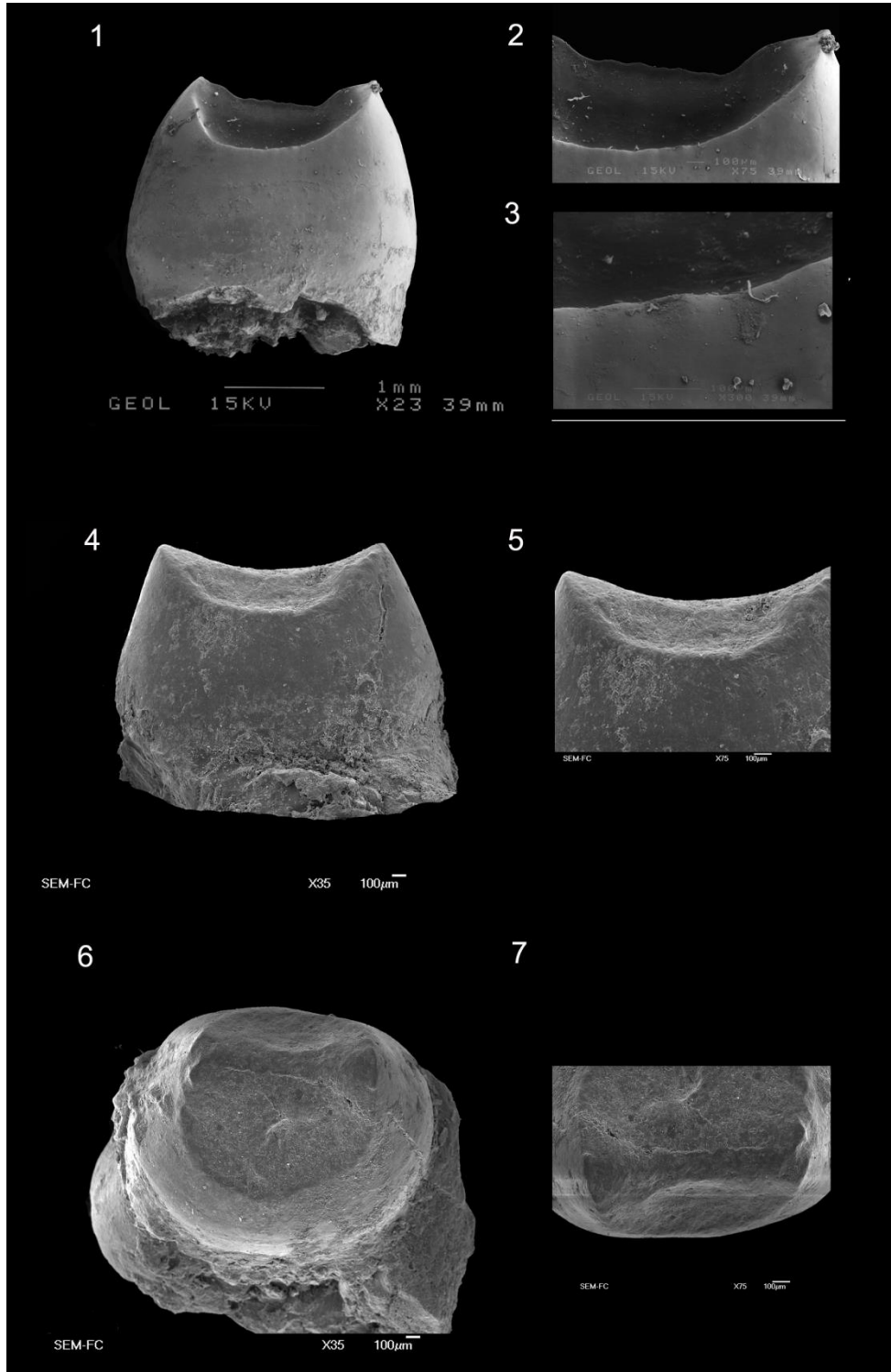


Figura 4.19. Imágenes de microscopía de barrido, 1-3 Localidad Silvina, vista labial 4- 7 CADAEL BB, 4 y 5 vista labial; 6 y 7 vista oclusal. El desgaste dental tiene una apariencia corrosiva.

## 5. DISCUSIÓN

### 5.1. Locomoción

McCoy y Fox (1996) y Garland y Losos (1994) mencionan que no existen diferencias morfológicas óseas que indiquen diferentes adaptaciones para los hábitats y que la longitud de los miembros posteriores no es suficiente para determinar el tipo de locomoción en los squamata. Sin embargo, Collete (1961) observó que existe una diferencia significativa de la longitud de las extremidades posteriores respecto a la longitud hocico-cloaca entre las especies de squamata arbóreas y terrestres. Medida que no se puede obtener en el material que se ha recuperado de *D. bajaensis*.

Durante el examen de los ejemplares de especies recientes se observó variación en las estructuras blandas de acuerdo al tipo de locomoción, en las especies arbóreas las escamas dorsales y ventrales (Figura 5.1 A) son principalmente quilladas, garras largas y curvas, las colas son cortas y esbeltas; en las especies terrestres las escamas dorsales y ventrales son cuadrangulares (Figura 5.1 B), es decir lisas; garras cortas y poco curvas, las colas largas y robustas. Desafortunadamente este tipo de estructuras generalmente no se conservan en el registro fósil.

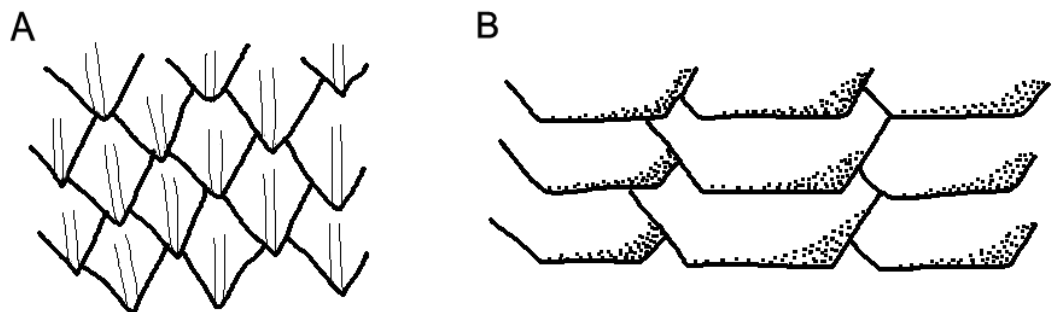


Figura 5.1. A Escamas quilladas típicas de especies arbóreas. B Escamas cuadrangulares típicas de especies terrestres.



Las proporciones corporales, como la longitud de la cola o los miembros posteriores, y la habilidad de producir largas ondulaciones en el tronco, controlan la locomoción en los squamata terrestres (Höfling *et al.*, 2012). Sin embargo, esta correlación no se ha investigado lo suficiente y se ha confundido con las variaciones de tamaño durante el desarrollo ontogenético de los squamata. Los modelos biomecánicos predicen una fuerte relación entre el tipo de locomoción y la longitud de las extremidades (Garland y Losos, 1994), aunque es necesario que se realicen estudios morfológicos en las formas recientes que sustenten esta relación.

## 5.2. Hábito alimenticio

Las comparaciones realizadas entre los squamata recientes y *D. bajaensis* (Tabla 3), indican que el tipo de dentición de este fósil es más parecida a las especies de hábitos insectívoros. Aunado a esto la falta de evidencias de recambio dental (Figura 4.12) y el desgaste en las cúspides son características típicas de teiidos durófagos del género *Teius* (Figura 5.2 B), el cual se distribuye actualmente en Brasil, Bolivia, Chile y Argentina (Brizuela y Albino, 2009) y del fósil *Peneteius aquilonius* (Figura 5.2 A) del Cretácico Tardío de Montana, U.S.A. (Nydram *et al.*, 2000).

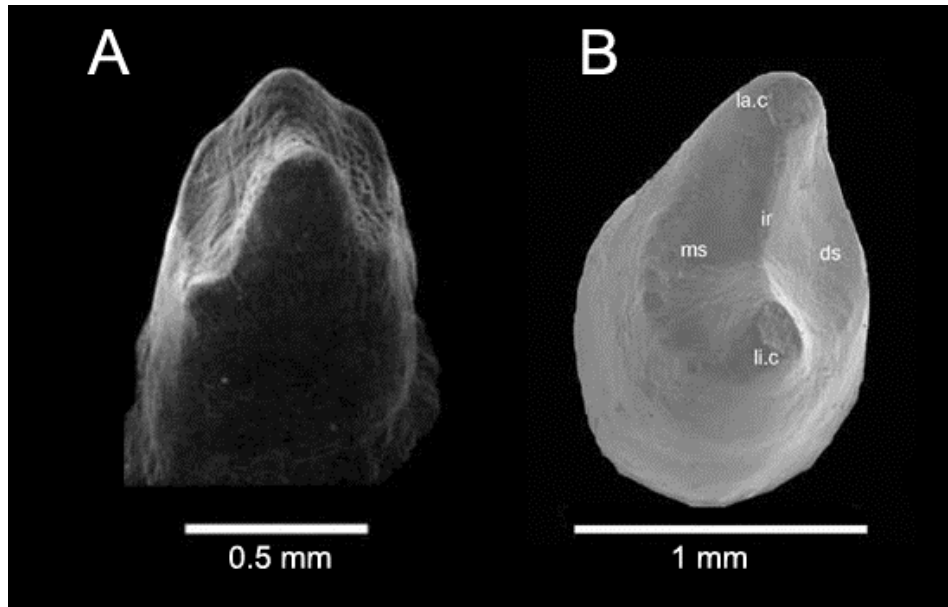


Figura 5.2. Desgaste abrasivo por el tipo de dieta. A Teiido fósil *Peneteius aquilonius* y B Teiido actual *Teius teyou* (Tomado y modificado de Nydam (2000) y Brizuela y Albino (2009).

*D. bajaensis* no muestra evidencia de recambio dental (Figura 4.12), al igual que *P. aquilonius* y el squamata *Teius teyou* (Figura 5.2), ambos descritos como insectívoros; esta característica es evidencia de especialización en la alimentación (Brizuela y Albino 2009; Dalrymple, 1979; Nydam, 2000; Presch, 1974); si existiera recambio dental se comprometería la oclusión y no podría ocurrir la maceración del alimento en los espacios vacíos. La superficie de desgaste en los dientes más

posteriores de *D. bajaensis* (Figura 4.19 4-7) tiene un aspecto de abrasión, como resultado del tipo de alimentación. Este desgaste no se observa en squamata polifiodontes o en las especies de squamata herbívoros del Cretácico Tardío como *P. sternbergi* (Figura 5.2).

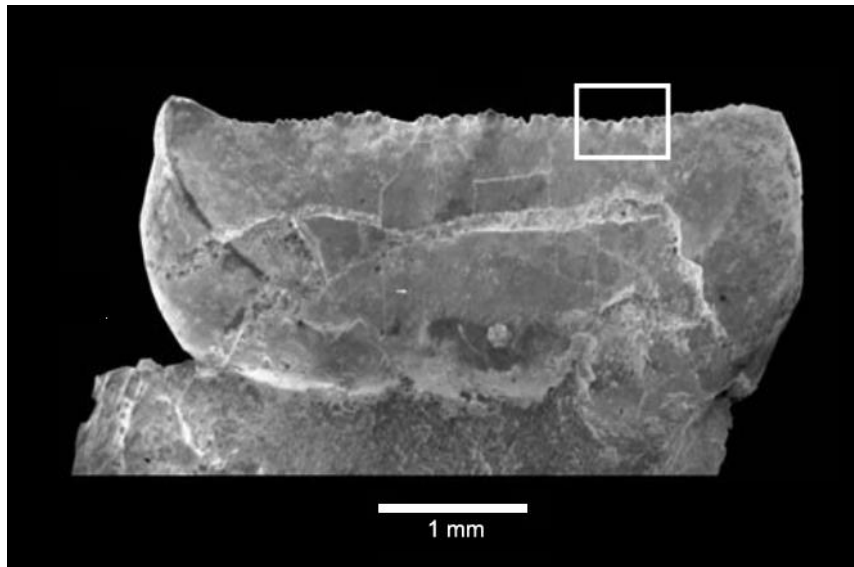


Figura 5.3. Vista distal de *Polyglyphanodon sternbergi* donde no se observa desgaste en la superficie dental; en el recuadro se señalan aserraciones típicas de los herbívoros (Tomado y modificado de Nydam y Cifelli, 2005).

## 6. CONCLUSIONES

El materia fósil recuperado de la formación El Gallo, se asignó a *D. bajaensis*, basado en las características dentales; anteriormente no se habían descrito elementos postcraneales de este taxón. Con el material que se ha recolectado hasta la fecha se podrá realizar una descripción morfológica más completa de este teiido fósil.

Se recuperaron restos de organismos de diferentes tamaños, que podrían ser evidencia de variaciones intrapoblacionales o diferentes edades ontogenéticas de este taxón (Figuras 4.2- 4.9).

Las proporciones óseas de las extremidades posteriores obtenidas en este trabajo no son informativas para diferenciar el tipo de locomoción en las especies recientes, por lo que no se logró ubicar a *D. bajaensis* en algún tipo de locomoción.

En este trabajo se argumenta que las proporciones óseas de las extremidades posteriores de los squamata son conservadoras, y se observó que las variaciones morfológicas en los diferentes tipos de locomoción de squamata recientes se ven reflejadas en estructuras blandas que difícilmente se conservan en el registro fósil. Boninne y Garland (1999) aseguran que la selección natural actúa directamente sobre las capacidades de rendimiento de los animales, por ejemplo en la velocidad y la resistencia; más que en los rasgos morfológicos.

Se propone que para estudios posteriores se realice un análisis de componentes principales, como sugieren Evans y Manabe (2008), donde se tome en cuenta la longitud del hocico, la longitud hocico-cloaca, la proporción de los dígitos y la curvatura de las garras, en especial la garra del tercer dígito, ya que se ha observado que es el que presenta el primer y último contacto con el sustrato durante la locomoción (Birn-Jeffery *et al.*, 2012; Tulli *et al.*, 2011; Zani 2000).

Existen múltiples carencias en el estudio morfológico de los squamata recientes, por lo que se sugiere que se identifique algún patrón distintivo entre los diferentes tipos de locomoción; un estudio detallado de las garras y de las falanges posteriores y anteriores para su identificación, pues estos elementos son importantes en los diferentes tipos de locomoción y para poder extrapolar esta información al registro fósil. También es importante contar con un mayor número de ejemplares en la colección osteológica de squamata recientes para evaluar variaciones dentro de cada especie y llevar a cabo comparaciones con el registro fósil.

El estudio comparativo que se realizó para determinar el tipo de alimentación sugiere que *D. bajaensis* era insectívoro.

El tipo de alimentación aquí propuesto podría corroborarse en el caso de encontrar un ejemplar de *D. bajaensis* en el que se pudiera obtener la medida longitud hocico-cloaca, ya que de acuerdo a Pough (1973) los squamata herbívoros son de mayor talla que los insectívoros, debido a que el sistema digestivo de estas especies es de mayor tamaño para la fermentación y la metabolización de la celulosa, lo que no ocurre en especies insectívoras ni carnívoras.

La longitud del rostro (del nasal a la punta del hocico) puede ratificar el hábito alimenticio de *D. bajaensis*, Evans y Manabe (2008) mencionan que esta medida puede indicar el tipo de alimentación, ya que se ha documentado una reducción en el número de dientes en las especies insectívoras comparado con las especies herbívoras.

Este trabajo da luz sobre la diversidad de denticiones y hábitos alimentación de los squamata del Cretácico Tardío de Norte América, pues *D. bajensis* sería el primer insectívoro de su género, dado que *D. moorensis* y *D. cifellii*, ambos del

Cretácico Tardío (Cenomaniano) de Utah se han clasificado como herbívoros por su gran similitud dental con *P. sternbergi* (Nydam, 1999; Evans y Jones, 2010).

## ANEXO I

Se muestran las medidas tomadas a los diferentes ejemplares de squamata recientes

	Especie	Número colección	de Fémur (mm)	Tibia (mm)	Fémur-tibia (mm)	pata (mm)
Terrestres	<i>Barisia imbricata</i>	MZFC 11655	11	11	22	15
		MZFC11608	12	12	24	16
		MZFC 12411	11	11	22	15
	<i>Scincella silvicola</i>	MZFC 23072	7	6	13	10
		MZFC 22740	5	6	11	10
		MZFC 24605	6	5	11	7
	<i>Ameiva undulata</i>	MZFC 2268	21	21	42	35
	<i>Gerrhonotus liocephalus</i>	MZFC 26158	17	16	33	15
		MZFC 24439	16	15	31	16
		MZFC 26709	16	15	31	10
	<i>Sauromalus ater</i>	MZFC 3698	31	21	52	39
		MZFC 3699	31	31	62	40
		MZFC 3544	26	26	52	40
	<i>Aspidoscelis tigris</i>	MZFC 4097	25	20	45	34
	<i>Aspidoscelis sexlineata</i>	MZFC 11180	12	11	23	18
		MZFC 11186	13	11	24	20
		MZFC 11179	11	11	22	18
	<i>Lepidophyma tuxtlae</i>	MZFC 10630	92	72	164	16
Arbóreas	<i>Sceloporus occidentalis</i>	MZFC 6575	15	15	30	25
		MZFC 6576	20	20	40	31
	<i>Abronia mixteca</i>	MZFC 12922	11	8	19	20
	<i>Sceloporus horridus</i>	MZFC 19720	16	18	34	25
		MZFC 18277	17	17	34	25
		MZFC 14260	21	21	42	29
	<i>Usosaurus bicarinatus</i>	MZFC 951	10	10	20	15
		MZFC 4864	11	11	22	14
		MZFC 1928	11	11	22	18
	<i>Phrynosoma coronatum</i>	MZFC 20348	20	20	40	20
	<i>Iguana iguana</i>	MZFC 1844	53	50	103	60
	<i>Laemanctus longipes</i>	MZFC 18903	50	49	99	60
Fósiles	<i>Dicothodon bajaensis</i>	Jao 208	40	30	70	80
		1256	38	30	68	81
	<i>Polyglyphanodon sternbergi</i>	Gilmore (1940)	72	56	128	100

## REFERENCIAS

Aerts, P., R. Van Damme, B. Vanhooydonch, A. Zaaf y A. Herrel. 2000. Lizard locomotion: How morphology meets ecology. *Netherlands Journal of Zoology* **50**: 261-277.

Alifanov, V. R. 2000. The fossil record of Cretaceous lizards from Mongolia, en Benton, M. J., M. A. Shishkin, D. M Unvin, y E. N. Kurochkin, G (eds) 2000: *The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia*. Cambridge University Press, 368-389. Recuperado de: <http://books.google.com.mx/books?id=NzVGpo3M998C&pg=PA368&lpq=PA368&dq=The+fossil+record+of+Cretaceous+lizards+from+Mongolia.&source=bl&ots=6PNfWQm9Dt&sig=fxHM1Lao8v3V9XmqUl4rVMAZljc&hl=es&sa=X&ei=Bz5xUqezFMm32wXt94HgCw&ved=0CDIQ6AEwAA#v=onepage&q=The%20fossil%20record%20of%20Cretaceous%20lizards%20from%20Mongolia.&f=false>

Amaral, A. 1950. Two new South American lizards. *Copeia* **4**: 281-284.

Bellairs, A. 1969. *The life of Reptiles* (vol. 1). Weidenfeld and Nicholson: Londres. 317 pp.

Berkovitz, B. K. 2000. Tooth replacement patterns in non-mammalian vertebrates, en Teaford, M. F, M. M. Smith y A. W. J. Ferguson (eds) *Development function and evolution of teeth*. Cambridge University Press: New York, 186-200 pp.

Birn-Jeffery, A. V., C. E. Miller, D. Naish, E. J. Rayfield y D. W. E. Hone. 2012. Pedal claw curvature in birds, lizards and Mesozoic dinosaurs- complicated categories and compensating for mass-specific and phylogenetic control. *PLoS ONE*. [en línea] doi: 10.1371/journal.pone.0050555



Brizuela, S. y A. M. Albino. 2009. The dentition of the Neotropical lizard genus *Teius* Merrem 1820 (Squamata Teiidae). *Tropical Zoology* **22**: 183-193.

Bonfim-Junior, F. C. y O. Rocha-Barbosa. 2006. A Paleoautoecologia de *Tijubina ponteii* Bonfim-Júnior & Marques, 1997 (Lepidosauria, Squamata Basal) da Formação Santana, Aptiano da Bacia do Araripe, Cretáceo Inferior do Nordeste do Brasil. *Anuario do Instituto de Geociências* **29**: 52-63.

Boninne, K. E. y T. Garland, Jr. 1999. Sprint performance of phrynosomatid lizards, measured on high speed treadmill, correlates with hindlimb length. *Journal of Zoology* **248**: 255-265.

Busby, C. 2004. Continental growth at convergent margins facing large ocean basins: a case study from Mesozoic convergent-margin basins of Baja California, Mexico. *Tectonophysics* **392**: 241-277.

Carroll, R. L. 1988. *Vertebrate Paleontology and Evolution*. W. H. Freeman and Company: New York. 689 pp.

Collette, B. B. 1961. Correlations between ecology and morphology in Anoline lizards from Havana, Cuba and Southern Florida. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* **125**: 137-162.

Dalrymple, G. H. 1979. On the jaw mechanism of the snail-crushing lizards, *Dacaena* Daudin 1802 (Reptilia, Lacertilia, Teiidae). *Journal of Herpetology* **13**: 303-311.

Denton, R. K y R. C. O'Neill. 1995. *Prototeius stageri*, gen. et sp. nov., a new teiid lizard from the Upper Cretaceous Marshalltown Formation of the New Jersey, with a preliminary phylogenetic revision of the Teiidae. *Journal of Vertebrate Paleontology* **15**: 235-253.

Dessem, D. 1985. Ontogenetic changes in the dentition and diet of *Tupinambis* (Lacertilia: Teiidae). *Copeia* **1**: 245- 247.

Edmund, A. G. 1969. Dentition, en Gans, C. (ed) *Biology of the Reptilia* (vol. 1). Academic Press: Londres. 117-200 pp.

Estes, R. 1969. Relationships of two Cretaceous lizards (Sauria, Teiidae). *Breviora* **317**: 1-8.

Estes, R y E. E. Williams. 1984. Ontogenetic variation in the molariform teeth of lizards. *Journal of Vertebrate Paleontology* **4**: 96-107.

Evans, S. E. y L. J. Barbadillo 1998. An unusual lizard (Reptilia:Squamata) from the Early Cretaceous of Las Hoyas, Spain. *Zoological Journal of the Linnean Society* **124**: 235-265.

Evans, S. E. y M. E. H. Jones. 2010. The origin, early history and diversification of Lepidosauromorph Reptiles, en Bandyopadhyay, S. (ed) *New Aspects of Mesozoic Biodiversity*. Springer: Londres. 27-44 pp.

Evans, S. E. y M. Manabe. 2008. An early herbivorous lizard from the Lower Cretaceous of Japan. *Palaeontology* **51**: 487-498.

Farley, C. T. y T. C. Ko, 1997. Mechanics of locomotion in lizards. *The Journal of Experimental Biology* **200**: 2177-2188.

Flores-Villela, O y U. O. García-Vázquez. 2014. Biodiversidad de reptiles en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **85**: S467-S475.

Fulford, M. M. y C. J. Busby. 1993. Tectonic controls on non-marine sedimentation in a Cretaceous fore-arc basin, Baja California, Mexico, en Frostick, L. E. y R. J. Steel (eds) *Tectonic Controls and Signatures in sedimentary Successions*. International Association of Sedimentologists, Special Publication. 301-333 pp.

Gao, K y R. C. Fox, 1991. New Teiid Lizards from the Upper Cretaceous Oldman Formation (Judithian) of southeastern Alberta, Canada, with a review of the Cretaceous record of Teiids. *Annals of Carnegie Museum* **60**: 145-162.

Garland, Jr. T y B. J. Losos. 1994. Ecological morphology of locomotor performance in squamate reptiles, en Wainwright, P. C. y S. M. Reilly (eds) *Ecological morphology: Integrative Organismal Biology*. University of Chicago. 240-302 pp.

Gauthier, J. A., M. Kearney, J. Anderson-Maisano, O. Rieppel y A. D. B. Behlke. 2012. Assembling the squamata tree of life: Perspectives from phenotype and fossil record. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* **53**: 3-308.

Gilmore, C. W. 1940. New fossil lizards from the Upper Cretaceous of Utah. *Smithsonian Miscellaneous Collections* **99**: 1-3.

Gilmore, C. W. 1942. Osteology of *Polyglyphanodon*, an Upper Cretaceous lizard from Utah. *Proceedings of the United States National Museum* **93**: 209-214.

Höfling, E., S. Renous, F. F. Curcio, A. Eterovic y P. S. Santos-Filho. 2012. Effects of surface roughness on the locomotion of a long-tailed lizard, *Colobodactylus taunayi* Amaral, 193 (Gymnophthalmidae: Heterodactylini): *International Journal of Zoology* vol. 2012, Article ID 627470, 16 pages, 2012. doi:10.1155/2012/627470

Hoffstetter, R. 1955. Squamates type moderne. *Traité de Paleontologie* **5**: 606-662.

Hotton, N. 1955. A survey of adaptative relationships of dentition to diet in the North American Iguanidae. *American Midland Naturalist* **53**: 88-114.

Herrel, A. B. Vanhooydonck y R. Van Damme. 2004. Omnivory in lacertid lizards: adaptative evolution or constrain? *Journal of Evolutionary Biology* **17**: 974-984.

Ji, S.y Q. Ji. 2004. Postcranial anatomy of the Mesozoic *Dalinghosaurus* (Squamata): evidence from a new specimen of western Liaoning. *Acta Geologica Sinica* **78**: 897-906.

Krause, L. 1985. Fossil record of the family Teiide. Notes on paleobiogeography, current distribution, and habits of the Macroteiids. (Sauria, Scincomorpha, Teiidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* **20**: 175-188.

Kilmer, F. H. 1963. Cretaceous and Cenozoic Stratigraphy and Paleontology, El Rosario area, Baja California, Mexico. Ph. D. thesis, University of California. Berkeley, USA. 216 pp.

King, G. 1996. *Reptiles and Herbivory*. Chapman & Hall: Cambridge.160 pp.

Kohlsdorf T. y C. Navas. 2012. Evolution of form and function: morphophysiological relationships and locomotor performance in tropidurine lizards. *Journal of Zoology* **288**: 41-49.

Lawing, A., J. J. Head y P. D. Polly. 2012. The Ecology of Morphology: The ecometrics of locomotion and macroenvironment in North America snakes, en Luoy J. (ed) *Paleontology in Ecology and Conservation*. Springer: New York. 114-146 pp.

Lillywhite, H. B. 2008. *Dictionary of Herpetology*. Krieger Publishing Company: Florida. 376 pp.

Lönnberg, E. 1903. On the adaptations to a molluscivorous diet *Varanus niloticus*. *Arkiv För Zoologi* **1**: 65-83.

Losos, J. B. 1990. The evolution of forma and function: Morphology and locomotor performance in west Indian Anolis Lizards. *Evolution* **44**: 1189-1203.

Louys, J. 2012. Paleocology and Conservation Paleobiology: Future Directions, en Louys, J. (ed) *Paleontology in Ecology and Conservation*. Springer: New York. 253-262 pp.

Maladen, R. D., Y. Ding, C. Li y D. I. Goldman. 2009. Undulatory swimming in sand: subsurface locomotion of the sand lizard. *Science* **325**: 314-318.

Maxwell, E. E. y T. A. Dececchi. 2013. Ontogenetic and stratigraphic influence on observed phenotypic integration in the limb skeleton of a fossil tetrapod. *Paleobiology* **39**: 123-134.

McCoy, J. K. y S. E. Fox. 1996. Is *Barisia rudicollis* (Sauria: Anguinae) arboreal? A morphological analysis. *The Southwestern Naturalist* **41**: 359-364.

Melville, J. L. J. Harmon y J. B. Losos. 2006. Intercontinental community convergence of ecology and morphology in desert lizards. *Proceedings of the Royal Society B* **273**: 557-563.

Metzger, K y A. Herrel. 2005. Correlations between lizard cranial shape and diet: a quantitative, phylogenetically informed analysis. *Biological Journal of the Linnean Society* **86**: 433-466.

Miles, D. B. y D. Althoff. 1990. Effects of differing substrates on sprint performance in sceloporine lizards. *American Zoologist* **30**: 18A.

Montanucci, R. R. 1968. Comparative dentition in four Iguanid lizards. *Herpetologist's League* **24**: 305-315.

Montellano-Ballesteros, M., G. P. Wilson, G. Álvarez-Reyes, R. Hernández-Rivera, E. Quintero y F. Aranda- Manteca. 2005. New material of *Polyglyphanodon bajaensis* from El Rosario, Baja California, México. *Journal of Vertebrate Paleontology* **25** (3 suppl.1): 93 A.

Montellano-Ballesteros, M., G. P. Wilson, R. Hernández-Rivera, G. Álvarez-Reyes y F. M. Aranda. 2008. Microvertebrados de la Formación El Gallo (Cretácico Superior), Baja California, México. Libro de Resúmenes III Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados. Neuquén, Patagonia, Argentina. 161 p.

Morris, W. J. 1967. Baja California: Late Cretaceous Dinosaurs. *Science* **3769**: 1539-1541.

Morris, W. J. 1974. Upper Cretaceous "El Gallo" Formation and it's vertebrate fauna, en Museum of Natural History, Los Angeles. *A guidebook to Peninsular California*. 60-66 pp.

Morris, W. J. 1976. Mesozoic and Tertiary Vertebrates of Baja California, 1968-1971. *National Geographic Society Research Reports* **1968**: 305-316.

Mulcahy, D. G., B. P. Noonan, T. Moss, T. M. Townsend, T. W. Reeder, J. W. Sites Jr. y J. J. Wiens. 2012. Estimating divergence dates and evaluating dating methods using phylogenomic and mitochondrial data in squamata reptiles. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **65**: 974-991

Nydam, R. L. 1999. Polyglyphanodontinae (Squamata: Teiidae) from the medial and Late Cretaceous: new taxa from Utah, U.S.A. and Baja California del Norte, Mexico, *en* Gillette, D. D (ed) *Vertebrate Paleontology in Utah*. Miscellaneous Publication. 303-317 pp.

Nydam, R. L. 2000. New Record of early, medial and Late Cretaceous lizards and the evolution of the Cretaceous lizards fauna of North America. Ph. D. thesis, University of Oklahoma, USA. 309 pp.

Nydam, R. L. 2013. Squamates from the Jurassic and Cretaceous of North America. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments* **93**: 535-365.

Nydam, L. R, M. W. Caldwell y F. Fanti. 2010. Borioteiioidean lizard skulls from Kleskun Hill (Wapiti Formation: Upper Campanian), west-central Alberta, Canada. *Journal of Vertebrate Paleontology* **30**:1090-1099.

Nydam, R. L. y R. L. Cifelli. 2005. New data on the dentition of the scincomorphan lizard *Polyglyphanodon sternbergi*. *Acta Paleontologica Polonica* **50**: 73-78.

Nydam, L. R., J. G., Eaton y J. Sankey. 2007a. New taxa of transversely-toothed lizards (Squamata: Scincomorpha) and new information on the evolutionary history of "Teiids". *Journal of Paleontology* **8**: 538-549.

Nydam, L. R., J. A. Gauthier y J. J. Chiment. 2000. The mammal-like teeth of the Late Cretaceous lizard *Peneteius anquilonis* Estes 1969 (Squamata, Teiidae). *Journal of Vertebrate Paleontology* **20**: 628-631.

Nydam, L. R. y G. E. Voci, 2007. Teiid-Like scincomorphan lizards from the Late Cretaceous (Campanian) of Southern Utah. *Journal of Herpetology* **41**: 211-219.

Peacock, B. R., J. A. Wilson, R. Hernández-Rivera, M. Montellano-Ballesteros y G. P. Wilson. 2014. First tyrannosaurid remains from the Upper Cretaceous "El Gallo" Formation of Baja California, México. *Acta Paleontologica Polonica* **51**: 71-80.

Pianka, E. R y Vitt, L. J. 2006. *Lizards. Windows to the evolution of diversity*. University of California Press: California. 333 pp.

Pregill, G. 1984. Durophagus feeding adaptations in an amphisbenid. *Journal of Herpetology* **18**: 186-191.

Presch, W. 1974. A survey of the dentition of the macroteiid lizards (Teiidae: Lacertilia). *Herpetologica* **30**: 344-349.

Pough, F. H. 1973. Lizard energetics and diet. *Ecology* **54**: 837-844.

Pough, F. H., R. M. Andrews, J. E. Cadle, M. L. Crump y K. D. Wells. 1998. *Herpetology*. Prentice Hall, New Jersey. 577 pp.

Pyron, R. A., F. T. Burbink y J.J. Wiens. 2013. A phylogeny and revised classification of Squamata, including 416 species of lizards and snakes. *BMC Evolutionary Biology* **13**: 93-146.



Renne, P. R., M. M. Fulford, C. Busby-Spera. 1991. High resolution  $Ar^{40}/Ar^{39}$  chronostratigraphy on the Late Cretaceous El Gallo Formation, Baja California del Norte, Mexico. *Geophysical Research Letters* **18**: 459-462.

Romer, A. 1956. *Osteology of the Reptiles*. The University of Chicago Press: Chicago, 737 pp.

Rusell, A. P. y A. M. Bauer. 2008. The appendicular locomotion apparatus of *Sphenodon* and normal-limbed squamates, en Gans, C., A. S. Gaunt y K. Adler (eds). *Biology of the Reptilia* (Vol 21). Society for the Study of Amphibians and Reptiles: Utah. 1- 465 pp.

Schile, C. A. 1974. Sedimentology of the "El Gallo Formation" (Upper Cretaceous), El Rosario Baja California, México. Master Thesis. San Diego State University, USA. 120 pp.

Sokol, O. M. 1967. Herbivory in lizards. *Evolution* **21**: 192-194.

Sulimski, A. 1972. *Admisaurus magnidentatus* n. gen., n. sp. (Sauria) from the Upper Cretaceous of Mongolia. *Acta Palaeontologica Polonica* **27**: 33-40.

Sulimski, A. 1975. Macrocephalosauridae and Polyglyphanodontidae (Sauria) from the Cretaceous of Mongolia. *Ibidem* **33**: 25-102.

Townsend, T. M., A. Larson, E. Louis y J. R. Macey. 2004. Molecular phylogenetics of Squamata: The position of Snakes, Amphisbaenians, and Dibamids, and the root of the Squamata Tree. *Systematic Biology* **53**: 735-757.

Tulli, M. J., V. Abdala y F. B. Cruz. 2011. Relationships among morphology, clinging performance and habitat use in *Liolaemini* lizards. *Journal of Evolutionary Biology* **24**: 843-855.

Tulli, M. J., F. B. Cruz, A. Herrel, B. Vanhooydonck y V. Abdala. 2009. The interplay between claw morphology and microhabitat use in Neotropical iguanian lizards. *Zoology* **112**: 379-392.

Valido, A. y M. Nogales. 2003. Digestive ecology of two omnivorous Canarian lizard species (*Gallotia*, Lacertidae). *Amphibia-Reptilia* **24**: 331-344.

Vanhooydonck, B. y R Van Damme. 1999. Evolutionary relationships between body shape and habitat use in lacertid lizards. *Evolutionary Ecology Research* **1**: 785-805.

Van Berkum, F. H., R. B. Hury, J. S. Tsuji y T. Garland Jr. 1989. Repeatability of individual differences in locomotor performance and body size during early ontogeny of the lizard *Sceloporus occidentalis* (Baird & Girard). *Functional Ecology*. **3**: 97-105.

Van Damme, R., P. Aerts y B. Vanhooydonck. 1998. Variation in morphology, gait characteristics and speed of locomotion in two populations of lizards. *Biological Journal of the Linnean Society* **63**: 409-427.

Vitt, L. J., E. R. Pianka, W. E. Cooper Jr. y K. Schwenk. 2003. History and the global ecology of squamate reptiles. *The American Naturalist* **162**: 44-61.

Zani, P. A. 2000. The comparative evolution of lizard claw and toe morphology and clinging performance. *Journal of Evolution Biology* **13**: 316-325.

Zar, J. H. 2010. *Biostatistical Analysis*. (5<sup>th</sup> Ed.). Prentice Hall, New Jersey. 944 pp.