



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

INSTITUTO DE GEOLOGÍA
SISTEMÁTICA

REVISIÓN TAXONÓMICA DE *Dicothodon bajaensis* DE LA FORMACIÓN EL GALLO, BAJA CALIFORNIA, MÉXICO (CRETÁCICO TARDÍO) Y SUS IMPLICACIONES FILOGENÉTICAS

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

MARÍA LUISA CHAVARRÍA ARELLANO

TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. MARISOL MONTELLANO BALLESTEROS
INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. JESÚS ALVARADO ORTEGA
INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM
DRA. IRENE GOYENECHEA MAYER GOYENECHEA
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO, UAEH

MÉXICO, CD. MX. DICIEMBRE, 2017



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**

**REVISIÓN TAXONÓMICA DE *Dicothodon bajaensis* DE LA FORMACIÓN EL
GALLO, BAJA CALIFORNIA, MÉXICO (CRETÁCICO TARDÍO) Y SUS
IMPLICACIONES FILOGENÉTICAS**

TESIS

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

MARÍA LUISA CHAVARRÍA ARELLANO

**TUTORA PRINCIPAL DE TESIS: DRA. MARISOL MONTELLANO BALLESTEROS
INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM**

**COMITÉ TUTOR: DR. JESÚS ALVARADO ORTEGA
INSTITUTO DE GEOLOGÍA, UNAM
DRA. IRENE GOYENECHEA MAYER GOYENECHEA
AUTÓNOMA DEL ESTADO DE HIDALGO, UAEH**

MÉXICO, CD. MX. DICIEMBRE, 2017

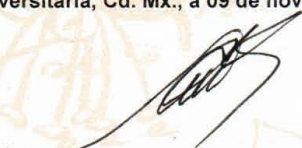
Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted, que el Subcomité de Biología Evolutiva y Sistemática del Posgrado en Ciencias Biológicas, en su sesión ordinaria del día 04 de septiembre de 2017, aprobó el siguiente jurado para la presentación del examen para obtener el grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** de la alumna **CHAVARRÍA ARELLANO MARÍA LUISA** con número de cuenta **305184508** con la tesis titulada "**REVISIÓN TAXONÓMICA DE *Dicothodon bajaensis* DE LA FORMACIÓN EL GALLO, BAJA CALIFORNIA, MÉXICO (CRETÁCICO TARDÍO) Y SUS IMPLICACIONES FILOGENÉTICAS**", realizada bajo la dirección de la **DRA. MARISOL MONTELLANO BALLESTEROS**:

Presidente: DR. MANUEL FERIA ORTIZ
Vocal: DR. ANTONIO ALFREDO BUENO HERNÁNDEZ
Secretario: DRA. IRENE GOYENECHEA MAYER GOYENECHEA
Suplente: DR. DAVID NAHUM ESPINOSA ORGANISTA
Suplente: DR. JESÚS ALVARADO ORTEGA

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 09 de noviembre de 2017.


DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADORA DEL PROGRAMA



AGRADECIMIENTOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, por las facilidades y el apoyo brindado durante este periodo.

Al Consejo de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el apoyo económico durante el periodo 2014-2016 (CVU 631617).

A 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), IN103616 "Microvertebrados de la formación El Gallo y algunos aspectos paleoambientales con base en isótopos estables de C y O" (2016-2018).

Al Programa de Apoyo de Estudios de Posgrado (PAEP), por el apoyo otorgado para la revisión de colecciones en el Instituto Smithsonian de Washington, DC.

A mi tutora principal Dra. Marisol Montellano Ballesteros y los miembros del Comité Tutor Dr. Jesús Alvarado Ortega y Dra. Irene Goyenechea Mayer Goyenechea. Por sus aportaciones e ideas a lo largo del desarrollo de este trabajo.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A todos aquellos gurús que me han aportado ideas, conocimiento y dirigido, para que no me fuera a divagar y continuara trabajando sobre la idea principal de este proyecto. A la Doctora Marisol Montellano Ballesteros, infinitamente gracias por **TODO**. A mi comité tutorial Dr. Jesús Alvarado Ortega y Dra. Irene Goyenechea Mayer Goyenechea. A los responsables que han guiado mi trabajo en el laboratorio y en campo, y me han inspirado de muchas formas para seguir adelante; Gerardo Álvarez y M en C René Hernández Rivera.

A mi Señora Madre que me he apoyado en todo ese proceso de muchas formas. **Siempre** has sido un apoyo y una inspiración para seguir adelante. Esto simplemente no hubiera sido posible sin tí mamá. A toda mi familia que siempre ha estado para mí.

A Oliver Ariel López Conde por todo lo que hemos compartido en esta aventura y lo que falta. Pero sobre todo gracias por apoyarme e impulsarme a seguir este sueño que cada día se convierte más en una realidad.

A todos aquéllos que compartieron espacio-temporalmente el cubículo de alumnos de posgrado vol.3, por las risas compartidas, consejos y ánimos dados. Y a quienes me dedicaron minutos de su tiempo para escuchar mis dudas/traumas existenciales y siempre me animaron a seguir.

A la familia Clark, que me permitió invadir su casa durante mi estadía en Washington D.C. y a Meredith Austin Fontana quién me facilito su tesis de Maestría.

Especialmente a las familias Rojas y Acevedo, pues gracias a su gran hospitalidad, este proyecto ha podido seguir adelante.

Finalmente, pero no menos importante quiero agradecer a María Rodríguez Jiménez por la paciencia y la orientación brindada durante todo este tiempo.

ÍNDICE

Resumen	7
Abstract	8
1. Introducción.....	9
1.1 Antecedentes de <i>Dicothodon bajaensis</i>	11
2. Objetivos	16
3. Material y Métodos	16
3.1 Área de estudio.....	16
3.2 Prospección y colecta	18
3.3 Preparación del material	19
3.4 Selección, revisión de caracteres y análisis filogenético	19
3.5 Nomenclatura y Abreviaturas anatómicas	21
4. Resultados	22
4.1 Sistemática paleontológica	22
Material referido	22
Descripción	25
4.2 Anatomía comparada.....	44
4.3 Análisis filogenético	45
5. Discusión.....	50
Implicaciones filogenéticas de <i>Dicothodon bajaensis</i>	52
Resultados adicionales	54
6. Conclusiones.....	57
Anexo 1	66
Anexo 2	67

Anexo 3	68
Anexo 4	69

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Ocurrencias del género <i>Dicothodon</i> en Norteamérica.	12
Figura 2. Detalles dentales de <i>Dicothodon bajaensis</i> .	12
Figura 3. A. Ubicación geográfica del poblado El Rosario, Baja California, México.	17
Figura 4. Vista general de los afloramientos de la formación El Gallo	18
Figura 5. E1b, fragmento craneal derecho de <i>D. bajaensis</i> .	25
Figura 6. E4, articulación de frontales y parietales A.	26
Figura 7. L1, neurocráneo de <i>D. bajaensis</i> .	27
Figura 8. E3, premaxila de <i>Dicothodon bajaensis</i> .	28
Figura 9. KM4, fragmento posterior derecho de mandíbula superior.	29
Figura 10. Mandíbula inferior de <i>D. bajaensis</i> .	30
Figura 11. C1, mandíbula superior de <i>D. bajaensis</i> se muestra la dentición heterodonta.	32
Figura 12. E1a, mandíbula inferior de <i>Dicothodon bajaensis</i> , se muestra la dentición heterodonta.	32
Figura 13. Vista lingual de ramas mandibulares de <i>D. bajaensis</i> .	33
Figura 14. BT1, Vista labial de fragmento derecho de ramas mandibular y maxilar de <i>D. bajaensis</i> en oclusión.	33
Figura 15. C2, vértebra dorsal aislada.	34
Figura 16. E5, vista ventral de neurocráneo y vértebras cervicales de <i>D. bajaensis</i> .	35
Figura 17. L2, serie de ocho vértebras dorsales.	36
Figura 18. L3, serie articulada de vértebras sacrales y las tres primeras caudales.	37
Figura 19. Sc1, vista lateral de vértebras caudales de <i>D. bajaensis</i> .	38
Figura 20. Sc 2, vértebra caudal posterior de <i>D. bajaensis</i> .	38
Figura 21. E6, húmero izquierdo, articulado con los fragmentos proximales de radio y ulna.	39
Figura 22. Sc3, fragmento izquierdo de la cintura pélvica de <i>D. bajaensis</i> .	40
Figura 23. Sc 4, fémur derecho de <i>D. bajaensis</i> .	41
Figura 24. LACM 1256, extremidad posterior derecha de <i>D. bajaensis</i> .	42
Figura 25. LACM 1256, fíbula de <i>D. bajaensis</i> . A vista dorsal. B. vista ventral.	43
Figura 26. Comparación dental entre las especies del género <i>Dicothodon</i> .	44
Figura 27. Consenso estricto de seis árboles para Polyglyphanodontia, resultante de la matriz de Gauthier <i>et al.</i> (2012).	45
Figura 28. Consenso estricto de cuatro árboles obtenidos de la matriz de Longrich <i>et al.</i> (2012)..	48
Figura 29. Se muestra el aumento de tamaño de las coronas a lo largo de la rama mandibular..	51
Figura 30. Consenso estricto del análisis filogenético de las relaciones entre los polyglyphanodontinos de Norteamérica.	52
Figura 31. Esquema de recambio dental en A. <i>D. bajaensis</i> y B. <i>A. magnidentatus</i> .	53

Figura 32. A. Polyglyphanodontia de acuerdo a la matriz de Gauthier <i>et al.</i> (2012). B Polyglyphanodontia de acuerdo a la matriz de Longrich <i>et al.</i> (2012).	55
Figura 33. Reconstrucción hipotética del hemisferio Norte durante el Cretácico Tardío.	57

Resumen

Los Polyglyphanodontia son un grupo de escamados del Cretácico Tardío de Norteamérica y Asia, la mayoría de los géneros que lo conforman se conocen por dientes aislados y fragmentos mandibulares. Dentro de este clado, la tribu Polyglyphanodontini se restringe a Norteamérica (Albiano-Cenomaniano al Maastrichtiano) e incluye cinco géneros. Las relaciones filogenéticas de los polyglyphanodontinos dentro de Squamata son controversiales, ya que se les ha relacionado con la familia Teiidae o con el grupo Scleroglossa. En México, como resultado de diversos proyectos paleontológicos realizados en la formación cretácica tardía El Gallo, Baja California, se han recuperado restos craneales y postcraneales de *Dicothodon bajaensis*, el cual fue descrito con base en dientes aislados y un fragmento de mandíbula con dos dientes posteriores. Ahora se tiene un vasto registro de *D. bajaensis*, que permite proponer una redescrición y reevaluar sus relaciones filogenéticas dentro de Squamata. Los primeros análisis filogenéticos para determinar las relaciones de *D. bajaensis* se realizaron con el programa TNT 1.5 Beta, las búsquedas se efectuaron con el análisis de *New Technology*, empleando las opciones *ratchet*, *sectorial search* y *fusion tree*. Los árboles de consenso estricto recuperaron a *D. bajaensis* dentro del clado Polyglyphanodontia y como grupo hermano de *Adamisaurus magnidentatus* del Cretácico Tardío de Mongolia. Este clado está soportado por cinco sinapomorfías: reducción del proceso premaxilar, extensión de la rama posterior del posorbital, aumento de tamaño de los dientes maxilares a lo largo de la rama mandibular, cuenta dental del premaxilar y dentario. La monofilia del clado Polyglyphanodontia y la relación de éste dentro de Scleroglossa se mantienen con la inclusión de *D. bajaensis*, tal como se había propuesto en análisis previos. A partir de este estudio *D. bajaensis* representa el segundo polyglyphanodontino más completo para el Cretácico Tardío de Norteamérica.

Abstract

The Late Cretaceous Polyglyphanodontia is an ancient group of Squamata from North America and Asia that is mainly known by isolated teeth and jaw fragments. Polyglyphanodontini is placed within this clade, and is restricted to North America. This tribe has five genera and their records range from Albian-Cenomanian to Maastrichtian. The phylogenetic relationships of this clade are controversial, relating it either with Teiidae or Scleroglossa. In Mexico, the fossil record of *Dicothodon bajaensis*, a member of the Polyglyphanodontini from the Late Cretaceous of Baja California, is abundant. As a result of a collaborative research project in El Gallo formation, many well-preserved remains of *D. bajaensis* were recovered, such as skull and postcranial elements. Until now *D. bajaensis* was described only by isolated teeth and a fragmentary jaw with two posterior teeth. The newly discovered material of this Cretaceous lizard allows to redescribe and evaluate the phylogenetic implications of *D. bajaensis* within Squamata. A phylogenetic analyses of *D. bajaensis* was performed to determine its relationships with TNT 1.5 Beta, a *New Technology* analysis using ratchet, sectorial search, and fusion tree. Consensus trees recovered *D. bajaensis* as a member of the Polyglyphanodontia clade, and as sister taxon of *Adamisaurus magnidentatus*, a Cretaceous lizard from Mongolia. *D. bajaensis* and *A. magnidentatus* share five synapomorphies: reduction of premaxillary process, posterior extension of postorbital, posterior extension of length of the maxillary teeth row, and number of dentary and premaxillary teeth. The addition of *D. bajaensis* to the phylogenetic analysis maintains Polyglyphanodontia as a monophyletic clade and does not modify the relationships of this clade within Scleroglossa, as has been proposed in previous analysis. Finally *D. bajaensis* represents the second most complete polyglyphandontan from the Late Cretaceous of North America.

1. Introducción

El Cretácico es el periodo más importante en la evolución de los Squamata, debido al incremento de su diversidad morfológica y taxonómica reportada para el Cenomaniano. Por otra parte, los registros más antiguos de las familias actuales de Squamata provienen de localidades del Cretácico Tardío de Norteamérica y Asia (Alifanov, 2000; Evans & Jones, 2010; Nydam, 1999). Un gran número de escamados del Cretácico Tardío de Norteamérica y Asia se han asignado al grupo Borioteiioidea. Este grupo incluye a las familias norteamericanas Chamopsiinae del Cretácico Temprano, Polyglyphanodontidae del Cretácico Tardío y a la familia asiática Gilmoreteiidae del Cretácico Tardío. El principal registro fósil de Borioteiioidea consiste en fragmentos mandibulares y dientes aislados (Nydam, 2013; Nydam & Fitzpatrick, 2009). A partir de evidencias osteológicas Nydam *et al.* (2007) propusieron que los borioteiioideos son el taxón hermano de la familia Teiidae; sin embargo, la sistemática y la posición filogenética de las familias que componen a Borioteiioidea son controversiales, en especial la familia Polyglyphanodontidae, pues se les ha relacionado con Teiidae o se les ha señalado como un taxón cercano a Scleroglossa (Estes *et al.*, 1988; Gauthier *et al.*, 2012; Gilmore, 1940; Hoffstetter, 1955; Longrich *et al.*, 2012; Reeder *et al.*, 2015).

El registro fósil de los Squamata consiste principalmente en dientes aislados, fragmentos de dentarios y maxilas, y ocasionalmente vértebras. Por esta razón la taxonomía de los Squamata fósiles depende de la morfología de las ramas mandibulares y ocasionalmente de elementos axiales (Kosma, 2004; Nydam, 1999, 2013). Por ello la filogenia de Squamata no se encuentra del todo resuelta, como ocurre en la mayoría de los vertebrados (Nydam, 2013; Reeder *et al.*, 2015; Simoes *et al.*, 2016).

Gilmore (1940) estableció la familia Polyglyphanodontidae, y reconoció dos géneros monoespecíficos provenientes de la Formación North Horn (Utah), de edad maastrichtiana, *Polyglyphanodon sternbergi* y *Paraglyphanodon gazini*. Años más tarde, Gilmore (1942) incluyó la familia Polyglyphanodontidae en Scleroglossa, pues esta familia presenta características de Iguanidae y de Agamidae. Con la familia Iguanidae comparte característica como la estructura general del cráneo, vértebras procélicas,

presencia de la articulación del zygosfeno-zygantrum en las vértebras, ausencia de osteodermos y la estructura del pie. Por otro lado, las características que comparte con la familia Agamidae son la dentición heterodonta, implantación subacrodonta y la ausencia de remplazo dental, no obstante algunas características de que presentan los miembros de la familia Polyglyphanodontia son suficientes para excluirlos de Agamidae, tales como las premaxilas fusionadas, la hipertrofia del esplenial y el angular. A pesar de ello, de manera independiente Hoffstetter (1955) y Estes (1969) argumentaron que los géneros *Polyglyphanodon* y *Paraglyphanodon* se encuentran más relacionados con los teiidos, principalmente por su morfología dental, la cual consiste en dientes transversales. Sulimski (1975) transfirió la familia Polyglyphanodontidae al infraorden Scincomorpha, e incluyó en ella a los géneros asiáticos *Gilmoreteius* (Langer, 1998), de las formaciones Djadokhta, Barun, Goyot y Khermeen Tsavy, y *Darchansaurus* de la Formación Khermeen Tsav.

La Tribu Polyglyphanodontini, propuesta por Nydam *et al.* (2007), incluye a los géneros norteamericanos *Bicuspidon*, *Dicothodon*, *Paraglyphanodon*, *Peneteius* y *Polyglyphanodon*. Las principales características de esta tribu son: orientación transversal de los dientes en la rama mandibular, cúspides linguales y labiales conectados por una cuchilla central y la supresión del recambio dental en los adultos. De acuerdo a estos autores, la tribu Polyglyphanodontini es resultado de una pequeña radiación de la familia Polyglyphanodontidae durante Cretácico Tardío. Hasta el momento en la *Paleobiology Database* se reconocen 13 géneros y una subfamilia dentro de la familia Polyglyphanodontidae.

La posición filogenética de Polyglyphanodontidae dentro de Squamata también es controversial. Para esclarecer sus relaciones se han llevado a cabo diversos estudios, por ejemplo, Conrad (2008) realizó un estudio filogenético, en que incluyó nueve géneros, de los cuales ocho son asiáticos (*Gilmoreteius*, *Darchansaurus*, *Sineoamphisbaena*, *Erdenetesaurus*, *Chermainsaurus*, *Gobinatus*, *Tchingisaurus* y *Adamisaurus*) y uno norteamericano (*Polyglyphanodon*); en este trabajo se determinó que los Polyglyphanodontidae están íntimamente relacionados con la familia Teiidae. Este resultado se basa en caracteres craneales y dentales. Por otro lado, Gauthier *et al.* (2012), incluyeron sólo seis géneros, cinco asiáticos (*Gilmoreteius*, *Gobinatus*,

Tchingisaurus y *Adamisaurus*) y un norteamericano (*Polyglyphanodon*); como resultado erigieron el clado Polyglyphanodontia y lo reconocieron como un grupo cercano al Suborden Scleroglossa, con base en caracteres craneales y postcraneales. Debido a la escasez de material de polyglyphanodontinos norteamericanos, había resultado imposible la inclusión de algún miembro a las hipótesis filogenéticas anteriormente generadas; sin embargo, aquí se presenta la descripción de una serie de elementos craneales, dentales y postcraneales del polyglyphanodontino norteamericano *Dicothodon bajaensis*. Esta descripción no sólo permite enmendar la diagnosis de esta especie, sino también evaluar su posición filogenética dentro de Polyglyphanodontia.

1.1 Antecedentes de *Dicothodon bajaensis*

Durante los años 70, personal del Museo de Historia Natural del Condado de los Ángeles realizó un proyecto paleontológico en el área de El Rosario Baja California, México; donde afloran rocas de edad cretácica tardía y terciaria temprana, se realizó colectas de fósiles principalmente de la formación El Gallo. Durante el desarrollo de ese proyecto se logró coleccionar restos mandibulares, que fueron asignados a *Polyglyphanodon sternbergi* por Estes (1983), debido a la similitud de la morfología dental (dientes transversales) entre los nuevos ejemplares y esta especie. Posteriormente, Nydam (1999) realizó una revisión de *P. sternbergi*, reconociendo la presencia de dos formas diferentes y nombrando así a la especie proveniente de Baja California como *Polyglyphanodon bajaensis*. Más tarde, Nydam *et al.* (2007) realizaron una revisión de los scincomorfos del Cretácico de Norteamérica, y establecieron el género *Dicothodon*. De acuerdo a las características dentales de este género reasignaron *P. bajaensis* a este nuevo género. El género *Dicothodon* (Nydam, 1999) incluye tres especies, *Dicothodon moorensis* de la Formación Cedar Mountain (Cenomaniano inferior) de Utah; *Dicothodon cifellii* del Miembro Smoky Hollow de la Formación Straight Cliffs (Turoniano) del sur de Utah; y *Dicothodon bajaensis* de la formación "El Gallo" (Campaniano) de Baja California. Estos registros hacen de *Dicothodon* el género de borioteiioideos con la distribución geográfica temporal más amplia (Figura 1) (Nydam, 2013; Nydam *et al.*, 2007).

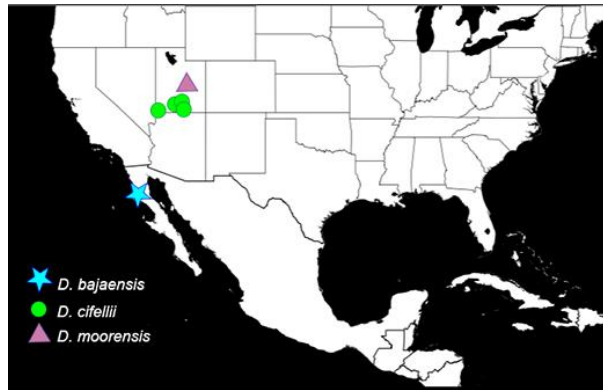


Figura 1. Ocurrencias del género *Dicothodon* en Norteamérica. Tomado y modificado de PaleontologyDataBase (2016).

El holotipo de *D. bajaensis*, IGM 6965, se encuentra depositado en la Colección Nacional de Paleontología, albergada en el Museo María del Carmen Perrilliat del Instituto de Geología, en el campus principal de la UNAM en Ciudad de México. Este ejemplar es un diente molariforme posterior (Figura 2. A-D). Como parte de los paratipos se cuenta con: un fragmento del dentario derecho con dos dientes posteriores y la base de un tercer diente roto (IGM 6963) (Figura 2 G-H), dos dientes molariformes posteriores (IGM 6966) (Figura 2 I-M).

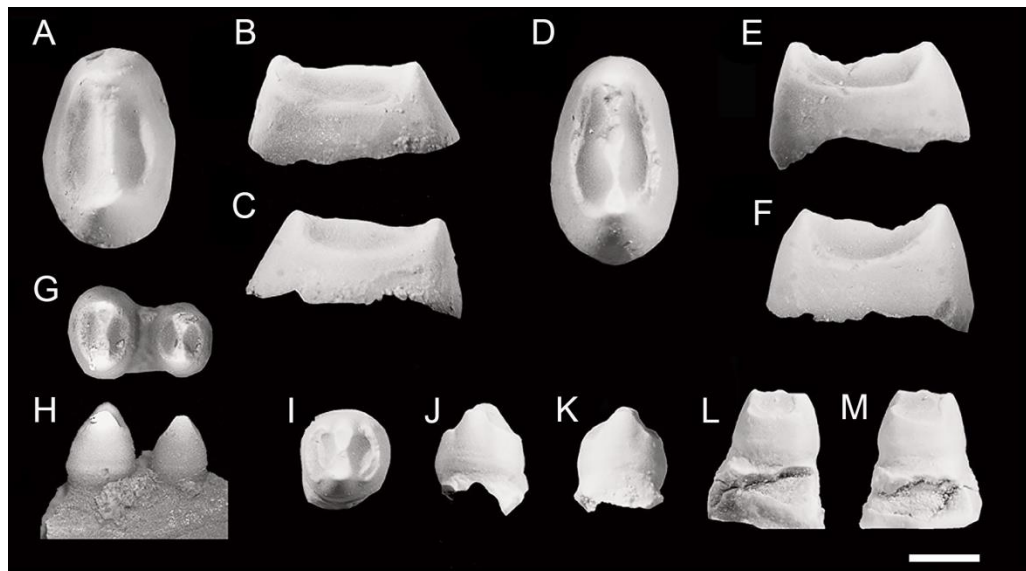


Figura 2. Detalles dentales de *Dicothodon bajaensis*. A, B, C vistas oclusal, distal y mesial de IGM 6964; D, E, F vistas oclusal, distal y mesial de IGM 6965; G, H, vistas oclusal y lingual de IGM 6963; I, J, K, L Y M, vistas oclusal, labial, lingual, mesial y distal de IGM 6966 (Tomado y modificado de Nydam *et al.*, 2007). Escala equivalente a 1 mm.

Hasta el año 2005, el material conocido de *D. bajaensis* depositado en las colecciones científicas de Los Ángeles y del Instituto de Geología se limitaba a tres dientes aislados y un fragmento mandibular de *D. bajaensis* (Figura 2). En el año 2004, la Dra. Montellano-Ballesteros inició el proyecto "Los microvertebrados fósiles de la formación El Gallo, Baja California, México". Un año después, se reportó el hallazgo de elementos del esqueleto axial de *D. bajaensis* (Montellano-Ballesteros *et al.*, 2005). A partir de ese año, y como resultado de una colecta sistemática y constante en el área; a la fecha, se han recuperado 223 elementos pertenecientes a *Dicathodon bajaensis* a lo largo de 10 localidades y tres ejemplares de museo (

Tabla 1), que no poseen coordenada. Entre los elementos recuperados se cuenta con material dental, craneal, elementos postcraneales y vértebras articuladas. Debido a la abundancia de elementos craneales y del esqueleto axial que se han recuperado, se reconoció la conveniencia y posibilidad de redescubrir *D. bajaensis* y abordar un estudio filogenético que revelara sus relaciones de parentesco dentro de Squamata.

Tabla 1. Elementos recuperados de *D. bajaensis* desde el 2004-2015. Las columnas hacen referencia a cada una de las localidades en las que se ha colectado *D. bajaensis*.

	Evelia	Scorpio	Bebe de Tata	Silvina	JAO 200	CADAEL	Ejemplares de Museo	OK	Fiesta de Huesos	Lagartijero	OKm	Totales
Dientes aislados	4	-	-	-	-	7	-	-	4	-	-	15
Premaxila	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Maxilar derecho	2	1	1	-	-	1	1	-	1	-	2	9
Maxilar izquierdo	1	-	1	-	-	1	1	-	-	-	1	5
Prefrontal derecho	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Frontal derecho	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Parietal	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Jugal derecho	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Palatino derecho	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Pterigoides	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	2
Ectopterigoides derecho	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Dentario derecho	1	1	-	-	-	1	1	-	-	-	1	5
Dentario izquierdo	-	-	-	-	-	3	1	-	-	-	2	6
Esplénial derecho	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2
Angular derecho	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	3
Surangular derecho	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	3
Vértebra	21	17	-	-	-	3	14	9	3	22	15	104
Húmero derecho	1	-	-	-	-	1	1	-	-	1	2	6
Húmero izquierdo	1	-	-	-	-	2	-	-	-	-	2	5
Ulna derecha	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Ulna izquierda	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
Radio derecho	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Radio izquierdo	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Escápula derecha	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Escápula izquierda	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Isquion	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2
Ilion	1	1	-	-	-	-	-	1	-	-	1	4
Pubis	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	3
Fémur derecho	1	1	-	-	-	-	2	1	-	2	2	9
Fémur izquierdo	-	1	-	-	1	1	1	1	-	2	2	9
Tibia derecha	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	2
Tibia izquierda	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
Fíbula derecha	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	2
Fíbula izquierda	-	-	-	-	-	2	-	1	-	-	-	3
Calcáneo	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1
Tibial	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1
Metatarsales	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1
Garras	-	2	-	1	-	-	1	-	-	1	2	7
												223

2. Objetivos

- Redescribir *Dicothodon bajaensis*, escamado del Cretácico Tardío de Baja California.
- Enmendar la diagnosis de *Dicothodon bajaensis* basada en los elementos craneales, postcraneales y dentales.
- Revisar la posición taxonómica y filogenética de *Dicothodon bajaensis* dentro de los Squamata.

3. Material y Métodos

3.1 Área de estudio

La formación El Gallo aflora al oeste del pueblo El Rosario de Arriba, Municipio de Ensenada Baja California, oeste de México (Figura 3). Esta unidad geológica fue definida por Kilmer (1963) pero su descripción no se ajustó a los requisitos marcados por el Código de Nomenclatura Estratigráfica, por lo cual la formación El Gallo conserva su condición informal. La formación El Gallo se ubica a lo largo de la costa occidental de Baja California, y su espesor varía entre 500 y 1300 metros. La litología de esta formación se caracteriza por intercalaciones de areniscas grises y areniscas masivas de color pardo (Figura 4). Esta unidad se subdivide en tres miembros: "El Disecado", "La Escarpa", y "El Castillo", la subyace la Formación La Bocana Roja (lutitas rojas y tobas, Campaniano); y la cubre la Formación El Rosario (areniscas marrones, conglomerados y arcillas; Campaniano-Masstrichtiano) (Kilmer, 1963; Schile, 1974). La composición litológica y la estratigrafía de la formación indica un ambiente de depósito fluvial trenzado muy activo con eventos de alta energía (Fulford & Busby, 1993; Schile, 1974; Fastovsky *et al.*, 2015). Actualmente se están realizando estudios para describir más detalladamente el ambiente de depósito de la formación El Gallo, así como entender los procesos tafonómicos que se dieron (Fastovsky *et al.*, 2015).

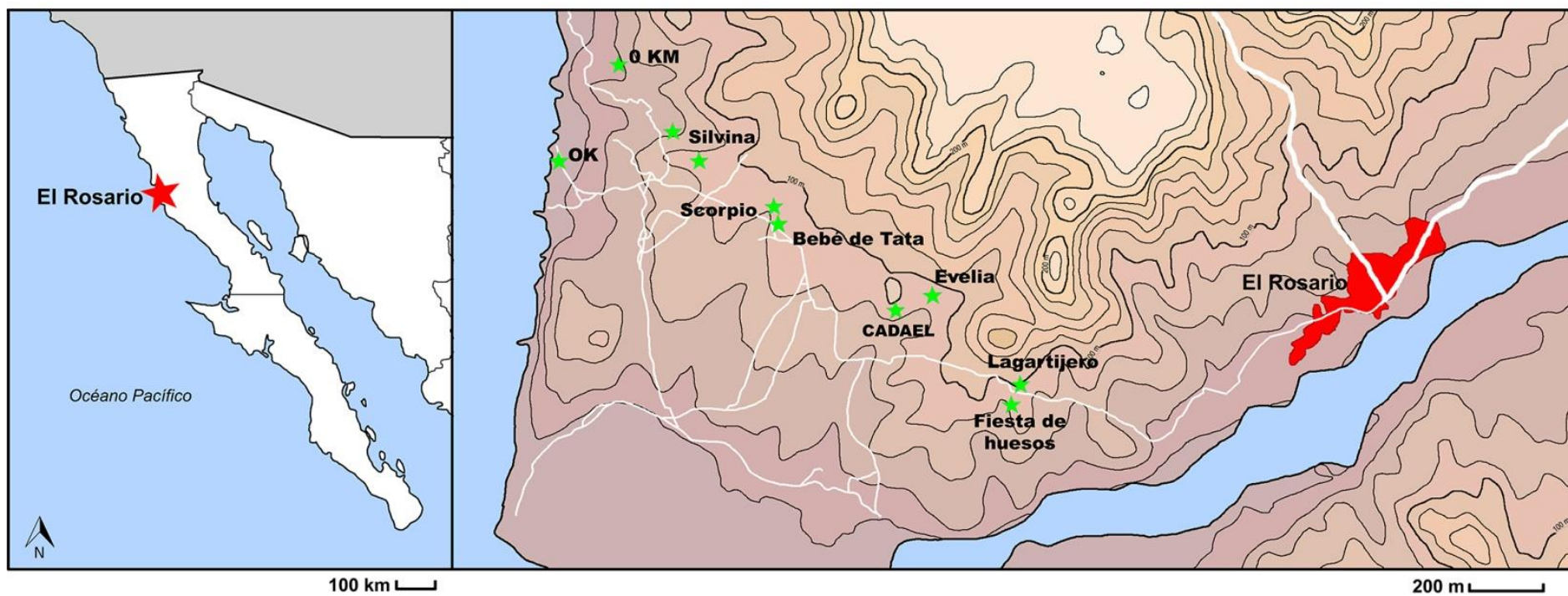


Figura 3. A. Ubicación geográfica del poblado El Rosario, Baja California, México. B. Se muestra la ubicación de las localidades en las que se ha recuperado material de *Dicathodon bajaensis*.

La edad absoluta de El Gallo fue determinada a través de la técnica $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ (Renne *et al.*, 1991). Esta edad se obtuvo a partir de tobas riolíticas que se encuentran en los miembros La Escarpa y El Disecado. La edad para la formación El Gallo es de 74.87 ± 0.05 a 73.59 ± 0.09 Ma, que corresponde al Campaniano Tardío. Esta formación es la mayor exposición de rocas cretácicas no marinas en el Océano Pacífico (Busby, 2004; Fulford & Busby, 1993; Morris, 1974, 1976; Peacock *et al.*, 2014; Renne *et al.*, 1991). Los micro y macro vertebrados fósiles que se han recuperado de esta formación, provienen principalmente del miembro "El Disecado" (Morris, 1974, 1976; Renne *et al.*, 1991; Romo de Vivar, 2011).



Figura 4. Vista general de los afloramientos de la formación El Gallo, en donde se observan intercalaciones entre las areniscas grises y las areniscas pardas.

3.2 Prospección y colecta

El material fósil estudiado en esta tesis fue recolectado entre los años 2004 y 2015. La recolecta del material consistió en caminatas a lo largo de los afloramientos, en los que se recuperó el material fósil que se encontraba expuesto sobre el sedimento. Una vez colectado, cada ejemplar fue envuelto en papel sanitario y colocado en cápsulas de plástico. Otra parte de los fósiles se obtuvo tras tamizar sedimentos de localidades donde ya se habían encontrado fósiles. En el caso de ejemplares grandes o dispersos,

se elaboraron jackets. El material fue debidamente etiquetado y georeferenciado. Se transportó al Laboratorio de Paleontología de Vertebrados del Instituto de Geología, UNAM, donde fue preparado.

3.3 Preparación del material

La limpieza del material fósil se realizó de forma mecánica, con ayuda de herramientas como el air-scribe, agujas de disección, alfileres entomológicos y pinceles. Éstos se prepararon bajo una lupa de 5x y de un microscopio estereoscópico Olympus SZ61. Para la consolidación del material fósil se empleó acetato de celulosa y para su restauración cianoacrilato.

3.4 Selección, revisión de caracteres y análisis filogenético

Se revisó el material de la familia Chamopsiidae (*Leptochamops denticulatus* UALP29761, YUM1062, USNM16514; *Meniscognathus altamani* UALVP29831-34,29775-77; *Haptosphenus placodon* UALVP29771, 29780; *Socognatus unicuspis* UALVP29739; *Contogenys sloani* UALVP29839; *Stypodontosaurus* DEM42 KUAI) depositado en el Laboratorio de Paleontología de Vertebrados, de la Universidad de Alberta, Edmonton, Canadá, así como el polyglyphanodontino *Polyglyphanodon sternbergi* (USNM PAL15559, USNM PAL15568, USNM PAL USNM PAL 15819, USNM PAL 16368, USNM PAL 16369, USNM PAL 16374, USNM PAL 16585, USNM PAL 16587, USNM PAL 16588, USNM PAL 421672, USNM PAL 427680, USNM PAL 427683, USNM PAL 15477) depositado en la colección de Paleobiología del Instituto Smithsonian, Washington, DC. Esto se hizo con la finalidad de comparar la morfología de *Dicothodon bajaensis* con los borioteiioideos norteamericanos.

Para determinar las relaciones filogenéticas de *D. bajaensis*, se empleó la matriz publicada por Gauthier *et al.* (2012); la cual incluye la actualización de las matrices de Estes *et al.* (1988), Lee (1998) y Conrad (2008), que hasta el momento es la hipótesis filogenética más aceptada para Squamata. Esta súpermatriz se compone de 610 caracteres, de los cuales 64 corresponden a tejido blando que difícilmente se conserva en el registro fósil. De los 546 caracteres óseos de esta matriz, se identificaron 195 caracteres para *Dicothodon bajaensis* (Tabla 1; Anexo 1). También se consideraron los

12 caracteres y las 27 especies de *Squamata* maastrichtianos de Norteamérica sugeridos por Longrich *et al.* (2012) para la matriz de Gauthier *et al.* (2012). Cabe señalar que se agregaron las modificaciones realizadas por Fontana (datos no publicados, 2014) para *P. sternbergi* a la matriz de Gauthier *et al.* (2012) y la de Longrich *et al.* (2012).

Tabla 1. Caracteres identificados en *Dicothodon bajaensis* respecto a los propuestos por Gauthier *et al.*, 2012 y Longrich *et al.*, 2012. En paréntesis se muestran los caracteres recuperados para la matriz de Longrich *et al.*, 2012.

	Gauthier <i>et al.</i> , 2012	Longrich <i>et al.</i> , 2012	<i>Dicothodon bajaensis</i>
Cráneo	415	415	129
Dentición	26	46	25 (45)
Aparato hioideo	16	16	0
Columna vertebral	24	24	8
Esqueleto axial	90	90	27
Osteodermos	18	18	6
Tejidos blandos	21	21	0
	610	620	195

Los análisis filogenéticos, para ambas matrices se realizaron en el programa TNT 1.5 Beta (Goloboff *et al.*, 2003), por medio de los métodos de *New Technology*, en los que se activaron las opciones *Sectorial Search*, *Ratchet* (100 iteraciones) y *Fusion tree*, ya que las matrices que se emplearon para este estudio son de 610x196 (Gauthier *et al.*, 2012) y de 622x220 (Longrich *et al.*, 2012). Se eligió esta metodología por el gran número de caracteres y taxones de las matrices. De haber realizado la búsqueda tradicional (Parsimonia), la probabilidad de caer en una isla de árboles era alta y esto podría provocar un sesgo en las hipótesis evolutivas de los caracteres (Maddison, 1991). Los remuestreos de soporte de clados *Bootstrap* (BP) y *Bremer Support* (BS) también se realizaron en TNT 1.5 Beta. El *Bremer Support* indica el número de pasos extra que se requieren para colapsar el clado más parsimonioso, los valores bajos en estos análisis indican una baja consistencia del árbol (Morrone, 2000; Siddall, 2001).

3.5 Nomenclatura y Abreviaturas anatómicas

La nomenclatura y abreviaturas anatómicas aplicadas para describir la anatomía de *D. bajaensis* en este trabajo reproducen aquéllas de Kosma (2004) y de Fontana (2014).

ar articular	fad fosa aductora	Pb pubis
a acetábulo	fd fosa distal	polc proceso olécranon
ang angular	fma foramen anterior	prf prefrontal
boc basioccipital	fm foramen mandibular	prm premaxila
c calcáneo	fp fosa proximal	ptd pterigoides
ca capiletum	fsn foramen subnarinal	Ra radio
cad cresta aductora	fro frontal	sa surangular
ce centrum	Fi fíbula	sd sínfisis dentaria
Cl cóndilo lateral	fm foramen magnum	sn espina neural
Cm cóndilo medio	g garra	sp sinapofisis
cra cóndilo radial	H húmero	so supraoccipital
cul cóndilo ulnar	h cabeza	spl esplenial
cor coronoides	il ilium	t tróclea
cot <i>cotyle</i>	Is isquion	t tarsales
den dentario	j jugal	ti tibia
di diapófisis	lac lagrimal	Tr trocánter
ecp ectopterigoides	Mt metatarsales	Ul ulna
entc entepicóndilo	max maxilar	zyg zigapófisis
Eo exooccipital	nas nasal	zy zigantrum
F falanges	occ occipital	
faa foramen anterior alveolar	par parietal	

4. Resultados

4.1 Sistemática paleontológica

Orden Squamata Opel, 1811

Infraorden Scincomorpha Camp, 1923

Boroteiioidea Nydam, Eaton y Sankey, 2007

Subfamilia Polyglyphanodontinae Estes, 1983

Tribu Polyglyphanodontini Nydam, Eaton y Sankey, 2007

Género *Dicothodon* Nydam, 1999

Dicothodon bajaensis (Nydam, 1999)

Material referido

A continuación se enlistan los ejemplares que se utilizaron en este trabajo para realizar la descripción de *D. bajaensis*. Al no contar con números de catálogo, cada ejemplar se identificó con la primera letra de la localidad a la que pertenece y un número.

Localidad 0 KM: **KM 2**, fragmento posterior de mandíbula superior izquierda; **KM 3**, mandíbula inferior izquierda con siete dientes anteriores y ocho dientes posteriores; **KM 4**, fragmento posterior mandíbula superior derecha presenta tres dientes funcionales y evidencias de recambio dental; **KM 6**, fragmento posterior de mandíbula inferior derecha con cinco dientes posteriores.

Localidad Evelia: **E1a**, mandíbula inferior izquierda con siete dientes anteriores y ocho posteriores; **E1b**, fragmento izquierdo del cráneo, incluye prefrontal, nasal, maxilar, jugal, coronoides, pterigoides y siete dientes anteriores y ocho dientes posteriores; E1a y E1b se encontraron articulados; **E3**, premaxila con cuatro y tres dientes rotos en la base, la premaxila está articulada con un fragmento anterior de la maxila derecha con cuatro dientes anteriores; **E4**, frontales y parietal; **E5**, neurocráneo articulado con seis vértebras cervicales; **E6**, fragmento distal de

húmero articulado con fragmentos proximales de ulna y radio; **E7**, extremos articulares y distales de húmero.

Localidad Lagartijero. **L1**, neurocráneo; **L2**, ocho vértebras dorsales articuladas; **L3**, tres vértebras caudales y dos sacrales en articulación.

Localidad CADAEL. **C1**, maxila derecha con siete dientes anteriores y siete dientes posteriores; **C2** vértebra dorsal aislada; **C3**, diente posterior aislado.

Localidad Bebé de Tata. **BT1**, fragmentos posteriores de mandíbula superior e inferior derechas en oclusión.

Localidad Scorpio. **SC1**, ocho vértebras caudales articuladas; **SC2**, una vértebra caudal; **SC3**, ilion, isquion y pubis izquierdos en articulación; **SC4**, fémur derecho.

Ejemplar LACM 1256, extremidad posterior derecha.

Diagnosis (enmendada). Premaxila compuesta de un solo elemento, portador de ocho dientes con implantación pleurodonta; el foramen parietal se encuentra en la sutura fronto-parietal y la sutura es interdigitada; la escultura del parietal es muy suave, la maxila está en contacto con el jugal, el lagrimal y el ectopterigoides, el contacto entre estos tres elementos forma un foramen en la cara interna del cráneo, la sínfisis dentaria se ubica en vista medial con una superficie articular ventral y se encuentra en contacto con el canal de Meckel; la implantación dental en la maxila es subpleurodonta y en el dentario es subacrodonga; la dentición es heterodonta, los dientes anteriores son cónicos y los posteriores molariformes bicúspidos, hay un aumento gradual de los dientes posteriores. Difiere del género *Polyglyphanodon* por la morfología de los dientes posteriores, en *D. bajaensis* son bulbosos, la cuchilla central que conecta las cúspides labial y lingual tiene forma de U, en *Polyglyphanodon* la cuchilla media es prácticamente horizontal y el borde es dentado (Nydham & Cifelli, 2005). En *D. bajaensis* los dientes se expanden antero-posteriormente en relación a la parte lateral, lo que confiere una forma ovalada a los dientes en vista oclusal. Las cúspides labiales y lingual son del mismo tamaño a lo largo de la rama mandibular, exceptuando el diente de la octava posición de la maxila y dentario presenta la cúspide labial 5mm más alta que la lingual. La articulación del pubis, ilion e isquion no es sutural y el acetábulo se encuentra poco desarrollado.

Descripción

Cráneo

Prefrontal. La porción del prefrontal que se conserva pertenece al ejemplar E1b (Figura 5). Este tiene una forma subtriangular y es robusto. Se encuentra en contacto con el frontal y el lagrimal, en vista ventral resulta complicado delimitar los contactos del prefrontal, debido a que el material se encuentra fracturado y agrietado lo que impiden su correcta identificación.

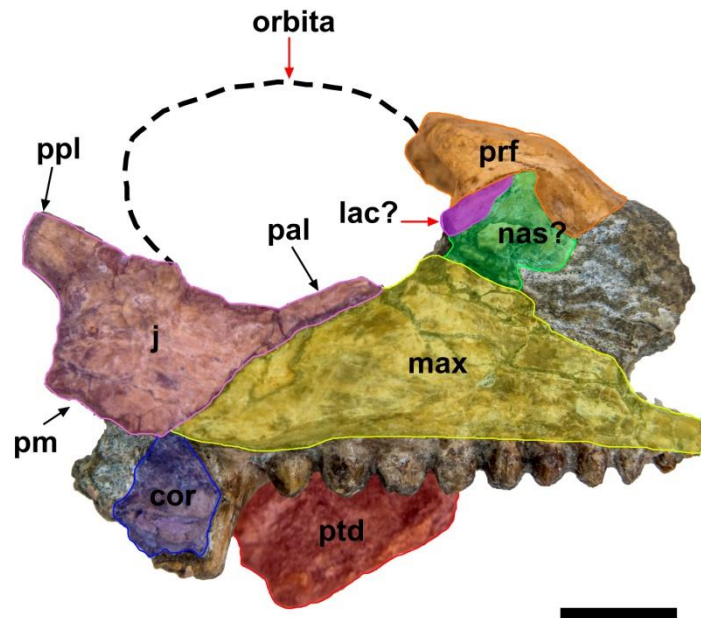


Figura 5. E1b, fragmento craneal derecho de *D. bajaensis*. pal. porción anterolateral, ppl. porción posterolateral, pm porción medial. Escala igual a 5 mm.

Frontales. Los frontales son pareados, tienen forma alargada y subrectangular, con el extremo posterior ensanchado (Figura 6). Los frontales forman aproximadamente el 45% de la cuenca ocular. En su porción más anterior se encuentran en contacto con el prefrontal y en su extremo posterior con el parietal. La sutura fronto-parietal en la superficie ventral es suavemente interdigitada (Figura 6A) y en la superficie dorsal es más profunda (Figura 6B). Difiere de *P. sternbergi* y de *A. magnidentatus* en la superficie rugosa del parietal, en estas especies los parietales carecen de ornamentación.

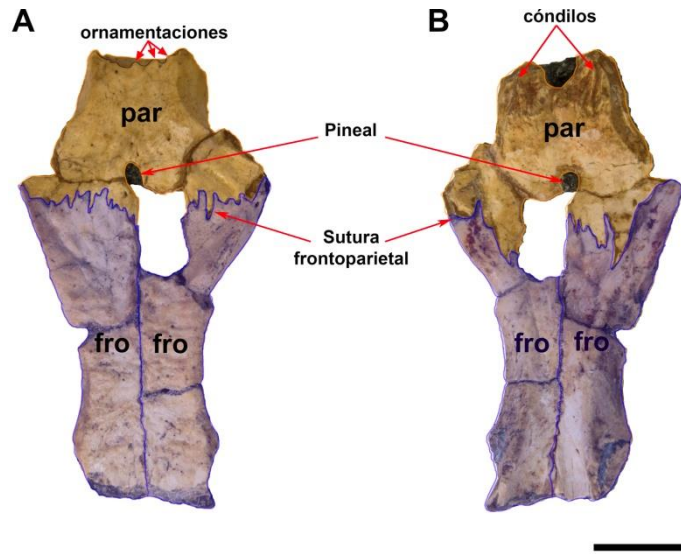


Figura 6. E4, articulación de frontales y parietales A. vista dorsal. B. Vista ventral. Se señala la sutura fronto-parietal y la ubicación del pineal. Escala igual a 5 mm.

Parietal. El parietal tiene forma cuadrangular (Figura 6), en su extremo anterior es más ancho que el extremo posterior; y respecto a los frontales es más corto. En su extremo medio anterior se encuentra un pequeño foramen pineal. En vista ventral el parietal muestra dos cóndilos bien redondeados en los que se articula el neurocráneo (Figura 6B). *D. bajaensis* difiere de *P. sternbergi* y *A. magnidentatus* en la superficie rugosa del parietal y por la presencia unas pequeñas ornamentaciones en el extremo posterior (Figura 6A).

Jugal. El jugal de *D. bajaensis* es tri-radiado (Figura 5), en su porción anterolateral es esbelto, las porciones medial y postero-lateral son gruesas y robustas. El jugal descansa sobre la maxila y probablemente se encuentre en contacto con el lagrimal. El jugal abarca aproximadamente el 45% de la longitud de la órbita. Carece de ornamentaciones.

Neurocáneo. Los ejemplares L1 y E5 son neurocráneos bien conservados de *D. bajaensis*. La cresta supraoccipital inicia en el foramen magnum y se articula con el parietal, latero-medialmente el supraoccipital es estrecho y se amplía en su porción posterior (Figura 7). Las suturas entre el supraoccipital y el exoccipital son evidentes. Los exoccipitales se expanden lateralmente, los procesos son redondeados. Los procesos basioccipitales son cortos y cilíndricos.

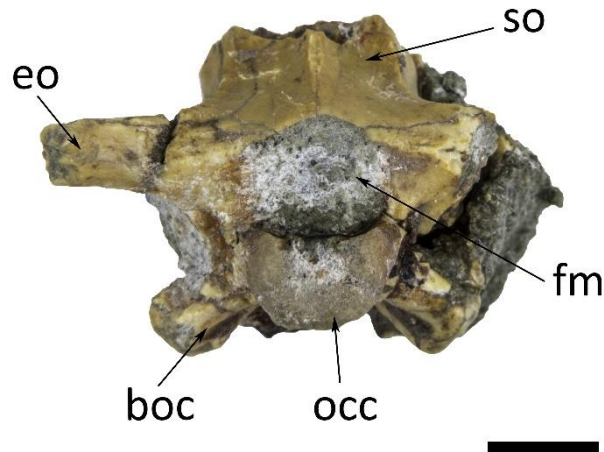


Figura 7. L1, neurocráneo de *D. bajaensis*. Escala es igual a 5 mm.

Mandíbulas.

Premaxila. Las premaxilas están fusionadas formando la punta del hocico (Figura 8). En vista oclusal la premaxila tiene forma de U y tiene ocho posiciones dentales con implantación pleurodonta. Cuatro dientes están rotos en la base y los otros cuatro están bien conservados; éstos son cónicos, su base es circular y su ápice es ligeramente curvo (Figura 8C). Se conserva la porción más proximal del proceso nasal, se puede deducir que este proceso es esbelto (Figura 8D). El contacto de la premaxila con la maxila es suelto y el proceso premaxilar es corto (Figura 8B).

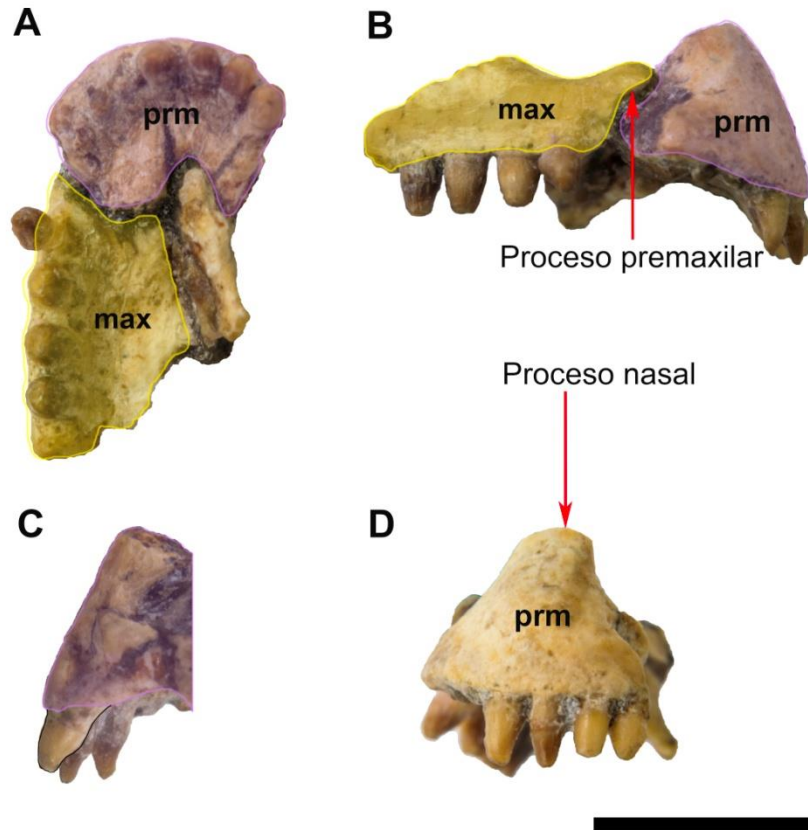


Figura 8. E3, premaxila de *Dicothodon bajaensis*. A. Vista oclusal. B. Vista labial izquierda, se observa la implantación pleurodonta. C. Vista labial derecha, se observa el contacto con el maxilar. D. Vista frontal, se señala el proceso nasal. Escala igual a 5 mm.

Maxila. En vista labial tiene forma subtriangular, en su parte más anterior tiene forma de cuña, contribuye con un 45% de la narina (Figura 8B y **¡Error! No se encuentra el origen de la referencia.11**). En vista oclusal la maxila es ligeramente sinuosa (Figura 11A). La porción más anterior solapa la premaxila (Figura 8B) y en la porción posterior lo limita el jugal. En vista lingual la maxila está en contacto con el jugal y ectopterigoides (Figura 9). La maxila es lisa, es decir no presenta ornamentaciones. Presenta tres forámenes, uno entre la cuarta y quinta posición dental en vista labial, un segundo en la parte interna de la porción anterior de la maxila que se ha nombrado como foramen subnarinal (Figura 11A), pues es la salida de la vena y las arterias subnarinales; y un tercero que se encuentra en el contacto de la maxila, jugal y ectopterigoides en vista lingual, a este foramen le denomine tripartito (Figura 9).

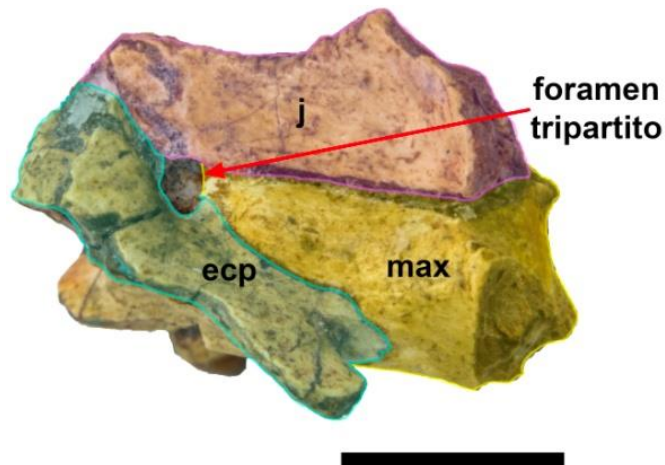


Figura 9. KM4, fragmento posterior derecho de mandíbula superior. Escala igual a 5 mm.

Dentario. Tiene forma triangular en la vista labial (Figura 10A y C) es rectangular y reducido en vista lingual, y es sinuoso en vista oclusal (Figura 10D). En su cara lingual el dentario se encuentra limitado por el surangular y el articular en su porción posterior y por el angular en la parte inferior. En su cara labial el dentario ocupa un tercio de la superficie de la mandíbula inferior, se encuentra en contacto con el esplenial en un 66% de su longitud y el 10% de la porción más posterior del dentario está en contacto con el coronoides (Figura 10C). El extremo distal se curva lingualmente, en la parte interna se encuentra la sínfisis dentaria, es de superficie lisa y oval que se bifurca en el extremo distal. En vista labial el dentario presenta ocho forámenes mentales de mismo tamaño y forma, estos forámenes inician en la sínfisis dentaria y terminan en el décimo diente.

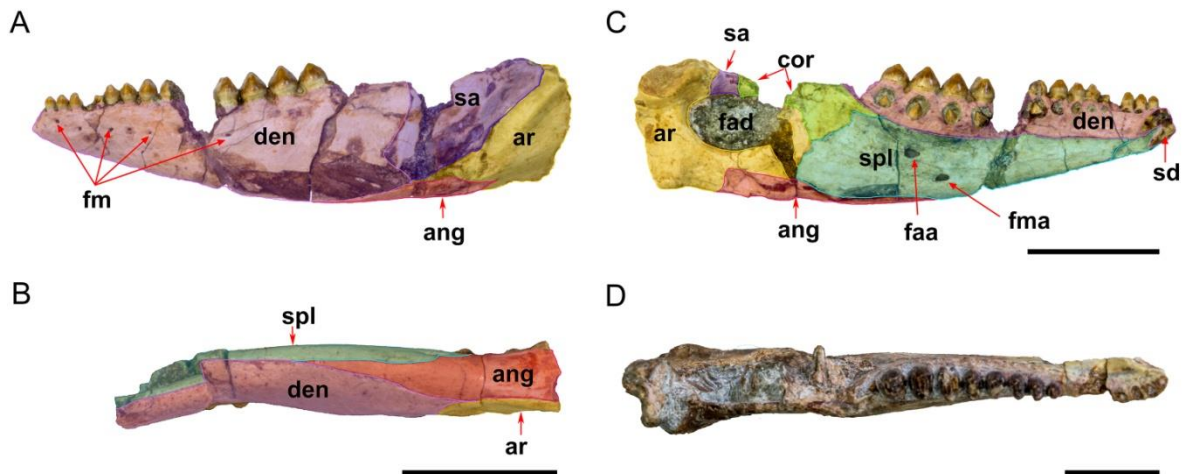


Figura 10. Mandíbula inferior de *D. bajaensis*. A, KM3, vista labial; B, KM6, vista ventral; C, KM3, vista lingual; D. E1a, vista oclusal, Escalas equivalentes a 5 mm.

Esplénial. El esplénial en vista lingual es subtriangular y está hipertrofiado, abarca 2/3 de la longitud de la mandíbula inferior (Figura 10 C) y en vista labial no se observa el esplénial. Comienza en la sínfisis dentaria, en su extremo posterior está en contacto con el coronoides y el articular; y en la porción medio dorsal está en contacto con el angular. Difiere de *P. sternbergi* por la presencia de dos forámenes de diferente tamaño, el foramen anterior alveolar es oval y de menor tamaño, se encuentra en décimo tercera posición dental, y el foramen anterior miohioideo es semicircular y de mayor tamaño, se ubica debajo de la décimo cuarta posición dental. El canal de Meckel se encuentra abierto desde la sínfisis dentaria y la porción anterior del esplénial.

Angular. Tiene forma subtriangular en vista labial, lingual y ventral, ocupa aproximadamente un 5% de la mandíbula inferior. Este hueso inicia en la décimo tercera posición dental, en vista labial la porción anterior se acuña postero-ventralmente al dentario y su porción distal está en contacto con el articular (Figura 10A); en vista labial su porción anterior se acuña con el esplénial y posteriormente está en contacto con el articular (Figura 10C); en vista ventral su porción anterior está en contacto con el esplénial y el dentario y posteriormente con el articular (Figura 10B).

Coronoides. El extremo distal se encuentra conservado en el ejemplar E1b (Figura 5) y el proximal en el ejemplar KM3 (Figura 10A), de estos dos ejemplares se infiere que el coronoides de *D. bajaensis* tiene forma triangular. Solamente es visible en vista lingual e inicia en la décimo cuarta posición dental, la porción más anterior del coronoides tiene forma de cuña y se encuentra en contacto con el dentario y el esplenial; la porción medio-ventral está en contacto con el articular y aporta un 20% al foramen mandibular (Figura 10C), y la porción más posterior está en contacto con el surangular.

Surangular. En vista labial tiene forma subrectangular (Figura 10A) y en vista lingual es rectangular (Figura 10B). Ocupa el 23% de la longitud total de la mandíbula inferior y se ubica en su porción posterior. El surangular, en vista labial, en su extremo anterior está en contacto con el dentario, la porción medio-ventral y posterior están en contacto con el articular; en vista lingual el surangular está reducido y se encuentra limitado por el coronoides anteriormente y por el articular posteriormente. Aporta el 10% al foramen mandibular (Figura 10C), las líneas de contacto del surangular son suaves y simples.

Articular. En vista labial el articular es subtriangular (Figura 10A) y lingualmente es subrectangular (Figura 10C). Se ubica en la porción más posterior de la mandíbula inferior y aporta el 11% a su longitud total. En vista labial y lingual porción anterior del articular está en contacto con el surangular y su porción antero-ventral está en contacto con el angular. El articular aporta el 70% al foramen mandibular; en el extremo más anterior se encuentra el proceso retroarticular es pequeño y poco evidente (Figura 10C y D), se curva a la parte medial de la rama mandibular; y el cóndilo articular es poco profundo y relativamente largo.

Dentición.

Dentición superior. La maxila soporta 15 dientes heterodontos, siete dientes cónicos anteriores y ocho molariformes posteriores (Figura 11A), la implantación de los dientes en la maxila es subpleurodonta. Los dientes posteriores se encuentran orientados transversalmente respecto a la maxila, son bicúspidos, el

tamaño de las cúspides es constante, tiene una cuchilla central que conecta la cúspide labial con la lingual y dos cuchillas accesorias en vista mesial y distal.

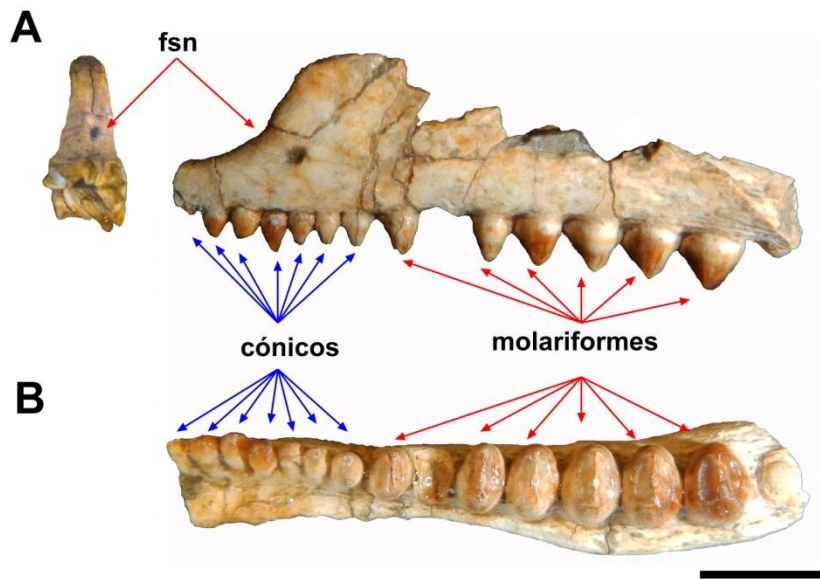


Figura 11. C1, mandíbula superior de *D. bajaensis* se muestra la dentición heterodonta. A. vista labial. B. vista oclusal. Escala igual a 5 mm

Dentición inferior. El dentario soporta 15 dientes, de los cuales siete son cónicos anteriores y ocho molariformes posteriores (Figura 12). La anatomía de los dientes inferiores es similar a los dientes superiores, pero la implantación dental de los dientes inferiores es subacrodonta.

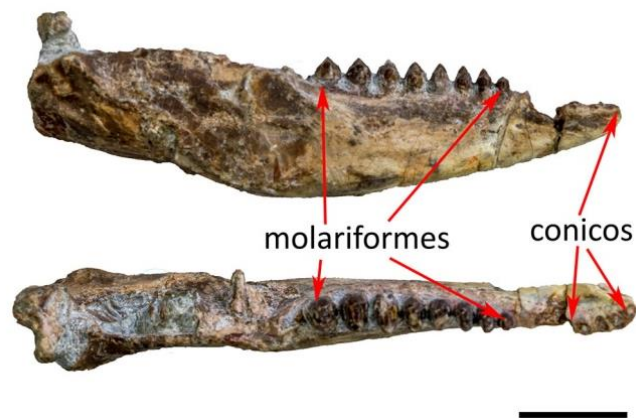


Figura 12. E1a, mandíbula inferior de *Dicothodon bajaensis*, se muestra la dentición heterodonta. Escala igual a 1 cm.

La longitud de los dientes superiores e inferiores de *D. bajaensis* aumentan progresivamente a lo largo de las ramas mandibulares y maxilares. El recambio dental de *D. bajaensis* se suspende durante la ontogenia, los ejemplares Km2 y 3, presentan evidencia de recambio dental activo y el ejemplar E1 no presenta ninguna evidencia de recambio dental. En aquellos ejemplares en los que el recambio se encuentra activo, las fosas de reabsorción son redondas y se ubican debajo de los dientes funcionales, en la mayoría de los casos se encuentra el diente de recambio dentro de las fosas (Figura 13). La oclusión dental de *D. bajaensis* es interdigitada (Figura 14).

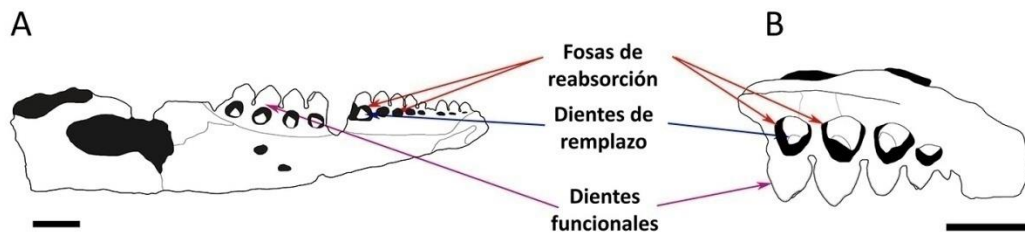


Figura 13. Vista lingual de ramas mandibulares de *D. bajaensis*. A, KM3, rama mandibular inferior. B, KM2, fragmento posterior de rama mandibular superior. Escalas iguales a 5 mm.



Figura 14. BT1, Vista labial de fragmento derecho de ramas mandibular y maxilar de *D. bajaensis* en oclusión. Escala igual a 5 mm.

Vértebras

Hasta el momento no se ha logrado determinar el número de total de vértebras en *D. bajaensis*. Se cuenta con series articuladas provenientes de diferentes localidades, y representan diferentes zonas de la columna vertebral. Las vértebras de *D. bajaensis* son procélicas (Figura 15) (la cara anterior de las vértebras es cóncava), se ha logrado discriminar que de acuerdo a la posición las vértebras de *D. bajaensis* varían en tamaño y forma.

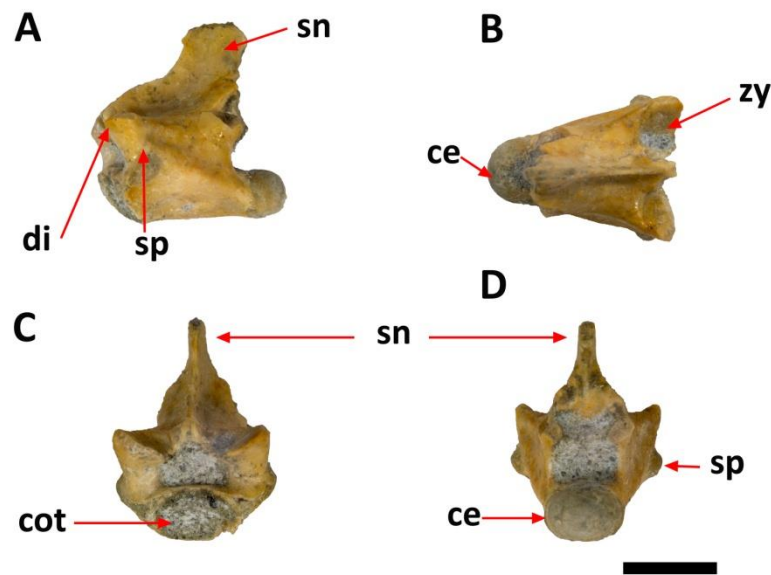


Figura 15. C2, vértebra dorsal aislada. A. vista lateral, B vista dorsal, C. vista anterior, D. vista posterior. Escala igual a 5 mm.

Cervicales. Hasta el momento sólo se ha recuperado un ejemplar (E5) con una serie de seis vértebras cervicales articuladas de *D. bajaensis*. Las dos primeras vértebras pertenecen al atlas y axis (Figura 16). El único atlas conservado tiene forma de anillo, en vista ventral se observan las zigapófisis que son pequeñas y circulares; ventralmente el atlas sostiene una pequeña hipapófisis, anteriormente se articula con el cóndilo occipital y posteriormente con el axis. El axis se encuentra muy fragmentado.

Vértebras cervicales 3-6, estas vértebras están comprimidas antero-posteriormente y en vista ventral son triangulares (Figura 16). Proporcionalmente el tamaño de estas vértebras representa la mitad del tamaño de las vértebras dorsales recuperadas en esta misma localidad. Por desgracia el arco y la espina neural de las vértebras cervicales no se conservaron.

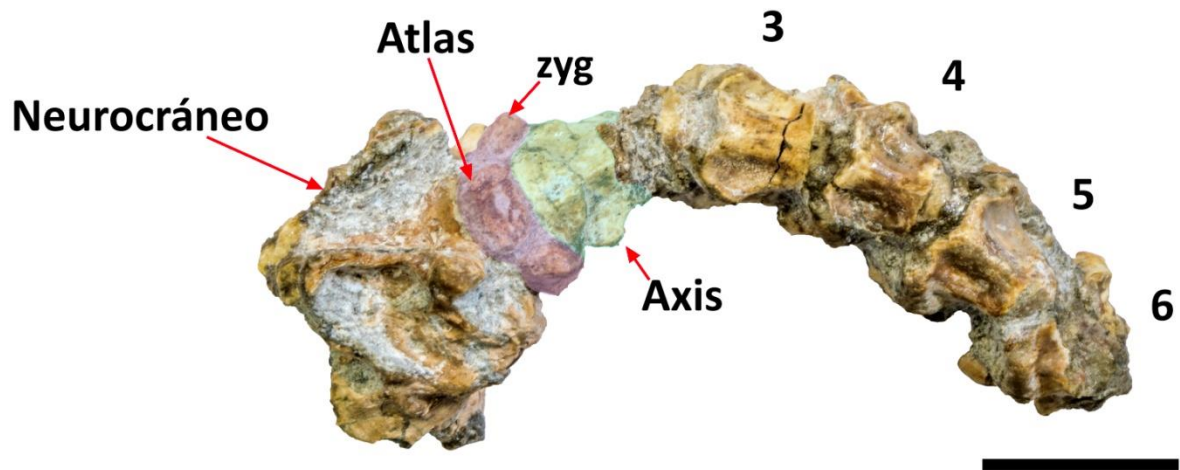


Figura 16. E5, vista ventral de neurocráneo y vértebras cervicales de *D. bajaensis*. Escala igual a 1 cm.

Dorsales. Solamente se ha recuperado una serie de ocho vértebras dorsales articuladas del ejemplar L2 (Figura 17). Las vértebras dorsales son iguales en tamaño y morfología. En vista ventral (Figura 17B) tienen forma triangular. La espina neural se proyecta hacia la parte posterior (Figura 17C).

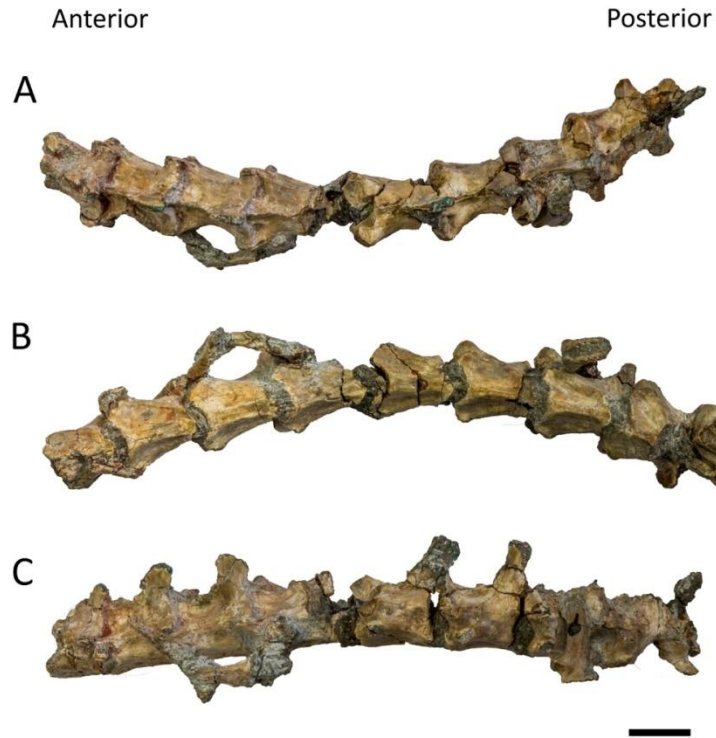


Figura 17. L2, serie de ocho vértebras dorsales. A. vista dorsal. B. vista ventral C. vista lateral. Escala igual a 1 cm.

Sacrales. *D. bajaensis* tiene dos vértebras sacrales no fusionadas (Figura 18); se han recuperado sacrales de las localidades Evelia, Lagartijero y Scorpio, pero ningún ejemplar conservó la vista dorsal (Figura 18B). El proceso transversal de las vértebras sacrales es robusto y probablemente alargado.

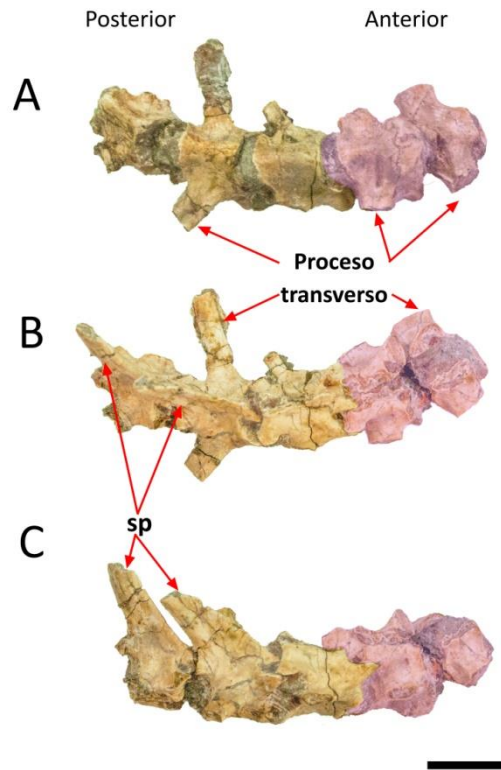


Figura 18. L3, serie articulada de vértebras sacrales y las tres primeras caudales. A. vista ventral. B. vista dorsal. C. vista lateral. Escala igual a 1 cm.

Caudales. La serie de vértebras caudales mejor conservada proviene del ejemplar Sc1 (Figura 19); sin embargo, las tres primeras caudales provienen del ejemplar L3 (Figura 18). En vista ventral las vértebras caudales están comprimidas lateralmente y la forma varía de acuerdo a su posición, las primeras vértebras caudales son triangulares, las vértebras de la porción media y las más posteriores son rectangulares. La espina neural (Figura 18B) en las primeras vértebras es robusto y alargado y se va reduciendo, hasta llegar a la mitad de su tamaño original; en las vértebras posteriores (Figura 19). Del mismo modo el proceso transversal (Figura 18C) de las primeras vértebras caudales es robusto y alargado, y va disminuyendo de tamaño en las vértebras subsecuentes. En las vértebras más posteriores de *D. bajaensis* se observa el punto de fractura para la autotomía (Figura 20).



Figura 19. Sc1, vista lateral de vértebras caudales de *D. bajaensis*. Escala igual a 1 cm.

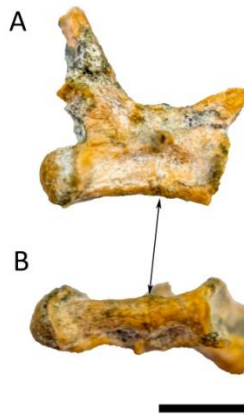


Figura 20. Sc 2, vértebra caudal posterior de *D. bajaensis*. A. vista lateral. B. vista ventral. Se señala el punto de fractura para la autotomía. Escala igual a 5 mm.

Esqueleto apendicular

Húmero. El ejemplar E6 es donde está mejor conservado del húmero de *D. bajaensis* (Figura 21). Los extremos proximal y distal del húmero son de forma subtriangular, se encuentran comprimidos antero-posteriormente y se conectan por un eje relativamente corto. Los extremos proximal y distal son relativamente tres veces más anchos que el cuerpo humeral. El extremo proximal del húmero es más delgado que el extremo distal, la fosa proximal es somera (Figura 21A), la cresta deltopectoral de *D. bajaensis* se encuentra poco desarrollada. El extremo distal del húmero (Figura 21) es grueso, la fosa distal tiene forma de V y es profunda, los cóndilos que se articulan al radio y la ulna se encuentran bien desarrollados, el capitelum es dos veces más largo que ancho y tiene forma ovoide, la tróclea es la mitad de tamaño que el capitelum y es esférico. El entepicóndilo se encuentra bien desarrollado (Figura 21).

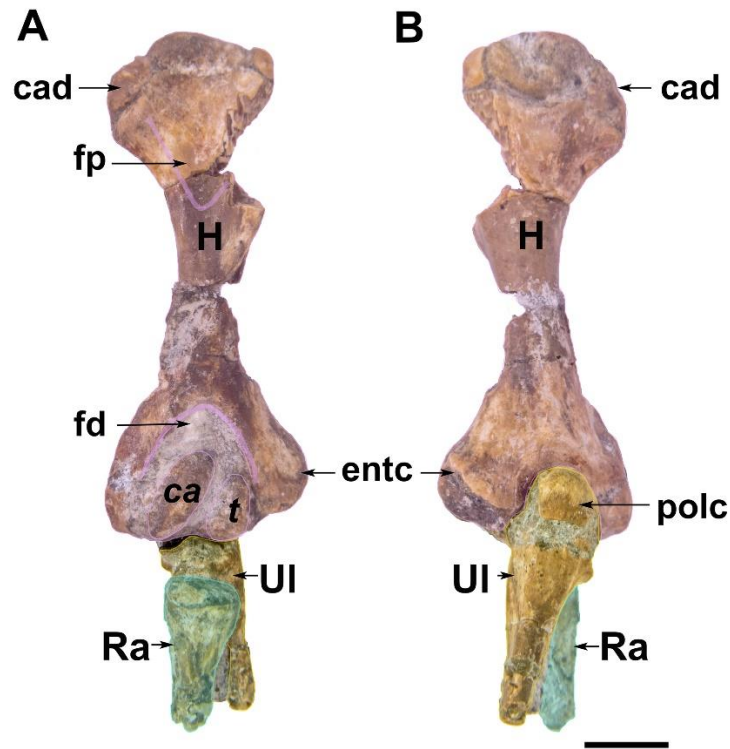


Figura 21. E6, húmero izquierdo, articulado con los fragmentos proximales de radio y ulna. A. vista dorsal. B. vista ventral. Escala igual a 5 mm.

Ulna. En el ejemplar E6 sólo se conserva un extremo proximal. La ulna es esbelta y probablemente alargada, está comprimida antero-posteriormente y el cuerpo ulnar es cilíndrico. Se articula con la tróclea del húmero (Figura 21). En vista dorsal se observa que el proceso olecranon se encuentra bien desarrollado (Figura 21B).

Radio. En el ejemplar E6 sólo se conserva el extremo proximal. El extremo proximal del radio se expande y tiene forma triangular (Figura 21). El cuerpo del radio es cilíndrico.

Cintura pélvica

Ilion. El ilion de *D. bajaensis* tiene una forma semirectangular, la parte posterior es menos gruesa que la anterior (Figura 22). El ilion se articula al proceso transversal de las vértebras sacrales. Aporta aproximadamente un 35% al acetábulo. En el margen dorsal posterior del ilion se sitúa un tubérculo anterior al

acetábulo (Figura 22 B). El ilion de *D. bajaensis* es más largo y esbelto que el de *P. sternbergi*.

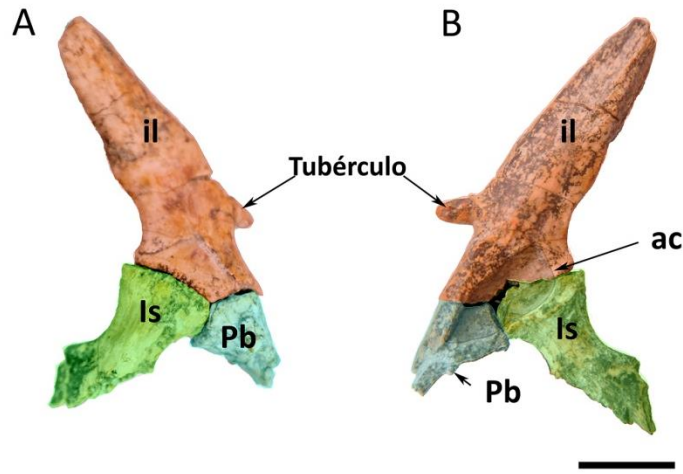


Figura 22. Sc3, fragmento izquierdo de la cintura pélvica de *D. bajaensis*. A. vista ventral. B. vista dorsal. Escala igual a 1 cm.

Isquion. En el ejemplar Sc3 sólo se han conservado los extremos articulares del isquion, (Figura 22). El extremo articular del isquion es subrectangular (Figura 22A) en vistas ventral y dorsal es triangular (Figura 22B), robusto y grueso. El cuerpo del isquion se aplana hacia la parte posterior, y probablemente el extremo distal es aún más delgado. Aporta 35% al acetábulo.

Pubis. En el ejemplar SC3 sólo se ha conservado la porción proximal del pubis de *D. bajaensis* (Figura 22). El extremo articular del pubis tiene forma triangular y es robusto; aparentemente la porción distal se aplana dorso-ventralmente. El pubis aporta el 30% al acetábulo (Figura 22 B).

Los elementos que forman la cintura pélvica de *D. bajaensis* se encuentran unidos débilmente, a diferencia de la cintura pélvica de *P. sternbergi* en la que los elementos se encuentran prácticamente fusionados. El acetábulo de *D. bajaensis* tiene forma oval y es poco profundo, mientras que en *P. sternbergi* es redondeado.

Extremidad posterior

Fémur. El fémur de *D. bajaensis* es largo y curvo. Los extremos articulares del fémur de *D. bajaensis* son robustos, el cuerpo femoral es cilíndrico (Figura 23). La cabeza femoral de *D. bajaensis* tiene forma oval, y se articula con el acetábulo; ventral a la cabeza femoral se encuentra el trocánter, en la cara ventral se encuentra una fosa profunda en forma de V (Figura 23B). El extremo distal del fémur es más grueso que el proximal, el cóndilo medial y lateral forman la superficie articular para la tibia y la fíbula. El cóndilo medial tiene una proyección anterior, mientras que el cóndilo lateral se aplana antero-posteriormente, en la cara dorsal (Figura 23A) se observa una depresión en forma de V. El fémur de *D. bajaensis* difiere de *P. sternbergi* en la forma de la cabeza femoral, pues el *P. sternbergi* es bien redondeada.

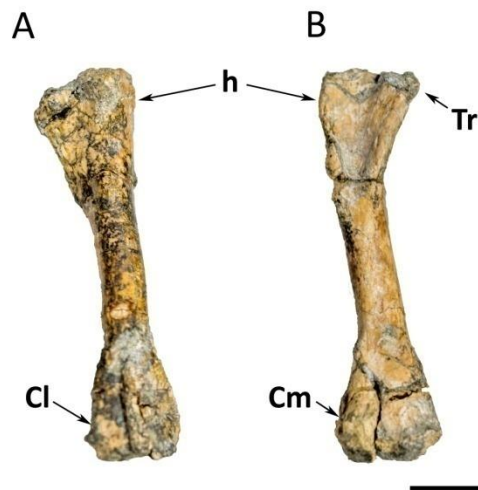


Figura 23. Sc 4, fémur derecho de *D. bajaensis*, A. vista dorsal. B. vista ventral. Escala igual a 1 cm.

Tibia. La tibia (LACM 1256) de *D. bajaensis* es larga y delgada (Figura 24), el cuerpo es oval transversalmente y casi recto, en la porción media de la tibia se observa una ligera curva (Figura 24). En el extremo proximal la tibia tiene dos proyecciones, una anterior amplia y semiredondeada y otra pequeña y redondeada, en la cara ventral estas proyecciones se articulan con el extremo distal del fémur. La cabeza articular distal es más pequeña, presenta dos tubérculos redondeados del mismo tamaño. La tibia tiene una articulación en bisagra con el calcáneo.

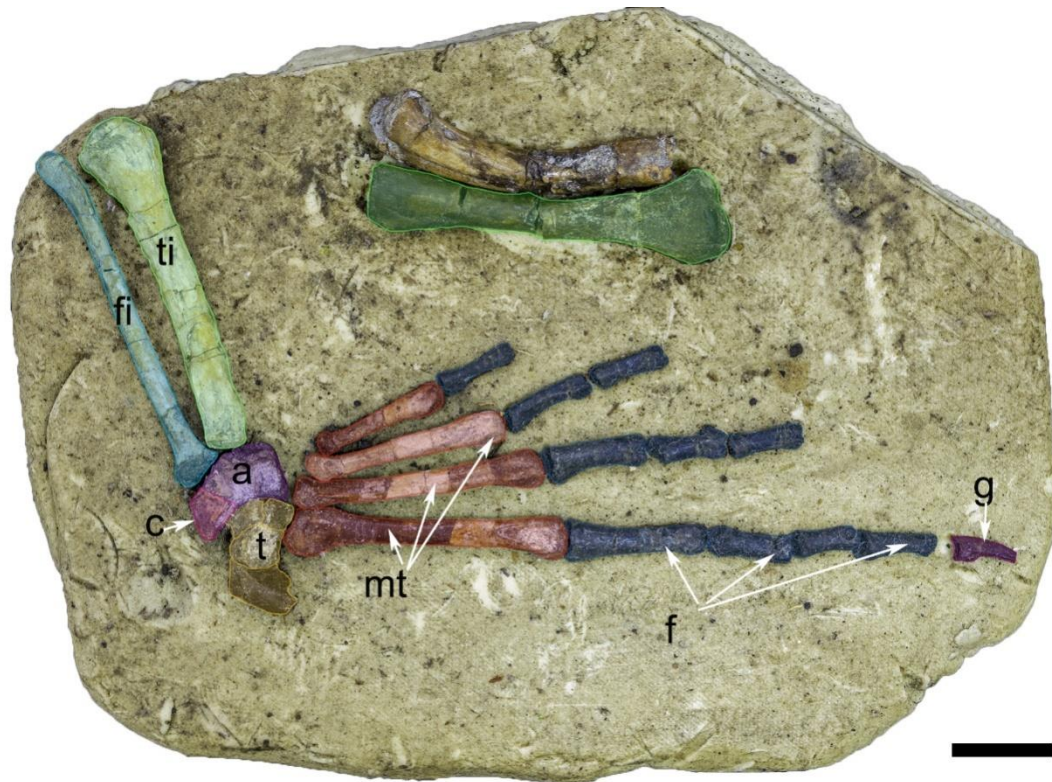


Figura 24. LACM 1256, extremidad posterior derecha de *D. bajaensis*. Escala igual a 1 cm.

Fíbula. La fíbula de *D. bajaensis* es larga y más esbelta que la tibia (Figura 24). El cuerpo es cilíndrico y recto (Figura 25), las terminaciones de las cabezas articulares son diagonales, el extremo distal es ligeramente más ancho que el extremo proximal. En vista ventral (Figura 25 B) se observa que el extremo articular proximal tiene un tubérculo circular y el extremo articular distal tiene una fosa superficial en forma de V.



Figura 25. LACM 1256, fibula de *D. bajaensis*. A vista dorsal. B. vista ventral. Escala igual a 1 cm.

Pie. El ejemplar LACM 1256 es un pie de *D. bajaensis* casi completo muy bien preservado, sólo el V dígito no se conservó (Figura 24). El astrágalo y el calcáneo están co-osificados y la sutura apenas es visible, tienen forma subrectangular, el calcáneo se expande en su extremo distal (Figura 24) y se encuentra en contacto directo con los tarsales, éstos son de forma irregular y de diferentes tamaños.

Los metatarsales aumentan de forma progresiva del dígito I al IV. La fórmula de las falanges es 2, 3, 4, 5, ?. Las falanges de cada dígito se reducen de tamaño progresivamente hacia la parte más distal, y la falange de cada dígito tiene una terminación ungual que tiene forma de gancho para sostener las garras.

4.2 Anatomía comparada

Género *Dicothodon*

El género *Dicothodon* se caracteriza por presentar dientes posteriores molariformes, de forma bulbosa y cuchilla central en forma de U a V. Estas características varían un poco entre las especies del género. En *Dicothodon moorensis* (Figura 26 A) y *D. cifellii* (Figura 26 B), las cúspides labiales son más altas y estrechas que las cúspides linguales, la cuchilla central tiene forma de V. Contrariamente, en *D. bajaensis* las cúspides lingual y labial son casi igual de altas y la cuchilla central tiene forma de V (Figura 26 C). Las cuchillas accesorias que unen las cúspides labiales y linguales están bien desarrolladas y tiene forma de U. *D. cifellii* difiere de *D. moorensis* en el descenso prácticamente vertical de las cuchillas accesorias.

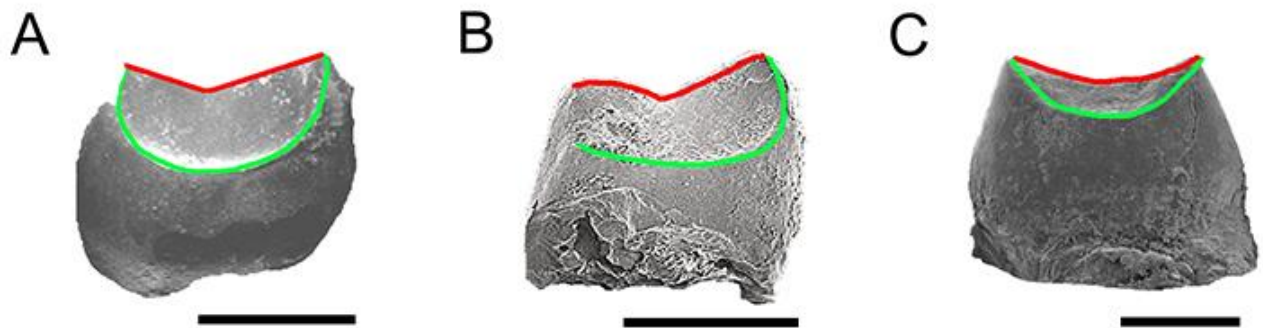


Figura 26. Comparación dental entre las especies del género *Dicothodon*. A. *D. moorensis* OMNH 29771 (Tomado y modificado de Nydam, 1999). B. *D. cifellii* UMNH VP 7374 (Tomado y modificado de Nydam et al., 2007). C. *D. bajaensis* C3. En rojo se ilustra la forma de la cuchilla central y en verde la cuchilla accesorias. Escalas iguales a 1 mm.

4.3 Análisis filogenético

De la matriz de Gauthier *et al.* (2012) se obtuvieron seis árboles de 5135 pasos, estos árboles son 295 pasos más cortos que los 122 árboles reportados por Gauthier *et al.* (2012); los resultados de los índices de consistencia (IC) son de 0.189 y de los índices de retención (IR) de 0.787. Con estos seis árboles se generó un árbol de consenso estricto (Anexo 2) que resultó en 5141 pasos, IC: 0.189 e IR: 0.787. Mientras que de la matriz de Longrich *et al.* (2012) se obtuvieron cuatro árboles de 5308 pasos, estos árboles son 133 pasos más cortos que los tres árboles reportados por Longrich *et al.* (2012); los resultados de IC es de 0.186 y IR de 0.784. Con estos cuatro árboles se generó un árbol de consenso estricto (Anexo 4), de 5336 pasos y IC: 0.185 e IR: 0.782.

Hipótesis de Gauthier *et al.* (2012)

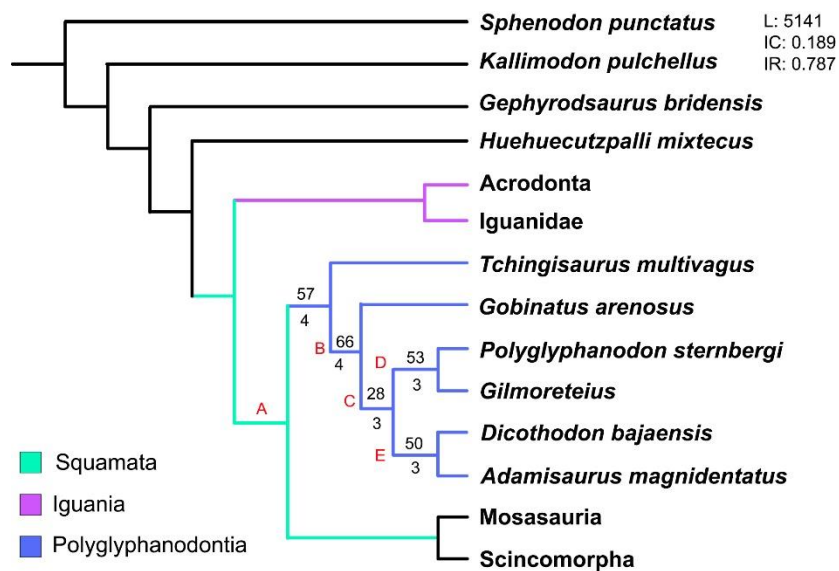


Figura 27. Consenso estricto de seis árboles para Polyglyphanodontia, resultante de la matriz de Gauthier *et al.* (2012). Arriba del nodo se encuentra el valor de Bootstrap (1000 réplicas) y debajo el índice de Bremer Support.

Con la adición de *D. bajaensis* a la matriz de Gauthier *et al.* (2012), se recuperaron seis sinapomorfías para el clado Polyglyphanodontia (Figura 27, Nodo B), de las siete sinapomorfías reportadas por Gauthier *et al.* (2012): **(111)** Contacto del proceso maxila-premaxila; **(122)** Profundidad del jugal por debajo del orbital; **(175)** Supratemporales no visibles en vista dorsal; **(399)** Fosa aductora ubicada en la cara externa de la mandíbula (surangular); **(403)** Cresta prearticular; **(418)** Longitud de la rama dental en el maxilar. Podríamos considerar al carácter **175** como ambiguo, pues sólo se encuentra representado en tres de los miembros del clado Polyglyphanodontia (*T. multivagus*, *G. arenosus* y *A. magnidentatus*). En el caso particular de *D. bajaensis* este carácter no se pudo codificar ya que por el momento no se cuenta con los supratemporales, por otra parte *P. sternbergi* y *Gilmoroteius* carecen de supratemporales.

En este resultado, también se identificaron 16 autapomorfías para *D. bajaensis* **(9)** Sutura maxilar-premaxilar suelta; **(56)** Interdigitación fuerte de la sutura fronto-parietal; **(97)** Proceso supraoccipital del parietal bífido; **(134)** Prefrontal corto anteroposteriormente; **(150)** Rama suborbital del jugal superficial; **(231)** El contacto de los palatinos se extiende más allá de la mitad de éstos; **(241)** El palatino apenas solapa el pterigoides lateralmente y éste no se extiende hasta la sutura ectopterigoide-jugal-maxilar; **(365)** Repisa subdental sujeta alrededor del foramen alveolar anterior-inferior; **(372)** Canal de Meckel cerrado y fusionado anteriormente al esplenial; **(377)** Articulación del esplenial-angular es plana y colindante; **(381)** La extensión del angular alcanza el cóndilo mandibular; **(383)** En vista medial el angular se encuentra reducido; **(384)** El foramen miohioideo se encuentra ventral; **(399)** La fosa aductora es poco profunda y se extiende a no más de la mitad de la cara externa de la mandíbula; **(404)** Ausencia del proceso retroarticular; **(423)** Los dientes marginales se posicionan cerca o en el margen apical del soporte dental.

Nodo A (Polyglyphanodontia + (Mosasauria+Sincomorpha)). [39(2 o 3)] Profundidad en el frontal del proceso subolfatorio del 58%-68% o 75% - 85%; [83(1)] La sutura del postorbital-jugal es abultada; [114(2 o 3)] Extensión del proceso facial del maxilar del 25%-36% o del 38%-55%; [205(1)] Presencia del

borde medial de la septomaxila; [250(2)] Las coanas se extienden cerca de la mitad del palatino; [305(1)] El proceso alar del proótico es prominente; [455(2)] 26 vértebras presacrales; [507(1)] Presencia del proceso anterior de la interclavícula.

Nodo C ((*P. sternbergi* + *Gilmoreteius*)+ (*D. bajaensis* + *A. magnidentatus*)). [155(1)] Proceso posterior del jugal ausente; [257(0)] Pterigoides en contacto el uno con el otro; [262(1)] Proceso transversal del pterigoides y actopterigoides es casi tan profundo como a mandíbula y el borde transversal del ectopterigoides, cubriendo en su mayoría al proceso pterigoides en vista anterior; [281(1)] El proceso anterior del ectopterigoides separa al palatino de la parte posterior de la maxila; [360(0)] Ausencia de la repisa subdental en el extremo anterior del dentario.

Nodo D (*P. sternbergi* + *Gilmoreteius*). [110(1)] Presencia de crecimientos internos, de forma triangular; que sobrelapan lateralmente al proceso proótico pero a su vez son anteriores al supraoccipital; [166(1)] Ausencia de supratemporal; [240(1)] El palatino se extiende posteriormente a lo largo del borde lateral del pterigoides; [376(1)] La extensión posterior del esplenial alcanza el ápice del coronoides.

Nodo E (*D. bajaensis* + *A. magnidentatus*). [3(1)] El proceso premaxila-maxila es reducido; [120(1)] La rama suborbital del maxilar se extiende hasta un cuarto de la órbita; [419(2)] De siete a nueve dientes premaxilares; [421(2)] De 10-20 dientes en el dentario; [572(0)] Suave ornamentación dermal del cráneo.

Hipótesis de Longrich et al. (2012)

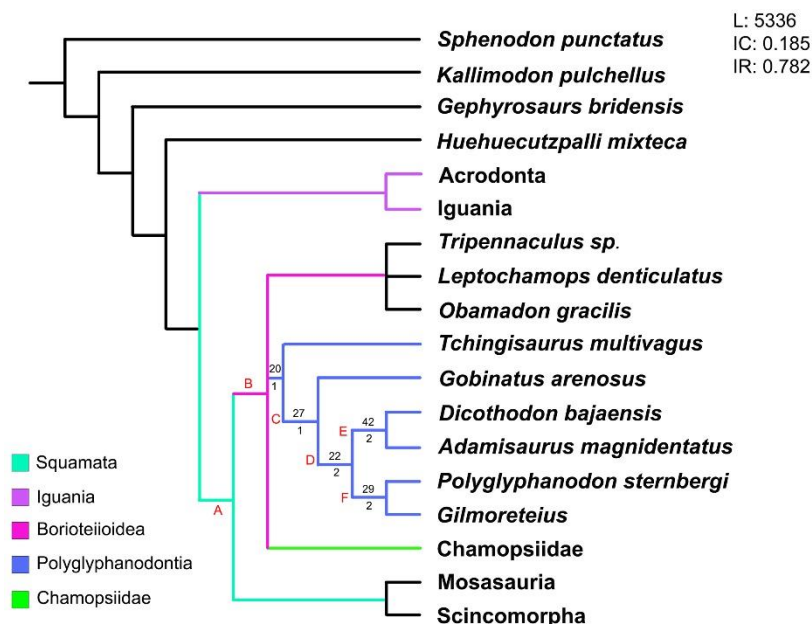


Figura 28. Consenso estricto de cuatro árboles obtenidos de la matriz de Longrich *et al.* (2012). Arriba del nodo se encuentra el valor de Bootstrap (1000 réplicas) y debajo el índice de Bremer Support.

Con la adición de *D. bajaensis* a esta matriz, las sinapomorfías para Polyglyphanodontia (Figura 28, Nodo C) son cinco: **(122)** Profundidad del jugal por debajo del orbital; **(175)** Supratemporales no visibles en vista dorsal; **(403)** Cresta prearticular; **(418)** Longitud de la rama dental en el maxilar y **(619)** Coronas de los dientes con diferentes cúspides accesorias. De la misma forma que Nydam *et al.* (2007) (Figura 30), en este análisis se recuperó el clado Borioteiioidea como una politomía (Figura 28) (BS 1 YBP 8) el cual está conformado por Polyglyphanodontia y Chamopsiidae. De este análisis se recuperaron las 16 autapomorfías identificadas para *D. bajaensis* con la matriz de Gauthier *et al.* (2012) y tres más que corresponden a caracteres craneales y dentales: **(612)** Sínfisis dentaria en forma de V en vista medial, con una superficie articular desarrollada en posición ventral al canal de Meckel; **(618)** Extensión del diente un 33% o menos por debajo de la superficie medial en la mandíbula; **(619)** Cúspides accesorias distinguibles.

Nodo A ((Chamopsidae + Polyglyphanodontia)+ (Mosasauria + Sincomorpha)). [39(2 o 3)] Profundidad en el frontal del proceso subolfatorio del 58%-68% o 75% - 85%; [83(1)] La sutura del postorbital-jugal es abultada; [114(2

o 3)] Extensión del proceso facial del maxilar del 25%-36% o del 38%-55%; [205(1)] Presencia del borde medial de la septomaxila; [250(2)] Las coanas se extienden cerca de la mitad del palatino; [305(1)] El proceso alar del proótico es prominente; [455(2)] 26 vértebras presacrales.

Nodo B (Chamopsiidae + Polyglyphanodontia). [49(1)] La relación del ancho del frontal-interorbital, respecto a la diferencia de la sutura fronto-parietal es del 44-47%; [89(1)] Lóbulo ventral del parietal es prominente y tiene forma de V; [166(3)] El proceso apical del maxilar es largo, triangular dorsalmente y dirigido hacia la superficie, se encuentra cerca del proceso facial; [117(1)] Presencia del proceso facial en la cara medial del maxilar; [375(3)] El esplenial se extiende hasta tres cuartas partes respecto a la longitud de la rama dental; [379(1)] Posición del foramen interior alveolar de la porción anterior del esplenial, con respecto al foramen miohioideo; [613(1)] Repisa subdental con in espacio en el margen dorsal del esplenial; [619(1)] Cúspides accesorias distinguibles.

Nodo D ((*D. bajaensis* + *A. magnidentatus*) + (*P. sternbergi* + *Gilmoreteius*)). [155(1)] Proceso posterior del jugal ausente; [257(0)] Pterigoides en contacto el uno con el otro; [262(1)] Proceso transverso del pterigoides y ectopterigoides es casi tan profundo como a mandíbula y el borde transversal del ectopeterigoides, cubriendo en su mayoría al proceso pterigoides en vista anterior; [281(1)] El proceso anterior del ectopterigoides separa al palatino de la parte posterior de la maxila; [360(0)] Ausencia de la repisa subdental en el extremo anterior del dentario.

Nodo E (*D. bajaensis* + *A. magnidentatus*). [3(1)] El proceso premaxila-maxila es reducido; [120(1)] La rama suborbital del maxilar se extiende hasta un cuarto de la órbita; [416(2)] La altura de las coronas dentales de la maxila es variable y resulta en una superficie oclusal convexa; [419(2)] De siete a nueve dientes premaxilares; [421(2)] De 10-20 dientes en el dentario; [572(0)] Suave ornamentación dermal del cráneo.

Nodo F (*P. sternbergi* + *Gilmoreteius*). [110(1)] Presencia de crecimientos internos, de forma triangular; que sobrelapan lateralmente al proceso proótico pero

a su vez son anteriores al supraoccipital; [166(1)] Ausencia de supratemporal; [240(1)] El palatino se extiende posteriormente a lo largo del borde lateral del pterigoides; [376(1)] La extensión posterior del esplenial alcanza el ápice del coronoides.

5. Discusión

El género *Dicothodon*, descrito por Nydam (1999) cuenta con tres especies: *D. moorensis* del Turoniano tardío de Utah, que es la especie nominal; *D. cifellii* del límite Albiano-Cenomaniano de Utah, y *D. bajaensis* del Campaniano de Baja California, México. La diagnosis del género se planteó con caracteres dentales, ya que hasta el momento sólo se tienen registros dentales de *D. moorensis* y *D. cifellii*. Este género se distingue de los demás polyglyphanodontinos por la presencia de dientes bulbosos y la cuchilla central en forma de V o U (Nydam, 1999; Nydam *et al.*, 2007).

Durante la revisión morfológica del género se observó que las tres especies comparten la forma bulbosa de los dientes posteriores, sin embargo, *D. bajaensis* difiere en la presencia de cúspides labiales y linguales del mismo tamaño, las coronas aumentan de tamaño a lo largo de la rama mandibular (Figura 29), las cuchillas centrales de los dientes posteriores tienen forma de U, y las cuchillas accesorias están poco desarrolladas (Figura 26). Mientras que en *D. cifellii* y *D. moorensis* la forma de la cuchilla central de los dientes posteriores es en V y las cuchillas accesorias se encuentran bien desarrolladas.

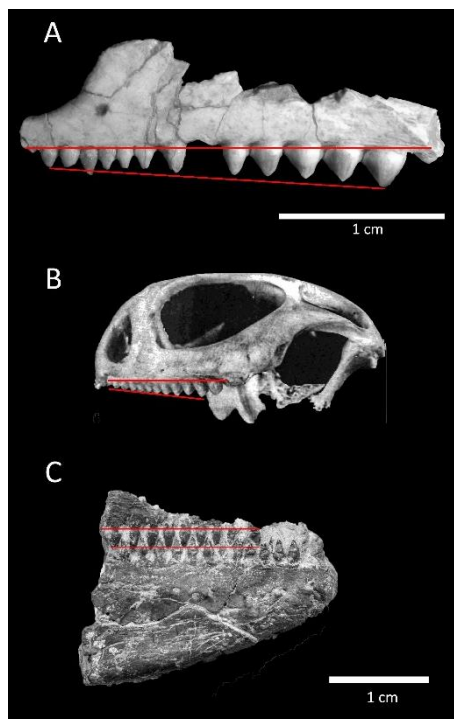


Figura 29. Se muestra el aumento de tamaño de las coronas a lo largo de la rama mandibular. A. *D. bajaensis*. B. *Adamisaurus magnidentatus*. C. *Polyglyphanodon sternbergi*. Todos en vista lateral.

De las especies *D. moorensis* y *D. cifellii* se han reportado dientes de diferentes tamaños, por lo que Nydam *et al.* (2007) propusieron que esta variación es evidencia de diferentes estados ontogenéticos de las especies. Con los resultados aquí presentados de la descripción dental de *D. bajaensis* se sugiere que esta variación de tamaño en las especies del género, es el reflejo de la posición que ocupan estos dientes en la rama mandibular (Figura 29). Así como la variación en el tamaño de las cúspides labial y lingual que se ha reportado en *D. moorensis* y *D. cifellii* podrían estar representando la posición dental en la rama mandibular, como ocurre en la octava posición dental de *D. bajaensis* y en el borioteiioideo *P. sternbergi*, en el que las cúspides labiales son más altas que las cúspides linguales (Gilmore, 1942; Nydam & Cifelli, 2005). Los nuevos elementos dentales de *D. bajaensis* descritos en este trabajo, permiten tener una idea más amplia de la posible morfología dental de este género.

Implicaciones filogenéticas de *Dicothodon bajaensis*

Hasta el momento el género *Dicothodon* no había sido considerado en ningún estudio filogenético de Squamata (Conrad, 2008; Estes *et al.*, 1988; Longrich *et al.*, 2012; Reeder *et al.*, 2015), debido a la escasez de material de sus miembros. No obstante, Nydam *et al.* (2007) realizaron una revisión de los polyglyphanodontinos norteamericanos, y elaboraron un análisis filogenético para observar las relaciones entre los polyglyphanodontinos norteamericanos donde incluyeron al género *Dicothodon*, de este análisis se obtuvo una politomía entre los géneros *Dicothodon*, *Peneteius* y *Polyglyphanodon*, y nombraron a este clado Polyglyphanodontini; recuperaron a los polyglyphanodontinos asiáticos como grupo hermano de los norteamericanos, llamando a este gran clado Borioteliioidea (Figura 30).

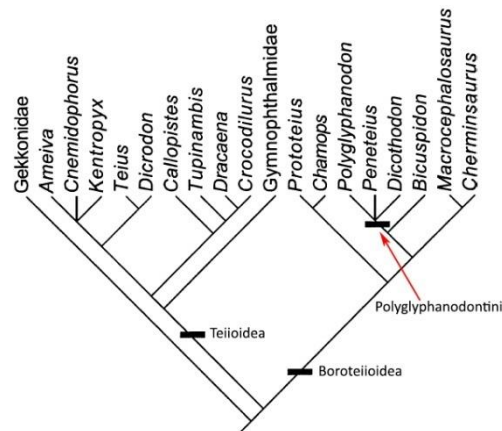


Figura 30. Consenso estricto del análisis filogenético de las relaciones entre los polyglyphanodontinos de Norteamérica. Tomado y modificado de Nydam *et al.*, 2007.

De acuerdo a Gauthier *et al.* (2012), el clado Polyglyphanodontia, incluye a *Polyglyphanodon sternbergi* del Maastrichtiano de Norteamérica, *Tchignatus multivagus*, *Gobinatus arenosus* y *Gilmoreteius* sp. del Cretácico Tardío de Mongolia, y a *Adamisaurus magnidentatus* del Campaniano de Mongolia y China. Los análisis realizados en el presente trabajo, con la inclusión de *D. bajaensis* del Cretácico Tardío de México a las matrices propuestas por Gauthier *et al.* (2012) y

Longrich *et al.* (2012), con las modificaciones de Fontana (2014); el clado polyglyphanodontia se recupera como un grupo monofilético para ambos análisis (Anexo 2 y 4; Figura 27 y 28). En estos análisis *D. bajaensis* se anida con el polyglyphanodontino asiático *A. magnidentatus*.

El clado *D. bajaensis* + *A. magnidentatus* se encuentra soportado por cinco sinapomorfías, las cuales se recuperan tanto utilizando la matriz de Gauthier *et al.* (2012) como en el de Longrich *et al.* (2012). Estas sinapomorfías son:

Desarrollo del proceso premaxila-maxilar, reducido [**3**(1)]; la rama suborbital del maxilar se extiende hasta el último cuarto de la órbita [**120**(1)]; de cuatro a seis dientes premaxilares [**419**(2)]; de diez a veinte dientes en el dentario [**421**(2)] y la ornamentación dermal del cráneo suave [**572**(0)].

Además *D. bajaensis* y *A. magnidentatus* comparten otras características morfológicas como dentición subacrodonta, los pits de recambio dental se ubican por debajo de los dientes funcionales (Figura 31), el foramen parietal se encuentra en la sutura fronto-parietal, proceso retroarticular corto, el canal de Meckel se encuentra expuesto en la porción más anterior, los forámenes del esplenial son muy evidentes, y las fosas mandibular y abductora son pequeñas.

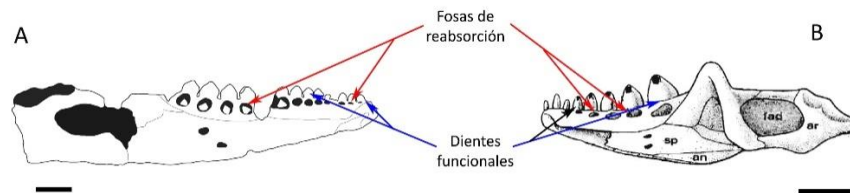


Figura 31. Esquema de recambio dental en A. *D. bajaensis* y B. *A. magnidentatus*. Escalas iguales a 5mm.

Comparando los resultados del análisis filogenético realizado en este trabajo con los obtenidos por Gauthier *et al.* (2012), se recuperaron sólo cinco de las seis sinapomorfías que estos autores proponen para el clado Polyglyphanodontia, el carácter que no se recuperó en este trabajo es el **149 (0)**, exposición del jugal por debajo del orbital. Probablemente este carácter deja de ser informativo para Polyglyphanodontia con la inclusión de *D. bajaensis*. Los resultados de

consistencia para el clado Polyglyphanodontia en este análisis resultaron mucho más bajos (BS 4 y BT 50) que los obtenidos en el trabajo original (Gauthier *et al.*, 2012; BS 4 y BT 79). Por otra parte, en el análisis original de Longrich *et al.* (2012) no se reportaron los valores de consistencia, pero con la adición de *D. bajaensis* los valores de consistencia para el clado Polyglyohanodontia son demasiado bajos (BS 1 y BT 20), al eliminar los 26 taxones fósiles (en su mayoría chamópsidos) de la matriz de Longrich *et al.* (2012) los valores de consistencia del clado Polyglyphanodontia mejora considerablemente (BS 1 y BT 60), debido a que los caracteres de los 26 taxones fósiles que se codificaron para esta matriz solamente fueron dentales y craneales.

Los resultados del índice de consistencia, obtenidos en el presente trabajo; para las dos matrices empleadas son bajos e indican una alta presencia de homoplasias; sin embargo, el resultado de este índice en las diferentes filogenias de Squamata siempre es bajo y parecido al que se reporta en trabajos previos (Caldwell & Lee, 2004; Conrad, 2008; Gauthier *et al.*, 2012; Longrich *et al.*, 2012). Cabe señalar que Simões *et al.* (2016) evaluó la matriz de Gauthier *et al.* (2012) y encontró alrededor de 243 caracteres que presentan problemas de diseño de codificación, lo que puede provocar bajos índices de retención y consistencia en la filogenia propuesta.

Resultados adicionales

A continuación se presentan los resultados adicionales de este trabajo, mismos que no se encontraban contemplados en los objetivos iniciales del mismo.

Polyglyphanodontia y *Dicothodon bajaensis*. La estabilidad del clado Polyglyphanodontia al incluir *D. bajaensis* se evaluó a partir de las matrices de Gauthier *et al.* (2012) y Longrich *et al.* (2012), de las que sólo se consideraron los caracteres que definen al clado Polyglyphanodontia y a sus miembros. Se realizaron búsquedas tradicionales para ambas matrices (54x10 Gauthier *et al.*, 2012 y 56x10 Longrich *et al.*, 2012), así como los análisis de Bremer Support y Bootstrap (1000 réplicas). El clado Polyglyphanodontia con la hipótesis de

Gauthier *et al.* (2012) se define con 44 caracteres craneales, siete dentales y uno postcraneal. Para Longrich *et al.* (2012) con 41 craneales y 15 dentales.

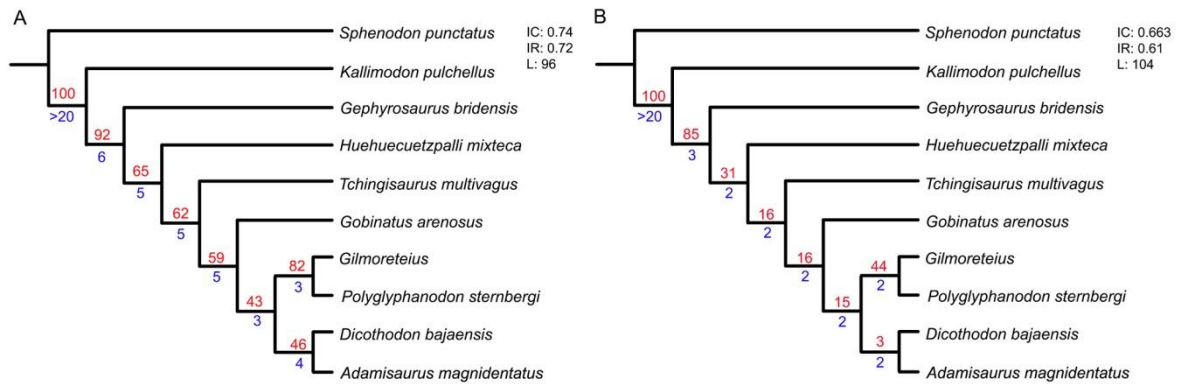


Figura 32. A. Polyglyphanodontia de acuerdo a la matriz de Gauthier *et al.* (2012). B Polyglyphanodontia de acuerdo a la matriz de Longrich *et al.* (2012). En rojo se señalan las ocurrencias de Bootstrap y en azul Bremer Support.

Al considerar únicamente los miembros de Polyglyphanodontia los índices de consistencia mejoraron notablemente; sin embargo, los resultados de soporte, *Bootstrap* y *Bremer Support*, resultaron más bajos de lo que se esperaba, pues al incluir solamente a los miembros de este clado se esperaba que los soportes de los clados mejoraran (Figura 32). Probablemente estos resultados sean reflejo de que las matrices originales se diseñaron para resolver las relaciones entre Squamata y presentan caracteres que para Polyglyphanodontia podrían ser no informativos.

Implicaciones biogeográficas de los borioteiioideos

Se han reportado al menos dos grandes intercambios faunísticos entre Asia y Norteamérica durante el Cretácico. El primero en el Cretácico Temprano, en el Aptiano-Albiano (ej. Cifelli *et al.*, 1997; McDonald *et al.*, 2010) y el segundo durante el Cretácico Tardío, en el Campaniano-Maastrichtiano (ej. Gates, 2007; Prieto-Marquez & Norell, 2010; Sereno, 1997). Estos dos eventos de migración faunística condujeron al establecimiento de comunidades similares entre las faunas cretácicas de Asia y Norteamérica (Csiki-Sava *et al.*, 2015; Zanno & Makovicky, 2011).

Csiki-Sava *et al.* (2015) y Nydam *et al.* (2007) propusieron que la migración de los borioteiioideos fue de Norteamérica a Asia durante el Santoniano, por medio del corredor trans Europeo (Figura 33); sin embargo, las localidades donde se han recuperado restos de borioteiioideos se encuentran al oeste del Mar Interior norteamericano y no en el extremo oriental de éste, que es donde se esperaría observar formas comunes y/o intermedias de los borioteiioideos europeos y norteamericanos (Gilmore, 1940; Montellano-Ballesteros *et al.*, 2008; Nydam, 1999; Nydam *et al.*, 2007; Nydam *et al.*, 2000). A la fecha no existen evidencias de que los borioteiioideos primero logran atravesar el Mar Interior para posteriormente cruzar el Mar de Turgay por medio de las islas europeas y finalmente llegar a Asia.

Por otra parte, como parte de los resultados de los análisis filogenéticos obtenidos en este trabajo, se observa (Figura 27 y 28) una relación estrecha entre los polyglyphanodontinos norteamericanos y los asiáticos, como fue sugerido previamente (Gauthier *et al.*, 2012; M. S. Lee, 2005; Longrich *et al.*, 2012) (Figura 33). Cabe señalar que el registro fósil más antiguo de los borioteiioideos es *Dicothodon moorensi* y proviene de la Formación Cedar Mountain, Utah, de edad albiana tardía (Cretácico Inferior) y los borioteiioideos asiáticos más antiguos son *Gilmoreteius* del Santoniano (Cretácico Tardío), y *A. magnidentatus* del Conaciano-Santoniano (Cretácico Tardío). El registro fósil es más bien puntuado tanto en Norteamérica como en Asia como se aprecia en la Figura 33.

Con todas las reservas del caso, si consideramos que el registro fósil más antiguo de borioteiioideos se encuentra en Norteamérica, y que el más antiguo en Asia es hasta el Conaciano, se podría suponer que el grupo llegó a Asia a través del estrecho de Bering (Figura 33) y no por el corredor trans Europeo como se había propuesto anteriormente (Csiki-Sava *et al.*, 2015; Nydam *et al.*, 2007) ya que a la fecha no hay ninguna evidencia de la presencia del grupo en ese continente. Aquí se proponen eventos de migración y no de fragmentación parental, pues hasta el momento no se ha encontrado algún borioteiioideo anterior al Cretácico y el grupo hermano (Chamopsidae) es de edad cretácica y norteamericano. Por último, la hipótesis filogenética aquí presentada refuerza la

idea de la relación entre las faunas asiáticas y norteamericanas durante el Cretácico pero no sugiere ninguna relación ancestro-descendiente

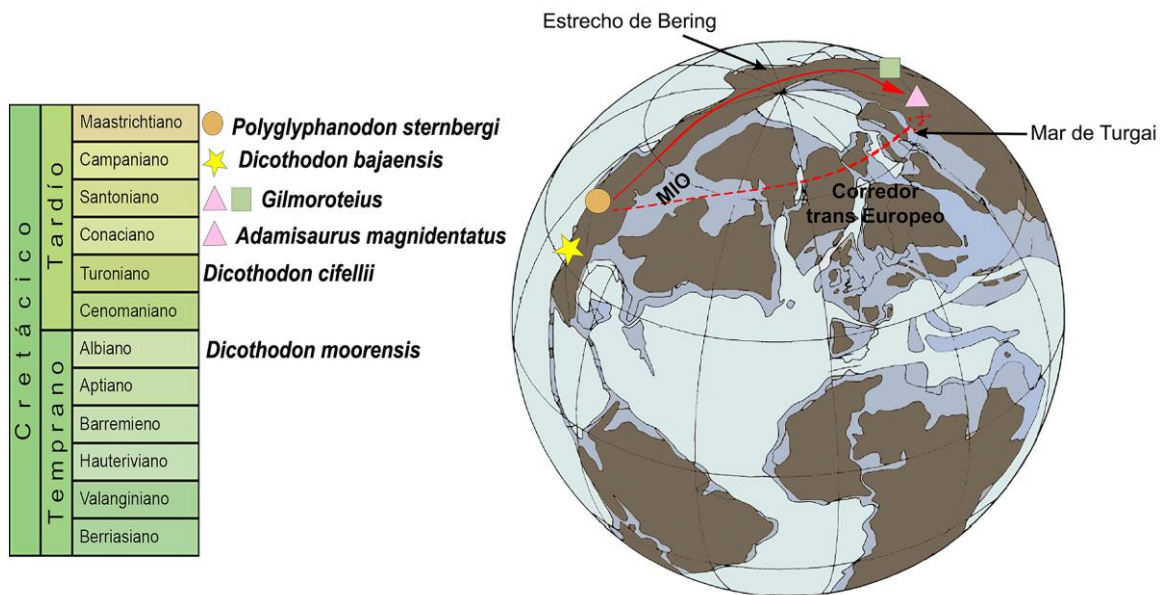


Figura 33. Reconstrucción hipotética del hemisferio Norte durante el Cretácico Tardío. Se ilustran las ocurrencias de *Adamisaurus magnidentatus* (Conaciano-Santoniano), *Gilmoreteius* (Santoniano), *Dicothodon bajaensis* (Campaniano) y *Polyglyphanodon sternbergi* (Maastrichtiano); la línea continua señala la hipótesis propuesta aquí y en línea punteada la hipótesis propuesta por Csiki-Sava *et al.* (2015) y Nydam *et al.* (2007). MIO Mar Interior Occidental. Tomado y modificado de Alexei & Spicer (2010).

6. Conclusiones

El trabajo de recolecta sistemático en el área de El Rosario permitió conjuntar suficientes restos de *Dicothodon bajaensis*, para recuperar prácticamente todo el esqueleto de esta especie y hacer una redescrición morfológica de la misma, algo poco usual en los escamados continentales. Su importancia radica en que representa el segundo polyglyphanodontino norteamericano más completo después de *P. sternbergi*. Del mismo modo este trabajo aportó nueva información sobre la morfología dental del género *Dicothodon*, la cual era limitada pues el registro fósil de este género sólo incluía piezas dentales aisladas y pequeños fragmentos mandibulares. Por otra parte, las evidencias de recambio dental que se observan en *D. bajaensis*, abren una oportunidad para analizar el patrón de

recambio dental y compararlo contra otras formas actuales y fósiles, y considerar algunos aspectos paleobiológicos de *D. bajaensis* como el tipo de dieta.

Con la amplia información morfológica generada en este trabajo, fue posible la inclusión por primera vez de *Dicothodon bajaensis* en un análisis filogenético, y se reconoce a esta especie como miembro del clado Polyglyphanodontia. Estos resultados refuerzan las hipótesis de Gauthier *et al.* (2012) y Longrich *et al.* (2012), en las que se recuperó este clado de escamados fósiles como un grupo monofilético, y se señala que son más cercanos a *Scleroglossa* que a los Teiidos. Anteriormente, se había considerado la orientación transversal de los dientes como la principal evidencia de la relación entre teiidos y polyglyphanodontinos; sin embargo, la orientación dental transversal se presenta, al menos tres veces, en diferentes grupos a través de la historia evolutiva de los vertebrados:

Trilophosaurus (Triásico), *Dicothodon* (Cretácico Tardío) y el teiido *Teuis*; por lo que establecer relaciones filogenéticas con base a la orientación dental puede resultar comprometedor.

Nydam (2013) había sugerido que al incluir otro polyglyphanodontino a un análisis filogenético se recuperaría la tribu Polyglyphanodontini como grupo monofilético norteamericano; no obstante *D. bajaensis* se anidó como grupo hermano de la especie asiática *Adamisaurus magnidentatus* y se confirmó la relación de *Polyglyphanodon sternbergi* con el género asiático *Gilmoreteius*. Los resultados de este análisis filogenético confirman que la tribu Polyglyphanodontini está conformada por especies tanto asiáticas y norteamericanas propuesta previamente (Folie & Codrea, 2005; Gauthier *et al.*, 2012).

Uno de los puntos que a futuro debe de esclarecerse es las relaciones filogenéticas del grupo Borioteiioidea, el cual incluye a los géneros, *Adamisaurus*, *Bicuspidon*, *Cherminisaurus*, *Darchansaurus*, *Dicothodon*, *Distrodon*, *Erdenetesaurus*, *Gilmoreteius*, *Gobinatus*, *Paraglyphanodon*, *Polyglyphanodon*, *Sineoamphisbaena* y *Tchingisaurus*; y las subfamilias Chamopsiidae y Tuberocephalosaurine. Ya que este grupo abarca desde el Cretácico Temprano al Cretácico Tardío, y ha sido registrado en Norteamérica, Asia y Europa. Para lograr

esto, se sugiere realizar una revisión morfológica de todos los miembros de Borioteiioidea y elaborar una matriz con los datos morfológicos para este grupo, y llevar a cabo un análisis filogenético que podría arrojar una hipótesis sobre las relaciones que existen entre los miembros del grupo e identificar su relación con los Squamata actuales.

Referencias

- Alexei, H., & Spicer, R. (2010). Mid-Cretaceous floras and climate of the Russian high Arctic (Novosibirsk Islands, Northern Yakutiya). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 295, 409–422.
- Alifanov, V. (2000). The fossil record of Cretaceous lizards from Mongolia. In M. J. Benton, M. Shishkin, D. Unwin, & E. Kurochkin (Eds.), *The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia* (pp. 368–389).
- 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.
- Caldwell, M., & Lee, M. S. Y. (2004). Reevaluation of the Cretaceous marine lizard *Aceteosaurus crassicosatus* Calligaris, 1993. *Journal of Paleontology*, 78(4), 617–619.
- Cifelli, R. L., Kirkland, J., Weil, A., Daino, A., & Kowallis, B. (1997). High-precision $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ geochronology and the advent of North America's Late Cretaceous fauna. *Proceedings of Natural Academy of Sciences USA*, 94, 11163–11167.
- Conrad, J. L. (2008). Phylogeny and Systematics of Squamata (Reptilia) Based On Morphology. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 301, 1–182.
- Csiki-Sava, Z., Buffetaut, E., Osi, A., Pereda-Suberbiola, X., & Brusatte, S. (2015). Island life in the Cretaceous-faunal composition biogeography, evolution, and extinction of land-living vertebrates on the Late Cretaceous European archipelago. *ZooKeys*, 469, 1–161.
- Estes, R. (1969). Relationships of two Cretaceous lizards (Sauria, Teiidae). *Breviora*, 317, 1–8.
- Estes, R. (1983). Sauria terrestria, Amphisbaenia. In P. Wellnhofer (Ed.), *Handbuch der Paleoherpetologie* (p. 249). Gustav Fisher Verlag.
- Estes, R., De Queiroz, K., & Gauthier, J. A. (1988). Phylogenetic relationships within Squamata. *Phylogenetic Relationship of the Lizard Families*, (3), 119–

- Evans, S. E., & Jones, M. E. (2010). The origins, early history and diversification of lepidosauromorph reptiles. *New Aspects of Mesozoic Biodiversity*, 132, 27–44. <http://doi.org/10.1007/978-3-642-10311-7>
- Folie, A., & Codrea, V. A. (2005). New lissamphibians and squamates from the Maastrichtian of Hateg Basin, Romania. *Acta Paleontologica Polonica*, 50(1), 57–71.
- Fontana, M. (2014). A redescription and Phylogenetic Analysis of the Cretaceous fossil lizard *Polyglyphanodon sternbergi* Gilmore, 1940. The George Washington University. Masters Thesis.
- Fulford, M., & Busby, C. (1993). Tectonic controls on non-marine sedimentation in a Cretaceous fore-arc basin, Baja California, Mexico. In L. Frostick & J. Steel (Eds.), *Tectonic Controls and Signatures in sedimentary Successions*. (pp. 301–333). International Association of Sedimentologists, Special Publication.
- Gates, T. (2007). Evolution of North American hadrosaurid dinosaurs (Ornithischia: Ornithopoda). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26, 79A–80A.
- Gauthier, J. A., Kearney, M., Maisano, J. A., Rieppel, O., & Behlke, A. D. B. (2012). Assembling the Squamate Tree of Life : Perspectives from the Phenotype and the Fossil Record. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, 53(1), 3–308.
- Gilmore, C. W. (1940). New fossil lizards from the upper Cretaceous of Utah. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 99(16), 1–3.
- Gilmore, C. W. (1942). Osteology of *Polyglyphanodon*, an Upper Cretaceous lizard from Utah. *Smithsonian Miscellaneous Collections*, 229–265.
- Goloboff, P. A., Farris, J., & Nixon, K. C. (2003). T.N.T. Tree analysis using new technology. *Systematic Biology*. Retrieved from <http://www.zmuc.dk/public/phylogeny/tnt/>
- Hoffstetter, R. (1955). Squamates type moderne. *Traité de Paleontologie*, 5, 606–

662.

- Kilmer, F. (1963). Cretaceous and Cenozoic Stratigraphy and Paleontology, El Rosario area, Baja California, Mexico. University of California, Berkeley. PH D Thesis.
- Kosma, R. (2004). *The dentitions of recent and fossil scincomorphan lizards (Lacertilia, Squamata)-systematics, functional morphology, paleoecology.* Universität Hannover.
- Langer, M. C. (1998). Gilmoreteiidae new family and *Gilmoreteius* new genus (Squamata, Scincomorpha): Replacement names for Macrocephalosauridae Sulimski, 1975 and *Macrocephalosaurus* Gilmore, 1943. *Comunicações Do Museu de Ciências E Tecnologia- PUCRS. Série Zoologia*, 11, 13–18.
- Lee, M. S. (2005). Squamata phylogeny, taxon sampling, and data congruence. *Organisms, Diversity & Evolution*, 5, 25–45.
- Lee, M. S. Y. (1998). Convergent evolution and character correlation in burrowing reptiles: towards a resolution of squamate relationships. *Biological Journal of the Linnean Society*, 65, 369–453. <http://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1998.tb01148.x>
- Longrich, N., Bhullar, B., & Gauthier, J. A. (2012). Mass extinction of lizards and snakes at the Cretaceous-Paleogene boundary. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(52), 21396–21401.
- Maddison, D. R. (1991). The discovery and importance of multiple islands of most parsimonious trees. *Systematic Zoology*, 40(3), 315–328. <http://doi.org/10.1093/sysbio/40.3.315>
- McDonald, A., Wolfe, D., & Kirkland, J. (2010). A new basal hadrosauroid (Dinosauria: Ornithopoda) from the Turonian of New Mexico. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30, 799–812.
- Montellano-Ballesteros, M., Wilson, G., Álvarez-Reyes, G., Hernández-Rivera, R., Quintero, E., & Aranda-Manteca, F. (2005). New material of *Polyglyphanodon bajaensis* from El Rosario Baja California, Mexico. *Journal of Vertebrate*

Paleontology, 25(3), 93A.

- Montellano-Ballesteros, M., Wilson, G., Hernández-Rivera, R., Álvarez-Reyes, G., & Aranda-Manteca, F. (2008). Microvertebrados de la Formación El Gallo (Cretácico Superior), Baja California, México. In *III Congreso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados*.
- Morris, W. (1974). Upper Cretaceous "El Gallo" Formation and its vertebrate fauna, en Museum of Natural History, Los Angeles. In *The Geology of Peninsular California, 49th Annual Meeting* (pp. 60–66).
- Morris, W. (1976). Mesozoic and Tertiary vertebrates of Baja California. *National Geographic Society Research Reports*, 1968, 305–316.
- Morrone, J. (2000). *El lenguaje de la cladística*. Ciudad de México: UNAM, Dirección General de Publicaciones y Fomento Editorial.
- 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. In D. Gillette (Ed.), *Vertebrate Paleontology in Utah* (pp. 303–317). Miscellaneous Publication.
- Nydam, R. L. (2013). Squamates from the Jurassic and Cretaceous of North America. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, 93(4), 535–565.
- Nydam, R. L., & Cifelli, R. L. (2005). New data in the dentition of the scincomorphan lizard *Polyglyphanodon sternbergi*. *Acta Paleontologica Polonica*, 50, 73–78.
- Nydam, R. L., Eaton, J. G., & Sankey, J. (2007). New taxa of transversely-toothed lizards (Squamata: Scincomorpha) and new information on the evolutionary history of "Teiids." *Journal of Paleontology*, 81(3), 538–549.
- Nydam, R. L., & Fitzpatrick, B. M. (2009). The occurrence of *Contogenys*-like lizards in the Late Cretaceous and Earth Tertiary of the western interior of the U.S.A. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29(3), 677–701.
- Nydam, R. L., Gauthier, J. A., & Chiment, J. (2000). The mammal-like teeth of the

Late Cretaceous lizard *Peneteius aquilonius* Estes 1969 (Squamata, Teiidae).
Journal of Vertebrate Paleontology, 20(3), 628–631.

Paleobiology database. Polyglyphanodontidae. Julio 3 del 2016.

Peacock, B., Wilson, A., Hernández-Rivera, R., Montellano-Ballesteros, M., & Wilson, G. (2014). First tyrannosaurid remains from the Upper Cretaceous “El Gallo” Formation of Baja California, México. *Acta Paleontologica Polonica*, 51, 71–80.

Prieto-Marquez, A., & Norell, M. A. (2010). Anatomy and relationships of *Gilmoresaurus mongoliensis* (Dinosauria: Hadrosauroidea) from the late Cretaceous of Central Asia. *American Museum Novitates*, 3694, 1–52.

Reeder, T. W., Townsend, T., Mulcahy, D., Noonan, B., Wood Jr, P., Sites Jr, J., & Wiens, J. J. (2015). Integrated analyses resolve conflicts over Squamata Reptile phylogeny and reveal unexpected placements for fossil taxa. *PLoS ONE*, 10, 1–22. <http://doi.org/10.5061/dryad.38417>

Renne, P., Fulford, M., & Busby-Spera, C. (1991). High resolution chronostratigraphy on the Late Cretaceous El Gallo Formation, Baja California del Norte, Mexico. *Geophysical Research Letters*, 18, 459–462.

Romo de Vivar, P. (2011). *Microvertebrados cretácicos tardíos del área de El Rosario, Baja California, México*. Universidad Nacional Autónoma de México.

Schile, C. (1974). *Sedimentology of the “El Gallo Formation” (Upper Cretaceous), El Rosario Baja California, México*. San Diego State University.

Sereno, P. (1997). The origin and evolution of dinosaurs. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 25, 435–489.

Siddall, M. (2001). Measures of Support. In R. De Salle, G. Giribet, & W. Wheeler (Eds.), *Techniques in Molecular Evolution and Systematics* (pp. 80–99). Basel: Springer.

Simões, T. R., Caldwell, M. W., Palci, A., & Nydam, R. L. (2016). Giant taxon-character matrices: quality of character constructions remains critical

regardles of size. *Cladistics*. <http://doi.org/doi:10.1111/cla.12163>

Sulimski, A. (1975). Macrocephalosauridae and Polyglyphanodontidae (Sauria) from the Cretaceous of Mongolia. *Acta Paleontologica Polonica*, 33, 25–102.

Zanno, L., & Makovicky, P. (2011). On the earliest record of Cretaceous tyrannosauroids in Western North America: implications for an Early Cretaceous Laurasian interchange event. *Historical Biology*, 24(4), 317–325.

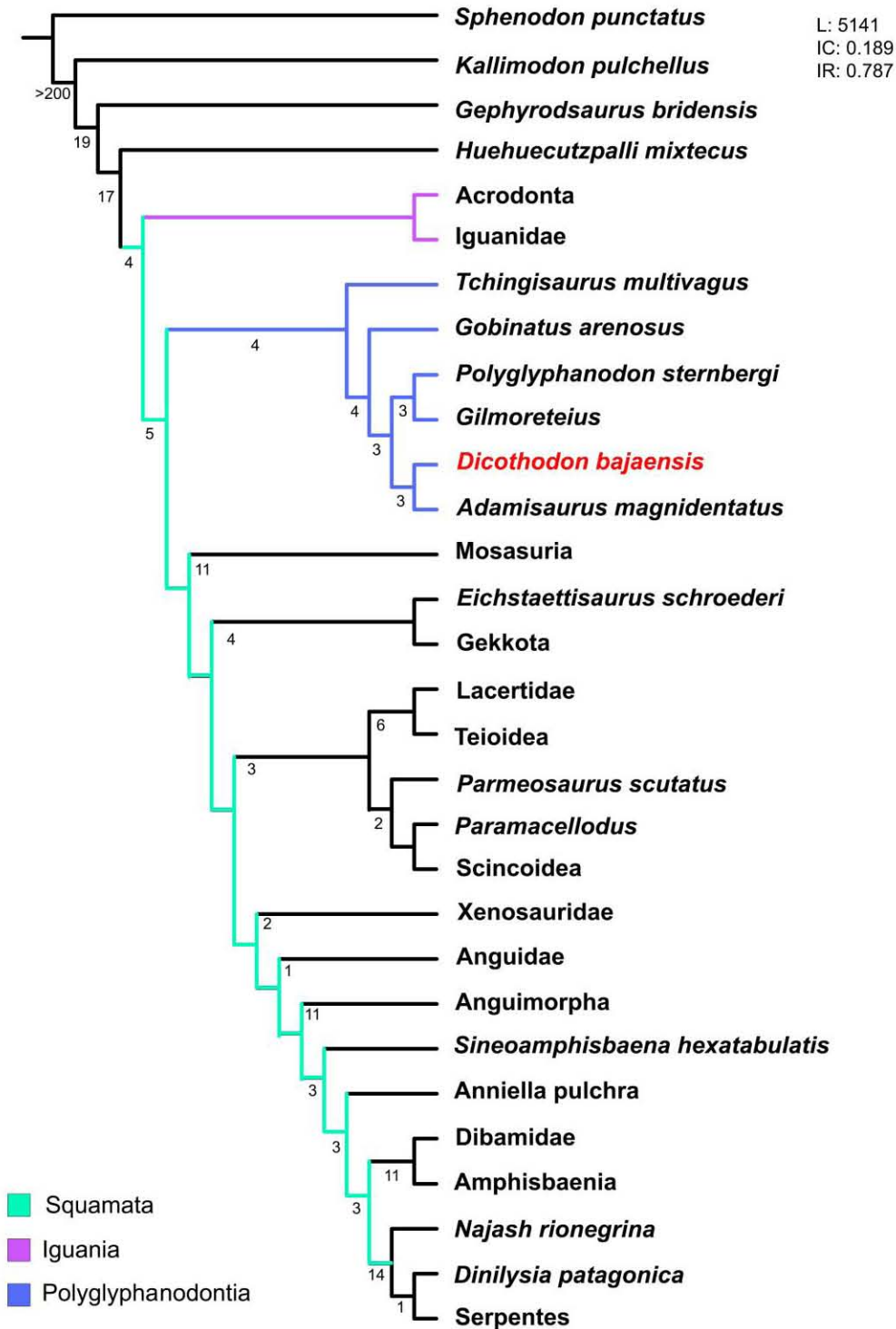
Anexo 1

Caracteres que se identificaron en *Dicothodon bajaensis* a partir de la matriz de Gauthier *et al.* (2012). En paréntesis se señala el estado de carácter para *D. bajaensis*. Se conservó la numeración del trabajo original.

1 (1), 2 (0), 3 (1), 4(0),9 (1),13 (1), 36 (0), 37 (0), 49 (1), 52 (0), 54 (0), 55(0), 56 (3), 59 (0), 88 (1), 93 (0), 94 (0), 95 (0), 97 (2), 99 (0), 104 (0), 105 (0), 111 (2), 115 (0), 118 (0), 120 (1), 121(0), 122 (1), 123 (0), 124 (0),125 (0), 126 (0), 129 (0), 130 (0), 134 (1), 142 (0), 143(0), 144 (1), 149 (2), 150 (0), 152 (0), 153 (0), 196 (0), 214 (0), 231 (1), 239 (0), 241 (2), 242 (0), 248 (0), 252 (0),255 (1), 257 (0), 261 (0), 267 (1), 270 (0), 271 (1), 272 (0),273 (1), 274 (0), 276 (0), 277 (0), 281 (1), 282 (0), 283 (0), 288 (0), 299 (0), 300 (0), 332 (0), 333 (0), 334 (1), 340 (0), 341 (0), 343 (0), 350 (0), 352 (1), 353 (0), 354 (1), 355 (0), 356 (0), 357 (0), 358 (0),361 (4), 362 (0), 363 (0),364 (0), 365 (1), 367 (0), 368 (2), 369 (0), 370 (0), 371 (0), 372 (3), 373 (0), 374 (2), 375 (3), 376 (0), 377 (3), 378 (0), 379 (1), 380 (0), 381 (0), 382 (0), 383 (1), 384 (2), 385 (0), 386 (1), 387 (1), 389 (0), 391 (0), 392 (1),393 (1), 394 (0), 397 (0), 399 (0), 400 (0), 401 (0), 402 (0), 403 (1), 404 (1), 405 (1), 406 (0), 407 (0), 408 (0), 409 (0),410 (0), 411 (1), 412 (0), 413 (1), 414 (0), 415 (0), 416 (2), 417 (0), 418 (1),419 (2), 420 (2), 421 (2), 422 (0), 423 (1), 424 (0),425 (0),426 (0), 427 (0), 428 (0), 429 (0), 430 (0), 431 (0), 432 (0), 434 (1), 435 (0), 436 (0), 437 (1), 459 (0), 460 (0), 467 (1), 468 (1), 469 (0), 470 (0), 471 (0), 472 (0), 510 (0), 512 (1), 513 (1), 516 (0), 520 (0), 521 (0), 522 (0), 523 (0), 524 (1), 527 (1), 528 (0), 529 (0), 530 (0),532 (0), 548 (0), 549 (0), 550 (0), 555 (0), 556 (0), 557 (1), 561 (1), 563 (0), 565 (0), 566 (0), 567 (0), 568 (0), 569 (0), 572 (0), 575 (0), 577 (0), 578 (0), 579 (0), 579 (0), 580 (0).

Anexo 2

Árbol consenso del análisis realizado con la matriz de Gauthier *et al.* (2012) y la adición de *D. bajaensis*. Los números debajo de cada nodo representan el valor de Bremer Support.



Anexo 3

Caracteres observados en *Dicothodon bajaensis* a partir de la matriz de Longhrich *et al.* (2012). En paréntesis se señala el estado de carácter para *D. bajaensis*. Se conservó la numeración original.

611 **(0)**, 612 **(2)**, 613 **(0)**, 614 **(0)**, 615 **(0)**, 616 **(0)**, 617 **(0)**, 618 **(3)**, 619 **(0)**, 620 **(1)**, 621 **(0)**, 622 **(0)**.

Anexo 4

Árbol consenso del análisis realizado con la matriz de Longrich *et al.* (2012) y la adición de *D. bajaensis*.

