

Licenciatura en Paleontología Trabajo Final

**DIENTES DE THEROPODA ASOCIADOS A UN
ESQUELETO DE UN SAURÓPODO TITANOSAURIO
HALLADO EN LA FORMACIÓN ALLEN (CAMPANIANO-
MAASTRICHTIANO) DE LA PROVINCIA DE RIO NEGRO,
ARGENTINA.**

Jorge G. Meso

Universidad Nacional de Río Negro, Sede Alto Valle y
Valle Medio, 25 de Mayo 880, 8332, General Roca,
Argentina, jorgegustavomeso@yahoo.com.ar

Director: Juan I. Canale. Universidad Nacional de Río Negro,
Sede Alto Valle y Valle Medio, 25 de Mayo 880, 8332,
General Roca, Río Negro.

Museo Paleontológico “Ernesto Bachmann”, Villa El Chocon,
Argentina.

CONICET.

Co-Director: Leonardo Salgado. Universidad Nacional de Río
Negro, Sede Alto Valle y Valle Medio, 25 de Mayo 880, 8332,
General Roca, Río Negro.

CONICET



LICENCIATURA EN PALEONTOLOGÍA
TRABAJO FINAL

DIENTES DE THEROPODA ASOCIADOS A UN ESQUELETO DE UN SAURÓPODO TITANOSAURIO HALLADO EN LA FORMACIÓN ALLEN (CAMPANIANO-MAASTRICHTIANO) DE LA PROVINCIA DE RIO NEGRO, ARGENTINA.

THEROPOD TEETH ASSOCIATED TO A TITANOSAUR SAUROPOD SKELETON FROM THE ALLEN FORMATION (CAMPANIAN-MAASTRICHTIAN), RÍO NEGRO PROVINCE, ARGENTINA.

AUTOR: JORGE G. MESO. Universidad Nacional de Río Negro, Sede Alto Valle y Valle Medio, 25 de Mayo 880, 8332, General Roca, Argentina, jorgegustavomeso@yahoo.com.ar

DIRECTOR: JUAN CANALE. Universidad Nacional de Río Negro, Sede Alto Valle y Valle Medio, 25 de Mayo 880, 8332, General Roca, Argentina.

Museo Paleontológico “Ernesto Bachmann”, Villa El Chocón, Neuquén.

CONICET

CO-DIRECTOR: LEONARDO SALGADO. Universidad Nacional de Río Negro, Sede Alto Valle y Valle Medio, 25 de Mayo 880, 8332, General Roca, Argentina.

CONICET

RESUMEN

Se estudiaron 13 dientes aislados de dinosaurios terópodos provenientes de dos yacimientos cercanos ubicados en la localidad de Paso Córdoba (General Roca, Río Negro); en ambos casos, los dientes se encontraban en asociación con restos esqueletarios de saurópodos titanosaurios. Estos yacimientos fosilíferos corresponden a la Formación Allen (Campaniano-Maastrichtiano), concretamente a facies de interdunas secas. Mediante caracteres cualitativos y cuantitativos, se han identificado cuatro Morfotipos dentales, el primero asignado al clado Abelisauridae, el segundo a Tetanurae indeterminado, el tercero a Megaraptora, y el último a Theropoda indeterminado. Se efectuó un análisis de componentes principales y un análisis discriminante de los dientes con el objetivo de buscar una organización de los datos a través de las medidas efectuadas, y reducir las dimensiones o número de variables. Los resultados obtenidos fueron consistentes con las asignaciones sistemáticas realizadas a partir de parámetros tradicionales, y coherentes con los análisis filogenéticos vigentes. El Morfotipo 1 presenta los siguientes caracteres compartidos con Abelisauridae: A, margen distal recto en vista lateral; B, dentículos mesiales en forma de gancho; C, dentículos centrales de la carena distal tan altos como anchos en vista lateral; D, dentículos apicales de la carena mesial orientados apicalmente; E, carena mesial extendida hasta el cuello dentario; F, dentículos mesiales centrales tan altos como anchos en vista lateral; y G, dentículos centrales de la carena distal orientados apicalmente. El Morfotipo 2, no permite una asignación clara, pero podemos establecer que estos materiales carecen completamente de caracteres que permitan asignarlos al clado Ceratosauria. Los caracteres que unen al Morfotipo 3 con el clado Megaraptora son: A, contorno basal de la sección transversal de la corona en forma de D o de J; B, superficie cóncava en la cara lingual y adyacente a la carena mesial; y C, carena mesial desplazada mesio-labialmente o labialmente.

PALABRAS CLAVE. Dientes, Theropoda, Abelisauridae, Megaraptora, Formación Allen, Paso Córdoba, Argentina.

INTRODUCCION

Desde el punto de vista paleontológico, América del Sur se destaca por los descubrimientos realizados en las últimas décadas en estratos de distintas edades, expuestos principalmente en Argentina y Brasil. La Patagonia argentina juega un papel relevante en este aspecto, ya que ha sido objeto de innumerables campañas paleontológicas en las últimas décadas, con hallazgos de suma importancia. En este sentido, esta región del sur de nuestro país se caracteriza por presentar el registro fósil más completo de terópodos del Cretácico de Gondwana (Tabla 1), contando hasta la fecha con 33 especies válidas (Bonaparte, 2007; Novas *et al.*, 2013; Apesteguía *et al.*, 2016; Coria y Currie, 2016; Filippi *et al.*, 2016).

Según Novas *et al.* (2013), este registro sigue siendo escaso en comparación, por ejemplo, con las asociaciones de dinosaurios norteamericanos y asiáticos. Pero si se lo compara con el resto de los continentes de Gondwana (África, Australia, India, Madagascar y la Antártida) es sin dudas el más relevante e informativo hasta el momento. En efecto, la incesante labor exploratoria de los paleontólogos ha dejado atrás aquellos días donde los hallazgos de dinosaurios se efectuaban casi exclusivamente en el Hemisferio Norte (Bonaparte, 2007).

En los estratos del Cretácico de Patagonia se han hallado restos asignables a seis familias de Theropoda: Abelisauridae, Noosauridae, Carcharodontosauridae, Megaraptora, Alvarezsauridae y Unenlagiidae. A estos clados se agrega con dudas la familia Ceratosauridae, con el registro de *Genyodectes serus* (Wooward, 1901), de

procedencia geográfica y estratigráfica dudosa, y de ciertas formas de coelurosaurios basales que no pertenecen a ninguno de los grupos mencionados, como *Aniksosaurus* (Martínez y Novas, 2006) y *Bicentenaria* (Novas *et al.*, 2012). Este registro ha permitido afinar los modelos evolutivos y paleobiogeográficos para el grupo, en especial a partir de la ruptura de Pangea (Bonaparte, 2007; Novas *et al.*, 2013), aunque nuestro conocimiento en general es aún bastante limitado. Un claro ejemplo es sin duda la familia Megaraptora, un grupo conocido por varias especies, pero de relaciones filogenéticas aun sumamente controvertidas dentro de Theropoda.

La separación y aislamiento de las faunas de dinosaurios que resultó de la fragmentación continental, dio lugar a distintos ecoMorfotipos, tanto en Laurasia como en Gondwana, provocando diferencias anatómicas y funcionales en el cráneo, los dientes y el esqueleto postcraneal. De esta manera, se ve reflejada la extraordinaria plasticidad evolutiva que presentaban los dinosaurios terópodos para producir distintos tipos adaptativos (Barret y Rayfield, 2006; Bonaparte, 2007; D`Amore, 2009).

Los dientes de terópodos son elementos comúnmente representados en los ambientes continentales del Cretácico. Esto se debe a que, por un lado, se encuentran conformados principalmente por hidroxiapatita y materiales orgánicos, lo que le otorga al esmalte y a la dentina una gran resistencia al desgaste, erosión o transporte, y por el otro, a la complejidad de los procesos tafonómicos que actúan sobre los demás restos óseos. Por lo general, los dientes muestran una importante diversidad morfológica, brindando información valiosa para la identificación taxonómica y el conocimiento de su ecología. Esta amplia gama de variedades se encuentra estrechamente relacionada con el tipo de alimentación, y es el resultado de las adaptaciones que sufrieron estos organismos a su entorno. Los dientes se especializaron a partir de elementos comprimidos labiolingualmente, curvados anteroposteriormente, y con un gran

desarrollo de dentículos a lo largo de ambas carenas (condición plesiomorfica para Theropoda). Esta morfología primitiva indica una dieta carnívora, con una especialización basada principalmente en “perforar” y “arrancar”. La “ampulla”, pequeño espacio interdenticular presente al final de cada espacio interdenticular, que se desarrolla sobre la carena distal de los dientes de Theropoda, habría evolucionado como una forma de evitar la ruptura del diente, afectado por fuerzas de tensión sobre la carena distal y de compresión sobre la mesial (Currie *et al.*, 1990; Farlow, 1991; Smith *et al.*, 2005; Canudo, 2007; Fanti *et al.*, 2014; Hendrickx y Mateus, 2014; Brink *et al.*, 2015 y Hendrickx *et al.*, 2015a).

Dentro del clado de los Theropoda, podemos encontrar cuatro tipos básicos de dientes morfológicamente distintos, definidos en base a la presencia o ausencia del estrechamiento entre la corona y la raíz, el estrechamiento de la corona, la presencia o ausencia de dentículos, y la curvatura lingual del diente (Hendrickx *et al.*, 2015a). El primer tipo básico, denominado “zifodonte”, fue acuñado por Langston (1975), y se caracteriza por presentar una corona labiolingualmente estrecha, con una curvatura distal y carenas con o sin dentículos. El segundo se designa como “folidonte” y se identifica por tener una constricción pronunciada en la corona a nivel de la cerviz, mostrando un contorno en forma de hoja lanceolada en vista lateral. El tercero, llamado “paquidonte”, se caracteriza por una corona labiolingualmente expandida, no constreñida y fuertemente recurvada distalmente. Por último, el “conidonte” se caracteriza por una corona cónica con o sin dentículos y por lo general una superficie estriada (Hendrickx *et al.*, 2015a).

Según Brink *et al.* (2015) los dientes zifodontes evolucionaron de manera esporádica y convergente en distintos grupos de vertebrados extintos, siendo un carácter de suma importancia para la radiación evolutiva y el posterior éxito como depredadores,

por ejemplo, en el clado Theropoda. Sin embargo, los terópodos exhiben un plegado interdental que se observa en cada dentículo de la carena posterior, y una unión del esmalte con la dentina entre cada dentículo. Estos dos caracteres conforman una microanatomía única para Theropoda de gran valor funcional; en efecto, por un lado, otorgan un fortalecimiento extra para cada dentículo y, por el otro, alargan la longevidad de cada carena, provocando una tasa de reemplazo lenta para cada diente funcional, estimándose un tiempo de 300 días para terópodos pequeños y 800 días para los de gran porte (Erickson, 1996; Brink *et al.*, 2015).

Al indagar en la literatura, se observa que los primeros trabajos sobre dientes aislados de dinosaurios fueron publicados en la segunda mitad del siglo XIX. Para mediados del siglo XX, este tipo de contribuciones había aumentado de forma considerable. En muchos de estos trabajos se erigieron taxones a partir de dientes aislados, como es el caso de *Megalosaurus inexpectatus*, especie establecida a partir de cinco dientes aislados provenientes de la Formación Cerro Castillo (Albiano-Cenomaniano), provincia de Chubut (del Corro, 1966). Esta práctica fue criticada por varios autores, argumentando que la sistemática en base a dientes aislados es artificial y carece de exactitud, ya que existe una relativa homogeneidad morfológica entre los distintos dientes de terópodos (Huene, 1914; Molnar *et al.*, 1990; Fiorillo y Currie, 1994; Suñer *et al.*, 2005). En los últimos años, la mayoría de estos taxones se han revisado y pasado a ser considerados como Theropoda *incertae sedis* o *nomina dubia* (Molnar *et al.*, 1990).

En este punto es importante destacar el trabajo pionero de Currie y colaboradores a comienzos de la década del 90 (Currie *et al.*, 1990), en el cual se establece y sistematiza una gran cantidad de parámetros para la clasificación de dientes aislados de terópodos. Desde entonces, se han publicado estudios muy completos y

detallados sobre piezas dentales (Samman *et al.*, 2005; Smith *et al.*, 2005; Hendricks y Mateus, 2014, Fanti *et al.*, 2014 y Hendricks *et al.*, 2015a), aunque también hay trabajos en donde la descripción de los dientes son parciales (del Corro, 1966; Torices-Hernández *et al.*, 2004; Veralli *et al.*, 2004; Casal *et al.*, 2009; Royo-Torres *et al.*, 2009; Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2009; Furtado *et al.*, 2013). En ocasiones, el registro de piezas dentales ha permitido extender el biocrón de ciertos grupos de terópodos (Royo-Torres *et al.*, 2009; Ruiz-Omeñaca *et al.*, 2009).

El hallazgo de dientes de terópodos asociados a esqueletos parciales y huevos de saurópodos con embriones, ha evidenciado la interacción entre dinosaurios herbívoros y carnívoros, tanto predadores como carroñeros (Veralli y Calvo, 2004; Canudo *et al.*, 2009; Canale *et al.*, 2014). No obstante, se han hallado pruebas más directas de depredación, como por ejemplo en vértebras caudales de hadrosáuridos, en las cuales se observa la incrustación de una corona dental en un agujero oval o lenticular, rodeada por crecimiento óseo anómalo (Canudo *et al.*, 2005). Claramente, ese diente incrustado es el resultado de una mordida (DePalma *et al.*, 2012). Otros casos registrados involucran a diferentes grupos taxonómicos, como aquél de un diente de espinosáurido incrustado en una vértebra cervical de un pterosaurio (Buffetaut *et al.*, 2004). Una estrategia ecológica registrada ocasionalmente en dinosaurios carnívoros es el canibalismo, el cual se ha documentado en algunos grupos como Abelisauridae, Coelophysoidea y Tyrannosauridae (Rogers *et al.*, 2003; Nesbitt *et al.*, 2006; Longrich *et al.*, 2010).

Últimamente se han realizado estudios geoquímicos muy completos en dientes de dinosaurios terópodos, algunos sobre el fosfato del esmalte, y otros sobre los isótopos de oxígeno de la siderita, mineral de reemplazo muy común en dientes fósiles. Dichos estudios han permitido hacer inferencias sobre el hábitat de estos dinosaurios

(Amiot *et al.*, 2010; Suarez *et al.*, 2013). Más aún, el desarrollo de nuevas tecnologías ha permitido realizar otros tipos de estudios relacionados con la biomecánica (Mazzeta *et al.*, 2013).

A partir de la hipótesis inicial de que los dientes aislados de dinosaurios carnívoros son identificables taxonómicamente a nivel supragenérico, el objetivo general de este Trabajo Final de Licenciatura es el estudio de una serie de dientes aislados de terópodos provenientes de la localidad de Paso Córdoba (General Roca, Río Negro), y estratigráficamente correspondientes a la Formación Allen.

Los objetivos específicos son los siguientes:

- I. Identificación de Morfotipos dentarios.
- II. Identificación taxonómica de Morfotipos a nivel de familia y de grupos más inclusivos a partir de la aplicación de métodos filogenéticos y estadísticos.
- III. Reinterpretación de la fauna de terópodos en la Formación Allen, a partir de los resultados del análisis de los dientes aislados, y su comparación/contrastación con las formas de terópodos previamente conocidas para esta unidad geológica.

Tabla 1. Procedencia geográfica y temporal de los terópodos del Cretácico de Patagonia.

Especie	Espécimen	Fuente	Formación	Provincia	Periodo
<i>Carnotaurus sastrei</i>	MACN-CH-894	Bonaparte, 1985	La Colonia	Chubut	Campaniano-Maastrichtiano
<i>Abelisaurus comahuensis</i>	MPCA-PV 11098	Bonaparte y Novas, 1985	Anacleto	Río Negro	Campaniano inferior
<i>Xenotarsosaurus bonapartei</i>	UNPSJB-Pv-184/612	Martínez <i>et al.</i> , 1986	Bajo Barreal	Chubut	Campaniano-Maastrichtiano
<i>Alvarezsaurus calvoi</i>	MUCPv-54	Bonaparte 1991	Bajo de la Carpa	Neuquén	Santoniano
<i>Velocisaurus unicus</i>	MUCPv-41	Bonaparte, 1991	Bajo de la Carpa	Neuquén	Santoniano
<i>Genyodectes serus</i>	MLP-26-39	Woodward 1901	Cerro Barcino?	Chubut	Hauteriviano-Campaniano?
<i>Giganotosaurus carolinii</i>	MUCPv-95	Coria y Salgado, 1995	Candeleros	Neuquén	Cenomaniano inferior
<i>Ligabueino andesi</i>	MACN-M 42	Bonaparte, 1996	La Amarga	Neuquén	Barremiano-Aptiano
<i>Patagonykus puertai</i>	PVPH-337	Novas, 1997	Portezuelo	Neuquén	Turoniano-Coniciano

<i>Megaraptor namunhaiquii</i>	MCF-PVPH 79	Novas, 1998	Portezuelo	Neuquén	Turoniano-Coniciano
<i>Ilokelesia aguadagrandensis</i>	MCF-PVPH-35	Coria y Salgado, 1998	Huincul	Neuquén	Cenomaniano Superior
<i>Quilmesaurus curriei</i>	MPCA-PV-100	Coria, 2001	Allen	Río Negro	Campaniano-Maastrichtiano
<i>Aucasaurus garridoi</i>	MCF-PVPH-236	Coria <i>et al.</i> , 2002	Anacleto	Neuquén	Campaniano inferior
<i>Ekrixinatosaurus novasi</i>	MUCPv-294	Calvo <i>et al.</i> , 2004	Candeleros	Neuquén	Cenomaniano inferior
<i>Unenlagia comahuensis</i>		Novas y Puerta, 1997	Portezuelo		Turoniano-Coniciano
<i>Unenlagia paynemili</i>	MUCPv-349	Calvo <i>et al.</i> , 2004	Portezuelo	Neuquén	Turoniano-Coniciano
<i>Buitreraptor gonzalezorum</i>	MPCA-245	Makovicky <i>et al.</i> , 2005	Candeleros	Río Negro	Cenomaniano inferior
<i>Tyrannotitan chubutensis</i>	MPEF-PV 1156	Novas <i>et al.</i> , 2005	Cerro Barcino	Chubut	Hauteriviano-Campaniano
<i>Neuquenraptor argentinus</i>	MCF PVPH 77	Novas y Pol, 2005	Portezuelo	Neuquén	Turoniano-Coniciano
<i>Mapusaurus roseae</i>	MCF-PVPH-108.1	Coria y Currie, 2006	Huincul	Neuquén	Cenomaniano Superior
<i>Aniksoosaurus darwini</i>	MDT-PV 1/48	Martínez y Novas, 2006	Bajo Barreal	Chubut	Campaniano-Maastrichtiano
<i>Achillesaurus manazzonei</i>	MACN-PV-RN 1116	Martinelli y Vera, 2007	Bajo de la Carpa	Río Negro	Santoniano
<i>Skorpiovenator bustingorryi</i>	MMCH-PV 48	Canale <i>et al.</i> , 2008	Huincul	Neuquén	Cenomaniano Superior
<i>Austroraptor cabazai</i>	MML-195	Novas <i>et al.</i> , 2008	Allen	Río Negro	Campaniano-Maastrichtiano
<i>Orkoraptor burkei</i>	MPM-Pv 3458	Novas <i>et al.</i> , 2008	Pari Aike	Santa Cruz	Maastrichtiano
<i>Austrocheirus isasii</i>	MPM-PV 10003	Ezcurra <i>et al.</i> , 2010	Pari Aike	Santa Cruz	Maastrichtiano
<i>Pamparaptor micros</i>	MUCPv-1163	Porfiri <i>et al.</i> , 2011	Portezuelo	Neuquén	Turoniano-Coniciano
<i>Bonapartenykus ultimus</i>	MPCA-1290	Agnolín <i>et al.</i> , 2012	Allen	Río Negro	Campaniano-Maastrichtiano
<i>Alnashetri cerropoliciensis</i>	MPCA-477	Makovicky <i>et al.</i> , 2012	Candeleros	Río Negro	Cenomaniano inferior
<i>Bicentenaria argentina</i>	MPCA-866	Novas <i>et al.</i> , 2012	Candeleros	Río Negro	Cenomaniano inferior
<i>Gualicho shinyae</i>	MPCN PV 0001	Apestequía <i>et al.</i> , 2016	Huincul	Río Negro	Cenomaniano Superior
<i>Murusraptor barrosaensis</i>	MCF-PV-PH-411	Coria y Currie, 2016	Sierra Barrosa	Neuquén	Coniciano
<i>Viavenator exxoni</i>	MAU-Pv-LI-530	Filippi <i>et al.</i> , 2016	Bajo de la Carpa	Neuquén	Santoniano

MARCO GEOLOGICO

El término “Cuenca Neuquina” fue utilizado para definir la provincia geológica ubicada en la región centro-oeste de Argentina. Sedimentos correspondientes a esta secuencia afloran en la provincia de Neuquén, sur de Mendoza, noroeste de Río Negro y suroeste de La Pampa (Digregorio y Uliana, 1979).

La Cuenca Neuquina ha sido interpretada como una cuenca de tipo retroarco multiepisódica (Mpodozis y Ramos, 1989), cuya secuencia sedimentaria se encuentra conformada por niveles marinos, continentales y de tipo transicional (Casamiquela, 1964; Digregorio y Uliana, 1980; Bonaparte *et al.*, 1984; Albino, 1986; Bonaparte, 1987; Uliana y Biddle, 1988; Barrio, 1990; Powell, 1992; Salgado y Coria, 1996; Salgado y Azpilicueta, 2000; Coria, 2001; de la Fuente *et al.*, 2001; Hugo y Leanza, 2001; Martinelli y Forasiepi, 2004; Coria y Salgado, 2005; Coria, 2007; Franzese *et al.* 2007; Salgado *et al.*, 2007a, b; Arregui *et al.* 2011; Cingolani *et al.* 2011; Armas y Sánchez, 2013 y Paz *et al.*, 2014).

Su basamento se encuentra conformado por rocas metamórficas, ígneas y sedimentarias, cuyas edades comprenden desde el Silúrico-Devónico hasta el Triásico Tardío (Digregorio y Uliana 1980; Franzese *et al.* 2007; Cingolani *et al.* 2011; Paz *et al.*, 2014). Esta cuenca se caracteriza por comprender tres etapas de relleno durante el Mesozoico. La primera (Triásico Superior-Jurásico Inferior), es conocida como Grupo Precuyo, y se caracteriza por extensos depósitos volcánicos que muestran una variación notoria, y es asociada a la presencia de hemigrábenes (Gulisano, 1981; Gulisano *et al.*, 1984; Franzese y Spalletti, 2001; Paz *et al.*, 2014). La segunda (Jurásico Inferior-Jurásico Superior), conocida como grupos Cuyo y Lotena, se caracteriza por una alternancia de facies marinas y continentales, asociadas a cambios en el nivel del mar y marcados cambios tectónicos (Paz *et al.*, 2014). Durante la tercera y última etapa de relleno de la Cuenca Neuquina, la cual comienza en el Jurásico Tardío y se extiende hasta el Cretácico Tardío, se establecen las acumulaciones de sedimentos (principalmente continentales) de los grupos Neuquén y Malargüe (Tunik *et al.*, 2010; Paz *et al.*, 2014). Las facies marinas del Grupo Malargüe están vinculadas a la primera

trasgresión atlántica, ocurrida entre el Campaniano medio (Cretácico Tardío alto) y el Daniano (Paleoceno), la cual estableció una profunda bahía, alargada en sentido NNO-SSE (Uliana y Biddle, 1988; Barrio, 1990).

La Formación Allen se encuentra ubicada en la base del Grupo Malargüe, separada del subyacente Grupo Neuquén por una discordancia erosiva (Andreis *et al.*, 1974; Hugo y Leanza, 2001). La misma es portadora de restos fósiles de suma importancia a nivel mundial (Casamiquela, 1964; Bonaparte *et al.*, 1984; Albino, 1986; Bonaparte, 1987; Powell, 1992; Salgado y Coria, 1996; Salgado y Azpilicueta, 2000; Coria, 2001; de la Fuente *et al.*, 2001; Martinelli y Forasiepi, 2004; Coria y Salgado, 2005; Coria *et al.*, 2007; Salgado *et al.*, 2007a, b). La edad de la Formación Allen, establecida sobre la base del análisis de ostrácodos (Ballent, 1980), ha sido restringida al Campaniano medio-Maastrichtiano temprano.

Según Hugo y Leanza (2001), la Formación Allen se encuentra representada por areniscas, arcilitas, yeso y calizas estromatolíticas. Para la región de Cinco Saltos-Lago Pellegrini, se han reconocido tres miembros o unidades bien diferenciadas: una inferior psamítica, otra intermedia constituida por pelitas y limolitas grisáceas-verdosas, y otra unidad superior caracterizada por la presencia de pelitas, yeso, calizas y calizas estromatolíticas (Hugo y Leanza, 2001). En la región de Salitral de Santa Rosa-Salinas de Trapalcó y en Salitral Ojo de Agua, la Formación Allen está compuesta por una gruesa sucesión de areniscas y fangolitas con intercalaciones de evaporitas, en donde se reconocen dos subunidades. La inferior, que comprende depósitos arenosos de grano fino con capas fangosas subordinadas y niveles evaporíticos delgados, y la superior, una gruesa sucesión de depósitos pelíticos, con intercalaciones de limolitas ricas en ostrácodos, y niveles arenosos (Salgado *et al.*, 2007b).

Estudios recientes en la región de Paso Córdoba, han permitido inferir que en esta área aflora el miembro inferior de esta unidad, comenzando con una alternancia de areniscas de grano mediano a fino y limolitas bastantes blandas y friables en general, pero que se distinguen por su estratificación de tipo planar. Hacia arriba el perfil se continua con un desarrollo de las informalmente denominadas Areniscas del Peñón, consistente en una megaestructura sedimentaria derivada de un gran paleocauce en el que se reconocen areniscas rojas con barras de acreción lateral (Hugo y Leanza, 2001; Armas y Sánchez, 2013; Paz *et al.*, 2014). Siempre en el área de Paso Córdoba, el espesor parcial de la Formación Allen fue estimado en el orden de 50 m, dado que el miembro o unidad superior se encuentra erosionado. Por encima de los niveles de la Formación Allen, y separada de ésta por una discordancia, se encuentra la Formación Chichinales (Paz *et al.*, 2014).

Recientemente, Armas y Sánchez (2011) llevaron adelante un análisis completo y detallado de las formaciones Anacleto y Allen, interpretando a la primera como un ambiente lacustre y a la segunda como un ambiente eólico. Sin embargo, Paz *et al.* (2014) propusieron una reinterpretación diferente, asociando a la Formación Anacleto con facies lacustres y a la Formación Allen con facies de dunas e interdunas húmedas y secas. Estos autores afirman que las facies lacustres pasan en transición a facies eólicas, indicando la aridización del sistema. Esta aridización se acentúa hacia el tope de la sucesión, donde se observan dunas de hasta 10 m de potencia, con abundantes marcas de raíces e icnofacies de *Entradichnus*. Cabe mencionar que, si bien estos autores llegaron a conclusiones que difieren de las de Hugo y Leanza (2001), su análisis se basa en 12 perfiles que detallan minuciosamente, sin mencionar otros estudios abordados.

Los materiales que aquí se describen fueron hallados en la localidad de Paso Córdoba (General Roca, Rio Negro) en asociación con un esqueleto parcialmente articulado y bastante completo de un dinosaurio saurópodo. El yacimiento fosilífero (Fig. 1) corresponde a la Formación Allen (Campaniano-Maastrichtiano), particularmente a una facies de interdunas secas (Paz *et al.*, 2014), la cual se encuentra integrada por paquetes de areniscas gruesas y finas con laminación paralela y ondulítica con gradación inversa, de hasta 1 m de espesor, comprendiendo una geometría netamente tabular, y con marcas de raíces e icnitas de vertebrados (Paz *et al.*, 2014). Según estos autores, la presencia de areniscas laminadas con gradación inversa muestra claramente la migración del sistema.

MARCO PALEONTOLOGICO

Como se mencionó, las rocas pertenecientes a la Formación Allen se caracterizan por brindar restos de tetrápodos continentales de suma importancia, entre los cuales se cuenta con cierta diversidad de dinosaurios terópodos (Casamiquela, 1964; Bonaparte *et al.*, 1984; Albino, 1986; Bonaparte, 1987; Powell, 1992; Salgado y Coria, 1996; Salgado y Azpilicueta, 2000; Coria, 2001; de la Fuente *et al.*, 2001; Martinelli y Forasiepi, 2004; Coria y Salgado, 2005; Coria *et al.*, 2007; Salgado *et al.*, 2007a, b). Los primeros restos de dinosaurios terópodos descubiertos en esta unidad pertenecen a un fragmento del miembro posterior derecho asignado a un nuevo género y especie; *Quilmesaurus curriei* (Coria, 2001), proveniente de la localidad de Salitral Ojo de Agua, provincia de Rio Negro. Si bien inicialmente fue considerado como un tetanuro basal, estrechamente relacionado con formas como *Giganotosaurus carolinii* (Coria y Salgado, 1995), análisis posteriores lo ubican dentro de la familia Abelisauridae (Kellner y Campos, 2002; Valieri *et al.*, 2007; Carrano y Sampson, 2008).

En el año 2004, Martinelli y Forasiepi describieron una gran cantidad de restos de vertebrados provenientes de la localidad de Bajo Santa Rosa, entre los cuales se cuenta con un diente aislado que fue asignado a un terópodo carcharodontosáurido en base a la presencia de arrugas en el esmalte dentario. Posteriormente, esta asignación fue puesta en duda por Canale *et al.* (2008), quienes consideraron a este diente como perteneciente a un abelisáurido.

Coria y Salgado (2005) publicaron una serie de restos fragmentarios, tanto craneanos como postcraneanos, asignándolos a tetanuros indeterminados de tamaño pequeño a mediano.

Posteriormente, Novas y colaboradores publicaron un dinosaurio terópodo proveniente de la localidad Bajo de Santa Rosa, en la provincia de Río Negro: *Austroraptor cabazai* (Novas *et al.*, 2009). Años más tarde se agregó el hallazgo de un segundo ejemplar de la misma especie (Currie y Paulina-Carabajal, 2012). Los restos craneanos y postcraneanos de este taxón lo caracterizan actualmente como el raptor más grande de América del Sur, aportando también información valiosa sobre la evolución de la familia Unenlagiidae.

Un año más tarde, Salgado *et al.* (2009) dieron a conocer restos fragmentarios de un ejemplar indeterminado de Alvarezsauridae proveniente de la localidad Salitral Ojo de Agua. Restos similares provenientes de la misma localidad fueron publicados por Agnolin *et al.* (2012), y asignados a una nueva especie: *Bonapartenykus ultimus*. Asociados a estos materiales se encontraron restos de cáscaras de huevos, brindando valiosa información sobre la posición filogenética de este grupo dentro de Theropoda.

En resumen, podemos concluir que la Formación Allen se caracteriza por cierta diversidad de dinosaurios terópodos entre los que se incluyen: Abelisauridae (Coria, 2001; Martinelli y Forasiepi, 2004), Unenlagiidae (Novas *et al.*, 2009; Currie y Paulina-Carabajal, 2012), Alvarezsauridae (Salgado *et al.*, 2009; Agnolin *et al.*, 2012) y restos de tetanuros indeterminados (Coria y Salgado, 2005).

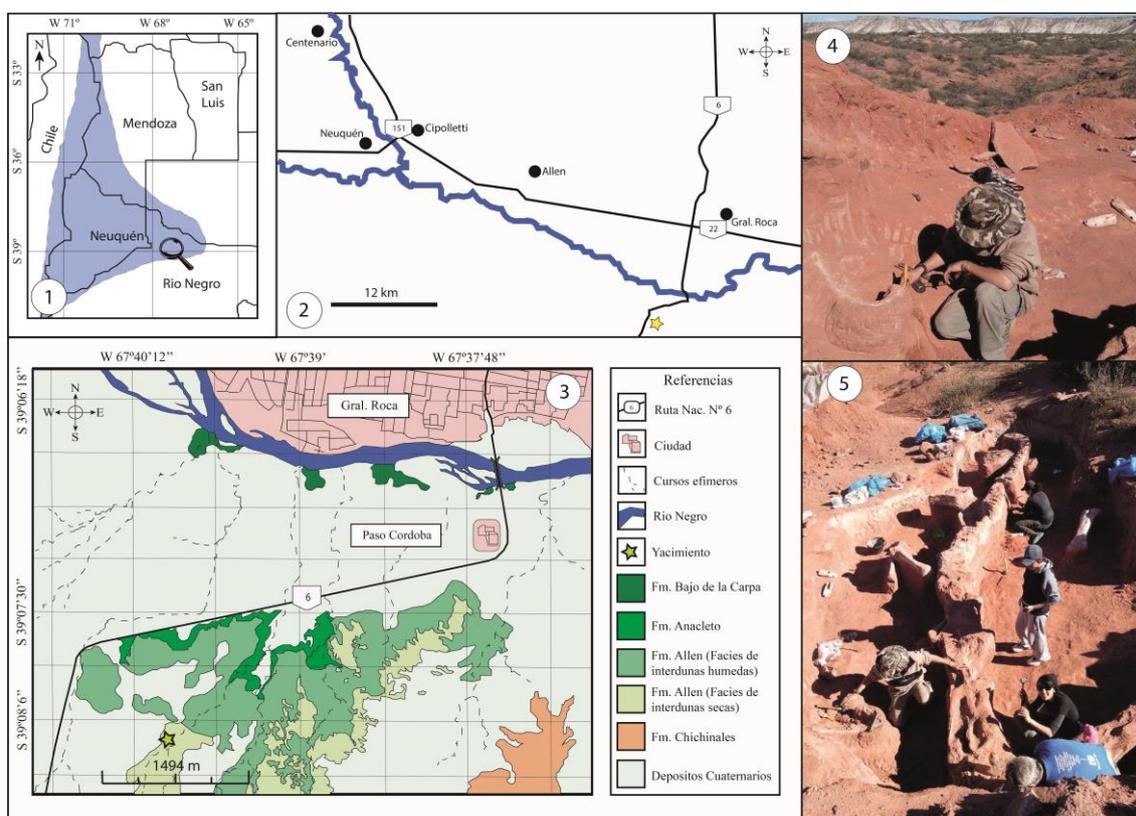


Figura 1. 1 y 2, Mapas de ubicación del área de estudio; 3, Mapa geológico mostrando las respectivas unidades aflorantes; 4 y 5, autor en el yacimiento. Modificado de Paz *et al.* (2014).

MATERIALES Y METODOS

MATERIALES. Los materiales que han dado lugar a este trabajo final de licenciatura consisten en 13 dientes de terópodos aislados recolectados durante una serie de

campañas paleontológicas en el área de Paso Córdoba, llevadas a cabo entre 2014 y 2016 en el marco de un proyecto de investigación (40-A-312) de la UNRN, dirigido por el Dr. Leonardo Salgado. Los mismos provienen de dos locaciones muy cercanas, y en ambos casos se hallaban asociados a esqueletos parcialmente articulados de saurópodos. Doce de esos dientes provienen del Yacimiento 1, donde se excavó un esqueleto bastante completo, aunque en mal estado de preservación, mientras el diente restante proviene del Yacimiento 2 (excavación en progreso), correspondiente a un saurópodo del mismo grupo y en las mismas condiciones. Estos fósiles se encuentran depositados provisoriamente en el Instituto de Investigación de Paleobiología y Geología (Conicet-UNRN), el cual funciona en el ámbito de la Sede de Alto Valle de la Universidad Nacional de Río Negro.

Algunos de los dientes que presentaban roturas fueron restaurados por Magali Cárdenas, encargada del departamento técnico del IIPG. Para la enumeración de los materiales se utilizó la sigla IIPG. Las observaciones sobre los dientes de terópodos se realizaron principalmente con una lupa binocular de marca *Nikon* cuya magnificación es de 230 aumentos, lo que permitió observar cada diente en detalle. Las mediciones efectuadas han sido posibles mediante la utilización de un calibre digital *Stainless Hardened* de 150 mm (6”), con una precisión de 0,01 mm. Además, algunos de estos materiales pudieron ser vistos en el Microscopio Electrónico de Barrido (MEB), brindando de esta manera información valiosa para una identificación más exacta y precisa de los Morfotipos reconocidos.

NOMENCLATURA Y MEDIDAS. La nomenclatura utilizada para este trabajo es la propuesta por [Smith y Dodson \(2003\)](#) y [Hendrickx et al. \(2015a\)](#), mientras que las

mediciones (Tabla 2) se basaron en la propuesta de *Smith et al. (2005)* y *Hendrickx et al. (2015a)*.

Tabla 2. Medidas de los materiales de Paso Córdoba, usadas en el análisis multivariado (en milímetros).

Espécimen	CBL	CBW	CH	AL	MC	DC
IIPByG-01	21	8	35,5	41,246	18	15
IIPByG-02	10	7,78	22,46	24,586	10	10
IIPByG-03	12,9	11,6	26,18	29,186	12	?
IIPByG-04	15,1	9,5	24,3	28,609	?	13
IIPByG-05	13,8	5,6	20,4	24,629	14	13
IIPByG-06	8,46	3,9	16,98	18,971	11	14
IIPByG-07	14,2	6,7	?	?	13	13
IIPByG-08	?	4,72	16,8	?	15	?
IIPByG-09	5,6	2,76	9,82	11,305	16	16
IIPByG-10	?	?	?	?	10	11
IIPByG-11	?	?	?	?	?	?
IIPByG-12	?	?	?	?	11	11
IIPByG-13	?	?	?	?	12	?

ANÁLISIS MORFOMETRICO. A partir de los datos cuantitativos del material se realizaron análisis multivariados, que incluyen análisis de componentes principales (PCA) y análisis discriminantes (LDA), con el objetivo de buscar una organización de los datos a través de las medidas efectuadas, y de reducir las dimensiones o número de variables, perdiendo la menor cantidad posible de información. Previamente, a estas variables se les aplicó logaritmo en base 10, con el objetivo de normalizar dichas variables cuantitativas. Las variables que se utilizaron y que siguen el criterio de *Brusatte y Clark (2015)* son las siguientes: longitud basal de la corona (CBL), anchura basal de la corona (CBW), altura de la corona (CH), longitud apical (AL), densidad de dentículos centrales de la carena mesial de la corona (MC) y densidad de dentículos

centrales de la carena distal de la corona (DC). Posteriormente, se realizó una matriz de covarianza, con el fin de observar la correlación entre las variables. Los análisis fueron realizados con el programa PAST versión 3.0 (Hammer, 2013).

En este estudio se utilizó una base de datos de 1082 dientes de 64 taxones gondwánicos y laurásicos (Hendrickx y Mateus, 2014), incluyendo datos propios de representantes de clados de terópodos mayormente gondwánicos, incluyendo Megaraptora. A partir de la base de datos se realizó un primer análisis, donde estos dientes se agruparon inicialmente en clados, y posteriormente en familias. Cada clado o grupo taxonómico es más inclusivo que el anterior, dando como resultado cinco análisis con 6 variables cada uno. Los clados se determinaron siguiendo la filogenia propuesta por Hendrickx *et al.* (2015ab).

ANÁLISIS FILOGENÉTICO. Se efectuaron 11 análisis filogenéticos de caracteres dentales a partir de la matriz de datos de Hendricks y Mateus (2014) modificada por Gerke y Wing (2016) de 60 taxones de terópodos no avianos. A dicha matriz se incorporaron tres taxones: *Orkoraptor burkei*, *Megaraptor namunhuaiquii* y *Murusraptor barrosaensis*. La información de los dos primeros fue obtenida de la bibliografía, en tanto que el escoreo de los caracteres del tercer taxón fue realizado a partir de la observación personal del material. Siguiendo el criterio de Hendrickx y Mateus (2014) cada diente fue incorporado en la matriz como una unidad taxonómica operacional (OTU) diferente; de este modo, cada uno de los 11 análisis constó de 64 taxones (63 + 1). De este modo, solo se introdujeron los especímenes IIPG-01, IIPG-02, IIPG-03, IIPG-04, IIPG-05, IIPG-06, IIPG-07, IIPG-08, IIPG-09, IIPG-10 y IIPG-12.

Para la obtención de los árboles más parsimoniosos se empleó el programa TNT versión 1.1 (Goloboff *et al.*, 2008). Como se mencionó, se efectuaron 18 análisis

filogenéticos, de los cuales se obtuvieron mediante el análisis “New Technology Search”. Las opciones que se utilizaron para “New Technology Search” son las mismas que utilizaron *Hendrickx et al.* (2014).

ABREVIATURAS INSTITUCIONALES.

AMNH, Museo Americano de Historia Natural, New York, USA; BYU-VP, Universidad Brigham Young- Paleontología de Vertebrados, Provo, USA; IIPG, Instituto de Investigación de Paleobiología y Geología, Gral. Roca, Argentina; MACN, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina; MAU-PV-PH, Museo “Argentino Urquiza”, Neuquén, Argentina; ML, Museo de Louriña, Louriña, Portugal; MNHN, Museo Nacional de Historia Natural, Paris, Francia; MNN, Museo Nacional de Nigeria, Niamey, Nigeria; MPCA, Museo Provincial “Carlos Ameghino”, Cipolletti, Río Negro, Argentina; MUCPv-CH y MMCH-PV, Museo Paleontológico “Ernesto Bachmann” Villa El Chocón, Neuquén, Argentina; NCSM; Museo de Ciencias Naturales de Carolina del Norte, Raleigh, USA; NHMUK, Museo de Historia Natural de Londres, Londres, UK; OUMNH, Museo de la Universidad de Oxford, Oxford, UK; PVL, Fundación “Miguel Lillo”, San Miguel de Tucumán, Argentina; QW, Museo del Templo del Gigante Buda, Leshan, China, UA; Universidad de Antananarivo, Antananarivo, Madagascar; UNPSJB-PV, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco Paleontología de Vertebrados, Chubut, Argentina.

ABREVIATURAS ANATÓMICAS. Cdal, caudal; Rost, rostral; Co, corona; Ro; raíz; CA; carena anterior; CP, carena posterior; Wfa, facetas de desgastes; Cau, caudal; Idd, diáfisis interdenticular; Idsp, espacio interdenticular; Ids, surco interdenticular; Ope, opérculo; Esm, esmalte; Dent, dentina; CavP, cavidad pulpar (Fig. 2).

ABREVIATURAS MORFOMÉTRICAS. **CBL**; longitud basal de la corona; **CBW**, anchura basal de la corona; **CH**, altura de la corona; **AL**, longitud apical; **CA**, ángulo de la corona; **CBR**, proporción labio-lingual de la base de la corona; **CHR**, compresión baso-apical de la corona; **DC**, densidad de dentículos centrales de la carena distal de la corona; **MC**, densidad de dentículos centrales de la carena mesial de la corona; **DA**, densidad de dentículos apicales de la carena distal de la corona; **MA**, densidad de dentículos apicales de la carena mesial de la corona; **DB**, densidad de dentículos basales de la carena distal de la corona; **MB**, densidad de dentículos basales de la carena mesial de la corona; **MAVG**, densidad promedio de los dentículos de la carena mesial de la corona; **DAVG**, densidad promedio de los dentículos de la carena distal de la corona; **DSDI**, índice de densidad de los dentículos (Fig. 3).

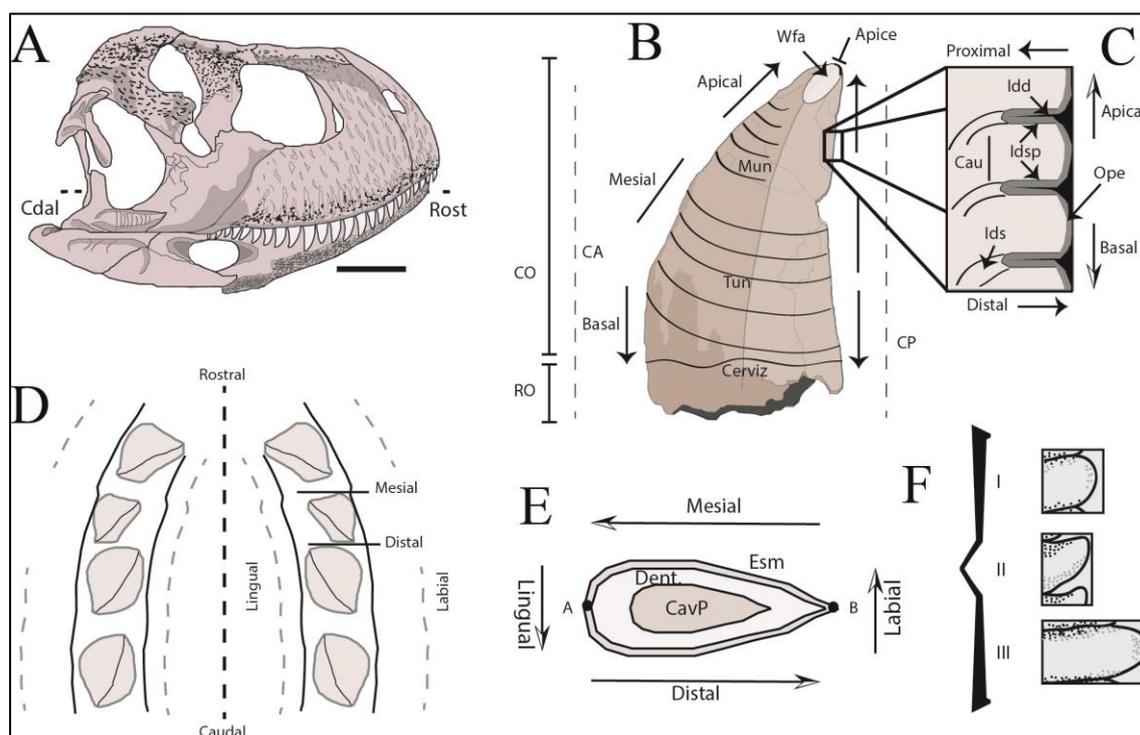


Figura 2. Aspectos Anatómicos. 1, Ubicación del eje rostral y caudal; 2 y 3, Caracteres anatómicos; 4 y 5, Orientación del diente; 6, Diversidad de dentículos observables dentro de Theropoda. **Cdal**, Caudal; **Rost**, Rostral; **Co**, Corona; **Ro**, Raíz; **CA**, Carena anterior; **CP**, Carena posterior; **Wfa**, Facetas de desgaste; **Cau**, Caudal; **Idd**, Diáfisis interdenticular; **Idsp**,

Espacio interdental; **Ids**, Surco interdental; **Ope**, Operculo; **Esm**, Esmalte; **Dent**, Dentina; **CavP**, Cavidad pulpar.

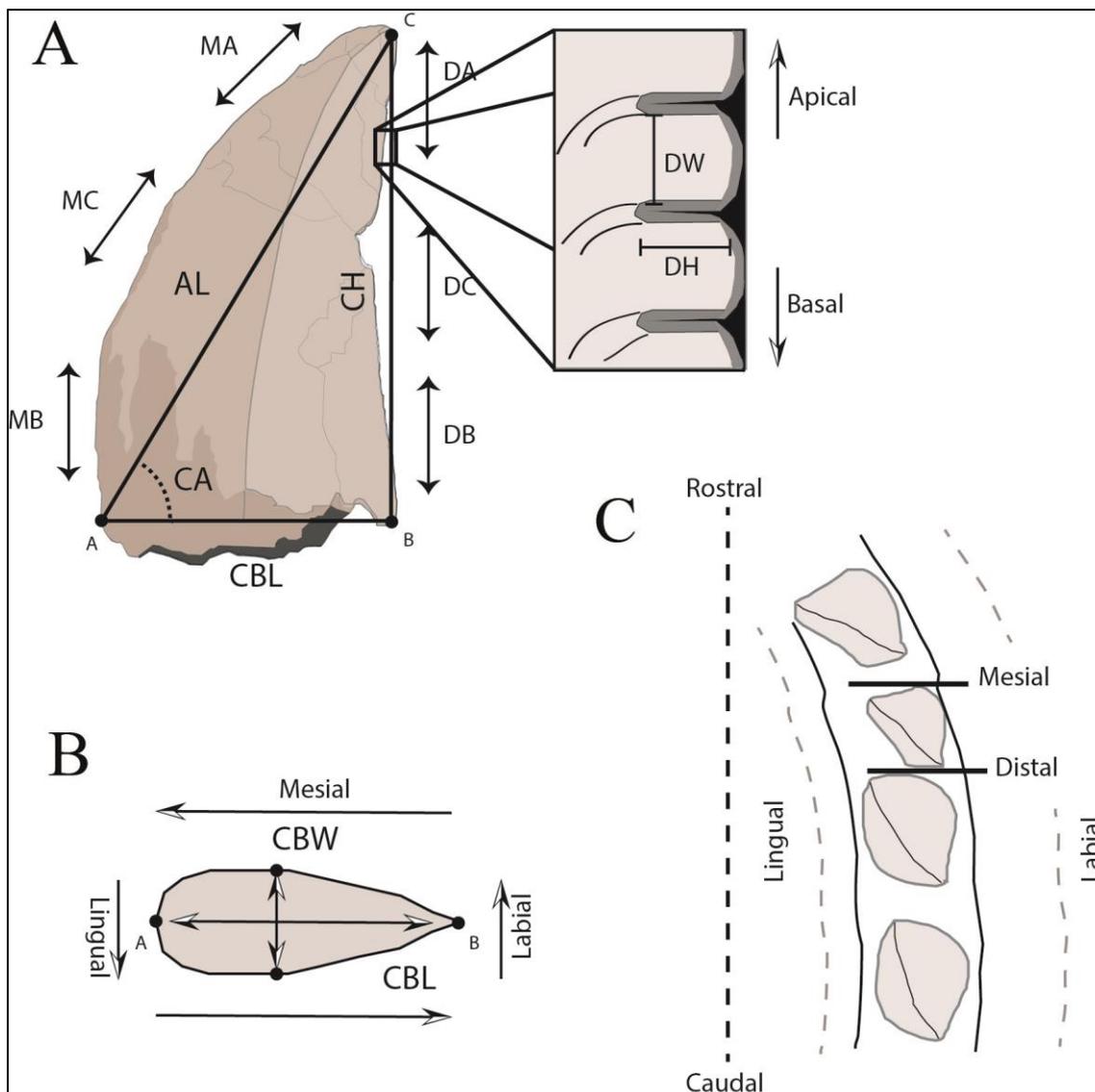


Figura 3. Aspectos Morfométricos. 1, Medidas Morfométricas; 2 y 3, orientación y posición del diente. **CBL**; Longitud basal de la corona; **CBW**, Anchura basal de la corona; **CH**, Altura de la corona; **AL**, Longitud apical; **CA**, Ángulo de la corona; **CBR**, Radio labio-lingual de la corona; **CHR**, Compresión baso-apical de la corona.

RESULTADOS

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Dinosauria Owen, 1842

Saurischia Seeley, 1887

Theropoda Marsh, 1881

Ceratosauria Marsh, 1884

Abelisauroidea Bonaparte, 1991

Abelisauridae Bonaparte & Novas, 1985

Abelisauridae indet.

Morfotipo 1

Materiales referidos. IIPG-02, IIPG-06, IIPG-08, IIPG-09, IIPG-10 y IIPG-12 (Fig. 4, 5, 6, 7, 8 y 9).

Descripción.

Estado general de preservación. Dientes parcialmente completos, careciendo de la mayor parte de la raíz. Los dientes IIPG-02, IIPG-06, IIPG-08 y IIPG-09 han preservado una porción basal de la raíz, mientras que en IIPG-10 y IIPG-12 se observa un faltante de la parte basal de la corona. Asimismo, IIPG-10 carece de gran parte de la porción basal de la carena mesial, afectando en mayor medida a la cara lingual, y de la porción apical del margen distal, mientras que IIPG-12 presenta un faltante de aproximadamente 3 mm de la base de la carena distal. Los seis dientes asignados a este Morfotipo poseen un buen estado de preservación, si bien en IIPG-10 y IIPG-12 se

observan líneas de fracturas en sentido apico-basal, sobre todo en aquellas zonas del diente en las que se aprecia una compresión diagenética labio-lingual.

Corona. IIPG-02, IIPG-06, IIPG-08, IIPG-09 y IIPG-12 se caracterizan por presentar una altura (CH) que varía entre 9,82 y 26,18 mm. Salvo el diente IIPG-02, los demás son recurvados antero-posteriormente, de manera que su perfil distal en vista lateral es recto en dientes laterales. En el caso del ejemplar IIPG-02, único diente de este Morfotipo considerado como completamente mesial, el margen distal es convexo en vista lateral (Fig. 4). Si bien presentan una elongación (CHR) extrema ($2.5 < CHR \leq 3$ o $CHR > 3$) y una compresión labiolingual (CBR) normal ($0.5 < CBR \leq 0.75$), estos dientes se caracterizan por la forma peculiar del ápice de la corona, siendo cónico en la porción más apical y puntiagudo.

Debido al mal estado de preservación del espécimen IIPG-10 no se han podido tomar medidas. Este diente se caracteriza por ser recurvado anteroposteriormente, mientras que el perfil distal en vista lateral es principalmente recto.

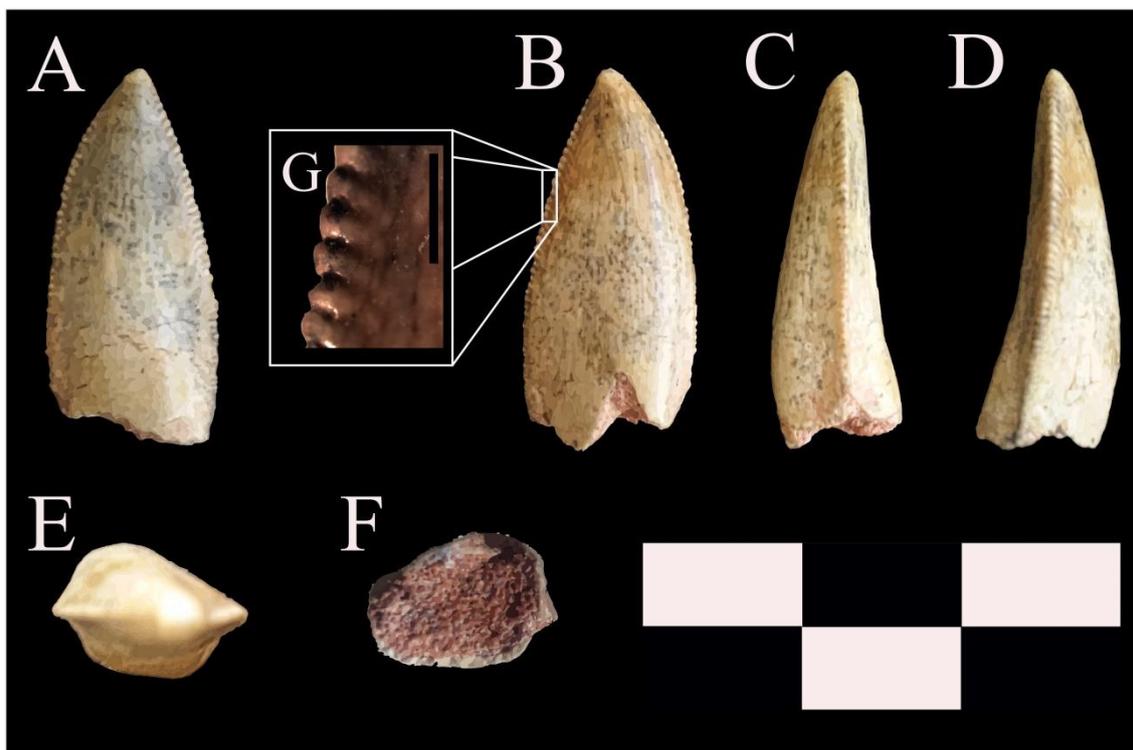


Figura 4. Morfotipo 1: Diente aislado IIPG-02 en vista lingual (A), labial (B), mesial (C), distal (D), apical (E) y basal (F), barra de escala: 3 cm. Dentículos mesiales de la carena distal (G), barra de escala: 1 mm.

Vista lateral. En IIPG-06 y IIPG-08 se observa una superficie cóncava que se desarrolla en la cara lingual, la cual es adyacente a la carena distal, mientras que IIPG-02 y IIPG-09 presentan una superficie cóncava que se desarrolla sobre ambas caras, adyacentes a ambas carenas. IIPG-12 se diferencia por no presentar ninguna superficie cóncava.

Los bordes anterior y posterior poseen un buen desarrollo de dentículos en forma de gancho en sus márgenes, con una densidad promedio que aumenta hacia la base de la corona. Estos se diferencian del Morfotipo 2, porque la cantidad promedio en la sección apical y central de ambas carenas se mantiene muy similar. Además, IIPG-02, IIPG-06, IIPG-09 y IIPG-10 se caracterizan por presentar ondulaciones marginales que se

desarrollan en ambas caras y adyacentes a la carena distal. El margen mesial es fuertemente convexo en todos los especímenes.

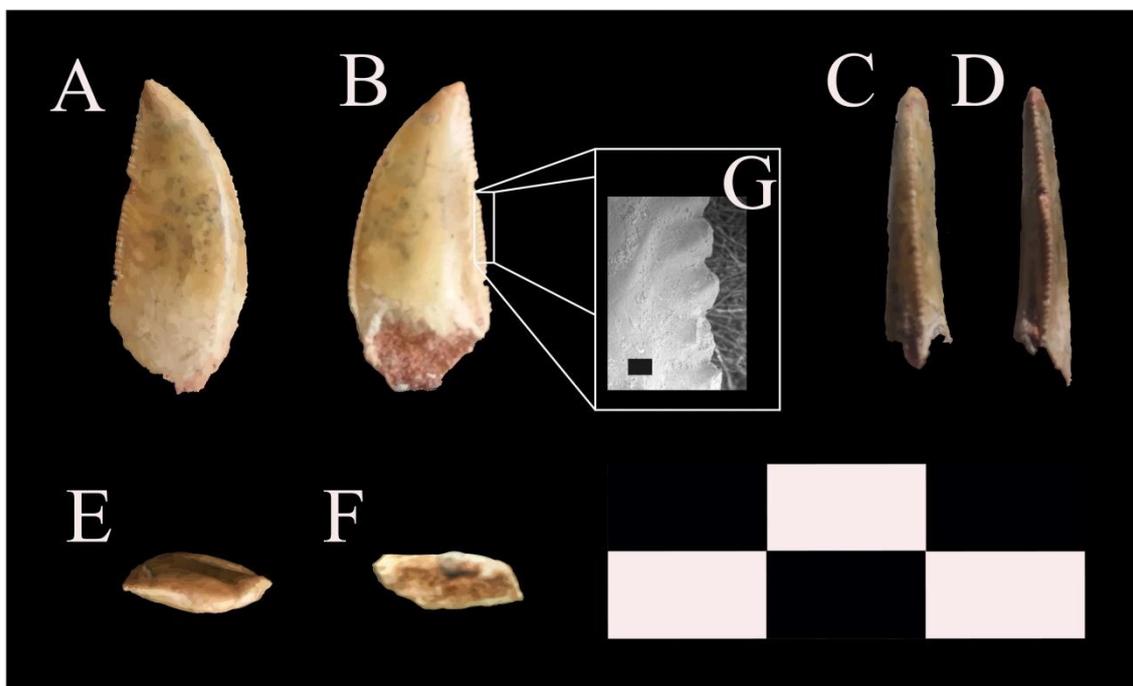


Figura 5. Morfotipo 1: Diente aislado IIPG-06 en vista labial (A), lingual (B), mesial (C), distal (D), apical (E) y basal (F), barra de escala: 3 cm. Dentículos mesiales de la carena distal (G), barra de escala: 200 micrones.

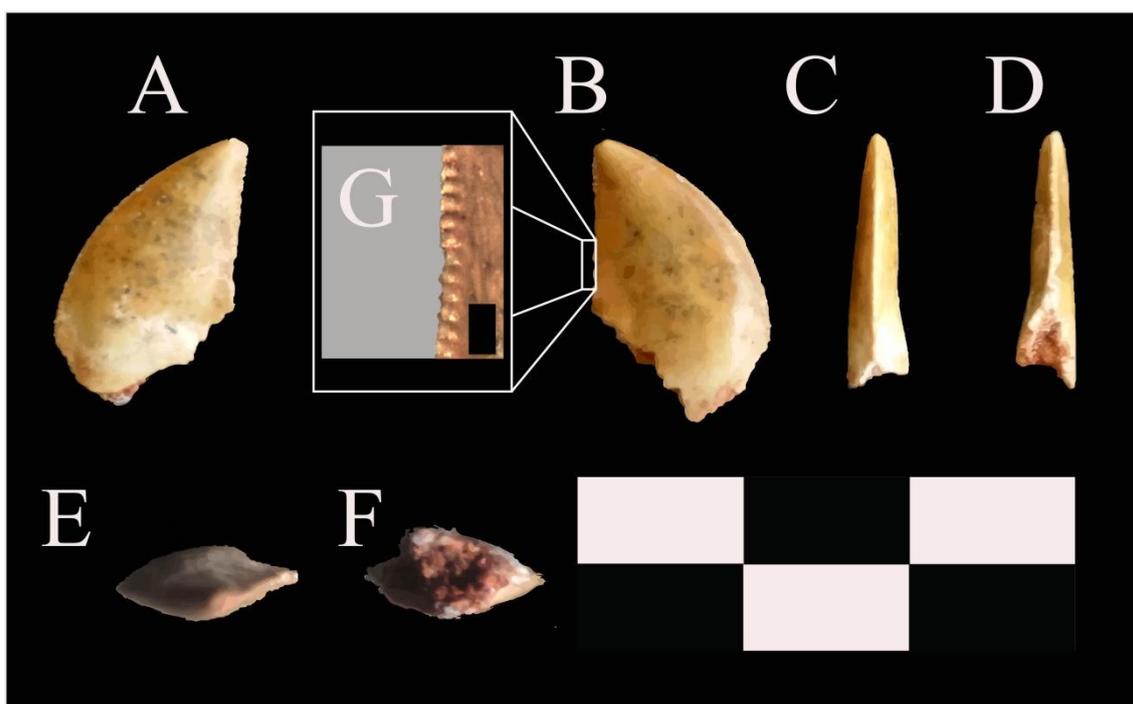


Figura 6. Morfotipo 1: Diente aislado IIPG-08 en vista lingual (A), labial (B), mesial (C), distal (D), apical (E) y basal (F), barra de escala: 3 cm. Dentículos mesiales de la carena distal (G), barra de escala: 1 mm.

Vista mesial. IIPG-02, IIPG-06, IIPG-08, IIPG-09, IIPG-010 y IIPG-12 se encuentran comprimidos latero-medialmente, y si bien este carácter no está tan marcado como en el Morfotipo 2, es apreciable a simple vista cerca del borde mesial, donde ambas caras son ligeramente convexas, y sobre el margen distal donde la cara es más aplanada. La carena del margen mesial de IIPG-02, IIPG-06 y IIPG-09 se encuentra desplazada hacia la cara lingual, donde se aprecia cómo los dentículos se encuentran orientados hacia la cara lingual en lugar de mesio-distalmente (condición plesiomórfica para Theropoda). Además, se observa cómo la cara lingual es cóncava, mientras que la cara labial es convexa.

En cuanto a los dientes IIPG-08 y IIPG-12, estos se caracterizan por presentar la carena mesial centralmente posicionada o parcialmente, donde ambas caras son ligeramente convexas.

Si bien la porción basal de la carena mesial de IIPG-10 no se ha preservado, se observa que el resto de la carena se encuentra posicionada en el centro del margen mesial, observándose cómo los dentículos se encuentran orientados en sentido mesio-distal.

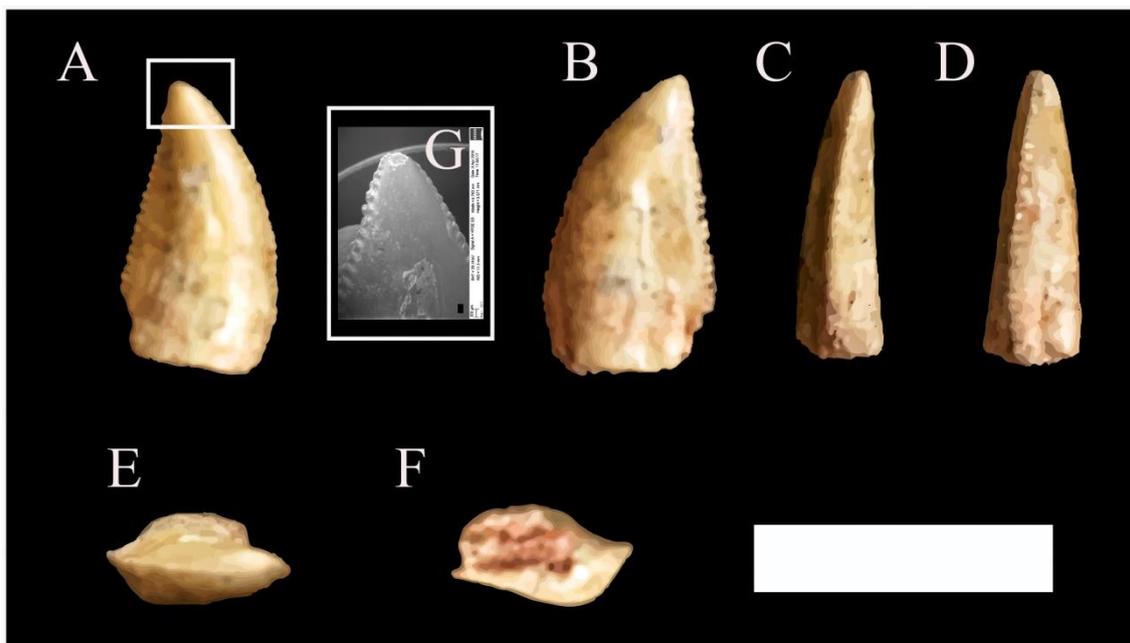


Figura 7. Morfotipo 1: Diente aislado IIPG-09 en vista lingual (A), labial (B), mesial (C), distal (D), apical (E) y basal (F), barra de escala: 1 cm. Dentículos mesiales de la carena distal (G), barra de escala: 200 micrones.

Vista distal. En IIPG-02, IIPG-06 y IIPG-09 la carena distal se caracteriza por ser curvada, desplazada hacia la cara labial, en tanto los dentículos se encuentran orientados disto-labialmente e inclinados apicalmente. El plano de simetría de la carena se encuentra orientado hacia la cara labial del diente. Esto es más marcado en el diente IIPG-02, lo que, sumado a su margen distal convexo y a su sección basal subcircular, sugiere que se trata de un diente más rostral que caudal, es decir, un diente mesial.

IIPG-08 y IIPG-12 se caracterizan por presentar una carena recta a levemente sigmoidea que se desarrolla centralmente en la corona. En cuanto al plano de simetría que pasa a través de la carena, el mismo se encuentra orientado en sentido mesio-distal, reflejando de esta manera un diente lateral.

Si bien se observa un faltante de aproximadamente 5 mm en la sección apical del margen distal de IIPG-10, la porción mesio-basal se caracteriza por presentar una forma de arco, desplazada hacia la cara labial. Sin embargo, a partir de una leve curvatura que se observa antes del trozo faltante, puede inferirse que la carena distal poseía una forma sigmoidea.

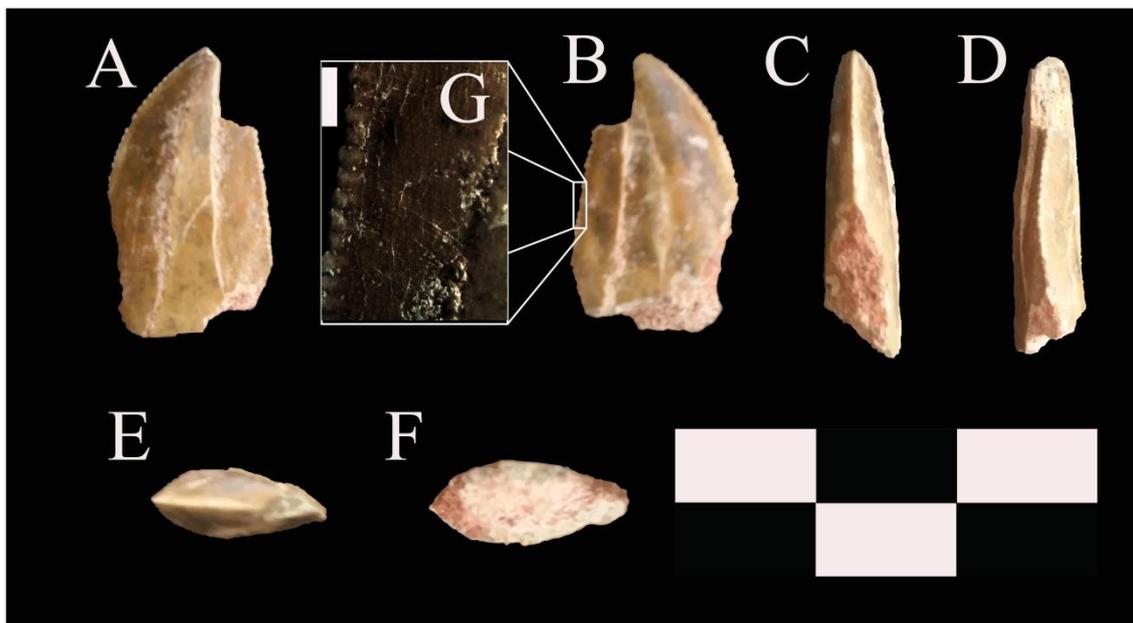


Figura 8. Morfotipo 1: Diente aislado IIPG-10 en vista labial (A), lingual (B), mesial (C), distal (D), apical (E) y basal (F), barra de escala: 3 cm. Dentículos mesiales de la carena distal (G), barra de escala: 1 mm.

Vista basal. La sección transversal de la base de la corona en IIPG-02, IIPG-06 y IIPG-09 posee un contorno en forma de D o J, con márgenes linguales fuertemente convexos y un margen labial convexo o sigmoideo. Por su parte, el contorno de la sección transversal de la base de la corona de IIPG-08 y IIPG-12 es lenticular a lanceolado.

El contorno de la sección transversal de la base de la corona de IIPG-10 es lenticular a lanceolado, con ambas caras convexas.

Vista apical. El ápice o punta apical de los dientes IIPG-02 y IIPG-09 se encuentra posicionado disto-lingualmente a ligeramente centro-lingualmente. La cara labial es más convexa cerca del borde mesial, mientras que la base de la cara lingual es convexa y cóncava en sentido apico-basal.

En IIPG-06, IIPG-08 y IIPG-12 el ápice se encuentra posicionado sobre la región más distal, sin que exista una curvatura marcada en ninguna de las dos caras. Ambas caras se caracterizan por ser convexas, principalmente cerca del borde mesial.

El ápice del diente IIPG-10 se encuentra posicionado sobre la región más distal, sin ninguna curvatura marcada en ninguna de las dos caras.

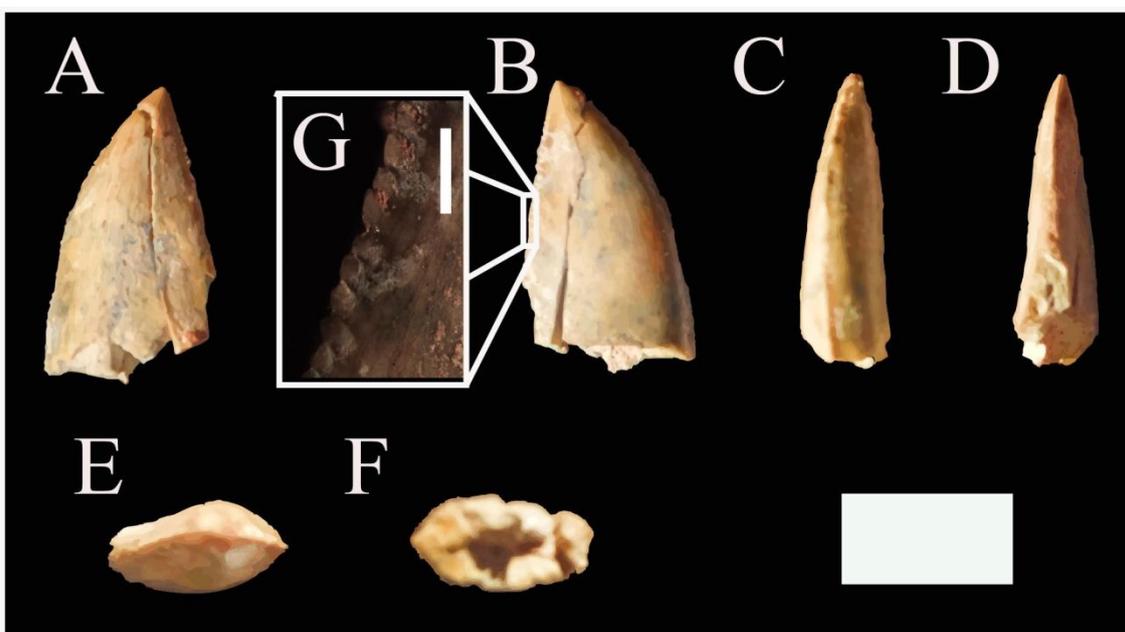


Figura 9. Morfotipo 1: Diente aislado IIPG-12 en vista lingual (A), labial (B), mesial (C), distal (D), apical (E) y basal (F), barra de escala: 1 cm. Dentículos mesiales de la carena distal (G), barra de escala: 1 mm.

Dentículos. En la carena mesial de IIPG-02 se observan 10 dentículos por 5 mm en la parte apical (MA), 10 dentículos en la región central (MC), y 12 dentículos en la

sección basal (MB). A su vez, en la carena distal se observan 10 dentículos por 5 mm en la sección apical (DA), 10 dentículos en la sección central (DC) y 14 dentículos en la porción basal.

Para IIPG-06 se observan, para la carena mesial, 11 dentículos por 5 mm en la parte apical (MA), 11 dentículos en la región central (MC), y 12 dentículos en la sección basal (MB). En cuanto a la carena distal, se observan 14 dentículos por 5 mm en la sección apical (DA), 14 dentículos en la sección central (DC) y 15 dentículos en la porción basal.

IIPG-08 presenta 15 dentículos por 5 mm en la región central de la carena mesial, y 16 en la sección basal. Mientras que la carena distal se caracteriza por presentar 16 dentículos por 5 mm en la región apical.

El diente IIPG-09 presenta, en las carenas mesial y distal, 14 dentículos en total. Por su parte, el diente IIPG-12 se caracteriza por presentar, en las carenas mesial y distal, 12 dentículos en la sección apical y 11 en la porción central.

En la carena mesial de IIPG-10 se observan 12 dentículos por 5 mm en la parte apical (MA), mientras que en la sección media (MC) se observan 10 dentículos. En cuanto a la sección basal de la carena distal (DB), se observan 12 dentículos por 5 mm, mientras en la sección media o central (DC) se observan 11 dentículos. Ambas carenas se caracterizan por presentar dentículos con forma de gancho bien marcados.

Superficie. La superficie del esmalte es apreciable en ambas caras, aunque no se encuentre en buen estado de preservación en algunos dientes, como por ejemplo en IIPG-10. En este último caso, se logra apreciar una textura orientada y visible con la luz.

Discusión y comparaciones.

El Morfotipo 1 se distingue claramente de los demás por presentar dentículos en forma de gancho, arrugas del esmalte curvadas hacia el ápice adyacentes a ambos márgenes, surcos interdenticulares bien desarrollados, dientes laterales con el margen distal recto en vista distal, forma peculiar del ápice, siendo cónico en la porción más apical y puntiagudo, elongación (CHR) importante a extremadamente elongada ($2.5 < CHR \leq 3$ o $CHR > 3$) y una compresión labiolingual (CBR) normal ($0.5 < CBR \leq 0.75$).

Dado que estos dientes no presentan raíz, pueden ser considerados como dientes aislados, perdidos en vida (proceso peri-mortem). Según [Hendrickx et al. \(2015a\)](#), las causas más probables para estas pérdidas serían el remplazo de un diente por otro o el mordisqueo. Aparentemente, IIPG-10 se perdió en vida durante el mordisqueo; esta hipótesis está sustentada por la fractura que se observa en la base de la corona de dicho diente (ver [Mazzeta et al., 2013](#)).

Los dientes correspondientes a este Morfotipo presentan caracteres plesiomórficos que se observan en otros Theropoda, tales como la compresión labiolingual, corona moderadamente grande, carena mesial y distal dentada y curvada antero-posteriormente ([Hendrickx y Mateus, 2014](#)).

La base del diente IIPG-02 posee una sección transversal con un contorno en forma de D o de “plato volador”, con ambas carenas desplazadas hacia la cara lingual. De esta manera, el eje que pasa por ambas carenas origina que estas caras presenten una forma asimétrica, donde la cara labial es más convexa cerca del borde mesial, y la cara lingual ligeramente convexa cerca del borde distal. Según [Hendrickx et al. \(2015a\)](#), este tipo de dentición solo se encuentra en los dientes mesiales, es decir en dientes rostrales correspondientes al maxilar y/o premaxilar. En el caso del diente IIPG-09, la carena mesial está desplazada lingualmente y la carena distal labialmente, por lo que podemos

asumir que poseía una posición intermedia entre dientes completamente rostrales y laterales.

En cuanto al contorno basal de los dientes IIPG-06, IIPG-08 y IIPG-12, estos se caracterizan por presentar en sección transversal un contorno lenticular a oval, observándose ambas caras simétricas con respecto al eje que pasa por ambas carenas. Por lo tanto, se infiere que estos dientes serían laterales, o en todo caso más caudales que rostrales (Hendrickx *et al.*, 2015a).

Según Brusatte *et al.* (2007) las arrugas del esmalte no son exclusivas de Carcharodontosauridae sino de Tetanurae, siendo una sinapomorfía del clado. Hendrickx y Mateus (2014) proponen una distribución más amplia aún, ya que las mismas se encuentran presentes en *Eodromaeus*, *Erectopus*, *Piatnitzkysaurus*, *Duriavenator*, *Fukuiraptor*, *Australovenator*, *Megaraptor*, *Orkoraptor*, *Eocarcharia*, *Carcharodontosaurus*, *Giganotosaurus*, *Raptorex*, *Dromaeosaurus* y *Troodon*, entre otros. Otro carácter observable en la corona de los dientes laterales asignados al Morfotipo 1 en vista lateral, es el perfil de la carena distal casi recta en dientes laterales, y convexa en dientes mesiales, carácter considerado como una sinapomorfía de Abelisauridae según Smith (2007). Sin embargo, Hendrickx y Mateus (2014) sostienen que la utilidad sistemática de este carácter requiere la asociación de la mayor cantidad posible de caracteres.

La presencia de surcos interdenticulares fuertemente desarrollados y alargados entre los dentículos distales es un carácter compartido por los averostranos no maniraptoriformes, como por ejemplo, *Kryptops*, *Majungasaurus*, *Piatnitzkysaurus*, *Megalosaurus*, *Torvosaurus*, *Giganotosaurus*, *Mapusaurus* y *Tyrannosaurus*. Sin embargo, la presencia de una textura irregular del esmalte parecería estar presente en la

mayoría de los terópodos no tetanuros, como por ejemplo, los Coelophysoidea y Abelisauroida, algunos tiranosáuridos y muchos coelurosaurios primitivos como Compsognathidae y Deinonychosauria (Hendrickx y Mateus, 2014).

Otro carácter distintivo, y que se puede apreciar en todos los dientes, es que los dentículos mesiales y distales son asimétricos y con un ápice apuntando hacia la punta, carácter presente en *Skorpiovenator* (obs. pers.) y *Majungasaurus* (Smith, 2007). Mientras que algunos terópodos como por ejemplo *Murusraptor* (obs. pers.) y *Giganotosaurus* (obs. pers.), se caracterizan por ser simétricamente redondeados a asimétricamente convexos en vista lateral. Si bien Hendrickx y Mateus (2014) consideran este rasgo como un carácter peculiar para Abelisauridae y una posible sinapomorfía del grupo, mencionan que también se observan dentículos ganchudos en los saurisquios basales, troodontidos y dromaeosáuridos, pero que estos se caracterizan por ser más grandes, pronunciados y bien separados.

La presencia de una superficie cóncava en la cara labial, adyacente a la carena distal, y otra en la cara lingual, adyacente a la carena, se puede observar en *Indosuchus*, *Majungasaurus*, *Skorpiovenator*, *Sinraptor*, *Allosaurus*, *Australovenator*, *Proceratosaurus*, *Eotyrannus*, *Jianchangosaurus*, *Dromaeosaurus* y *Saurornitholestes* (Hendrickx y Mateus, 2014).

Análisis filogenético.

El análisis filogenético realizado con la inclusión de IIPG-02 dio como resultado a este espécimen incluido dentro de la familia Abelisauridae (Fig. 10), aunque la lista de sinapomorfías obtenida no incluye ningún carácter referido a dientes mesiales; por lo tanto, no se pueden chequear en el material en estudio.

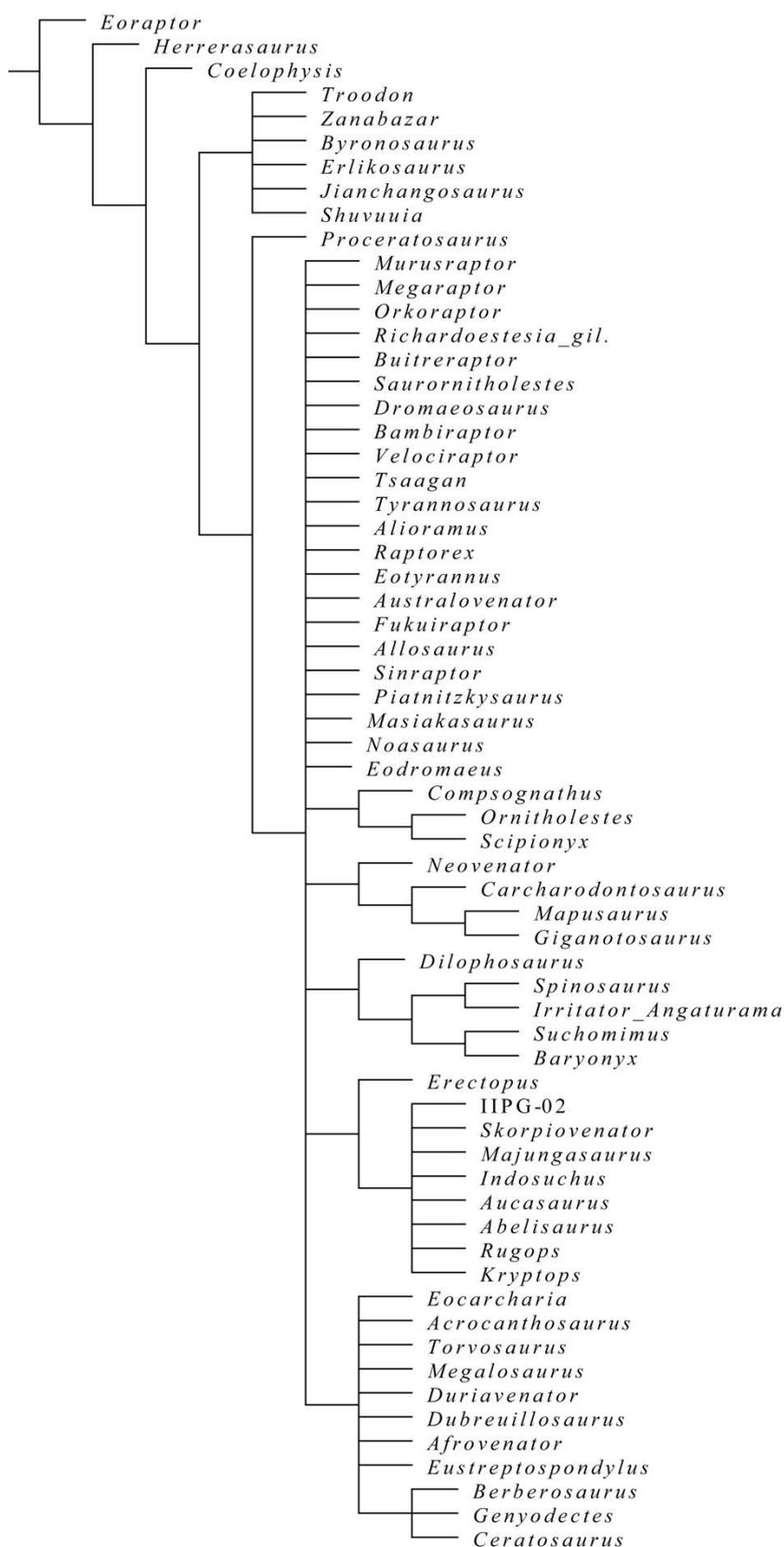


Figura 10. Consenso estricto de 70 árboles más parsimoniosos que muestra la posición del espécimen IIPG-02, anidado en el clado de Abelisauridae.

El análisis filogenético realizado incluyendo el espécimen IIPG-06 muestra una topología similar al análisis realizado previamente con el diente IIPG-02; con el espécimen incluido en una gran politomía dentro de la familia Abelisauridae, con el género *Erectopus* como grupo hermano de esta familia (Fig. 11). Los caracteres que comparte IIPG-06 con el resto de los abelisáuridos incluyen: margen distal recto en vista lateral (68:1), dentículos mesiales en forma de gancho (88:2), dentículos centrales de la carena distal tan altos como anchos en vista lateral (92:0) y dentículos apicales de la carena mesial orientados apicalmente (95:1).

En el caso del diente IIPG-08 (Fig. 12), el análisis filogenético muestra a este espécimen incluido en la familia Abelisauridae, compartiendo los siguientes caracteres: margen distal recto en vista lateral (68:1), carena mesial extendida hasta el cuello dentario (80:1), dentículos mesiales en forma de gancho (88:2), dentículos mesiales centrales tan altos como anchos en vista lateral (91:1), dentículos apicales de la carena mesial orientados apicalmente (95:1) y dentículos centrales de la carena distal orientados apicalmente (96:1).

El análisis filogenético que incluyó al diente IIPG-09, ubicó a este espécimen dentro de la familia Abelisauridae (Fig. 13), básicamente por poseer un margen distal recto en vista lateral (68:1). Dentro de Abelisauridae, IIPG-09 se ubica en un clado con el resto de los abelisáuridos salvo *Indosuchus*, por compartir la ausencia de surcos interdenticulares entre los dentículos centrales de la carena distal (105:0). A su vez, IIPG-09 se incluye dentro un subclado junto con *Abelisaurus*, *Majungasaurus*, *Rugops* y *Kryptops* con quienes comparte los dentículos centrales de la carena distal de forma subcuadrangular (92:0). Por último, IIPG-09 se posiciona en un pequeño clado junto

con *Abelisaurus* con quien comparte ondulaciones marginales en el esmalte dentario cortas o pobremente desarrolladas (111:1).

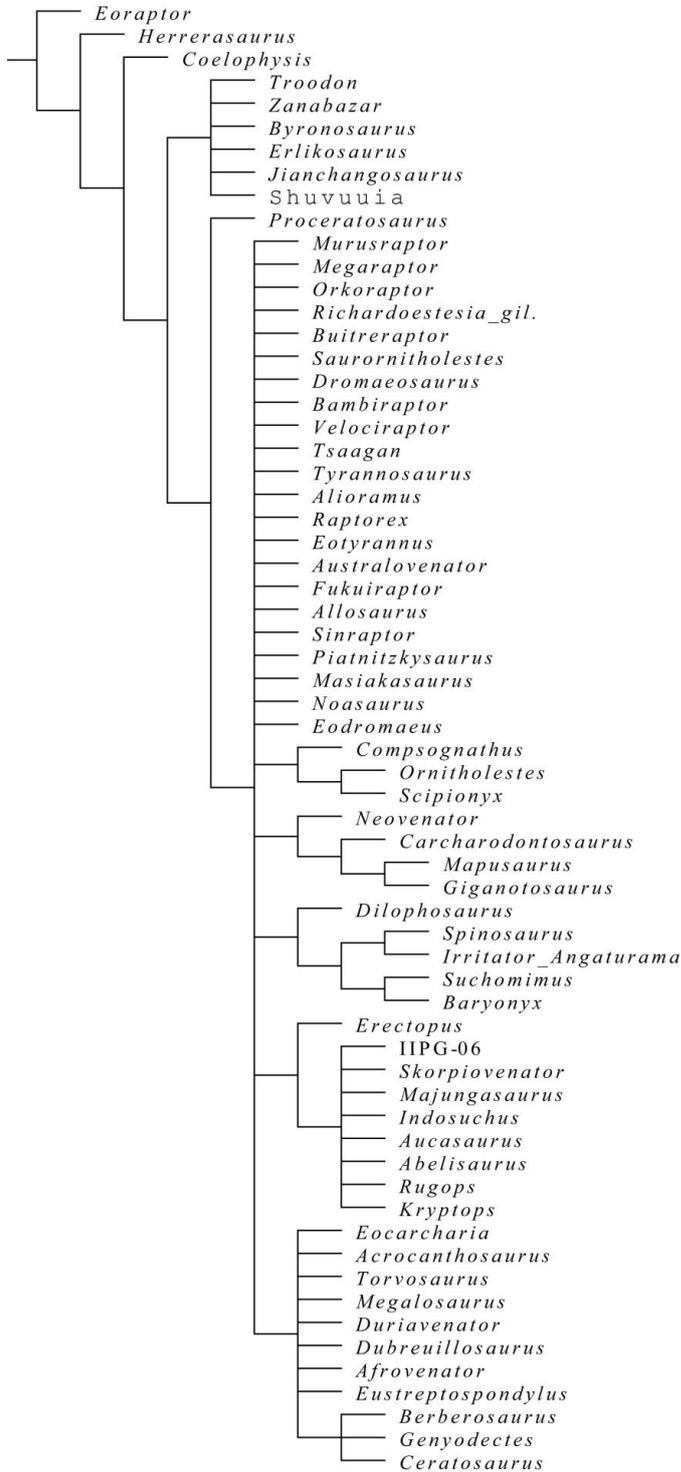


Figura 11. Consenso estricto de 96 árboles más parsimoniosos que muestra la posición del espécimen IIPG-06, anidado en el clado Abelisauridae.

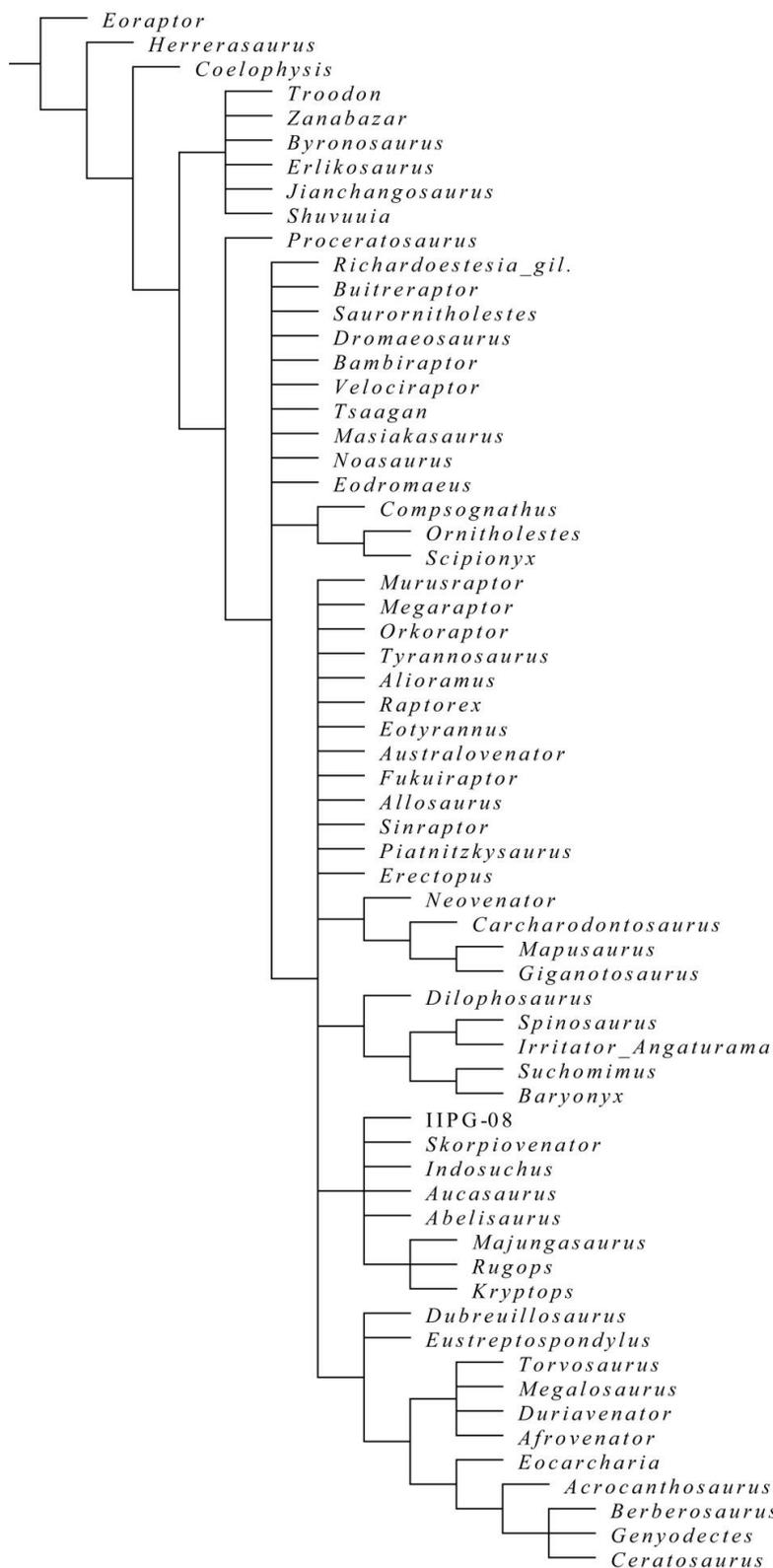


Figura 12. Consenso estricto de 8 árboles más parsimoniosos que muestra la posición del espécimen IIPG-08, dentro de la familia Abelisauridae.

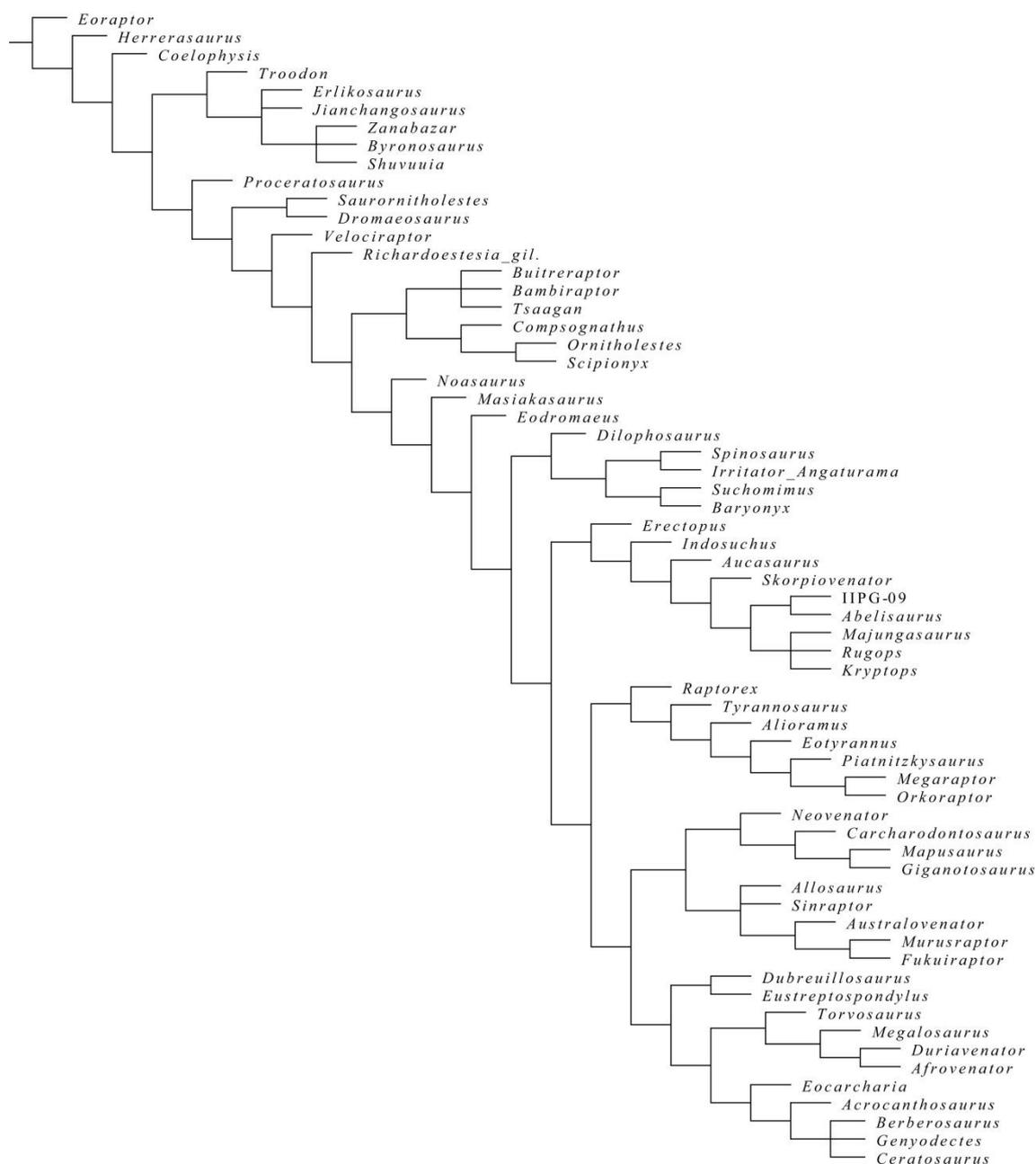


Figura 13. Consenso estricto de 11 árboles más parsimoniosos que muestra la posición del espécimen IIPG-09, incluido dentro de la familia Abelisauridae.

El análisis filogenético que incluyó al diente IIPG-10, recuperó a este espécimen dentro de la familia Abelisauridae (Fig. 14), compartiendo los siguientes caracteres: margen distal recto en vista lateral (68:1), dentículos mesiales en forma de gancho (88:2), y dentículos centrales de la carena distal orientados apicalmente (96:1). Más aún, el diente IIPG-10 se ubica dentro de un pequeño clado de abelisáuridos conformado por

Rugops, *Kryptops* y *Majungasaurus*, por compartir los siguientes caracteres: dentículos mesiales centrales más altos baso-apicalmente que anchos en vista lateral (91:0) y dentículos apicales de la carena mesial orientados perpendicularmente (95:0). Dentro de este clado IIPG-10 se agrupa con *Kryptops* y *Majungasaurus* por los siguientes caracteres: surcos interdenticulares entre los dentículos apicales de la carena mesial, largos y fuertemente desarrollados (104:2), y surcos interdenticulares entre los dentículos mesiales de la carena distal, largos y fuertemente desarrollados (105:2). Por último, IIPG-10 se posiciona como grupo hermano de *Majungasaurus* por los siguientes caracteres: dentículos de la carena mesial en forma de gancho y ondulaciones marginales en el esmalte dentario cortas o pobremente desarrolladas (111:1).

Por último, el análisis que incluyó al diente IIPG-12 muestra a este ejemplar como parte de la familia Abelisauridae (Fig. 15), compartiendo los siguientes caracteres: margen distal de la corona en vista lateral, ligeramente cóncavo, aproximadamente recto o recto, situado al mismo nivel que el perfil distal (68:1), dentículos de la carena distal en forma de gancho (88:2), dentículos mesiales (DC) más largos mediodistalmente que basoapicalmente (92:0) y dentículos mesiales (DC) inclinados apicalmente hacia el ápice de la corona (96:1).

Análisis morfométricos.

El PCA muestra a los dientes IIPG-02, IIPG-06, IIPG-10 y IIPG-12 ubicados dentro de la envolvente convexa de Abelisauridae y Megaraptora. En el caso del espécimen IIPG-08, este se encuentra también dentro de la envolvente convexa de Megaraptora, Megalosauridae, Dromaeosauridae, Coelophysoidea y Tyrannosauroida basal. Mientras que el espécimen IIPG-09 cae dentro de la envolvente convexa de

Theropoda basal, Dromaeosauridae, Coelophysoidea y Tyrannosauroida basal (Fig. 16).

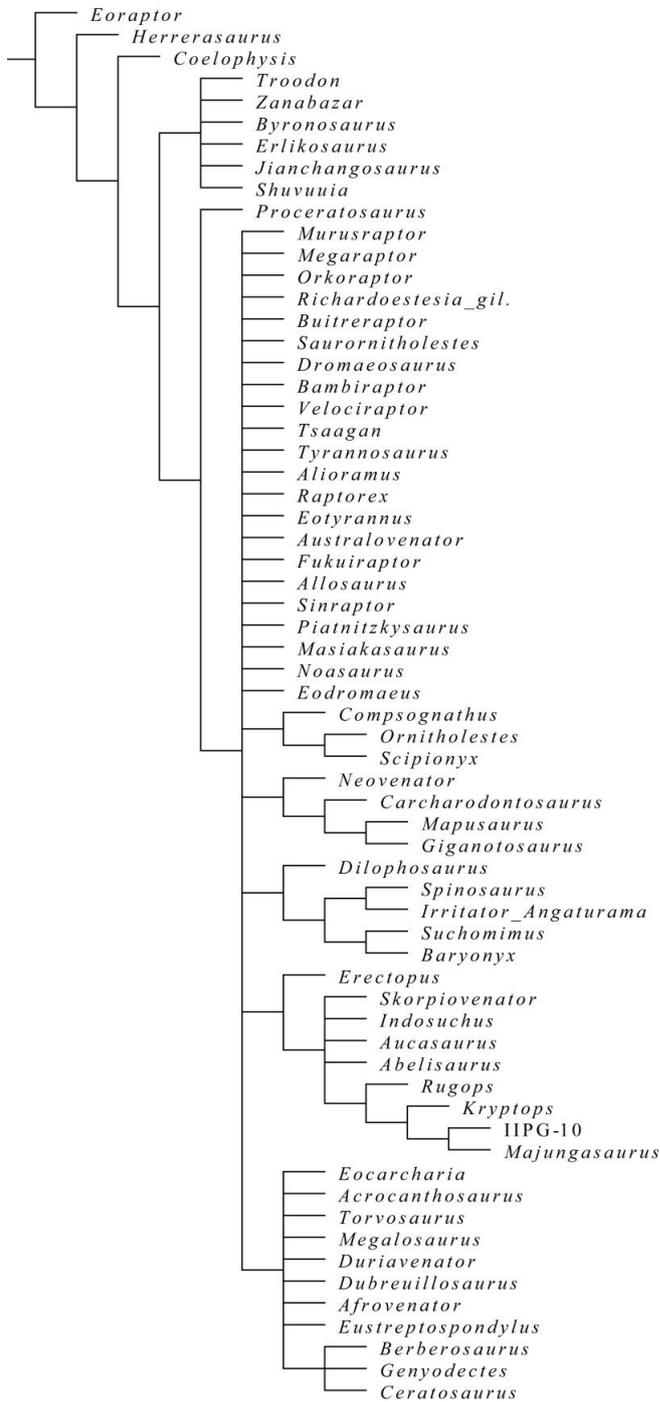


Figura 14. Consenso estricto de 72 árboles más parsimoniosos que muestra la posición del espécimen IIPG-10, anidado dentro de la familia Abelisauridae.

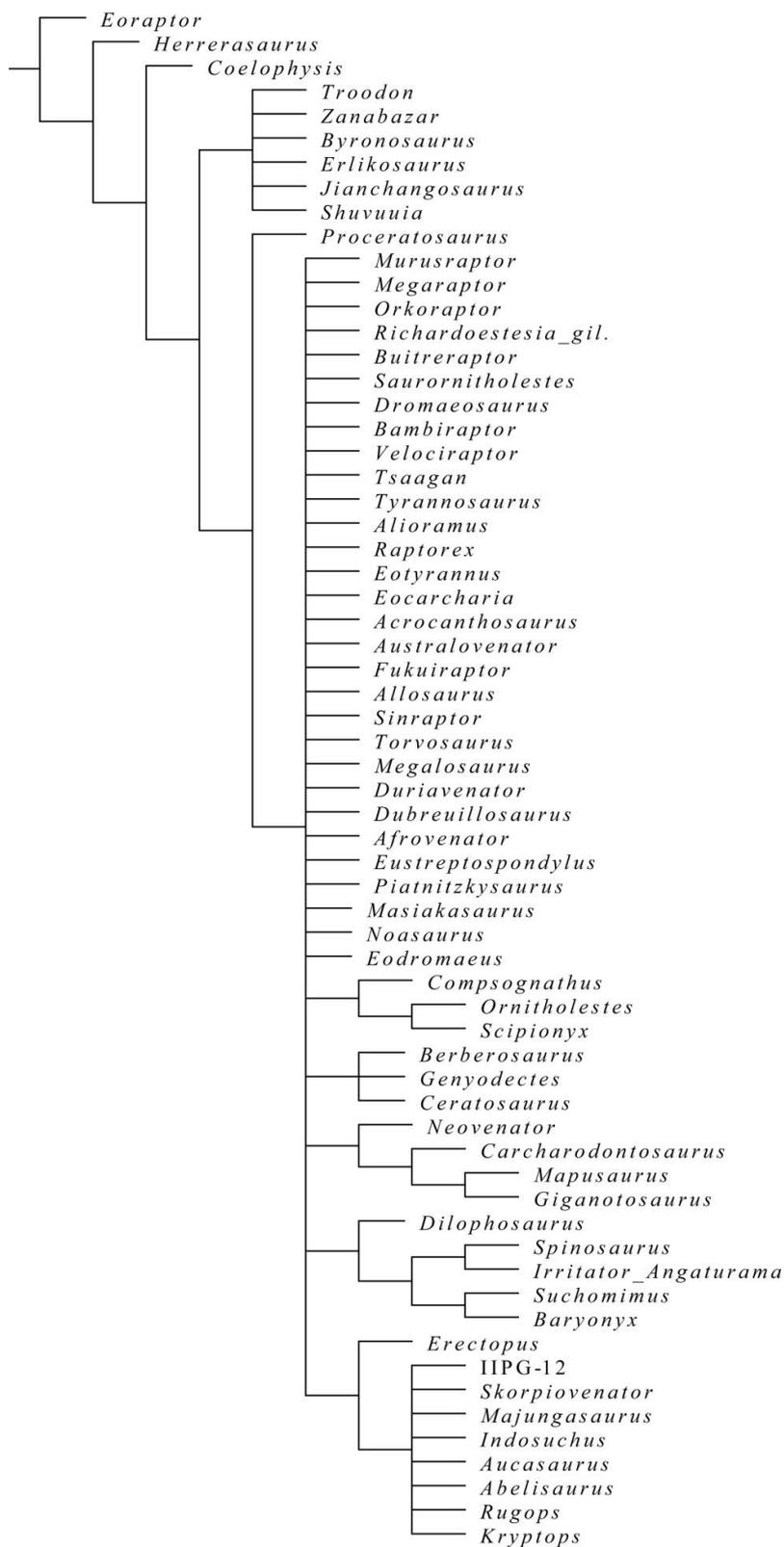


Figura 15. Consenso estricto de 100 árboles más parsimoniosos que muestra la posición del espécimen IIPG-12, incluido dentro de la familia Abelisauridae.

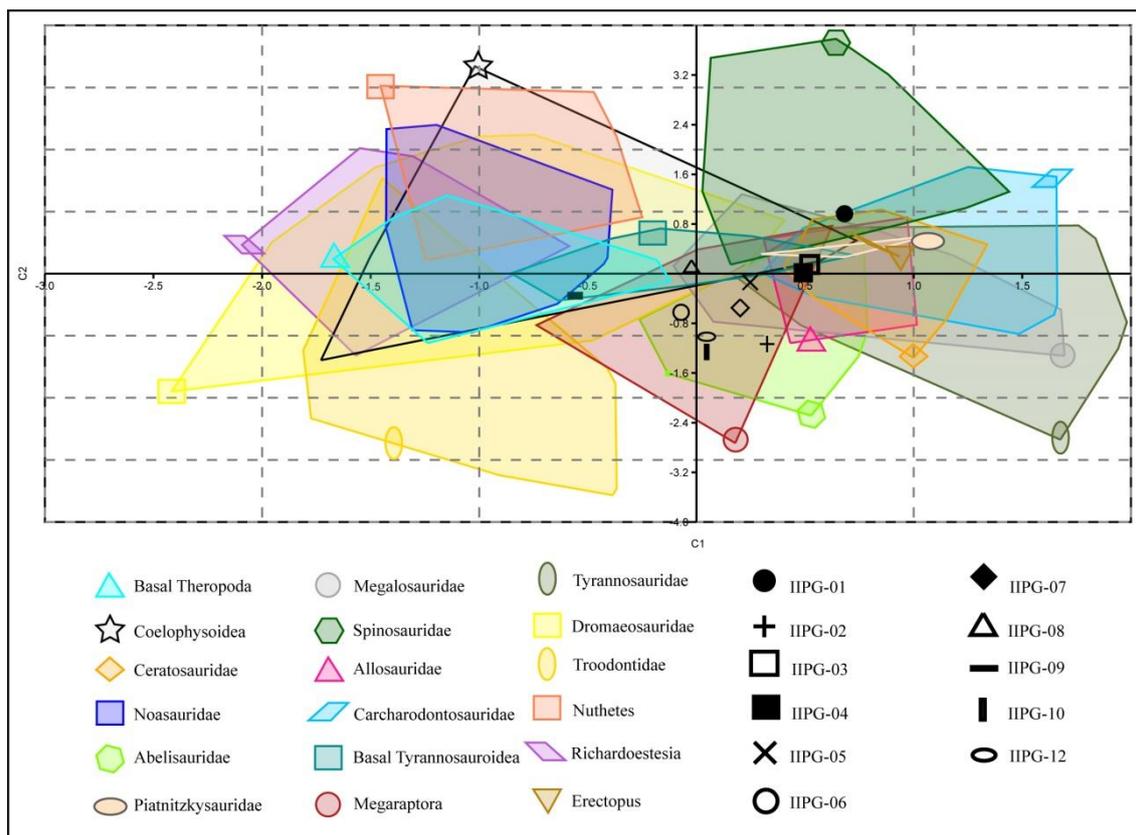


Figura 16. Morfoespacio dentarios de dinosaurios terópodos, basados en el análisis de componentes principales de seis variables dentales. Grafico bivariado que muestra la PC 1 y la PC2, que representan el 78,89 y el 14,25% de la varianza total.

En el caso de los especímenes IIPG-02, IIPG-06, IIPG-08, IIPG-10 y IIPG-12, claramente se puede descartar su pertenencia al clado Megaraptora, ya que estos últimos poseen coronas recurvadas (con la carena distal cóncava en vista lateral), con dentículos muy pequeños o ausentes en la carena anterior. En cuanto a los especímenes IIPG-08 y IIPG-09, estos pueden ser eliminados del clado Dromaeosauridae, ya que este último se caracteriza por presentar ambas carenas fuertemente recurvadas distalmente en la porción apical, dentículos de la carena posterior pequeños y perpendiculares, ausencia de dentículos en la carena mesial, depresión labial y contorno basal de la corona en forma de 8. Asimismo, ambos dientes pueden ser descartados del clado

Coelophysoidea, ya que estos se caracterizan por presentar coronas pequeñas ($CH < 15$ mm), carentes en su mayoría de una carena mesial aserrada y por la presencia de dentículos muy diminutos en la carena distal (> 30 dentículos por 5 mm).

En cuanto a ambos especímenes mencionados, puede descartarse su pertenencia al grupo de los tiranosauróideos basales, ya que los dientes laterales se encuentran fuertemente recurvados, mientras que los dientes mesiales poseen forma de U en sección transversal, con ambas carenas enfrentadas, y en algunos casos, la carena distal presenta una mayor densidad de dentículos que la carena mesial.

En el caso del espécimen IIPG-08, claramente se lo puede descartar como perteneciente al clado Megalosauridae, ya que este se caracteriza por poseer dientes mesiales con una carena mesial desplazada mesiolabialmente, carenas posicionadas centralmente en la corona, carena mesial terminando aproximadamente en la mitad del margen anterior, dentículos distales subcuadrangulares a subrectangulares con surcos interdenticulares pobremente desarrollados a bien desarrollados, margen externo de los dentículos simétricamente a asimétricamente convexo, y una textura del esmalte trenzada y orientada. Mientras que IIPG-09 puede ser eliminado del grupo de los terópodos basales por presentar coronas de pequeño tamaño y ligeramente recurvadas anteroposteriormente, con su margen distal recto, y dentículos de la carena mesial (MCA) que varían en número entre 14 a 19 por 5 milímetros, dentículos de la carena distal (DC) diminutos (> 19 dentículos por 5 milímetros), dentículos asimétricamente convexos a ligeramente en forma de gancho, dentículos mesiales y distales perpendiculares a sus márgenes.

Por último, el análisis discriminante muestra a los especímenes IIPG-02, IIPG-10, IIPG-12 clasificados como Abelisauridae, el espécimen IIPG-08 como un

Tyrannosauroida basal, y el IIPG-09 como un Dromaeosauridae. El análisis no brinda una clasificación sobre el espécimen IIPG-06.

Asignación taxonómica

Sobre la base de la combinación de los resultados de los análisis aplicados se puede inferir que el Morfotipo 1 se encuentra claramente relacionado con la familia Abelisauridae. En el caso de los dientes IIPG-08 y IIPG-09, el PCA los incluye dentro del morfoespacio de varias familias con las que no comparten ningún carácter de valor filogenético, y quedan por fuera de la envolvente convexa de la familia Abelisauridae. Asimismo, el LDA los clasifica como Tyrannosauroida basal y Dromaeosauridae respectivamente, grupos con los que no comparten ningún carácter derivado, y con quienes muestran fuertes diferencias morfológicas. Debido a que los análisis filogenéticos realizados muestran a estos dos ejemplares como abelisáuridos, podemos ensayar una explicación para esta situación. Tanto el ejemplar IIPG-08 como el IIPG-09 poseen un muy pequeño tamaño, mientras que todos los abelisáuridos incluidos en el análisis morfométrico (y, de hecho, la mayor parte de los abelisáuridos conocidos) son de tamaño mediano a grande. Tal vez esto explique la falta de consenso entre los análisis aplicados. Recientemente se han descrito restos postcraneos de abelisáuridos adultos de pequeño tamaño (Canale *et al.*, 2016), por lo que probablemente nuevos hallazgos con material craneano permitan corregir este sesgo en la muestra.

La presencia de abelisáuridos en la Formación Allen ha sido previamente reconocida a partir de los restos fragmentarios del terópodo *Quilmesaurus curriei* (Coria, 2001; Valieri *et al.*, 2004; Carrano y Sampson, 2008), provenientes de la localidad de Salitral Ojo de Agua, provincia de Rio Negro.

Dinosauria Owen, 1842

Saurischia Seeley, 1887

Theropoda Marsh, 1881

Tetanurae? Gauthier, 1986

Tetanurae? indet.

Morfotipo 2

Materiales referidos. IIPG-01 y IIPG-05 (Fig. 17 y 18).

Descripción.

Estado general de preservación. IIPG-01 es un diente parcialmente completo que carece de la mitad apical de la carena mesial, y de un pequeño fragmento de aproximadamente 3 mm del sector central de la carena distal. Sin embargo, la corona en general se encuentra bien preservada. IIPG-05 se caracteriza por ser un diente completo, faltándole la parte de la raíz. Ambos dientes poseen el cuello dentario y una porción basal de la raíz.

Corona. IIPG-01 y IIPG-05 poseen una altura de la corona (CH) de 20,4 y 35,5 mm respectivamente. Ambos dientes son antero-posteriormente curvados, con su perfil distal levemente cóncavo en vista lateral. Ambos se diferencian del resto de los materiales por presentar una elongación baso-apical débil (CHR), de 1,5 y 1,69 respectivamente; y una compresión labio-lingual importante (ver tabla 2). Tanto la carena mesial como la distal son dentadas.

Vista lateral. IIPG-01 y IIPG-05 poseen sus caras labial y lingual de forma convexa (en sección transversal) cerca del borde posterior y más planas en el borde anterior. En ambos dientes, se observa en la cara labial una superficie cóncava que se desarrolla en la región central de la corona y que se encuentra orientada en sentido apico-basal. También presentan superficies cóncavas que se desarrollan a lo largo de ambos márgenes y en ambas caras (ver Fig. 17 y 18). Sin embargo, IIPG-05 se diferencia de IIPG-01 en que ambas superficies cóncavas que se desarrollan sobre la cara lingual convergen cerca del ápice, originando una superficie cóncava en forma de v invertida (Fig. 18). Si bien este carácter no se observa en IIPG-01, este se caracteriza por presentar una tercera superficie cóncava que se desarrolla muy débilmente en la cara lingual, encontrándose en la parte central de esta cara. Los bordes anterior y posterior poseen un buen desarrollo de denticulos en sus márgenes, de forma sub-cuadrangular, con una densidad promedio que aumenta hacia la base de la corona. Además, IIPG-01 se caracteriza por presentar crestas delgadas, alargadas y diminutas dispuestas al azar sobre el margen de la carena distal y por presentar ondulaciones transversales muy tenues y densamente empaquetadas sobre la cara labial. Asimismo, en ambos dientes, la carena distal es ligeramente cóncava, observándose un marcado recurvamiento distal en la porción apical.

Vista mesial. IIPG-01 y IIPG-05 son fuertemente comprimidos latero-medialmente. Parte del margen mesial de IIPG-01 no se puede apreciar debido a que falta la mitad apical de la carena. No obstante, se logra observar que la porción basal de esta se encuentra orientada o desplazada hacia la cara lingual. El margen mesial de IIPG-05 se caracteriza por ser recto en sentido baso-apical.

Vista distal. En IIPG-01 la carena distal se caracteriza por ser curvada, formando un amplio arco, con su concavidad dirigida labialmente. La carena distal se encuentra desplazada labialmente, haciendo referencia a un diente más rostral que caudal, es decir, un diente mesial.

IIPG-05 se caracteriza por presentar una carena semi recta, débilmente desplazada hacia la cara lingual. El plano de simetría ubicado sobre el eje mayor del diente también pasa por ambas carenas por lo que se puede determinar que se trata de un diente lateral.

Vista basal. La sección transversal de la base de la corona posee un contorno lenticular o suboval en IIPG-01 y IIPG-05.

Vista apical. El ápice de estos dientes se encuentra posicionado sobre la región más distal, sin ninguna curvatura marcada hacia ninguna de las dos caras. En IIPG-01 y IIPG-05 la cara labial es más convexa cerca del margen mesial y más aplanada en la cara distal. Mientras que la cara lingual en ambos materiales se caracteriza por presentar una forma cóncava en sentido apico-basal y mesio-distal.

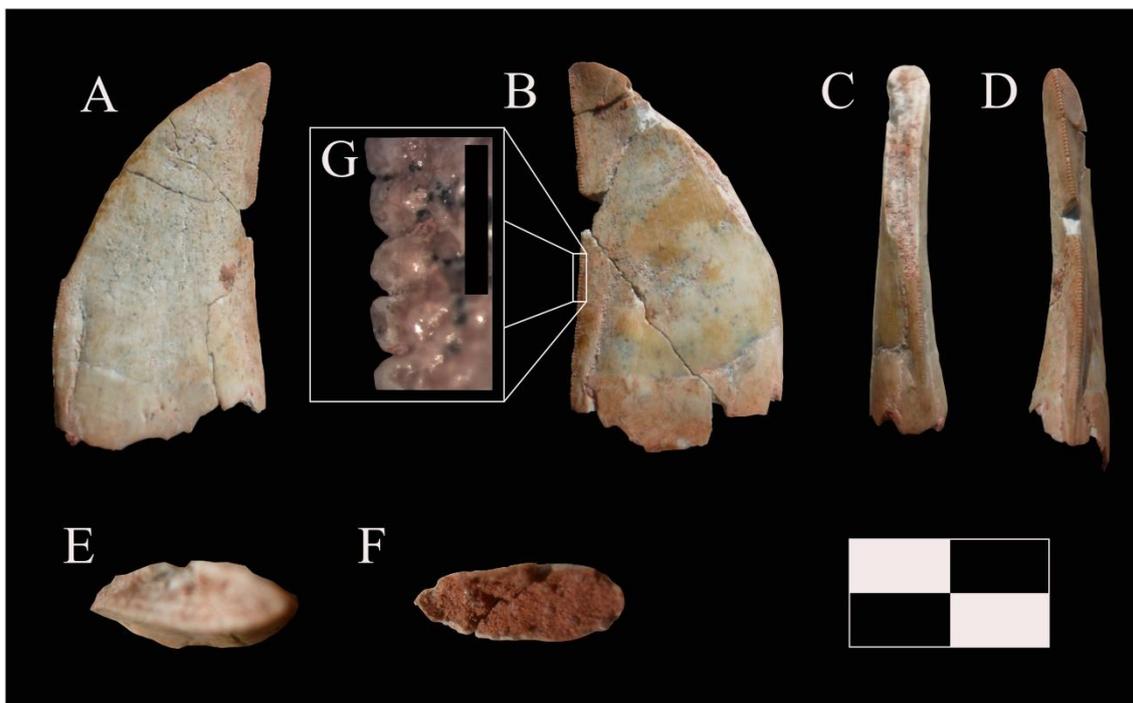


Figura 17. Morfotipo 2: Diente aislado IIPG-01 en vista lingual (A), labial (B), mesial (C), distal (D), apical (E) y basal (F), escala de 2 cm. Dentículos mesiales de la carena distal (G), barra de escala: 1cm.

Dentículos. En la carena mesial de IIPG-01 se observan 18 dentículos por 5 mm en la región central, mientras que en la región basal consta de 21 dentículos por 5 mm. En la carena distal, IIPG-01 presenta 14 dentículos por 5 mm en la región apical, 15 dentículos por 5 mm en la zona central, y 17 dentículos por 5 mm en la región basal.

Por su parte, la carena mesial de IIPG-05 presenta 15 dentículos por 5 mm en la región apical, 14 en la región central y 17 en la región basal. La carena distal se caracteriza por presentar 12 dentículos en la parte apical, 13 en la región central y 15 en la parte basal.

En ambos dientes se aprecia cómo la cantidad de dentículos cada 5 mm aumenta desde la zona mesial hasta la base de la corona de manera proporcional. Los dentículos presentan una forma sub-cuadrangular, siendo en algunos sectores levemente

asimétricos (Fig. 17 y 18). El espacio interdenticular es angosto y poco profundo, y no se observan surcos interdenticulares.

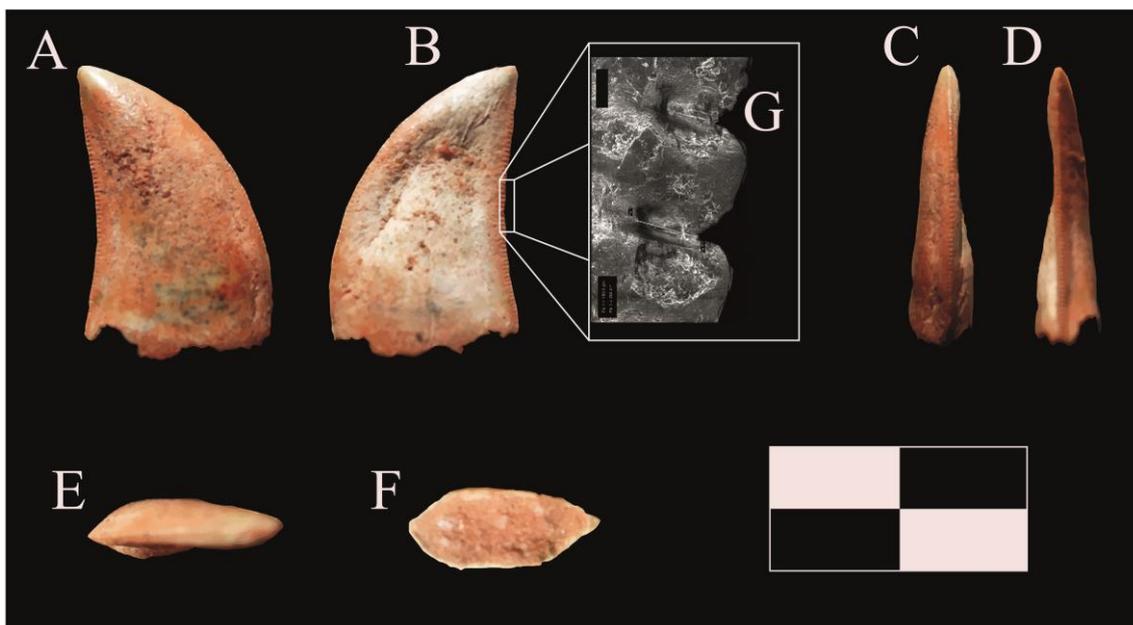


Figura 18. Morfotipo 2: Diente aislado IIPG-05 en vista labial (A), lingual (B), mesial (C), distal (D), apical (E) y basal (F), barra de escala: 2 cm. Dentículos mesiales de la carena distal (G), barra de escala: 100 micrones.

Superficie. La superficie del esmalte es apreciable en ambas caras, y aunque éste no está en muy buen estado, se logra apreciar una textura orientada a entrelazada.

Discusión y comparaciones.

Este Morfotipo dentario se caracteriza por tener una débil elongación baso-apical (CHR entre 1,47 y 1,69), ser fuertemente comprimido labiolingualmente (CBR entre 0,38 y 0,40), y poseer una corona recurvada con el margen posterior levemente cóncavo. Los dentículos son cuadrangulares, levemente asimétricos en algunos sectores; con espacios interdenticulares angostos y ausencia de surcos interdenticulares. Otra característica de este Morfotipo es la presencia de fuertes surcos o concavidades adyacentes a las carenas, tanto mesiales como distales.

Estos dientes no han preservado su raíz completa, por lo que se los interpreta como dientes aislados o perdidos en vida por renovación de las piezas dentales o mordisqueo. Las dimensiones de estos dientes indican que pertenecen a un dinosaurio terópodo de mediano porte.

Según [Hendrickx y Mateus \(2014\)](#), los taxones que se caracterizan por presentar una elongación baso-apical débil son: *Herrerasaurus*, *Ceratosaurus*, *Abelisaurus*, *Indosuchus*, *Majungasaurus*, *Sinraptor*, *Australovenator*, *Mapusaurus*, *Dubreuillosaurus*, *Proceratosaurus*, *Tyrannosaurus*, *Compsognathus*, *Tsaagan*, *Velociraptor* y *Zanabazar*. No obstante, observaciones personales han permitido determinar que este carácter está presente también en *Murusraptor*, mientras que comparaciones bibliográficas indicarían que se encuentra en Megaraptora. Otro carácter importante y que se halla relacionado con el CHR, es la compresión labio-lingual (CBR). En conjunto, ambas características aportan una noción sobre las dimensiones generales de los dientes de terópodos. Los taxones que se caracterizan por presentar una compresión labio-lingual importante son los siguientes: *Eoraptor*, *Herrerasaurus*, *Eodromaeus*, *Coelophysis*, *Ceratosaurus*, *Genyodectes*, *Berberosaurus*, *Masiakasaurus*, *Rugops*, *Abelisaurus*, *Aucasaurus*, *Indosuchus*, *Majungasaurus*, *Skorpiovenator*, *Erectopus*, *Afrovenator*, *Dubreuillosaurus*, *Duriavenator*, *Megalosaurus*, *Torvosaurus*, *Allosaurus*, *Fukuiraptor*, *Australovenator*, *Acrocanthosaurus*, *Eocarcharia*, *Carcharodontosaurus*, *Giganotosaurus*, *Mapusaurus*, *Proceratosaurus*, *Raptorex*, *Alioramus*, *Compsognathus*, *Shuvuuia*, *Velociraptor*, *Bambiraptor*, *Dromaeosaurus*, *Saurornitholestes*, *Buitreraptor*, *Troodon* y *Richardoestesia* ([Hendrickx y Mateus, 2014](#)). Aunque observaciones personales sugieren que este carácter también se encuentra en *Murusraptor*.

Ambos caracteres mencionados anteriormente se presentan en *Herrerasaurus*, *Ceratosaurus*, *Abelisaurus*, *Indosuchus*, *Majungasaurus*, *Australovenator*, *Mapusaurus*, *Dubreuillosaurus*, *Proceratosaurus*, *Compsognathus*, *Velociraptor* y *Murusraptor*. En otras palabras, estos dos caracteres, que en su conjunto están relacionados con dientes “gráciles”, se encuentran dentro de las siguientes familias: Ceratosauridae, Abelisauridae, Megalosauridae, Carcharodontosauridae, Proceratosauridae, Megaraptora, Compsognathidae y Dromaeosauridae, según la filogenia propuesta por [Hendrickx et al. \(2015b\)](#).

Otro carácter observable en vista lateral en la corona de estos dientes es el perfil de la carena distal curvada o cóncava. Ambos caracteres solo se encuentran en los siguientes taxones: *Herrerasaurus*, *Coelophysis*, *Dilophosaurus*, *Ceratosaurus*, *Genyodectes*, *Masiakasaurus*, *Eustreptospondylus*, *Dubreuillosaurus*, *Baryonyx*, *Suchomimus*, *Allosaurus*, *Fukuiraptor*, *Australovenator*, *Acrocanthosaurus*, *Mapusaurus*, *Proceratosaurus*, *Eotyrannus*, *Raptorex*, *Tyrannosaurus*, *Compsognathus*, *Scipionyx*, *Ornitholestes*, *Tsaagan*, *Velociraptor*, *Dromaeosaurus*, *Saurornitholestes* y *Troodon*. Es decir que estos caracteres solo se encuentran en las siguientes familias: Coelophysidae, Dilophosauridae, Ceratosauridae, Noosauridae, Megalosauridae, Spinosauridae, Allosauridae, Megaraptora, Carcharodontosauridae, Proceratosauridae, Tyrannosauridae, Compsognathidae, Dromaeosauridae y Troodontidae. Sin embargo, este carácter no está presente en Abelisauridae, ya que una de las sinapomorfía propuestas para esta familia por [Smith \(2007\)](#) es el perfil lateral del extremo distal de la corona recto o convexo.

Una de las características ambiguas para la identificación de taxones a partir de dientes aislados es la presencia de ondulaciones transversales, las cuales son muy tenues

hacia la parte mesial de la cara labial del diente IIPG-01 (Fig. 17.b). Dentro de los terópodos, este carácter está presente en *Eodromaeus*, *Erectopus*, *Piatnitzkysaurus*, *Duriavenator*, *Fukuiraptor*, *Australovenator*, *Megaraptor*, *Orkoraptor*, *Eocarcharia*, *Carcharodontosaurus*, *Giganotosaurus*, *Raptorex*, *Dromaeosaurus* y *Troodon*, por lo tanto este carácter solo se encontraría en los siguientes grupos: Piatnitzkysauridae, Megalosauridae, Megaraptora, Carcharodontosauridae, Tyrannosauroida basales, Dromaeosauridae y Troodontidae, según la filogenia propuesta por [Hendrickx et al. \(2015b\)](#).

Otro carácter peculiar y que suele estar asociado a las ondulaciones transversales, es una desviación lingual en la sección basal de la carena distal, la cual suele crear una corona asimétrica en sección transversal. Si bien este carácter no es mencionado en la bibliografía, los primeros en mencionarlo fueron [White et al. \(2015\)](#), en la descripción del dentario de *Australovenator wintonensis*. Posteriormente, aunque no mencionado, se logra observar este carácter en los diferentes Morfotipos descritos como Tyrannosauroida basales, según [Gerke y Wings \(2016\)](#).

La ausencia de surcos interdenticulares (observado en estos dientes) es una característica que se presenta en terópodos tales como *Eoraptor*, *Herrerasaurus*, *Coelophysis*, *Dilophosaurus*, *Ceratosaurus*, *Genyodectes*, *Masiakasaurus*, *Indosuchus*, *Skorpiovenator*, *Dubreuillosaurus*, *Baryonyx*, *Suchomimus*, *Allosaurus*, *Acrocanthosaurus*, *Mapusaurus*, *Proceratosaurus*, *Raptorex*, *Tyrannosaurus*, *Jianchangosaurus*, *Erlikosaurus*, *Tsaagan*, *Velociraptor* y *Troodon* ([Hendrickx y Mateus, 2014](#)). Otro carácter importante a tener en cuenta es que estos dientes poseen en la carena distal dentículos simétricamente redondeados a ligeramente asimétricos en algunos sectores, carácter que se aprecia en Ceratosauridae, Allosauroida y

Tyrannosauroidae. Por lo tanto, estos dientes no podrían pertenecer a los clados Abelisauridae, Troodontidae o Dromaeosauridae, ya que estos se caracterizan por presentar denticulos distales con un vértice orientado hacia la punta (Abler, 1992; Bakker y Bir, 2004; Currie, 1987; Currie *et al.*, 1990; Holtz *et al.*, 1998; Longrich, 2008; Smith, 2007).

Según Torres-Rodríguez *et al.* (2010), los dientes de Tyrannosauroidae pueden presentar la cara lingual aplanada y la cara labial ligeramente convexa (carácter observable en IIPG-01), mientras que otros presentan ambas caras ligeramente convexas.

Un carácter destacable es la presencia de una superficie cóncava en la cara labial y adyacente a la carena distal (ver Fig. 17), carácter que se observa en tres taxones: *Australovenator*, *Neovenator* y *Sinraptor*. La cantidad promedio de denticulos, 5 mm tanto en la carena mesial y distal, coincide solamente con *Fukuiraptor*, *Australovenator*, *Sinraptor*, *Acrocanthosaurus*, *Allosaurus* y *Neovenator*.

Análisis filogenético.

El análisis filogenético realizado incluyendo el espécimen IIPG-01, codificado como un diente mesial, dio como resultado una enorme politomía que comprende a Compsognathidae, Ceratosauridae, Carcharodontosauridae, Spinosauridae y Abelisauridae, y una serie de terópodos basales, Noosauridae, Megalosauridae y Coelurosauria (Fig. 19).

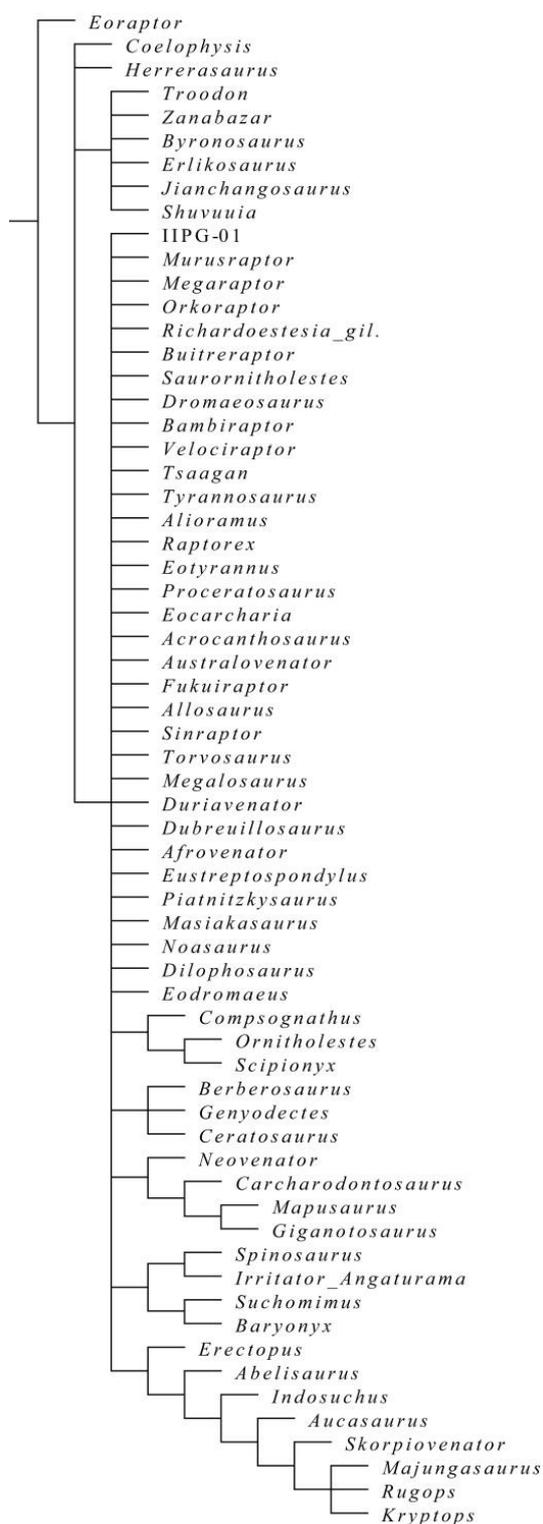


Figura 19. Consenso estricto de 60 árboles más parsimoniosos que muestra la posición del espécimen IIPG-01.

En el caso del espécimen IIPG-05 (Fig. 20), el análisis filogenético realizado muestra una politomía que incluye a *Eocarcharia*, *Acrocantosaurius*, *Torvosaurus*, *Megalosaurus*, *Duriavenator*, *Dubreuillosaurus*, *Afrovenator*, *Eustreptospondylus* y Ceratosauridae.

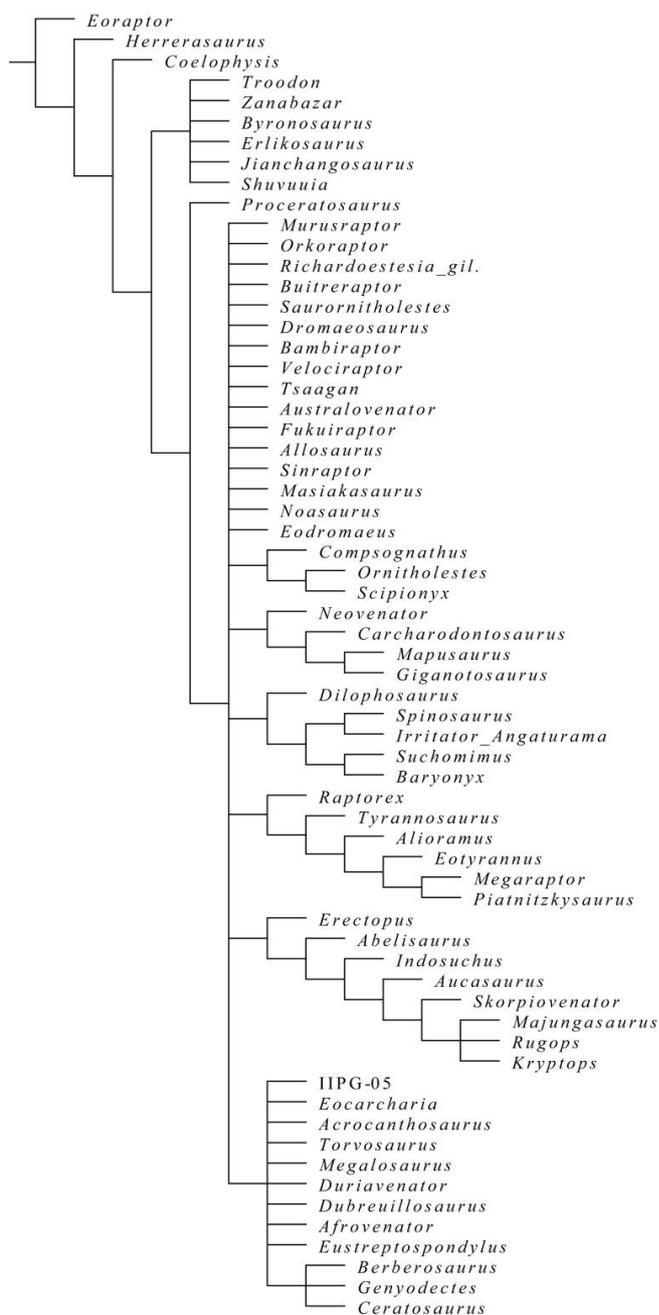


Figura 20. Consenso estricto de 50 árboles más parsimoniosos que muestra la posición del espécimen IIPG-05.

Análisis morfométricos.

Los resultados obtenidos, tanto en el Análisis Discriminante (LDA) como en el Análisis de Componentes Principales (PCA), son los que se detallan a continuación. En el PCA el diente IIPG-01 cae dentro de la envolvente convexa de Spinosauridae y Carcharodontosauridae, mientras que el LDA clasificó el diente IIPG-01 como un Ceratosauridae. No obstante, se realizó un nuevo análisis genérico, clasificando este espécimen dentro de Avetheropoda. En el caso del diente IIPG-05, el PCA lo ubicó dentro de las envolventes convexas de Abelisauridae, Megaraptora y Megalosauridae, y el LDA lo clasificó como un Abelisauridae.

Asignación taxonómica.

En base a lo anteriormente expuesto, los resultados de los análisis aplicados sobre los dientes IIPG-01 y IIPG-05, identificados como Morfotipo 2, no permiten una asignación clara a un clado determinado, por lo que únicamente podemos clasificarlos con seguridad como Theropoda. Sin embargo, y para intentar una asignación general de este Morfotipo, podemos establecer que estos materiales carecen completamente de caracteres que permitan asignarlos al clado Ceratosauria (ver [Hendrickx y Mateus, 2014](#)). Por ejemplo, no poseen la carena distal fuertemente desplazada labialmente, el espacio interdenticular amplio y las fuertes ondulaciones transversales en el esmalte dentario de los Ceratosauridae. Tampoco presentan la gran cantidad de pequeños dentículos (30 a 44 cada 5 mm), y la fuerte diferencia de tamaño entre dentículos mesiales y distales de los Noasauridae. Por último, carecen de la carena distal recta y los dentículos distales en forma de gancho que poseen los Abelisauridae. Por todo esto, podemos hipotetizar su pertenencia al gran clado de terópodos Tetanurae, aunque con dudas.

Dinosauria Owen, 1842

Saurischia Seeley, 1887

Theropoda Marsh, 1881

Tetanurae Gauthier, 1986

Megaraptora Benson, Carrano, Brusatte, 2010

Megaraptora indet.

Morfotipo 3

Materiales referidos. IIPG-03, IIPG-04 y IIPG-07 (Fig. 21, 22, 23). Se refiere a este Morfotipo de manera tentativa el ejemplar IIPG-11 (Fig. 24).

Descripción.

Estado general de preservación. Los dientes IIPG-03, IIPG-04 y IIPG-07 se hallan parcialmente completos, careciendo de gran parte de la raíz, preservando solo su porción basal. En IIPG-04 se observa un faltante basal de la corona en la cara lingual, afectando la sección basal de ambos márgenes. Por su parte, en IIPG-07 se observa un faltante de la porción apical de la corona y una porción de aproximadamente 2 mm en la sección central de la carena mesial.

IIPG-11 es un fragmento apical de diente que se asigna con dudas a este Morfotipo dentario por su semejanza con IIPG-04 y IIPG-07. Incluso cabe la posibilidad de que se trate del extremo apical de IIPG-07. Posee aproximadamente 7 mm, observándose en él una faceta de desgaste en su ápice semejante a la presente en IIPG-04.

Corona. Por estar incompletos, no es posible determinar la altura de los especímenes IIPG-07 y IIPG-11. IIPG-03 posee una altura de corona de 26,18 mm (CH), mientras que el espécimen IIPG-04 presenta una CH de 24,3 mm. El diente IIPG-03 posee un recurvamiento anteroposterior bien marcado, de manera que su perfil distal en vista lateral es casi recto a convexo, mientras que por sus dimensiones es evidentemente un diente robusto.

El diente IIPG-04 se caracteriza por ser recurvado anteroposteriormente, de manera que el perfil distal en vista lateral es ligeramente cóncavo. En cuanto a la elongación baso-apical (CHR), IIPG-04 se caracteriza por ser débil (1,60), mientras que la compresión labio-lingual (CBR) es importante, variando desde 0,47 a 0,62. Además, se observan en el ápice de IIPG-04 y IIPG-11 facetas de desgastes bien marcadas, con una altura que varía entre los 2,3 a los 3,1 mm.

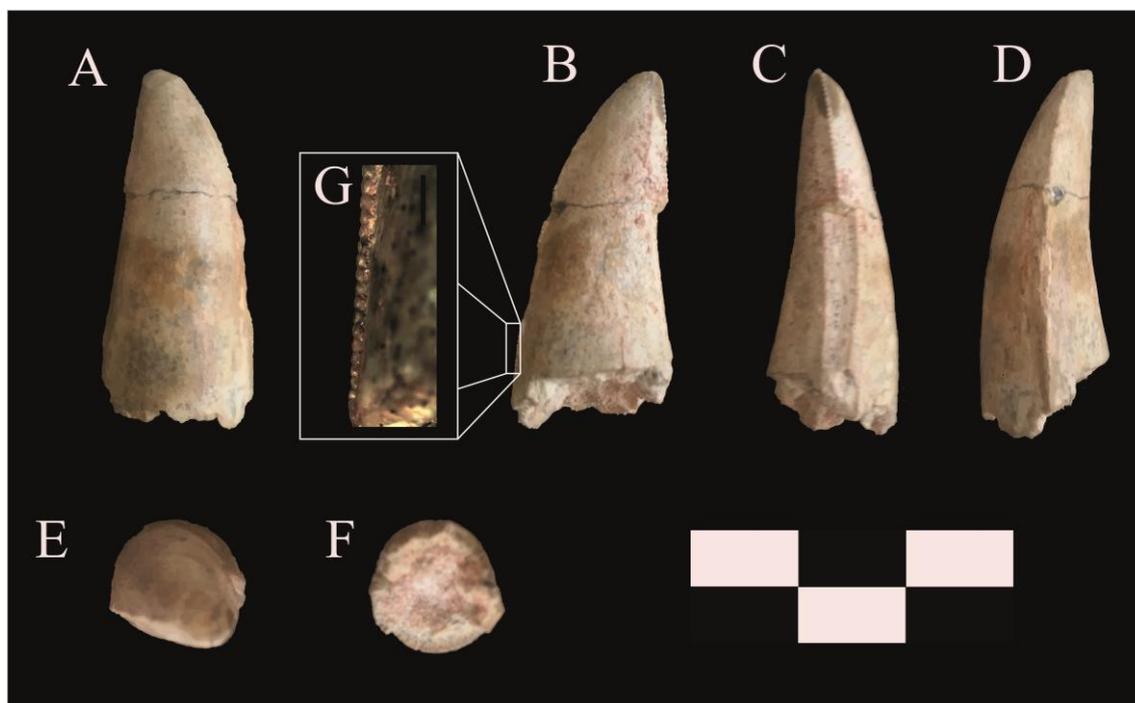


Figura 21. Morfotipo 3: Diente aislado IIPG-03 en vista labial (A), lingual (B), mesial (C), distal (D), apical (E) y basal (F), barra de escala: 3 cm. Dentículos mesiales de la carena distal (G), barra de escala: 1 mm.

Vista lateral. IIPG-03 y IIPG-04 se diferencian de los Morfotipos restantes por ser dientes poco comprimidos mesiolingualmente (dientes robustos), y por presentar ambas caras fuertemente convexas. Por otro lado, IIPG-07 se caracteriza por ser comprimido lateromedialmente, con ambas caras prácticamente rectas a ligeramente cóncavas en la región central, y ligeramente convexas cerca de los márgenes. Este desarrollo de superficies ligeramente cóncavas sobre la región central de ambas caras, se observa en sentido apico-basal. Los bordes anterior y posterior poseen un buen desarrollo de dentículos en sus márgenes, con una densidad promedio que aumenta hacia la base de la corona. Además, IIPG-03, IIPG-04 y IIPG-07 se caracterizan principalmente porque la carena distal es principalmente cóncava.

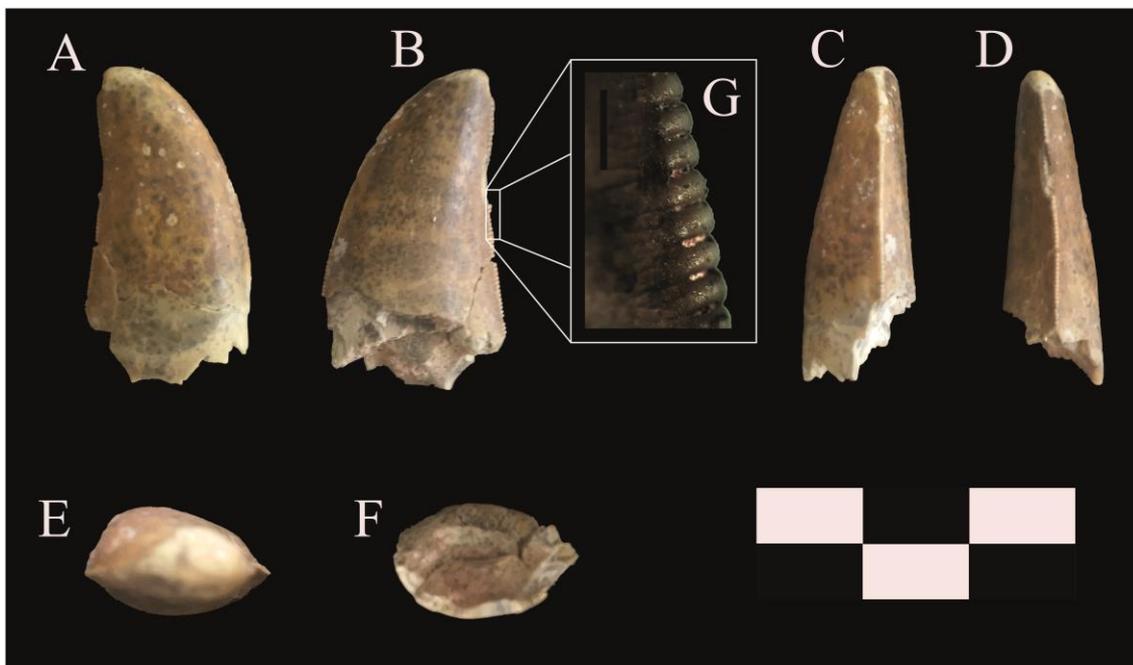


Figura 22. Morfotipo 3: Diente aislado IIPG-04 en vista labial (A), lingual (B), mesial (C), distal (D), apical (E) y basal (F), barra de escala: 3 cm. Dentículos mesiales de la carena distal (G), barra de escala: 1 mm.

Vista mesial. Las carenas del margen mesial de IIPG-03 y IIPG-04 se encuentran desplazadas hacia la cara lingual, con los dentículos orientados en sentido mesio-lingual. El diente IIPG-07 presenta la carena mesial desplazada hacia la cara labial en la sección más apical, mientras que en la sección más basal, ésta se encuentra desplazada hacia la cara lingual, donde se pueden observar los dentículos orientados en sentido mesio-distal en la sección apical, y mesio-lingual cerca de la base del diente. IIPG-11 se caracteriza por presentar su margen mesial ligeramente desplazado hacia la cara lingual en el ápice y ligeramente desplazada hacia la cara labial en la sección más basal de esta porción.

Vista distal. En IIPG-03, IIPG-04, IIPG-07 y IIPG-11, la carena distal se caracteriza por ser ligeramente curvada, desplazada hacia la cara labial, observándose la orientación disto-lingual de los dentículos. No obstante, se logra apreciar que los dentículos que se encuentran ubicados cerca del ápice o en la sección apical presentan una orientación mesio-distal.

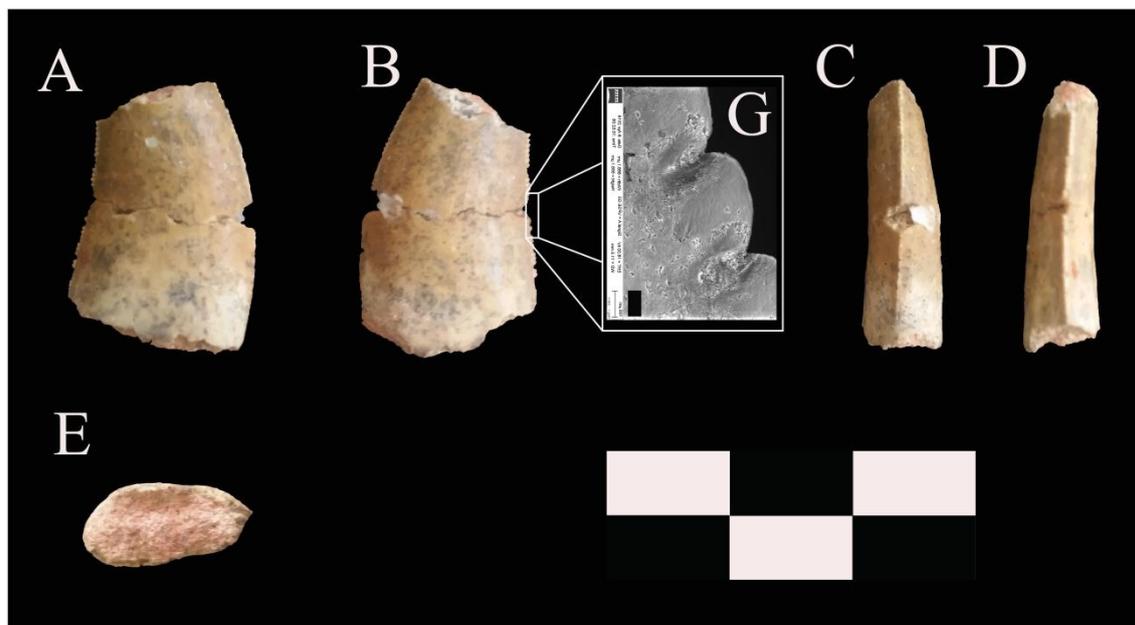


Figura 23. Morfotipo 3: Diente aislado IIPG-07 en vista lingual (A), labial (B), mesial (C), distal (D) basal (E), barra de escala: 3 cm. Dentículos mesiales de la carena distal (F), barra de escala: 100 micrones.

Vista basal. El contorno de la sección transversal de la base de la corona de IIPG-04 posee forma de “platillo volador” (*sensu* Hendrickx *et al.*, 2015), con el margen labial convexo y el margen lingual bicóncavo (Fig. 22). Por su parte, la sección transversal de la base de la corona de IIPG-07 es lenticular a lanceolado, y el de IIPG-03 posee forma de D o de J, con márgenes linguales fuertemente convexos y margen labial convexo o sigmoideo.

Vista apical. El ápice del diente IIPG-03 se encuentra posicionado disto-lingualmente a ligeramente centro-lingualmente. El ápice o punta apical del diente IIPG-04 se encuentra posicionado sobre la región más distal, sin ninguna curvatura marcada para ninguna de las dos caras. Por otra parte, ambas caras se caracterizan por ser convexas, principalmente cerca del borde mesial.

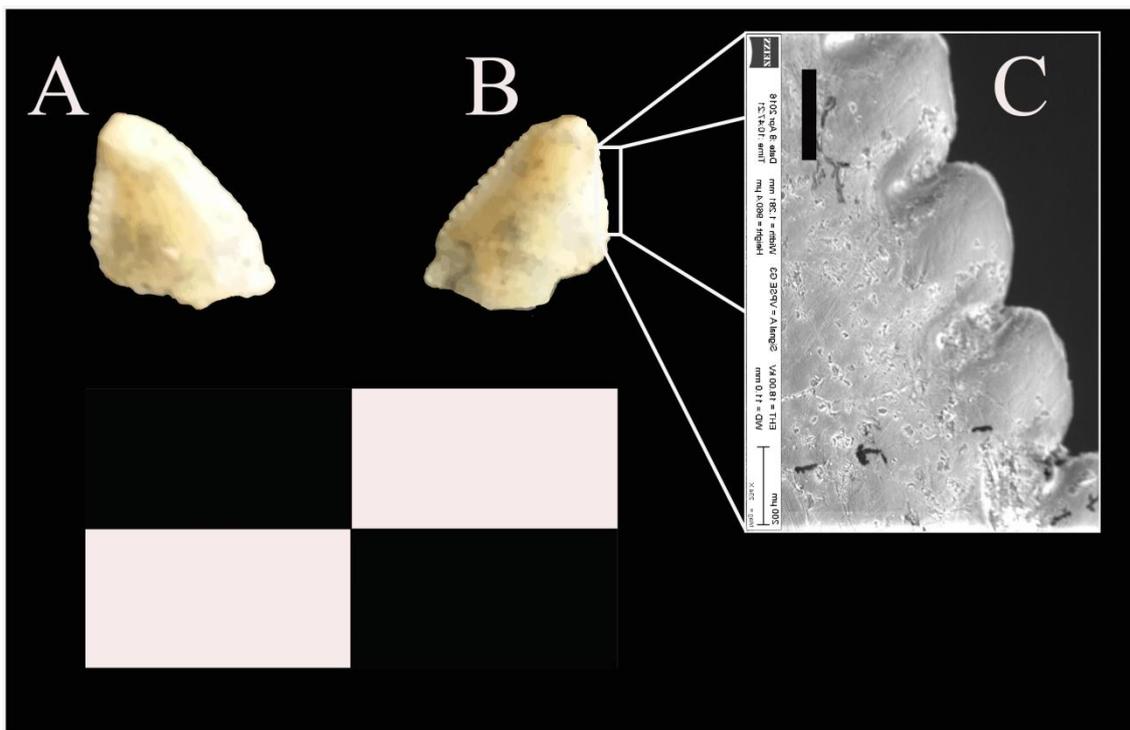


Figura 24. Morfotipo 3: Diente aislado IIPG-11 en vista lingual (A) y labial (B), barra de escala: 2 cm. Dentículos apicales de la carena distal (C), barra de escala: 200 micrones.

Dentículos. En IIPG-03 se observan, en la carena mesial, 11 dentículos por 5 mm en la región apical, 12 dentículos en la sección central, y 16 dentículos en porción basal, mientras que en la carena distal solamente se observan 11 dentículos por 5 mm en la sección apical (DA).

En la carena mesial de IIPG-04 se observan 15 dentículos por 5 mm en la parte basal (MB), mientras que en la carena distal se observan 11 dentículos por 5 mm en la sección apical (DA), 13 dentículos en la sección central (DC) y 15 dentículos en la porción basal (DB).

En IIPG-07 se observan en la carena mesial 13 dentículos por 5 mm en la región central (MC) y 16 dentículos en la porción basal (MB). La carena distal, por su parte,

muestra 13 dentículos en la sección central (DC) y 16 en la región basal (DB). En cuanto a IIPG-11, se observan en la carena mesial 11 dentículos por 5 mm en la parte apical (MA) y 11 dentículos en la sesión apical de la carena distal (DA).

Superficie. La superficie del esmalte es apreciable en ambas caras; la misma posee una textura orientada y visible a simple vista.

Discusión y comparaciones.

Este Morfotipo se caracteriza por tener una elongación baso-apical (CHR) débil y una compresión labiolingual (CBR) importante, y por poseer coronas recurvadas con el margen posterior levemente cóncavo. Los dentículos se caracterizan por presentar forma de ganchos diminutos y levemente asimétricos en algunos sectores, con espacios interdenticulares angostos y ausencia de surcos interdenticulares.

Al igual que en los dientes descritos previamente, IIPG-03, IIPG-04 y IIPG-07 no presentan la raíz completa, sino que solamente se observa una porción basal de la misma, considerándose como dientes aislados que se perdieron en vida.

El contorno de la base de los dientes IIPG-03 y IIPG-04 posee, en sección transversal, una forma de “platillo volador”, con ambas carenas levemente desplazadas hacia la cara lingual. Esta característica nos permite considerarlos como dientes mesiales, según el criterio de [Hendrickx et al. \(2015a\)](#). En el caso del diente IIPG-03, donde la sección transversal de la base es prácticamente circular, parecería haber tenido una posición más rostral que el resto. Es decir, que según su morfología, este último diente pertenecería a una pieza del premaxilar (Ver [Smith, 2007](#)). En cuanto al contorno de la sección transversal de la base de la corona de IIPG-07, el mismo es lenticular a

lanceolado, con ambas carenas centradas en los márgenes, por lo que es considerado un diente lateral.

Según [Hendrickx y Mateus \(2014\)](#), aquellos taxones que poseen una dentición robusta, es decir, una elongación baso-apical débil y una compresión labiolingual importante son: *Eoraptor*, *Herrerasaurus*, *Coelophysis*, *Ceratosaurus*, *Genyodectes*, *Rugops*, *Abelisaurus*, *Skorpiovenator*, *Dubreuillosaurus*, *Duriavenator*, *Allosaurus*, *Australovenator*, *Acrocanthosaurus* y *Dromaeosaurus*.

Otro carácter observable en la corona de estos dientes en vista lateral, es el perfil de la carena distal curvada o cóncava. Según [Hendrickx y Mateus \(2014\)](#), ambos caracteres se encuentran únicamente en los siguientes taxones: *Herrerasaurus*, *Coelophysis*, *Dilophosaurus*, *Ceratosaurus*, *Genyodectes*, *Masiakasaurus*, *Eustreptospondylus*, *Dubreuillosaurus*, *Baryonyx*, *Suchomimus*, *Allosaurus*, *Fukuiraptor*, *Australovenator*, *Acrocanthosaurus*, *Mapusaurus*, *Proceratosaurus*, *Eotyrannus*, *Raptorex*, *Tyrannosaurus*, *Compsognathus*, *Scipionyx*, *Ornitholestes*, *Tsaagan*, *Velociraptor*, *Dromaeosaurus*, *Saurornitholestes* y *Troodon*. A nivel familiar, estos caracteres solo se encuentran en Coelophysidae, Dilophosauridae, Ceratosauridae, Noosauridae, Megalosauridae, Spinosauridae, Allosauridae, Megaraptora, Carcharodontosauridae, Proceratosauridae, Tyrannosauridae, Compsognathidae, Dromaeosauridae y Troodontidae. Sin embargo, este carácter no se presenta en Abelisauridae, ya que una de las sinapomorfía para esta familia según [Smith \(2007\)](#), es el perfil distal de estas coronas casi recto o convexo en vista lateral. Sin embargo, [Hendrickx y Mateus \(2014\)](#) sostienen que la utilidad sistemática de este carácter requiere la asociación de la mayor cantidad posible de caracteres.

La presencia de surcos interdenticulares pobremente desarrollados es una característica que se observa dentro de Averostrá, en géneros tales como *Majungasaurus*, *Afrovenator*, *Megalosaurus*, *Torvosaurus*, *Allosaurus*, *Neovenator*, *Eocarcharia*, *Carcharodontosaurus*, *Giganotosaurus* y *Mapusaurus* (Hendrickx y Mateus, 2014). Otro carácter observable en vista lateral es la carena distal provista de dentículos asimétricos, carácter que se aprecia en Ceratosauridae, Allosauridea y Tyrannosauroida. Por lo tanto, estos dientes no podrían pertenecer a los grupos de los Abelisauridae, Troodontidae o Dromaeosauridae, ya que estos se caracterizan por presentar dentículos distales con un vértice orientado hacia la punta (Abler, 1992; Bakker y Bir, 2004; Currie, 1987; Currie *et al.*, 1990; Holtz *et al.*, 1998; Longrich, 2008; Smith, 2007).

Al igual que IIPG-01 y IIPG-05, IIPG-04 presenta un recurvamiento bien marcado en la carena distal en la sección mesio-apical. Este carácter se puede apreciar en los Morfotipos identificados como Tyrannosauroida basal por Gerke y Wings (2016). Otro carácter que se observa en el Morfotipo 3 y que es comparable con el Morfotipo 1, es la misma cantidad promedio de dentículos en 5 mm, tanto en la carena mesial y distal; en esto, ambos Morfotipos coinciden con *Fukuiraptor*, *Australovenator*, *Sinraptor*, *Acrocanthosaurus*, *Allosaurus* y *Neovenator* (Hendrickx y Mateus, 2014).

Por último, IIPG-07 se caracteriza por presentar una superficie ligeramente cóncava en la cara lingual, la cual se desarrolla en el centro de la corona y en sentido apico-basal, mientras que la cara labial es ligeramente convexa (carácter comparable con IIPG-01). Según Torres-Rodríguez *et al.* (2010), este carácter se observa en los dientes de Tyrannosauroida, aunque ambas caras pueden ser ligeramente convexas.

Análisis filogenético.

El análisis filogenético se realizó a partir de los mismos parámetros para el diente IIPG-03. En este caso, se obtuvo como resultado una politomía con *Allosaurus*, *Sinraptor* y *Megaraptora* (Fig. 25). Los caracteres que unen a estos taxones y que están basados en características que se observan en dientes mesiales son: contorno basal de la sección transversal de la corona en forma de D o de J (41:3), superficie cóncava en la cara lingual y adyacente a la carena mesial (42:3), carena mesial desplazada mesio-labialmente o labialmente (47:1).

El análisis elaborado con la Búsqueda de Nuevas Tecnologías arrojó como resultado que el diente IIPG-04 cae en un pequeño clado junto con *Allosaurus*, *Sinraptor* y algunos miembros de *Megaraptora*: *Murusraptor*, *Australovenator* y *Fukuiraptor* (Fig. 26). Los caracteres que unen a estos taxones y que están basados en características que se observan en dientes mesiales son: dientes mesiales fuertemente recurvados anteroposteriormente (39:0), contorno basal de la sección transversal de la corona en forma de D o de J (41:3), y carena mesial recta o semi recta (46:0).

En el caso de IIPG-07, el análisis filogenético dio como resultado una gran politomía con la mayor parte de los taxones incluidos en el análisis (Fig. 27).

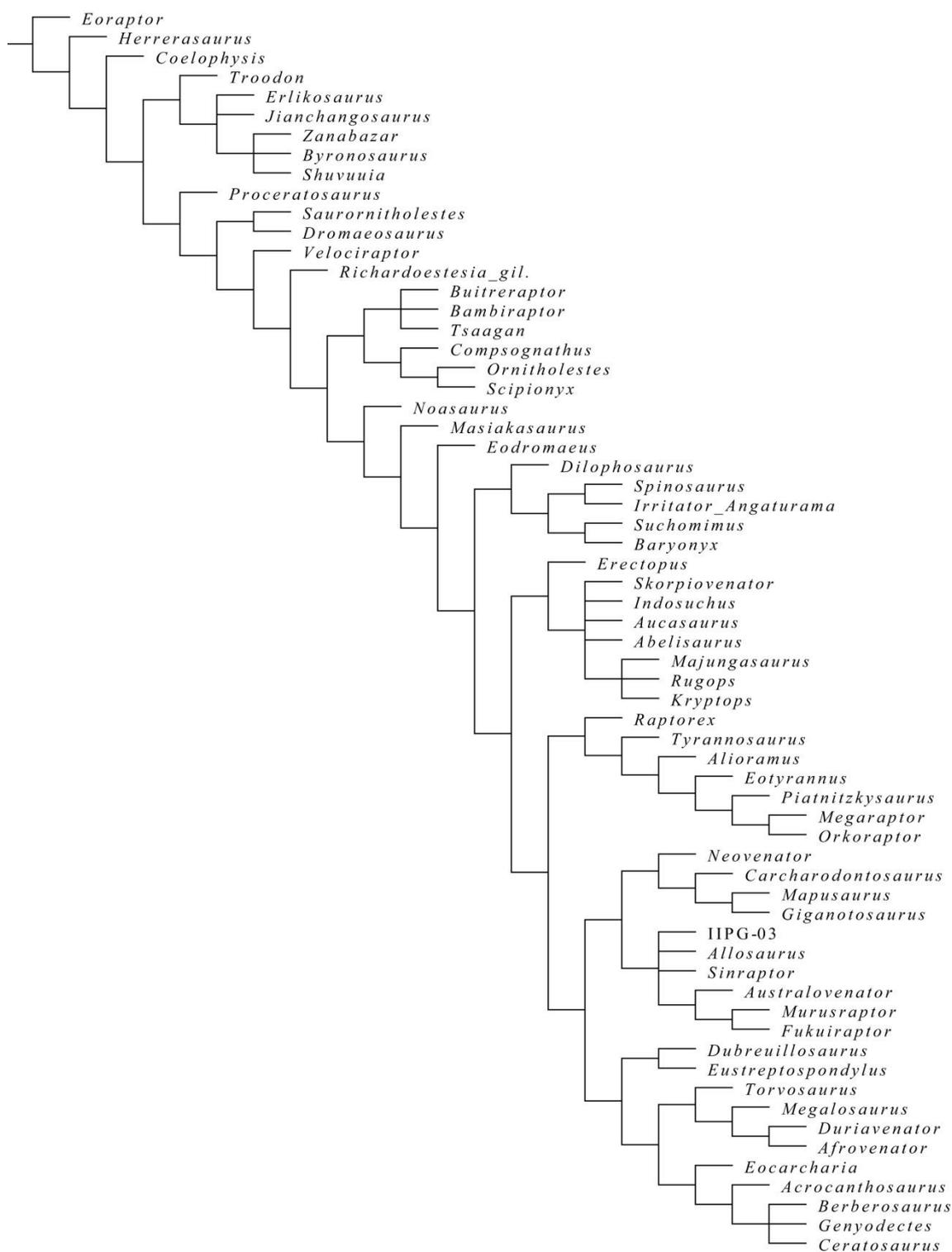


Figura 25. Consenso estricto de 5 árboles más parsimonioso que muestra la posición del espécimen IIPG-03.

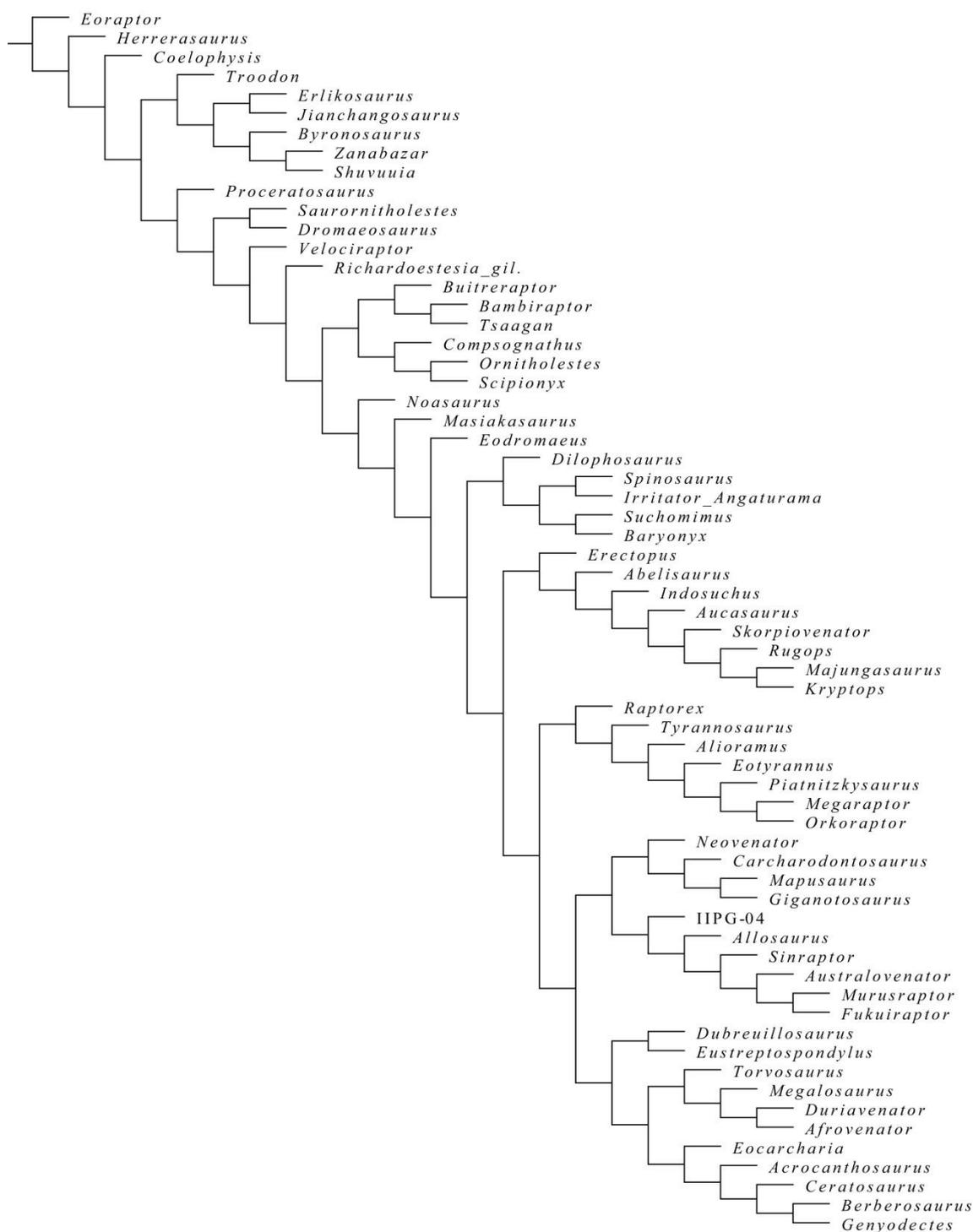


Figura 26. Consenso estricto de 5 árboles más parsimonioso que muestra la posición del espécimen IIPG-04.

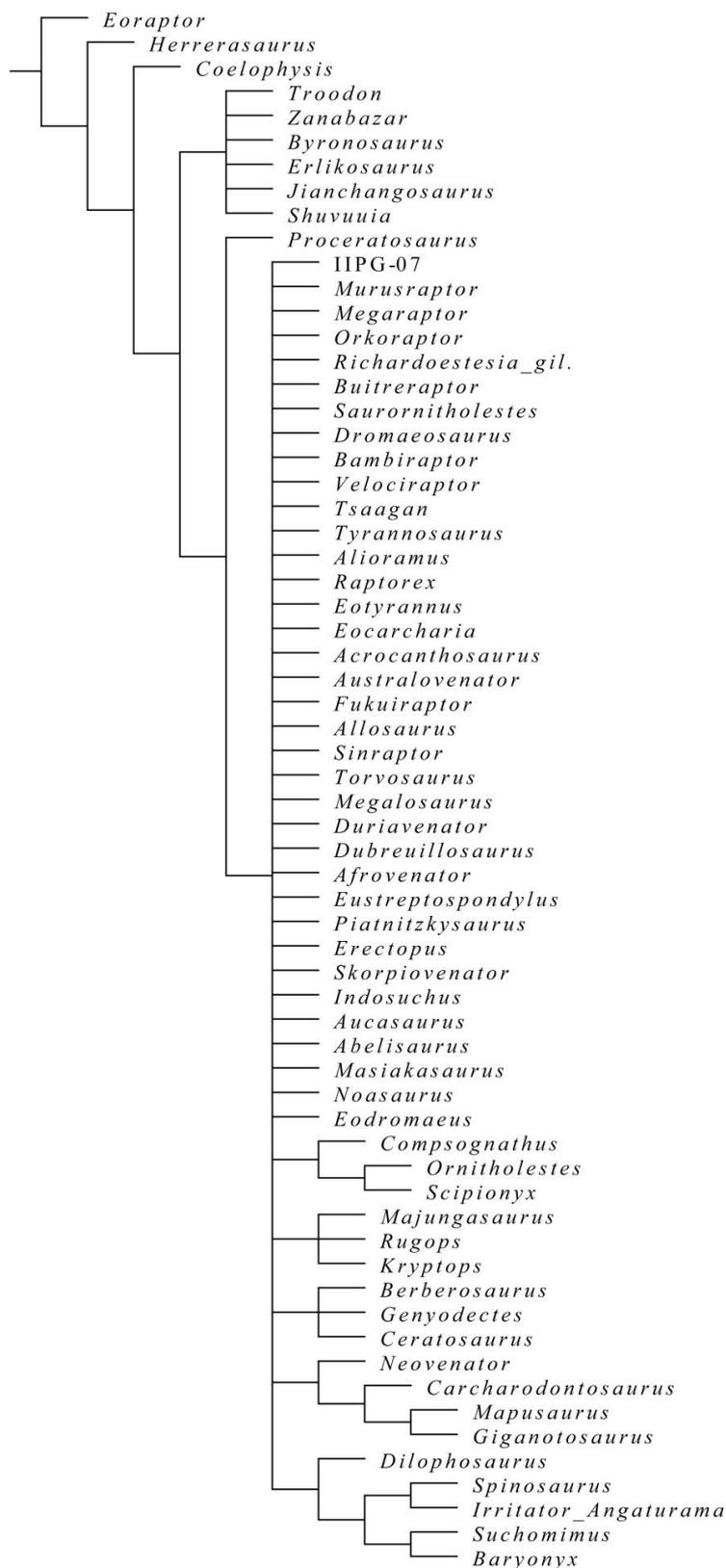


Figura 27. Consenso estricto de 67 árboles más parsimonioso que muestra la posición del espécimen IIPG-07.

Análisis morfométricos.

En el análisis discriminante a nivel de familia se observa que el diente IIPG-03 es asignado a la familia Allosauridae, mientras que IIPG-04 es asignado a la familia Abelisauridae. El diente IIPG-07 no pudo ser asignado a ningún grupo en particular.

En cuanto al PCA, tanto el espécimen IIPG-03 como el IIPG-04 se encuentran ubicados dentro de las envolventes convexas de Megaraptora, Allosauridae, Abelisauridae, Carcharodontosauridae, Tyrannosauridae, Megalosauridae y Ceratosauridae. En cuanto al espécimen IIPG-07, el mismo se encuentra ubicado dentro de los morfoespacios de Abelisauridae, Megaraptora y Megalosauridae.

Asignación taxonómica.

Los resultados de los análisis efectuados a los dientes IIPG-03, IIPG-04 y IIPG-07 muestran ciertas coincidencias (aunque no muy consistentes) que permitirían asociar este Morfotipo dentario con el clado Megaraptora.

En el caso de los análisis filogenéticos, tanto el ejemplar IIPG-03 como el IIPG-04 son recuperados en un pequeño clado junto con *Allosaurus*, *Sinraptor*, *Murusraptor*, *Australovenator* y *Fukuiraptor*.

En el caso de los análisis morfométricos, en el PCA los tres dientes incluidos en el Morfotipo 3 muestran diferencias con la mayor parte de los grupos con los que comparte su morfoespacio, excepto Megaraptora. Por ejemplo: no poseen 1) el margen distal recto de los abelisáuridos, 2) las arrugas marginales en el esmalte dentario de abelisáuridos y carcharodontosáuridos, 3) la carena mesial extendida únicamente en la mitad apical de los megalosáuridos, 4) los espacios interdenticulares amplios entre los denticulos distales y las bandas transversales en el esmalte de los allosáuridos, 5) la

carena distal fuertemente desplazada labialmente, 6) el espacio interdenticular amplio y las fuertes ondulaciones transversales en el esmalte dentario de los ceratosáuridos, 7) los dientes laterales fuertemente recurvados de los tiranosáuridos, 8) dientes mesiales en forma U en sección transversal, con ambas carenas enfrentadas de los tiranosáuridos, y en algunos casos, 9) la carena distal con una mayor densidad de dentículos que la carena mesial de los tiranosáuridos.

Por último, los análisis discriminantes muestran al espécimen IIPG-03 clasificado como un Allosauridae, al espécimen IIPG-04 como un Abelisauridae, y al espécimen IIPG-07 sin una clasificación determinada, lo cual no coincide con los resultados previos.

Por estas razones, se ha optado por asignar este Morfotipo dentario a Megaraptora, aunque con dudas debido a algunas inconsistencias en los análisis aplicados.

Dinosauria Owen, 1842

Saurischia Seeley, 1887

Theropoda Marsh, 1881

Theropoda indet.

Morfotipo 4

Material Referido. IIPG-13 (Fig. 28).

Descripción. IIPG-13 diente incompleto, que carece de parte de la porción basal, el ápice, el margen distal, y toda la cara labial.

Corona. Debido al estado de preservación de IIPG-13 no es posible determinar ninguna de sus variables cuantitativas. No obstante, dado su altura preservada (2,2 cm), es posible estimar que este diente poseía una altura de la corona mayor a 2,5 cm. Asimismo, se observa que el margen mesial es convexo, mientras que la cara lingual se distingue por presentar estrías longitudinales en sentido apico-basal, y ondulaciones transversales.

Vista lateral. IIPG-13 se caracteriza por presentar la cara lingual levemente convexa. El margen anterior posee un buen desarrollo de dentículos que aumentan en número hacia la base.

Vista mesial. Si bien la porción apical de la carena mesial de IIPG-13 no se encuentra, se observa que el resto de la carena se encuentra desplazada hacia la cara lingual hacia la base.

Vista basal. Dado lo incompleto del espécimen no es posible determinar con exactitud la forma de la sección transversal del diente. Sin embargo, a partir del ángulo formado por la porción preservada de la cara labial con respecto a la cara lingual, y teniendo en cuenta el desplazamiento de la carena mesial, se puede estimar que la sección transversal sería en forma de D o de J, con la cara labial sumamente curvada y la lingual casi plana.

Dentículos. En la carena mesial de IIPG-13 se observan 12 dentículos por 5 mm en la parte mesial (MC), mientras que en la sección basal (MA) se observan 20 dentículos. Estos se caracterizan por ser redondeados y asimétricos, ligeramente inclinados apicalmente. Además, hacia la base de la corona, se observa un cambio irregular en el tamaño de los dentículos.

Superficie. La superficie del esmalte, apreciable en ambas caras, muestra una textura orientada y visible a simple vista.

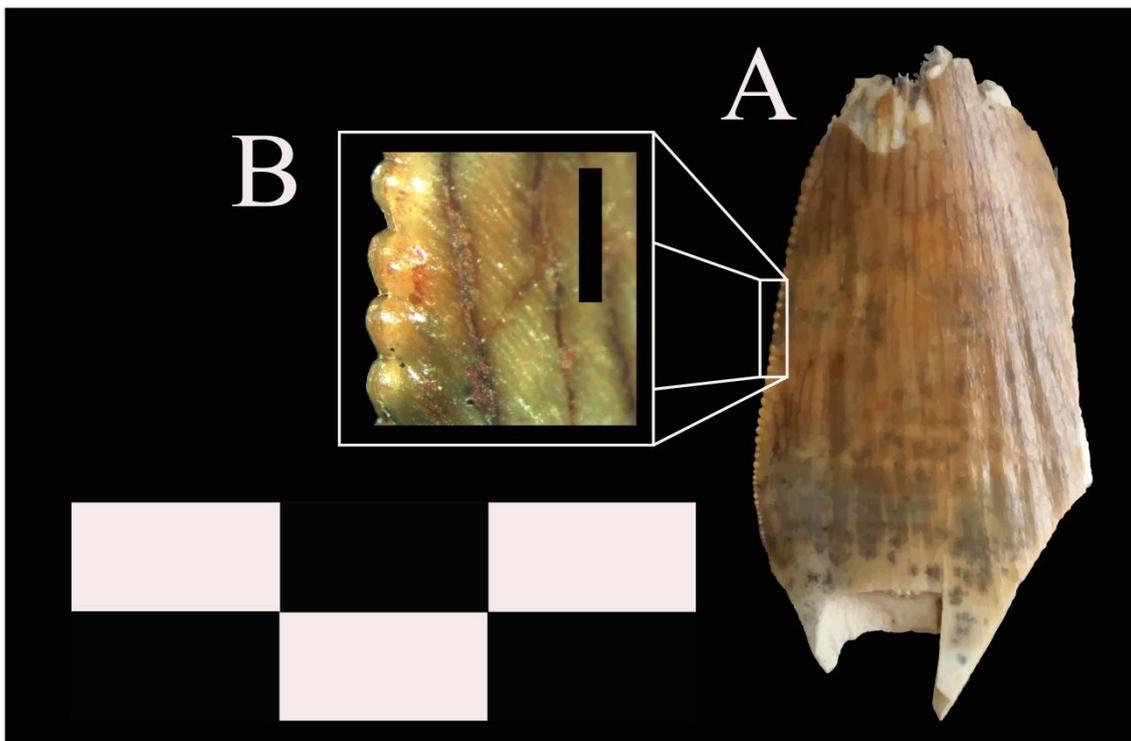


Figura 28. Morfotipo 4: Diente aislado IIPG-13 en vista lingual (A), barra de escala: 3 cm. Dentículos mesiales de la carena mesial (B), barra de escala: 1 mm.

Discusión y comparaciones.

Este Morfotipo dentario se caracteriza por las fuertes estrías y surcos longitudinales que se desarrollan en sentido apico-basal, las bandas en sentido transversal (ausentes en el resto de los dientes de la muestra estudiada), los dentículos redondeados y asimétricos, y la densidad promedio de dentículos mayor al resto de los Morfotipos, que aumenta considerablemente hacia la base.

Debido al estado de preservación del ejemplar, el mismo no se ha incluido en la matriz basada en caracteres dentarios, ya que la mayor parte de los caracteres no pueden

ser observados. Por esta misma razón, no se han realizado análisis morfométricos con este diente.

Las crestas y surcos verticales han sido observados en otros terópodos, como *Spinosaurus* y *Suchomimus* (Hendrickx y Mateus, 2014), y en los dientes anteriores del dentario de *Ceratosaurus* (Madsen y Welles, 2000). Otro carácter que se observa en los denticulos basales de la carena mesial, es que estos terminan bien por debajo del cuello dentario, como se observa también en *Tyrannosaurus*, *Eotyrannus*, *Mapusaurus*, *Giganotosaurus*, *Acrocanthosaurus*, *Allosaurus*, *Duriavenator*, *Dubreuillosaurus*, *Eustreptospondilus*, *Skorpiovenator*, *Majungasaurus*, *Indosuchus*, *Genyodectes*, *Ceratosaurus* (Hendrickx y Mateus, 2014). Además, las dimensiones (altura aproximada) de IIPG-13 indican que pertenece a un dinosaurio terópodo de mediano porte, descartándolo de esta manera de grupos más pequeños tales como los maniraptoriformes.

Una de las características que se observan en este diente y que se consideran ambiguas para la identificación de taxones a partir de dientes aislados, es la presencia de ondulaciones transversales. Sin embargo, estas se encuentran tan marcadas como las estrías longitudinales, pero en sentido transversal al eje mayor de la corona.

TAFONOMIA Y PALEOECOLOGIA

En los materiales estudiados se han identificado ciertas evidencias que permiten interpretar mecanismos de alteración tafonómicos, es decir, procesos que intervienen en la transición de los organismos muertos, desde la biosfera hasta la litosfera (de Renzi *et al.*, 1975). En general, los dientes que son objeto de este estudio presentan una muy buena integridad (parcialmente completos) aunque algunos presentan fracturas de

distinto origen. En el espécimen IIPG-01 se observan fracturas oblicuas en la carena mesial, evidenciando que estuvo sometido a una gran tensión sobre la parte mesioapical de la carena mesial. Estas fracturas se han interpretado como de tipo peri-mortem ya que en estudios previos se han relacionado con patologías (deformaciones dentales) causada por lesiones (Becker *et al.*, 2000), incluso más específicamente con fuerzas producidas durante el contacto entre la corona y el alimento. También se observan fracturas oblicuas de tipo post-mortem, atribuidas a la caída del diente y a procesos que ocurrieron posteriormente (Shipman *et al.* 1981).

Los ejemplares IIPG-03, IIPG-10 y IIPG-12 se caracterizan por presentar fracturas de tipo longitudinales al eje mayor del diente. Estas fracturas estarían relacionadas con la etapa bioestratinómica, indicando un breve periodo de exposición aérea (Haynes, 1980; Alcalá, 1994). Por último, los especímenes IIPG-03, IIPG-04, IIPG-07 y IIPG-11 se caracterizan por presentar fracturas perpendiculares al eje mayor que responderían a procesos ocurridos durante la etapa fosildiagenética, es decir, posteriormente al sepultamiento final y durante los procesos de fosilización (Fernández López y Fernández Jalvo, 2002).

En cuanto a los grados de meteorización propuestos por Behrensmeyer (1978), los 13 dientes se situarían en el estadio 1, y se caracterizarían por presentar una meteorización pobre o casi nula. Si bien esta tabla comprende los diferentes grados de meteorización, la misma se basa en estudios previos realizados únicamente sobre restos óseos. No obstante, este autor propone que existe una relación entre los diferentes estadios de meteorización, el tiempo transcurrido y las condiciones atmosféricas locales, por lo que se podría utilizar para determinar el grado de meteorización de estos materiales.

Siguiendo el criterio de *Mazzeta et al. (2013)*, la fractura que se observa en el tercio medio de la superficie anterolabial del diente IIPG-01 (Morfotipo 1), puede ser atribuida a una gran tensión por una carga compresiva en sentido vertical (presa inmóvil). Mientras que en IIPG-03 y IIPG-12 (Morfotipos 2 y 3) se observan fracturas con un desplazamiento posterior de la región de concentración de tensiones; en otras palabras, las fracturas que se observan de manera longitudinal sobre los márgenes posteriores de estas coronas son causadas cuando la carga compresiva se encuentra orientada sobre el eje longitudinal cercano al ápice del diente con un ángulo determinado (presa inmóvil). No obstante, estas últimas fracturas también se pueden producir cuando se aplica una fuerza de tracción ejercida por los movimientos de lucha de la presa en sentido anterior (presa ejerciendo una tracción sobre el diente). *Canale et al. (2014)*, entre otros, menciona que las facetas de desgaste también indican una interacción entre el predador y su presa. Las facetas de desgastes se encuentran presentes en los siguientes dientes: IIPG-02, IIPG-03, IIPG-04, IIPG-06, IIPG-09 y IIPG-11, hallándose en el ápice de la cara labial, y caracterizándose por desarrollarse diagonalmente en sentido apico-basal.

Finalmente, se ha observado que en todos los dientes el relleno sedimentario es el mismo, por lo que se podría descartar que estos materiales hayan sufrido algún tipo de retrabajamiento (reelaboración) tafonómico. Los ejemplares IIPG-02, IIPG-03, IIPG-04, IIPG-07 y IIPG-08 presentan una matriz más carbonática, pero esto puede ser atribuido a cambios en la etapa fosildiagenética. Por esta razón, se puede especular que estos diferentes taxones convivieron en el mismo espacio y tiempo.

En base a lo anteriormente expuesto, los dientes y los restos de los saurópodos conforman una orictocenosis (conjunto de fósiles que fueron encontrados juntos, Fig.



Figura 30. Interpretación paleoecológica del yacimiento de Paso Córdoba. Terópodos carroñando la carcasa de un saurópodo. Dibujo: Jorge González.

CONCLUSIONES

El conjunto de materiales estudiados puede ser dividido en cuatro Morfotipos, en base a sus características distintivas. El Morfotipo 1 está integrado por los especímenes IIPG-02, IIPG-06, IIPG-08, IIPG-09, IIPG-10 y IIPG-12 y se caracteriza por poseer dentículos en forma de gancho, arrugas curvadas hacia el ápice en el esmalte adyacente a ambas márgenes, surcos interdenticulares bien desarrollados, dientes laterales con el margen distal recto en vista distal, forma peculiar del ápice, siendo cónico en la porción más apical y puntiagudo, elongación (CHR) importante a extremadamente elongada ($2.5 < CHR \leq 3$ o $CHR > 3$) y una compresión labiolingual (CBR) normal ($0.5 < CBR \leq 0.75$). El Morfotipo 2 incluye a los materiales IIPG-01 y IIPG-05 y está caracterizado por tener una débil elongación baso-apical (CHR entre 1,47 y 1,69), ser fuertemente

comprimido labiolingualmente (CBR entre 0,38 y 0,40) y poseer una corona recurvada con el margen posterior levemente cóncavo. Los dentículos de este Morfotipo son cuadrangulares, levemente asimétricos en algunos sectores, con espacios interdenticulares angostos y ausencia de surcos interdenticulares. Otra característica de este Morfotipo es la presencia de fuertes surcos o concavidades adyacentes a las carenas, tanto mesiales como distales. El Morfotipo 3 incluye a los dientes IIPG-03, IIPG-04, IIPG-07 y tentativamente a IIPG-11, y se caracteriza por tener una elongación baso-apical (CHR) débil y una compresión labiolingual (CBR) importante, y por poseer coronas recurvadas con el margen posterior levemente cóncavo. Los dentículos se caracterizan por presentar forma de ganchos diminutos y levemente asimétricos en algunos sectores, con espacios interdenticulares angostos y ausencia de surcos interdenticulares. Por último, el Morfotipo 4 incluye sólo al espécimen IIPG-13 y se caracteriza por las fuertes estrías y surcos longitudinales que se desarrollan en sentido apico-basal, las bandas en sentido transversal (ausentes en el resto de los dientes de la muestra estudiada), los dentículos redondeados y asimétricos, y la densidad promedio de dentículos mayor al resto de los Morfotipos, que aumenta considerablemente hacia la base.

A partir de los análisis realizados podemos deducir que el Morfotipo 1 se encuentra relacionado con la familia Abelisauridae. Con respecto al Morfotipo 2, los análisis aplicados no han brindado resultados que permitan una clasificación certera. Sin embargo, se puede inferir que se encontraría relacionado con el gran clado Tetanurae, debido a que estos materiales carecen totalmente de caracteres que permitan asignarlos al clado Ceratosauria. En cuanto al Morfotipo 3, estos son asignados con dudas al clado Megaraptora, debido a que los resultados de los análisis efectuados a los dientes IIPG-

03, IIPG-04 y IIPG-07 muestran ciertas coincidencias en este sentido. Debido al estado de preservación del diente IIPG-13, no se han realizado análisis morfométricos con este ejemplar. Sin embargo, el resto preservado posee suficientes diferencias morfológicas como para considerarlo un Morfotipo aparte (Morfotipo 4), asignado a un Theropoda indeterminado.

En resumen, los resultados obtenidos del estudio de un conjunto de dientes aislados de terópodos indican una asociación conformada por cuatro Morfotipos (que probablemente representen cuatro taxones diferentes) clasificados como: Theropoda indeterminado, Tetanurae indeterminado, probable Megaraptora, y Abelisauridae. Además, los dientes presentan una muy buena integridad (están parcialmente completos) aunque algunos presentan diferentes tipos de fracturas de distinto origen. Esas fracturas sugieren una interacción depredador/presa, representando una entidad registrada. Asimismo, se observa en todos los especímenes el mismo tipo de matriz, con ligeras variaciones carbonáticas, lo que indica que los diferentes taxones de terópodos convivieron en el mismo espacio y tiempo.

La diversidad de terópodos de la Formación Allen incluye Abelisauridae (Coria, 2001; Martinelli y Forasiepi, 2004), Unenlagiidae (Novas *et al.*, 2008; Currie y Paulina-Carabajal, 2013), Alvarezsauridae (Salgado *et al.*, 2009; Agnolín *et al.*, 2012) y restos de tetanuros indeterminados (Coria y Salgado, 2005). Los materiales estudiados en este trabajo final de licenciatura comprenden un Morfotipo asignado a Abelisauridae, otro correspondiente a un clado ya registrado en esta unidad geológica (Coria, 2001) y un diente aislado (Martinelli y Forasiepi, 2004; Canale *et al.*, 2008). Los dientes asignados a Theropoda indet. (Morfotipo 4) y Tetanurae indet. (Morfotipo 2) poseen fuertes diferencias morfológicas y de tamaño con los dientes correspondientes a unenlagidos y

alvarezsáuridos, por lo que podemos descartar su pertenencia a estos grupos. En efecto, los Unenlagiidae poseen dientes pequeños, cónicos o comprimidos lateromedialmente, con ausencia de dentículos, presencia de ambas carenas, con o sin la superficie del esmalte estriada como en Spinosauridae, y constricción entre la corona y la raíz (Novas y Puertat, 1997; Makovicky et al., 2005; Gianechini et al., 2011; Novas et al., 2009); por su parte, los Alvarezsauria, o bien no poseen dientes, o los mismos son muy pequeños, con ausencia de dentículos en ambas carenas y con una constricción entre la corona y la raíz (Altangerel et al., 1993; Chiappe et al., 1998; Chiappe et al., 2002; Novas et al., 2009). Por lo tanto, puede suponerse que tanto el Morfotipo 2 como el Morfotipo 4 son representantes de dos clados de terópodos no reconocidos previamente en esta formación. Por último, si la interpretación ofrecida en el presente trabajo es correcta, los dientes incluidos en el Morfotipo 3 representarían el primer registro del clado Megaraptora para la Formación Allen, y corresponderían al registro más moderno de este grupo a nivel mundial. Por supuesto, estas conclusiones deberían verse confirmadas con nuevos y más completos materiales de terópodos.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, deseo agradecer a mis directores, Juan I. Canale (director) y Leonardo Salgado (codirector) por colaborar en la realización de este trabajo final, guiándome en todo momento. Además, deseo expresar mi agradecimiento a ambos por proveer información y confiarme el material de estudio.

En segundo lugar, quiero expresar mi gratitud hacia aquellos investigadores que colaboraron con bibliografía y aportes personales: Ignacio Díaz Martínez, Silvina de Valais, Fernando Archuby, Luis Martin Arce, Mattia Baiano, Rodolfo Coria, Sebastián

Apestequia y Angélica Torices. También agradecer a la Dirección de Medioambiente de la Municipalidad de General Roca, en especial a Pablo Paniceres, guarda ambiental del Área Natural Protegida de Paso Córdoba. Agradezco especialmente a Silvio Casadio, director del Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología, por brindar el espacio del Laboratorio de Microscopia y el acceso al Microscopio Electrónico de Barrido, donde se realizaron las observaciones y se tomaron las fotografías. Finalmente, a las autoridades de la Universidad Nacional de Río Negro, docentes y personal no docente, por el apoyo brindado en todos estos años.

BILIOGRAFIA

- Abler, W. L. 1992. The serrated teeth of tyrannosaurid dinosaurs, and biting structures in other animals. *Paleobiology* 18: 161–183.
- Agnolin, F. L., Powell, J. E., Novas, F. E. y Kundrát, M. 2012. New alvarezsaurid (Dinosauria, Theropoda) from uppermost Cretaceous of north-western Patagonia with associated eggs. *Cretaceous Research* 35: 33-56.
- Albino, A. M. 1986. Nuevos Boidae Madtsoiinae en el Cretácico Tardío de Patagonia (Formación Los Alamitos, Río Negro, Argentina). En *Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía* 4: 15-21.
- Alcalá, L. 1994, Macromamíferos Neógenos de la fosa de Alfambra-Teruel. *Instituto de Estudios Turolenses y Museo Nacional Ciencias Naturales*, 554.
- Altangerel, P., Norell, M. A., Chiappe, L. M., y Clark, J. M. 1993. Flightless bird from the Cretaceous of Mongolia. *Nature* 362: 623-626.

Amiot, R., Buffetaut, E., Lécuyer, C., Wang, X., Boudad, L., Ding, Z. y Mo, J. 2010. Oxygen isotope evidence for semi-aquatic habits among spinosaurid theropods. *Geology* 38: 139-142.

Andreis, R. A., Iñíguez, A. M., Rodríguez Lluch, J. J., Sabio, D. A. 1974. Estudio sedimentológico de las formaciones del Cretácico Superior del área del Lago Pellegrini (Prov. de Río Negro, Rep. Argentina). *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 29: 85-104.

Apesteuguía, S., Smith, N. D., Valieri, R. J., y Makovicky, P. J. 2016. An Unusual New Theropod with a Didactyl Manus from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina. *PloS one* 11: e0157793.

Armas, M. P. y Sánchez, M. L. 2013. Sedimentología y arquitectura de las dunas costeras de la Formación Allen, Grupo Malargüe, Cuenca Neuquina - Río Negro, Argentina. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 30: 65-79.

Armas, M. P. y Sánchez, M. L. 2011. Reconstrucción paleoambiental de las Formaciones Anacleto y Allen al sur de Paso Córdoba, Río Negro, Argentina. Cretácico Superior, Cuenca Neuquina. *18º Congreso Geológico Argentino*, 990-991.

Arregui, C., Carbone, O. y Leanza, H.A. 2011. Contexto tectosedimentario. pp. 29-36. En Leanza, H.A., Arregui, C., Carbone, O., Danieli, J.C. y Vallés J.M. (ed.), *Geología y Recursos Naturales de la Provincia del Neuquén*, Neuquén.

Bakker, R. T. y Bir, G. 2004. Dinosaur crime scene investigations: Theropod behavior at Como Bluff, Wyoming, and the evolution of birdness. pp. 301-342. En Currie, P.J., Koppelhus, E. B., Shugar, M. A. y Wright, J. L. (ed.), *Feathered Dragons: Studies on the Transition from Dinosaurs to Birds*. Indiana University Press, Bloomington.

- Ballent, S. C. 1980. Ostrácodos de ambiente salobre de la Formación Allen (Cretácico Superior) en la Provincia de Río Negro (República Argentina). *Ameghiniana* 17: 67-82.
- Barrett, P. M. y Rayfield, E. J. 2006. Ecological and evolutionary implications of dinosaur feeding behavior. *Trends in Ecology y Evolution* 21: 217-224.
- Barrio, C. A. 1990. Paleogeographic control of Upper Cretaceous tidal deposits, Neuquén Basin, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences* 3: 31-49.
- Becker, M. A., Chamberlain, J. A., y Stoffer, P. W. 2000. Pathologic tooth deformities in modern and fossil chondrichthians: a consequence of feeding-related injury. *Lethaia* 33: 103-118.
- Behrensmeyer, A. K. 1978. Taphonomic and ecologic information from bone weathering. *Paleobiology* 4: 150-162.
- Bonaparte, J. F. (2007). Dinosaurios y Pterosaurios de América del Sur. *Albatros*, 230.
- Bonaparte, J. F. 1987. The Late Cretaceous fauna of Los Alamitos, Patagonia, Argentina. *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales* 3: 103-179.
- Bonaparte, J. F., Franchi, M.R., Powell J.E., Sepúlveda, E.C. 1984. La Formación Los Alamitos (Campaniano-Maastrichtiano) del sudoeste de Río Negro, con descripción de *Kritosaurus australis* nov. sp. (Hadrosauridae). Significación paleobiogeográfica de los vertebrados. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 39: 284-299.

Brusatte, S. L., Benson, R. B., Carr, T. D., Williamson, T. E., y Sereno, P. C. 2007. The systematic utility of theropod enamel wrinkles. *Journal of vertebrate Paleontology* 27: 1052-1056.

Brusatte, S. L., Clark, N. D. L. 2015. Theropod dinosaurs from the Middle Jurassic (Bajocian Bathonian) of Skye, Scotland. *Scottish Journal of Geology* 51: 157e164.

Buffetaut, E., Martill, D., y Escuillié, F. 2004. Pterosaurs as part of a spinosaur diet. *Nature* 430: 33-33.

Canale, J. I., Cerda, I., Novas, F. E., y Haluza, A. 2016. Small-sized abelisaurid (Theropoda: Ceratosauria) remains from the Upper Cretaceous of northwest Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research* 62: 18-28.

Canale, J. I., Carballido, J. L., Otero, A., Canudo, J. I., Garrido, A. 2014. Carcharodontosaurid teeth associated with titanosaur carcasses from the Early Cretaceous (Albian) of the Chubut Group, Chubut Province, Patagonia, Argentina. En *XXVIII Jornadas Argentinas de Paleontología de Vertebrados. Ameghiniana* 51: 6.

Canudo, J. I., Barco, J. L., Caballero, P. C., Bescós, G. C., Omeñaca, J. I. R., y Torres, R. R. 2005. Evidencias de predación de dinosaurios terópodos en el Maastrichtiense superior, Cretácico superior de Arén (Huesca). *Lucas Mallada. Revista de Ciencias* 12: 29-58.

Canudo, J. I., Filippi, L., Salgado, L., Garrido, A., Cerda, I., García, R., y Otero, A. 2009. Dientes de terópodos asociados con una carcasa de saurópodo en el Cretácico Superior (Formación Plottier) de Rincón de los Sauces (Patagonia, Argentina). *Colectivo Arqueológico-Paleontológico Salense (CAS) (ed.). Burgos, Actas de las IV Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su entorno, Sala de los infantes*, 321-330.

Canudo, J. I. 2007. Historia evolutiva de los terópodos no avianos. pp. 241-263. En J. L. Sanz (ed.) *Los Dinosaurios en el Siglo XXI*. Tusquets Editores, 387.

Carrano, M. T. y Sampson, S. D. 2008. The phylogeny of ceratosauria (Dinosauria: Theropoda). *Journal of Systematic Palaeontology* 6: 183-236.

Casal, G., Candeiro, C. R. A., Martínez, R., Ivany, E. y Ibiricu, L. 2009. Dientes de Theropoda (Dinosauria: Saurischia) de la Formación Bajo Barreal, Cretácico Superior, Provincia del Chubut, Argentina. *Geobios* 42: 553-560.

Casamiquela, R. M. 1964. Sobre un dinosaurio hadrosáurido de la Argentina. *Ameghiniana* 3: 285-312.

Chiappe, L. M., Norell, M. A. y Clark, J. M. 1998. The skull of a relative of the stem-group bird *Mononykus*. *Nature* 392: 275-278.

Chiappe, L. M., Norell, M. A. y Clark, J. M. 2002. The Cretaceous, short-armed Alvarezsauridae: *Mononykus* and its kin. *Mesozoic birds: above the heads of dinosaurs*, 87-120.

Cingolani, C. A., Zanettini, J. C. y Leanza, H. A. 2011. El basamento ígneo y metamórfico. En H. A., Leanza, C., Arregui, O., Carbone, J. C., Danieli y J. M., Vallés (ed.) *Geología y Recursos Naturales de la Provincia del Neuquén*, 37-47.

Coria, R. A. y Salgado, L. 1995. A new giant carnivorous dinosaur from the Cretaceous of Patagonia. *Nature* 377: 224.

Coria, R. A. y Currie, P. J. 2016. A New Megaraptoran Dinosaur (Dinosauria, Theropoda, Megaraptoridae) from the Late Cretaceous of Patagonia. *PloS one* 11: e0157973.

Coria, R. A. 2001. A new theropod from the Late Cretaceous of Patagonia. En D. H. Tanke, K. Carpenter (ed.) *Mesozoic Vertebrate Life*. *Indiana University Press*: 3-9. Bloomington.

Coria, R. A. 2007. Nonavian Theropods. En Z. Gasparini, L. Salgado, R. A. Coria (ed.) *Patagonian Mesozoic Reptiles*. *Indiana University Press*: 229-256. Bloomington.

Coria, R. A. y Salgado, L. 2005. Last Patagonian non-avian theropods. En K. Carpenter (ed.) *The Carnivorous Dinosaurs*. *Indiana University Press*: 153-160. Bloomington.

Corro, G. del (1966). Un nuevo dinosaurio Carnívoro del Chubut (Argentina). *Comunicaciones del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" e Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales: Paleontología*. 1: 1-4.

Currie, P. J. y Carabajal, A. P. 2012. A new specimen of *Austroraptor cabazai* Novas, Pol, Canale, Porfiri and Calvo, 2008 (Dinosauria, Theropoda, Unenlagiidae) from the latest Cretaceous (Maastrichtian) of Rio Negro, Argentina. *Ameghiniana* 49: 662-667.

Currie, P. J., Rigby, J. K. y Sloan, R. E. 1990. Theropod teeth from the Judith River Formation of southern Alberta, Canada. *Dinosaur systematics: approaches and perspectives*, 107-125.

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

D'Amore, D. C. 2009. A functional explanation for denticulation in theropod dinosaur teeth. *The Anatomical Record* 292: 1297-1314.

De la Fuente, M. S., de Lapparent de Broin, F., Manera de Bianco, T. 2001. The oldest and first nearly complete skeleton of a chelid, of the *Hydromedusa* sub-group (Chelidae, Pleurodira), from the Upper Cretaceous of Patagonia. *Bulletin de la Société Géologique de France* 172: 237-244.

De Renzi, M. 1975. Sur la répartition des Mollusques dans le stratotype de l'Ilerdien en rapport avec les faunes de Mollusques de l'Eocene europeen. *Bulletin de la Société Géologique de France* 17: 199-200.

DePalma, R. A., Burnham, D. A., Martin, L. D., Rothschild, B. M. y Larson, P. L. 2013. Physical evidence of predatory behavior in *Tyrannosaurus rex*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 110: 12560-12564.

Digregorio, J.H. y Uliana, M.A. 1980. Cuenca Neuquina. En J. C. Turner (ed.) *Segundo Simposio de Geología Regional Argentina, Academia Nacional de Ciencias 2*: 985-1032.

Erickson, G.M. 1996. Incremental lines of Von Ebner in dinosaurs and the assessment of tooth replacement rates using growth line counts. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 93: 14623-14627.

Fanti, F., Cau, A., Martinelli, A. y Contessi, M. 2014. Integrating palaeoecology and morphology in theropod diversity estimation: a case from the Aptian-Albian of Tunisia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 410: 39-57.

Farlow, J. O., Brinkman, D. L., Abler, W. L. y Currie, P. J. 1991. Size, shape, and serration density of theropod dinosaur lateral teeth. *Modern Geology* 16: 161-198.

Fernández-López, S. R. y Fernández-Jalvo, Y. 2002. The limit between biostratigraphy and fossilization. En M. De Renzi, M. V. Pardo Alonso, M. Belinchón, E. Peñalver, P. Montoya, y A. Márquez-Aliaga (ed.) *Current Topics on Taphonomy and Fossilization*, 27-36.

Filippi, L. S., Méndez, A. H., Valieri, R. D. J., y Garrido, A. C. 2016. A new brachyrostran with hypertrophied axial structures reveals an unexpected radiation of latest Cretaceous abelisaurids. *Cretaceous Research* 61: 209-219.

Fiorillo, A. R. y P. J. Currie. 1994. Theropod teeth from the Judith River Formation (Upper Cretaceous) of south-central Montana. *Journal of Vertebrate Paleontology* 14:74–80.

Franzese, J. R., Veiga, G. D., Muravchik, M., Ancheta, M. D. y D'Elía, L. 2007. Estratigrafía de 'sin-rift' (Triásico Superior-Jurásico Inferior) de la Cuenca Neuquina en la sierra de Chacaico, Neuquén, Argentina. *Revista Geológica de Chile* 34: 49-62.

Franzese, J. R. y Spalletti, L. A. 2001. Late Triassic continental extension in southwestern Gondwana: tectonic segmentation and prebreakup rifting. *Journal of South American Earth Sciences* 14: 257-270.

Furtado, M. R., Candeiro, C. R. y Bergqvist, L. P. 2013. Dientes de Abelisauridae y Carcharodontosauridae cf. (Theropoda, Dinosauria) del Campaniano-Maastrichtiano Formación Presidente Prudente (Suroeste Provincia de São Paulo, Brasil). *Estudios Geológicos* 69: 105-114.

Gerke, O. y Wings, O. 2016. Multivariate and Cladistic Analyses of Isolated Teeth Reveal Sympatry of Theropod Dinosaurs in the Late Jurassic of Northern Germany. *PloS one* 11: e0158334.

Gianechini, F. A., Makovicky, P. J. y Apesteguía, S. 2011. The teeth of the unenlagiine theropod *Buitreraptor* from the Cretaceous of Patagonia, Argentina, and the unusual dentition of the Gondwanan dromaeosaurids. *Acta Palaeontologica Polonica*, 56: 279-290.

Goloboff, P. A., Farris, J. S. y Nixon, K. C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24: 774-786.

Gulisano, C.A. 1981. El Ciclo Cuyano en el norte de Neuquén y Sur de Mendoza. 8° *Congreso Geológico Argentino* 3: 579-592.

Gulisano, C.A., Gutiérrez Pleimling, A.R. y Digregorio, R.E. 1984. Esquema estratigráfico de la secuencia jurásica del oeste de la Provincia de Neuquén. 9° *Congreso Geológico Argentino* 1: 236-259.

Hammer, Ø. 2013. PAST Paleontological Statistics Version 3.0: Reference Manual. *University of Oslo*.

Haynes, G. 1980. Evidence of carnivore gnawing on Pleistocene and Recent mammalian bones. *Paleobiology* 6: 341-351.

Hendrickx, C., Hartman, S. A. y Mateus, O. (2015b). An overview of non-avian theropod discoveries and classification. *PalArch's Journal of Vertebrate Palaeontology* 12: 1-73.

Hendrickx, C., Mateus, O. y Araújo, R. 2015a. A proposed terminology of theropod teeth (Dinosauria, Saurischia). *Journal of Vertebrate Paleontology* 35: e982797.

Hendrickx, C. y Mateus, O. 2014. Abelisauridae (Dinosauria: Theropoda) from the Late Jurassic of Portugal and dentition-based phylogeny as a contribution for the identification of isolated theropod teeth. *Zootaxa*, 3759.

Holtz, T. R. Jr., Brinkman, D. L. y Chandler, C. L. 1998. Denticle morphometrics and a possibly omnivorous feeding habit for the theropod dinosaur *Troodon*. *Gaia* 15: 159–166.

Huene, F. 1914. Über die Zweistämmigkeit der Dinosaurier, mit Beiträgen zur Kenntnis einiger Schädel. N. Jb. Mineral. Geol. Palaeontol. Beil.- Bd. 37: 577-589.

Hugo, C.A. y Leanza, H.A. 2001. Hoja Geológica 3969-IV General Roca. Provincias de Río Negro y Neuquén. *Instituto de Geología y Recursos Naturales, SEGEMAR, Boletín* 308: 1-70.

Kellner, A. W. A. y Campos, D. D. A. 2002. On a theropod dinosaur (Abelisauria) from the continental Cretaceous of Brazil. *Arquivos do Museu Nacional* 60: 163-170.

Langston, W. 1975. Ziphodont crocodiles, *Pristichampsus vorax* (Troxell), new combination, from the Eocene of North America. *Fieldiana, Geology* 33: 291–314.

Longrich, N. 2008. Small theropod teeth from the Lance Formation of Wyoming, USA. pp. 135–158. En J. T. Sankey y S. Baszio (ed.) *Vertebrate Microfossil Assemblages*. *Indiana University Press, Bloomington*.

Longrich, N. R., Horner, J. R., Erickson, G. M. y Currie, P. J. 2010. Cannibalism in *Tyrannosaurus rex*. *PloS one* 5: e13419.

Madsen, J.H. y Welles, S.P. 2000. *Ceratosaurus* (Dinosauria, Theropoda): a revised osteology. *Utah Geological Survey, Miscellaneous Publication*, 00–2, 1–80.

Makovicky, P. J., Apesteguía, S. y Agnolín, F. L. 2005. The earliest dromaeosaurid theropod from South America. *Nature* 437: 1007-1011.

Martinelli, A. G., Forasiepi, A. M. 2004. Late Cretaceous vertebrates from Bajo de Santa Rosa (Allen Formation), Río Negro province, Argentina, with the description of a new sauropod dinosaur (Titanosauridae). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 6: 257-305.

Martínez, R. D. y Novas, F. E. 2006. *Aniksosaurus darwini* gen. et sp. nov., a new coelurosaurian theropod from the early Late Cretaceous of central Patagonia, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 8: 243-259.

Mazzetta, G. V., Blanco, R. E. y Cisilino, A. P. 2013. Modelización con elementos finitos de un diente referido al género *Giganotosaurus* Coria y Salgado, 1995 (Theropoda: Carcharodontosauridae). *Ameghiniana* 41: 619-626.

Molnar, R., Kurzanov, S.M. y Dodson, Z. 1990. Carnosauria. pp. 280-305. En D.B. Weishampel, P. Dodson y H. Osmolska (ed.) *The Dinosauria*. *University of California Press, Berkeley*, Los Angeles, Oxford.

Mpodozis, C. y Ramos, V.A. 1989. The Andes of Chile and Argentina. pp. 59-90. En G. E. Ericksen, M. T. Cañas Pinochet y J. A. Reinemud (ed.) *Geology of the Andes and its relation to hydrocarbon and mineral resources*. *Circumpacific Council for Energy and Mineral Resources, Earth Sciences Series*.

Nesbitt, S. J., Turner, A. H., Erickson, G. M. y Norell, M. A. 2006. Prey choice and cannibalistic behaviour in the theropod *Coelophysis*. *Biology Letters*, 2: 611-614.

Novas, F. E., Agnolín, F. L., Ezcurra, M. D., Porfiri, J. y Canale, J. I. 2013. Evolution of the carnivorous dinosaurs during the Cretaceous: the evidence from Patagonia. *Cretaceous Research* 45: 174-215.

Novas, F. E., Ezcurra, M. D., Agnolin, F. L., Pol, D. y Ortíz, R. 2012. New Patagonian Cretaceous theropod sheds light about the early radiation of Coelurosauria. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 14: 57-81.

Novas, F. E., Pol, D., Canale, J. I., Porfiri, J. D. y Calvo, J. O. 2009. A bizarre Cretaceous theropod dinosaur from Patagonia and the evolution of Gondwanan dromaeosaurids. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 276: 1101-1107.

Novas, F. E. y Puerta, P. F. 1997. New evidence concerning avian origins from the Late Cretaceous of Patagonia. *Nature*, 387: 390.

Paz, M., Baéz, A., Pino, D., Yunez, Y., Garat, L., Ponce, J. J. y Tunik, M. A. 2014. Análisis Sedimentológico De Depósitos Lacustres Y Eólicos Del Cretácico Tardío En La Localidad Paso Córdoba, Cuenca Neuquina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 71: 459-741.

Powell, J.E. 1992. Hallazgo de huevos asignables a dinosaurios titanosáuridos (Saurischia, Sauropoda) de la Provincia de Río Negro, Argentina. *Acta Zoológica Lilloana* 41: 381-389.

Rogers, R. R., Krause, D. W. y Rogers, K. C. 2003. Cannibalism in the Madagascan dinosaur *Majungatholus atopus*. *Nature* 422: 515-518.

Royo-Torres, R., Cobos, A., y Alcalá, L. 2009. Diente de un gran dinosaurio terópodo (Allosauroidea) de la Formación Villar del Arzobispo (Titónico-Berriasiense) de Riodeva (España). *Estudios geológicos* 65: 91-99.

Ruiz-Omeñaca, J. I., Canudo, J. I., Piñuela, L. y García-Ramos, J. C. 2007. Dientes de dinosaurios carnívoros (Saurischia: Theropoda) del Jurásico superior de Asturias. *IV Jornadas Internacionales sobre Dinosaurios y su Entorno*, 95-97.

Salgado, L, Fernández, M. y Talevi, M. 2007. Observaciones histológicas en reptiles marinos (Elasmosauridae y Mosasauridae) del Cretácico tardío de Patagonia y Antártida. *Ameghiniana* 44: 513-523.

Salgado, L., Coria, R. A., Arcucci, A. B. y Chiappe, L. M. 2009. Restos de Alvarezsauridae (Theropoda, Coelurosauria) en la Formación Allen (Campaniano-Maastrichtiano), en Salitral Ojo de Agua, Provincia de Río Negro, Argentina. *Andean geology* 36: 67-80.

Salgado, L. y Azpilicueta, C. 2000. Un nuevo saltosaurino (Sauropoda, Titanosauridae) de la provincia de Río Negro (Formación Allen, Cretácico Superior), Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 37: 259-264.

Salgado, L. y Coria, R.A. 1996. First evidence of an ankylosaur (Dinosauria, Ornithischia) in South America. *Ameghiniana* 33: 367-371.

Salgado, L., Parras, A., Gasparini, Z. 2007a. Un plesiosaurio de cuello corto (Plesiosauroidea, Polycotylidae) del Cretácico Superior del norte de Patagonia. *Ameghiniana* 44: 349-358.

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

Shipman, P. (1981). Life History of a Fossil: an Introduction to Taphonomy and Paleoecology. *Cambridge, Mass: Harvard University Press.*

Smith, J. B., Vann, D. R. y Dodson, P. 2005. Dental morphology and variation in theropod dinosaurs: implications for the taxonomic identification of isolated teeth. *The Anatomical Record Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology* 285: 699-736.

Smith, J. B. y Dodson, P. 2003. A proposal for a standard terminology of anatomical notation and orientation in fossil vertebrate dentitions. *Journal of Vertebrate paleontology* 23: 1-12.

Smith, J. B. 2007. Dental morphology and variation in *Majungasaurus crenatissimus* (Theropoda: Abelisauridae) from the late Cretaceous of Madagascar. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27: 103–126.

Suarez, C. A., Ludvigson, G. A., Gonzalez, L. A., Fiorillo, A. R., Flaig, P. P. y McCarthy, P. J. 2013. Use of multiple oxygen isotope proxies for elucidating Arctic Cretaceous palaeo-hydrology. *Geological Society, London, Special Publications* 382: 185-202.

Suñer, M., Santiesteban, C. D., y Galobart, Á. 2005. Nuevos restos de Theropoda del Jurásico Superior-Cretácico Inferior de la Comarca de los Serranos (Valencia). *Revista Española de Paleontología, (extraordinario X. XIX Jornadas de Paleontología)*, 93-99.

Torices Hernández, A., Ruiz Omeñaca, J. I., Canudo, J. I. y López Martínez, N. 2004. Nuevos datos sobre los dinosaurios terópodos (Saurischia: Theropoda) del Cretácico superior de los Pirineos Sur-Centrales (Huesca y Lleida). *Geotemas* 6: 71-74.

Torres-Rodríguez, E., Montellano-Ballesteros, M., Hernández-Rivera, R. y Benammi, M. 2010. Dientes de terópodos del Cretácico Superior del Estado de Coahuila, México. *Revista mexicana de ciencias geológicas* 27: 72-83.

Tunik, M. A., Folguera, A., Naipauer, M., Pimentel, M. y Ramos, V. 2010. Early uplift and orogenic deformation in the Neuquén basin: Constraints on the Andean uplift from U-Pb and Hf isotopic data of detrital zircons. *Tectonophysics* 489: 257-273.

Uliana, M. A.; Biddle, K. T. 1988. Mesozoic-Cenozoic paleogeographic and geodynamic evolution of Southern South America. *Revista Brasileira de GeoCiências* 18: 172-190.

Valieri, R. J., Fiorelli, L., & Cruz, L. (2007). *Quilmesaurus curriei* Coria, 2001 (Dinosauria, Theropoda). Su validez taxonómica y relaciones filogenéticas. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales nueva serie* 9: 59-66.

Veralli, C. y Calvo, J. O. 2004. Dientes de terópodos carcharodontosáuridos del Turoniano superior-Coniaciano inferior del Neuquén, Patagonia, Argentina. *Ameghiniana* 41: 1-4.

White, M. A., Bell, P. R., Cook, A. G., Poropat, S. F. y Elliott, D. A. 2015. The dentary of *Australovenator wintonensis* (Theropoda, Megaraptoridae); implications for megaraptorid dentition. *PeerJ*, 3: e1512.

Woodward, A. S. 1901. On some extinct reptiles from Patagonia, of the genera *Miolania*, *Dinilysia*, and *Genyodectes*. In *Proceedings of the Zoological Society of London* 70: 169-184.

APENDICE

Lista de Caracteres

Lista de caracteres dentales (en inglés). Tomado de Hendrickx y Mateus (2014).

1. Premaxillary teeth: (0) present; (1) absent.
2. Number of premaxillary teeth (or alveoli) (ordered): (0) 3; (1) 4; (2) 5; (3) 6; (4) 7.
3. Premaxillary alveoli, direction of main axis of elongation in palatal view (unordered): (0) all alveoli mesio-distally oriented; (1) anterior alveoli labio-lingually oriented, posterior alveoli mesio-distally oriented; (2) all alveoli labiolingually oriented.
4. Premaxillary alveoli, overlap of the first and second alveoli in palatal view (ordered): (0) absent; (1) present, partial; (2) present, complete.
5. Premaxillary alveoli, overlap of the second and third alveoli in palatal view: (0) absent; (1) present.
6. Premaxillary alveoli, overlap of the third and fourth alveoli in palatal view: (0) absent; (1) present.
7. Premaxillary teeth (or alveoli), size (unordered): (0) all approximately equal in size; (1) posterior teeth (or alveoli) smaller than anterior teeth (or alveoli); (2) anterior teeth (or alveoli) smaller than posterior teeth (or alveoli).
8. Anterior premaxillary teeth (or alveoli), size (unordered): (0) significantly smaller than the first six anterior maxillary teeth (or alveoli); (1) subequal in size than the first six anterior maxillary teeth (or alveoli); (2) significantly larger than the first six anterior maxillary teeth (or alveoli).
9. Posterior premaxillary teeth (or alveoli), size (unordered): (0) significantly smaller than the first six anterior maxillary teeth (or alveoli); (1) subequal in size than the first six anterior maxillary teeth (or alveoli).

10. First premaxillary tooth (or alveolus), size (unordered): (0) subequal in size than second tooth (or alveolus); (1) significantly smaller than second tooth (or alveolus); (2) significantly bigger than second tooth (or alveolus).
11. Second premaxillary tooth (or alveolus), size (unordered): (0) subequal in size than third (and fourth) premaxillary tooth (or alveolus); (1) significantly smaller than third (and fourth) tooth (or alveolus); (2) significantly larger than third (and fourth) tooth (or alveolus).
12. Posteriormost premaxillary tooth (or alveolus), size (unordered): (0) subequal in size than more anterior teeth (or alveoli); (1) significantly smaller than more anterior teeth (or alveoli); (2) significantly larger than more anterior teeth (or alveoli).
13. Distal premaxillary alveoli, shape in palatal view: (0) oval to subcircular; (1) subrectangular.
14. Premaxillary tooth row, posterior extension (position of posteriormost premaxillary tooth: (0) aligned (ventral) to external naris; (1) anterior to external naris.
15. Premaxillary tooth row, posterior part in palatal view (ordered): (0) unconstricted; (1) slightly constricted; (2) strongly constricted, terminal rosette of premaxilla.
16. Subnarial gap (i.e., posterior part of premaxillary alveolar margin unedentelous, resulting in an interruption of the upper tooth row: (0) absent; (1) present.
17. Number of maxillary teeth (ordered): (0) >19; (1) 18–19; (2) 16–17; (3) 15; (4) 10–14; (5) 1–9.

18. Anterior maxillary teeth (or alveoli), size (unordered): (0) subequal in size than posterior teeth (or alveoli); (1) significantly larger than posterior maxillary teeth (or alveoli); (2) significantly smaller than posterior maxillary teeth (or alveoli).
19. Mid-maxillary teeth (or alveoli), mesiodistal length: (0) subequal in size than anteriormost maxillary teeth (or alveoli); (1) significantly larger than anteriormost maxillary teeth (or alveoli).
20. First maxillary alveolus, size: (0) significantly smaller than second tooth (or alveolus); (1) subequal in size than second tooth (or alveolus).
21. First maxillary alveolus opens: (0) ventrally; (1) anteroventrally.
22. Maxillary teeth, inclination: (0) pointing ventrally; (1) pointing ventro-laterally.
23. Maxillary alveoli, shape in palatal view (unordered): (0) oval to lenticular; (1) subrectangular; (2) circular.
24. Maxillary tooth row, posterior extension (i.e., position of posteriormost tooth (ordered): (0) posterior to the anterior rim of orbit; (1) aligned (ventral) to the anterior rim of orbit; (2) anterior to the anterior rim of the orbit, posterior to the anteroventral rim of the antorbital fenestra; (3) aligned to the anteroventral rim of the antorbital fenestra; (4) anterior to the anteroventral rim of the antorbital fenestra.
25. Number of dentary teeth (or alveoli) (ordered): (0) > 25; (1) 18–25; (2) 15–17; (3) < 15.
26. Dentary alveoli in dorsal view: (0) well-separated; (1) merged to form a parodontal groove.

27. Antermost dentary teeth (or alveoli), size (unordered): (0) subequal in size than mid- and posterior dentary teeth (or alveoli); (1) significantly larger than mid- and posterior dentary teeth (or alveoli); (2) significantly smaller than mid- and posterior dentary teeth (or alveoli).
28. First dentary tooth (or alveolus), size in comparison to second and third dentary alveoli: (0) subequal in size; (1) first tooth (or alveolus) substantially smaller.
29. Mid-dentary teeth (or alveoli), size: (0) subequal in size than anterior maxillary teeth (or alveoli); (1) significantly smaller than anterior maxillary teeth (or alveoli).
30. Enlarged fanglike anterior dentary tooth (that inserts into a notch between the premaxilla and maxilla: (0) absent; (1) present.
31. Terminal rosette of dentary, number of teeth (or alveoli) (unordered): (0) terminal rosette absent; (1) four teeth (or alveoli); (2) five teeth (or alveoli).
32. Anterior dentary teeth: (0) facing dorsally; (1) procumbent, facing anterodorsally.
33. Palatal teeth on the pterygoid: (0) present; (1) absent.
34. Mesialmost teeth, constriction between root and crown (unordered): (0) absent; (1) constriction important, base of crown occupying 85% or less of largest crown width; (2) constriction weak, base of crown occupying more than 85% of largest crown width.
35. Mesialmost teeth, constriction between root and crown along the tooth row: (0) present in some teeth; (1) present in all teeth.
36. Mesialmost teeth, crown height (CH in centimetres) in subadult/adult (ordered): (0) $CH \leq 1$; (1) $1 < CH \leq 6$; (2) $CH > 6$.

37. Mesialmost teeth, labiolingual compression of the crown ($CBR = CBW/CBL$) (unordered): (0) $CBR \leq 0.75$, oval to lenticular; (1) weak, $0.75 < CBR < 1.2$, tooth subcircular; (2) teeth labiolingually elongated, $CBR > 1.2$.

38. Mesialmost teeth, baso-apical elongation of the crown ($CHR = CH/CBL$) (unordered): (0) strongly elongated, $CHR > 3$; (1) important, $2.5 < CHR \leq 3$; (2) normal, $2 < CHR \leq 2.5$; (3) weak, $CHR \leq 2$.

39. Mesialmost teeth, crown recurvature (lingually or distally) (unordered): (0) present, strongly recurved; (1) present, slightly recurved; (2) absent, tooth crown straight and apex centrally positioned or almost centrally positioned.

40. Mesialmost teeth, distal margin of the crown in lateral view (unordered): (0) mainly concave; (1) straight; (2) mainly convex.

41. Mesialmost teeth, outline of basal cross-section of the crown in the mesialmost tooth (unordered): (0) subcircular, ovoid or elliptical; (1) lanceolate, with acute and well-developed distal carina and mesial margin convex; (2) 'Flying-saucer' shape, with labial margin convex and lingual margin biconcave; (3) D-shaped or Jshaped, with lingual margins strongly convex and labial margins convex or sigmoid; (5) U-shaped, with mesial and distal margin subparallel and lingual margin planar or weakly convex; (6), lenticular, with acute and well-developed distal and mesial carinae.

42. Mesialmost teeth, concave surface adjacent to the carina (unordered): (0) absent; (1) on the labial surface and adjacent to the distal carina; (2) on the lingual surface and adjacent to both carinae; (3) on the lingual surface and adjacent to the mesial carina only; (4) on the lingual surface and adjacent to the distal carina only.

43. Mesialmost teeth, mesial carina: (0) absent; (1) present.

44. Mesialmost teeth, mesial carina: (0) non-serrated; (1) serrated.
45. Mesialmost teeth, distal carina: (0) serrated; (1) non-serrated.
46. Mesialmost teeth, mesial carina (Unordered): (0) not twisted at all; (1) twisted, curves onto the lingual surface.
47. Mesialmost teeth, mesial carina (unordered): (0) facing mesially; (1) facing mesiolabially or labially; (2) facing mesiolingually; (3) facing entirely lingually.
48. Mesialmost teeth, distal carina (unordered): (0) centrally positioned on the crown and facing distally or labiodistally; (1) labially displaced and facing distally or labiodistally; (2) labially displaced and facing lingually or linguodistally.
49. Mesialmost teeth, axis passing through both carinae at mid-crown (unordered): (0) sub-parallel to long axis of skull; (1) diagonally oriented from long axis of skull; (2) perpendicular to long axis of skull.
50. Mesialmost teeth, mesial carina, and if serrated, basalmost serration of the mesial carina (unordered): (0) terminates well-above the cervix; (1) extends to the cervix or just above it; (2) terminates well beneath the cervix.
51. Mesialmost teeth, average number of denticles per five mm on mesial carina at two-thirds of the crown (MC) in subadult/ adult (unordered): (0) > 19; (1) 14–19; (2) 9–13; (3) 1–8.
52. Mesialmost teeth, average number of mid-crown denticles per five mm on distal carina (DC) in subadult/adult (unordered): (0) > 19; (1) 14–19; (2) 9–13; (3) 1–8.

53. Mesialmost teeth, denticle size (except in embryos and hatchlings) (ordered): (0) minute denticles, more than 250 denticles along the crown; (1) normal in height, between 15 to 250 denticles along the crown; (2) very large denticles, less than 15 denticles along the crown.

54. Mesialmost teeth, denticles on mesial carina (unordered): (0) rounded and symmetrically convex; (1) rounded and asymmetrically convex; (2) strongly hooked/pointed, denticles with a tip pointing apically.

55. Mesialmost teeth, denticles on distal carina (unordered): (0) rounded and symmetrically convex; (1) rounded and asymmetrically convex; (2) strongly hooked/pointed, denticles with a tip pointing apically.

56. Mesialmost teeth, size of mesial denticles relative to distal denticles (i.e., DSDI) (unordered): (0) mesial and distal denticles of same size, $0.8 < DSDI < 0.8$ (2) distal denticles larger than mesial ones, $DSDI > 1.2$.

57. Mesialmost teeth, denticles contiguous over tip: (0) present; (1) absent.

58. Mesialmost teeth, interdenticular sulci (unordered): (0) absent; (1) present, short; (2) present, long and well-developed.

59. Mesialmost teeth, flutes (i.e., subparallel longitudinal grooves separated by acute ridges) on the crown (unordered): (0) absent; (1) present on the lingual surface only; (2) present on both labial and lingual surfaces; (3) present on the labial surface only.

60. Mesialmost teeth, longitudinal groove on the labial and/or lingual side of the crown (unordered): (0) absent; (1) present, a single groove centrally positioned; (2) present, a single groove mesially positioned.

61. Mesialmost teeth, elongated, large, longitudinal and rounded ridge, different from acute ridges of fluted surface, on the lingual side of the crown (unordered): (0) absent; (1) present, a single ridge centrally positioned; (2) present, two ridges or more.
62. Mesialmost teeth, basal striations, different of flutes, on both lingual and labial surfaces of the crown: (0) absent; (1) present.
63. Lateral teeth, constriction between root and crown (unordered): (0) absent; (1) constriction important, base of crown occupying 85% or less of largest crown width; (2) constriction weak, base of crown occupying more than 85% of largest crown width.
64. Lateral teeth, constriction between root and crown along the tooth row: (0) present in some teeth; (1) present in all teeth.
65. Lateral teeth, height of the largest crown (CH in centimetres) in subadult/adults (ordered): (0) $CH \leq 1$; (1) $1 < CH \leq 6$; (2) $CH > 6$.
66. Lateral teeth, labiolingual compression of the crown ($CBR = CBW/CBL$) (unordered): (0) important, $CBR \leq 0.5$, tooth strongly flattened; (1) normal, $0.5 < CBR \leq 0.75$; (2) weak, $CBR > 0.75$, tooth incrassate or subcircular.
67. Lateral teeth, baso-apical elongation of the crown ($CHR = CH/CBL$) (unordered): (0) weak, $CHR \leq 1.5$; (1) normal, $1.5 < CHR \leq 2.5$; (2) important, $CHR > 2.5$.
68. Lateral teeth, distal margin of crown in lateral view (unordered): (0) strongly concave; (1) slightly concave, roughly straight, or straight, apex positioned at the same level as distal profile; (2) convex, apex positioned mesial to mesial profile; (3) weakly sigmoid, basal half concave and apical half convex.

69. Lateral teeth, mesial margin of crown in lateral view: (0) strongly convex; (1) slightly convex, almost straight, apex centrally positioned.

70. Lateral teeth, mesiodistal curvature of the labial surface of the crown: (0) convex; (1) surface centrally positioned on the crown roughly flattened.

71. Lateral teeth, concave surface adjacent to carinae all along the crown (unordered): (0) absent; (1) present on labial surface and adjacent to distal carina; (2) present on lingual surface and adjacent to distal carina; (3) present on the labial surface and adjacent to both mesial and distal carinae; (4) present on lingual surface and adjacent to both mesial and distal carinae.

72. Lateral teeth, outline of basal cross-section of the crown (unordered): (0) subcircular; (1) lenticular or lanceolate; (2) elliptical or bean-shaped (i.e., longitudinal depression centrally positioned on one side only); (3) 8-shaped (i.e., longitudinal depression centrally positioned on both lingual and labial margins); (4) subrectangular.

73. Lateral teeth, basoapical extension of labial depression (i.e., centrally positioned depression on the basolabial surface) on the crown (unordered): (0) labial depression absent; (1) restricted to the crown base; (2) extends along the basal half of the crown or more apically.

74. Lateral teeth, mesial carina: (0) present; (1) absent.

75. Lateral teeth, mesial carina: (0) centrally positioned on mesial margin or slightly twisted lingually towards the base; (1) sharply twisted lingually.

76. Lateral teeth, mesial carina: (0) serrated; (1) non-serrated.

77. Lateral teeth, distal carina: (0) present; (1) absent.

78. Lateral teeth, distal carina: (0) serrated; (1) non-serrated.
79. Lateral teeth, extension of mesial carina relative to distal carina: (0) mesial carina extends at the same level or terminates more apically than the distal carina; (1) mesial carina extends more basally than the distal carina.
80. Lateral teeth, mesial carina, and if serrated, basalmost serration of the mesial carina (unordered): (0) terminates around mid-height of crown or more apically; (1) extends to base of crown or slightly above the cervix; (2) terminates well beneath the cervix.
81. Lateral teeth, distal carina, and if serrated, basalmost serration of the distal carina: (0) extends to the cervix or just above it; (1) terminates well beneath the cervix; (2) terminates well-above the cervix.
82. Lateral teeth, profile of the distal carina on the crown in distal view: (0) straight or very slightly bowed; (1) strongly bowed or sigmoid.
83. Lateral teeth, position of distal carina on the crown in distal view: (0) centrally positioned, crown subsymmetrical; (1) strongly labially deflected on the distal margin, crown asymmetrical.
84. Lateral teeth, average number of denticles per five mm on mesial carina at two-thirds of the crown (MCA) in subadult/ adult (unordered): (0) > 44; (1) 30–44; (2) 16–29; (3) 9–15; (4) < 9.
85. Lateral teeth, average number of mid-crown denticles per five mm on distal carina (DC) in subadult/adult (unordered): (0) > 44; (1) 30–44; (2) 16–29; (3) 9–15; (4) < 9.

86. Lateral teeth, denticle size on a single carina (except in embryos and hatchlings (ordered): (0) minute denticles, more than 250 denticles; (1) normal in height, between 20 to 250 denticles; (2) very large denticles, less than 20 denticles.

87. Lateral teeth, shape of denticles on mesial carina in lateral view (unordered): (0) symmetrically convex; (1) asymmetrically convex; (2) hooked/pointed.

88. Lateral teeth, shape of denticles on distal carina in lateral view (unordered): (0) symmetrically convex; (1) asymmetrically convex; (2) hooked/pointed.

89. Lateral teeth, shape of mesial margin of rounded denticles on mesial carina in lateral view: (0) parabolic; (1) subrectangular, with flattened surface.

90. Lateral teeth, shape of distal margin of rounded denticles on distal carina in lateral view (unordered): (0) parabolic; (1) subrectangular, with flattened surface; (2) semi-circular.

91. Lateral teeth, shape of denticles at two-thirds of the crown (MC-MA) on mesial carina in lateral view (unordered): (0) longer basoapically than mesiodistally, vertical subrectangular; (1) as long mesiodistally as basoapically, subquadrangular; (2) longer mesiodistally than basoapically, horizontal subrectangular.

92. Lateral teeth, shape of mid-crown denticles (DC) on distal carina in lateral view (unordered): (0) as long mesiodistally than basoapically, subquadrangular; (1) longer mesiodistally than basoapically, horizontal subrectangular; (2) longer basoapically than mesiodistally, vertical subrectangular.

93. Lateral teeth, denticle size along the carinae: (0) regular, gradual change in denticle size; (1) irregular, sporadic change in denticle size.

94. Lateral teeth, biconvex apical denticles (i.e., biconvex external margin of denticle) on mesial carina in lateral view: (0) absent; (1) present.

95. Lateral teeth, orientation of mesiodistal axis of apical denticles on mesial carina in lateral view: (0) perpendicular to mesial margin; (1) inclined apically from mesial margin.

96. Lateral teeth, orientation of mesiodistal axis of mid-crown denticles on distal carina in lateral view: (0) perpendicular to distal margin; (1) inclined apically from distal margin.

97. Lateral teeth, average number of denticles on mesial carina (unordered): (0) higher number of denticles basally than at the mid-crown; (1) lower number of denticles basally than at the mid-crown; (2) subequal number of denticles basally than at the mid-crown.

98. Lateral teeth, average number of denticles on mesial carina (unordered): (0) higher number of denticles apically than at the mid-crown; (1) lower number of denticles apically than at the mid-crown; (2) subequal number of denticles apically than at the mid-crown.

99. Lateral teeth, average number of denticles on distal carina (except in embryos and hatchlings) (unordered): (0) higher number of denticles basally than at the mid-crown; (1) subequal or lower number of denticles basally than at the mid-crown.

100. Lateral teeth, average number of denticles on distal carina (unordered): (0) higher number of denticles apically than at the mid-crown; (1) lower number of denticles apically than at the mid-crown; (2) subequal number of denticles apically than at the mid-crown.

101. Lateral teeth, size of mesial denticles relative to distal denticles (i.e., DSDI) (unordered): (0) mesial and distal denticles of same size, $0.8 < DSDI < 0.8$ (2) distal denticles larger than mesial ones, $DSDI > 1.2$.

102. Lateral teeth, distal denticles on the apex: (0) contiguous over tip, or very close to the apex; (1) distal denticles disappear well beneath the apex.

103. Lateral teeth, interdenticular space between mid-crown denticles on the distal carina: (0) narrow, less than one third of the denticle width; (1) broad, more than one third of the denticle width.

104. Lateral teeth, interdenticular sulci between apical denticles on the mesial carina (unordered): (0) absent; (1) present, short and poorly developed; (2) present, long and well-developed.

105. Lateral teeth, interdenticular sulci between mid-crown denticles on the distal carina (unordered): (0) absent; (1) present, short and poorly developed; (2) present, long and well-developed.

106. Lateral teeth, interdenticular sulci between basalmost denticles on the distal carina (unordered): (0) absent; (1) present, short and poorly developed; (2) present, long and well-developed.

107. Lateral teeth, flutes (i.e., subparallel longitudinal grooves separated by acute ridges) on the crown (unordered): (0) absent; (1) present on the lingual surface; (2) present on both labial and lingual surfaces.

108. Lateral teeth, average number of flutes on the crown (unordered): (0) 1–7; (1) >7.

109. Lateral teeth, large transversal undulations on the crown in some teeth (unordered): (0) absent; (1) present, tenuous; (2) present, well visible.

110. Lateral teeth, large transversal undulations on the crown in some teeth when present: (0) present, just a few; (1) present, numerous and closely packed.

111. Lateral teeth, marginal undulations (i.e., short undulations adjacent to carinae) in some teeth (unordered): (0) absent; (1) present and short, the mesiodistal elongation is less than twice the space separating each undulations; (2) present and elongated, the mesiodistal elongation is longer than twice the space separating each undulations.

112. Lateral teeth, marginal undulations in some teeth (unordered): (0) present and shallow, only visible with light; (1) present and pronounced, well visible in lateral view.

113. Lateral teeth, marginal undulations in some teeth (unordered): (0) present only on the mesial side of the crown; (1) present only on the distal side of the crown; (2) present on both mesial and distal sides.

114. Lateral teeth, marginal undulations in some teeth (unordered): (0) present and mesio-distally oriented; (1) present and diagonally oriented.

115. Lateral teeth, longitudinal groove on the labial and/or lingual surface of the crown (unordered): (0) absent; (1) present, a single groove centrally positioned; (2) present, a single groove adjacent to mesial carina; (3) present, two grooves.

116. Lateral teeth, elongated longitudinal and rounded ridge (different from acute ridges of fluted surface) on the lingual surface of the crown (unordered): (0) absent; (1) present, a single ridge centrally positioned; (2) present, two or three ridges.

117. Lateral teeth, enamel surface texture (unordered): (0) smooth or irregular (non-oriented) texture; (1) braided (oriented) texture, not clearly visible with light; (2) braided (oriented) texture, clearly visible with light; (2) deeply veined texture.

118. Lateral teeth, oriented enamel surface texture: (0) remains baso-apically oriented or slightly curved basally close to the carinae; (1) strongly curved basally close to the carinae.

119. Enamel microstructure, enamel tubules (unordered): (0) absent or rare; (1) common only in BUL and/or inner portion of enamel; (2) common and extend throughout entire enamel thickness; (3) extremely common and forming an integral structural component of enamel.

120. Enamel microstructure, predominant enamel type (unordered): (0) parallel crystallites; (1) basal unit layer (BUL); (2) columnar.

121. Enamel microstructure, predominant enamel type, percentage of enamel thickness: (0) $\geq 75\%$; (1) $< 75\%$.

122. Enamel microstructure, number of enamel types present in schmelzmuster (unordered): (0) one; (1) two; (3) four.

123. Enamel microstructure, number of different module types present in schmelzmuster (unordered): (0) one; (1) two.

124. Enamel microstructure, boundary between first and second enamel types from the EDJ: (0) parallel to EDJ; (1) jagged, varies in distance from EDJ.

125. Enamel microstructure, boundary between second and third enamel types from the EDJ: (0) parallel to EDJ; (1) jagged, varies in distance from EDJ.

126. Enamel microstructure, basal unit layer: (0) present; (1) absent.
127. Enamel microstructure, basal unit layer: (0) poorly developed; (1) well-developed, with distinct planes of separation between adjacent units.
128. Enamel microstructure, basal unit layer (BUL), maximum unit diameter: (0) < 10 μm ; (1) $\geq 10 \mu\text{m}$.
129. Enamel microstructure, basal unit layer (BUL) (unordered): (0) < 25% of total enamel thickness; (1) 25– 50% of total enamel thickness; (2) $\geq 50\%$ of enamel thickness.
130. Enamel microstructure, incremental lines (unordered): (0) absent; (1) faint, poorly defined; (2) well defined.
131. Enamel microstructure, incremental lines (unordered): (0) present in one section of the schmelzmuster only; (1) present in more than one section of the schmelzmuster but not throughout entire schmelzmuster; (2) present throughout entire schmelzmuster.
132. Enamel microstructure, columnar units closest to the EDJ, shape of units in cross-sections (unordered): (0) polygons with sharp corners and more than 4 sides; (1) subcircular or polygons with rounded corners and more than 4 sides; (2) triangles and/or rectangles with sharp corners.
133. Enamel microstructure, columnar units closest to the EDJ: (0) extend straight and unbroken to the OES or to within 20 μm below the OES; (1) end, split, or are interrupter less than two-thirds of the distance from the EDJ to OES.
134. Enamel microstructure, columnar units closest to the EDJ, maximum unit diameter: (0) < 15 μm ; (1) $\geq 15\mu\text{m}$.

135. Enamel microstructure, columnar units closest to the OES: (0) no dominant direction of orientation, planes of separations equally well-developed in all directions; (1) distinct longitudinal orientation, planes of separation better developed in an apicobasal (longitudinal) direction.

136. Enamel microstructure, ratio of thickest enamel type in schmelzmuster divided by second thickest enamel type: (0) > 7; (1) 1.3 to 7; (2) 1 to 1.3.

137. Root, shape in lateral view: (0) with subparallel margins; (1) with convex margins, root significantly larger than base crown.

138. Root, distal shape in lateral view: (0) broad; (1) strongly tapered.

139. Root, outline of mid-root in cross section (unordered): (0) oval to subcircular; (1) 8-shaped (i.e., longitudinal depression centrally positioned on both lingual and labial margins); (2) bean-shaped (i.e., longitudinal depression centrally positioned on one side only).

140. Root, form of the unerupted tooth fossa (i.e., lingual depression hosting the unerupted tooth) in lingual view: (0) deep and well-delimited depression; (1) shallow concavity.

141. Root, transversal undulations below the cervix: (0) absent; (1) present.

Matriz

Matriz de datos basada en la dentición de terópodos. Tomada de Hendrickx y Mateus (2014) y Modificada por Gerke y wings (2016).

nstates 5

xread

141 76

Eoraptor

010100000000?000110000?02??????0100[01][12]100[01][01]10000101012[12]11000
00[12]00[01][01]10?[13]?00000000?012[12]10[01]00000001-?001000000-0-0---
0000????????????????????

Herrerasaurus

0100000000000000110000002000100010-10[23]10000-0--0---01-0-?000010-
1[012][01][01]000[02]0000000?000221000[01]100000-??0?10000-200---
0000????????????????????

Eodromaeus

01????????????000410?000?30??10000????????????????????????????????0-
0[01]2000110[01]0000010000[01]1[01]0000[01]000020000?00000-100---
0010????????????????????

Coelophysis

010?000000000011010110000010?10010-00[012]10000-0--0---01-0-0030000-
[01][01][01]000[13]00000000[01]0??[01][01]100[01]0100000-000000000[03]00-0---
001000011--1---0-----?????

Dilophosaurus

01[01]10020010100214111100120[01]11110?0-10[01]00001101???01110000000000-
111000[34]1[01]00000010002310000[01]100000?0?20?0000-0-0---
00?0????????????????????00100

Ceratosaurus

00111-0000000000[34]1110001[23]001100010-
10[23][12]000[01]1001100[23][23]10000010000-
[12][01]1[012]01[34][12][01]000000100133100[01]011001[01]0[12]0[02]00100[02]0-
2010[01]0001022021000110202000000100

Genyodectes

0111110000000000??11000?30011000?0-[12]0[012]000011001100221000?000000-
1[01]1[01]01[34]2[01]00000000[01]13310[01]0010001[01]-2020010[01]00-210---
0010????????????????????

Berberosaurus

??0-
1010012310000000?01[23]31[01][01]???1001?-1020?10000-200---
0010????????????????????

Noasaurus

?????????????????4101000??0-
01[01]1000100000001000[01]2100000000000?1?2?00000-0-0---
0000????????????????????

Masiakasaurus

0?11???1?0??????10?000?30000001?210[12][12]10221[01]01011100100[02]0010000
-[01][01][012]0000100000001001[012][123]10[012][01]000000[01]00002000000-200-
--0010????????????????????00110

Kryptops

?????????????????0001?????????????????????????????????????0-
1?1100010000000100?231[01]2[01]0000001?0?000022?0-0-0---
0000?????????????????????0????

Rugops

0100000?1?001000?111001?????????????0??2?11?00?????????????0-
1[01]?[12]000100000001000[23]310200000001?0?000000?0-0-0---
0000?????????????????????????

Abelisaurus

01?000??????000????00?????????????0-103[12][12]221100???12210[12]00200000-
1[01][01]1000100000001?00331[01][12]0010011100000000100-
1010100000?????????????????????????

Aucasaurus

01?000??1?00?00041010011?????????????????????????????????????0-
1[01][01]1000100000001000331[01][12][01]01[01]011100?00000000-200---
0000?????????????????????0?0??

Indosuchus

01000001100010004001001??0?10000?0-
1[01]3[12][12][23][23]110[01]0011[23][23]1??0?000000-
?[01]1[12]0001000000010?0331?????????0??0??0110-0-0---
0000?????????????????????????

Majungasaurus

010000011[01]001000211100112001000010-
103[12][12][23][23]110[01]0011[23]21[12]200200000-

1[01][01][12]000100000001000[34]31[12]2000[01]000100000001220-
2010100000220210001101020000?????

Skorpiovenator

01????????????000110?00?1?????????0-10222?[23]1100???1211???0000000-
10[01][12]00[01]1000000010103310?0?11001[01]0?0?0?00000-0-
20200000????????????????????????

Erectopus

????????????????000?????????????????????????????????????0-
10[12]001210000000100033100[01]011010000000000100-1[01]0---
0000????????????????????????

Piatnitzkysaurus

?????????????????1?00000?0?0?000?????????????????????????????0-
1110010100000000[01]10331000[02][01]10000-00020001[12]0-
[12]1201000[01]0?????????????????00110

Eustreptospondylus

011110?0000?0000????000?30011000???1??10?0110?100022100?0100000-
11?0000100000000???[34]3100[01]0000000??00000?0-0-0---
0010????????????????????

Afrovenator

?????????????????41010002?????????????????????????????????????0-
2010002100000000110431[01][01][01]2010?00-0010001110-0-
10000010?????????????????????0?1?0

Dubreuillosaurus

0111100000000000410100023001100010-102100011001000221000?000000-

1[01][01]0000100000000100221[01][01][01]0000000-0010000110-0-0---

0010????????????????????000?0

Duriavenator

0?11??0?0?00??101000??0010000?0-?02??1?110?100?[23]3100?0?00000-

1[01][01]00001?00000001??[34]310[01][01]00101[01]0-1010000110-[01]00---

0010????????????????????00?10

Megalosaurus

0????????????????41010002300100001????????????????????????????0-

[12][01]100001000000001[01]0[34][34]1[01][01][01][02]010100-1000001[12][12]0-

2110[12][01]0010????????????????????

Torvosaurus

01111001000100004101000230??10001??20??0011001000331??0?00000-

[12][01][12]00001000000001[01]0[34][34]1[01][01][01]0110?00-10100[01]1220-

2[01]10100010????????????????????00210

Baryonyx

0[34]11101100110120?100102?0011111010-11[12]1000110010020000000010000-

121000000000000[012]1[01]0[01]1[01]00[01][01]2111000202000000[12]00-

10100021????????????????????01011

Suchomimus

0411101100110120010010220011111?10-???10001100100200000000[12]0000-

[12][12][12]000000000000[012]1[01]0[12][12][01]00[01][01]1010002202000000[12]0

0-10[12][01]0021????????????????????

Irritator_Angaturama

0410001??0210121?????022?0??????1????????????????????????????0-

12[12]0100000010101100-----210-

101[01]0000????????????????????

Spinosaurus

0312[01]0110121012141001123201111[12]110-?[01]??1001010100[12]-----20000-

[12][12][12]010000001010[01]100-----220-0---

0021????????????????????

Sinraptor

011110201002000030010002200?100010-1?[123]1[12]2311012011?21000??00000-

[12]?1[01]00[01][23]10000000003310[01]00110?00-000001?[02]?0-210---

0010?????????????????00?00

Allosaurus

0211100110000000300100022000100010-

1[01][12]00[23][23]11012111221[01][01]0000[01][02]00-

[12][012][12][01]000[012]00[01]0000[01]1[01]1[23][23]1[01][01]0011001100000011[

12][12]0-20201[01]000022021100111112000000000

Neovenator

02111120112000003100000?00110001????????????????????????????????-

111001[12]20000000011[01]3[23]11100110010-0000011110-

2[01]20100010?????????????????00211

Fukuiraptor

????????????????????000?0?1?0?0?0-1[01]?0030110121?1[01]110[01]0??00000-

[01][01][012]00??1?000000[01]010[23][23]0[01][01]000[01]0?0000000002220-

[12]020?000????????????????????

Australovenator

????????????????????????????????1001?000?0-1[01][23]00?311012??1?[12]1?????00000-

1[01]1001[12]?000000000?[01]331?[01]?00[01]0??0-000001????0-

??????001????????????????????????????

Acrocanthosaurus

0111110000000000310100022001100010-

[12][01][12]100011001100[12]210000000000-

[12][01][012]0000?0000000[01]11[01][23][23][01]001[01]110111010[12]0010[01]00-

2[01]2[01]100010????????????????????????

Eocarcharia

????????????????????310?000???0-

101[03]00020000000011[01]321[01][01]0[02][12]10110-101[01]001110-100---

0010????????????????????????????

Carcharodontosaurus

????????????????????40010002?0?1?000??202[01]1[13]000

100000012110[34][34]1110010011[01]0000[01]001[01][01]0-

[01]021200010?????????????????????00110

Giganotosaurus

01111101111?0000??0?000?2001?00010-

?1?1100110[01]1111221?00?1000020[12][01][12][03]00010000000[12]110[34][34]1[

01][01]001[01]00000000001[12]220-[12]0[12]0200010?????????????????????00[12]10

Mapusaurus

????????????????????4101000?0??000?0-

11[23]1000110[01]?1??221??000000020[12][01][01][013]00010000000[12]110[34][34]

]1[01][01]001100000000001[12]220-0-[12][01]200010?????????????????????0[1]0[12]10

Proceratosaurus

01111100000000[01]0011100?2102110011100?[23]103[03]110122[12]000100200000
10-[01][01][01]0000[13][01]0[01]000000[01]11[12]10000000000-0002000[01][01]0-
0-0---0010????????????????????????????????

Eotyrannus

0121110000000000??10001??0210000?0-1211[01]4311013221[12][12]10000100000-
111[01]00010000000000[01]02[23]10000000000-0002000110-0-0---
0010????????????????????????????????

Raptorex

0121110000000000400100022021100010-?2[01]104211003221??10020000100-
?[01][01]00[01]0100[01]0000[01]0[01]1??100[01][02]1[01]000000000000100-100---
0010?????????????????????????0?100

Alioramus

?????????????????21110002102110001?????????????????????????????????0-
?[01][01]00[01]0[13]10[01]0000[01]011??1000011000100000000100-210---
0010?????????????????????????00100

Tyrannosaurus

0122110000000000411100023021000010-
[12]23[01]04[02]11003221[23][23]10000000[01]00-
[12][12][012][01]000000[01]0000[01]001[34][34]100001[01]0100020200122?0-
2[01]0---001022021101---0-0111200000

Compsognathus

01?????00?????00?210?00?2100?100010-0?3[012]0?00-1-----00000-
0[01][01]00001?1--0[01]--2??-01-0-[01]-20--0--00-10-000-0-0---
0000?????????????????????10?00

Scipionyx

02?100-11122?001510000?23001100010-??2000?0-1-----10000-

??[012][01]0?0?11--0[01]--[02]??-??-0-0-[02]0--0--?0-10-000-0-0---

0000????????????????????????

Ornitholestes

011100121021?0004101000230001000110[01]?210300-1-----00000-

0110000211--0[01]--200-00-0-0-00--0--0-10-000-0-0---0010????????????????????

Shuvuuia

?????????????????000100?401000000?1100?22000-1-----00?0210012000001--

00-----0-0-0---000-?????????????????????0?0??

Jianchangosaurus

1-----0---00?20000-

000?211021004110000001122?000?0021021[12]0?[03]000000000200332220000001

1-2-20010000-0-0---000-?????????????????????010?0

Erlikosaurus

1-----0???00?30010?00110-

002210011000000??2??0000000110202000000000000200??2[02][02]00020011-2-

20010000-0-0---000-?????????????????????0?0??

Tsaagan

011100210021?000400?00?2[23]001000010-1?3[01][01]000-0--0---01-0-0000?00-

1?1[01]0?0311--00--000-21-0-0-10--0--00-00-000-0-0---0000????????????????????

Velociraptor

011000110?21?000[34]10?00?2[23]001100010-00310301101201?001?02?030?00-

00[01][01]0?1?2[01]00000000012100000[01]0000-0022000000-0-0---

0[012]00100110-00000-----1?????

Bambiraptor

01??00?????00004??00?230?10000?????????0-0--?---??-?-??0??0-
0[01]1000[01]32[01]0000000001[12]10[01]0001000[01]-?002010000-0-0---
0[02]1000000--1---12-----?????

Dromaeosaurus

0??000?10000000500100023001000010-1[01][12][01]03311012111111000100000-
[01][01]1000[01]3[12]010000[01]001[23][23]100000[01]000100000000100-100---
0000201110-000112----2?????

Saurornitholestes

01?????????????0?????????20??000?0-0221033[01]10121111[12]1[01][12]20100000-
[01][01]1[01]00[12]3[12][01][01]0000[01]000[12][12][12]22[01]001000[01]00002010
000-0-0---0000211110-00020-----100100

Buitreraptor

?????????????????002?0??0000?????????????????????????????????0-
0[01][012]000[01]321--1-----0-0-0---
[13][12]00?????????????????????1?1?0

Byronosaurus

0101000110?00000021100?30100?000?1000211010-1-----
0000[12]00[12][12][01]0?[01][24][01]1--1-----0-0-0---
[13][12]0000000--1---22-----?????

Zanabazar

010100000000000[01]21100040100100011100311[35]?0-1-----
0000[12]10[12][01][01]0?1[13]?[01]01000?000-32-2-0-000-1--12-1[01]0000-000---
2000?????????????????????????

Troodon

01????????????????000?010000001210121050[01][01]0000?1332220000000210[01]
[01][01]00[134]1[01][01]0[01]0001000[34][34][12]22[12]00[01]001100000010000-
100---0000110110-00020-----100110

Richardoestesia_gilmorei.

????????????????????10????00????????????????????????????????0[01][01][01]00
?3[12]0?[01]000[01]0??[01][012]1[01][01]00[01][01]000[01]??002000000-0-0---
?0??200110-010112----0?????

Orkoraptor

??0[01]??00111?00
0000-000-31?0?1?200?0?????00?1?0-?0---[01]?1???????????????????????????

Megaraptor

01????20001?????211?????????????????0?1?004?110131???21?????00000?1?00111?00
0000-????31?1?0?????0?????????????-???---???????????????????????????????

Murusraptor

??0?11[12]00111?00
0000-000?31?1?0?00100?000001[12][12]0-
[12][01]1010001???????????????????????????

IIPG-01

???0?103006[12]110121?2111010010000??????????
??

IIPG-02

???0?103223[23]110000?1221[12][12]0020000??????
??

