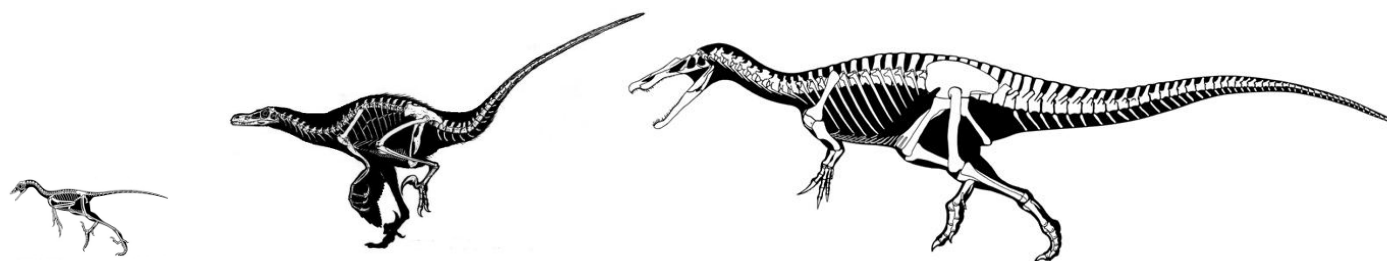


# PALEOBIODIVERSIDAD DE DINOSAURIOS TERÓPODOS EN EL BARREMIENSE INFERIOR (CRETÁCICO INFERIOR) DE LA CANTALERA (JOSA, TERUEL)

TRABAJO DE FIN DE MÁSTER



**Antonio Alonso Germán**

**Director: José Ignacio Canudo Sanagustín**

**Máster de Iniciación a la Investigación en Geología**

**Facultad de Ciencias de la Tierra-Universidad de Zaragoza**

**Curso 2012-2013**



**Universidad  
Zaragoza**



**Universidad**  
Zaragoza

## Trabajo Fin de Máster

Paleobiodiversidad de dinosaurios terópodos en el  
Barremiense inferior (Cretácico Inferior) de La  
Cantallera (Josa, Teruel)

Antonio Alonso Germán

Director/es

José Ignacio Canudo Sanagustín

Facultad de Ciencias

Departamento de Ciencias de la Tierra

Año 2013

## Índice

Resumen/Abstract.....	3
1. Introducción.....	4
1.1 Objetivos .....	5
2. Marco geográfico y geológico.....	5
3. Antecedentes.....	10
3.1 Sobre los dinosaurios.....	10
3.1.1 Sobre los dinosaurios terópodos.....	11
3.2 Sobre los dientes de los dinosaurios terópodos.....	12
3.3 Otros yacimientos de la Península Ibérica.....	14
3.4 Estudios previos de dientes de terópodos de La Cantalera.....	14
4. Metodología.....	15
4.1 Obtención de los fósiles.....	15
4.1.1 Trabajo de campo.....	15
4.1.2 Trabajo de laboratorio.....	16
4.1.3 Siglas.....	16
4.2 Nomenclatura, caracteres y criterios utilizados.....	16
4.2.1 Caracteres cualitativos.....	17
4.2.2 Caracteres cuantitativos.....	17
4.2.3 Criterios de orientación de los dientes.....	18
4.3 Análisis morfométrico.....	19
4.3.1 Relative Warps.....	19
4.4 Análisis estadístico.....	21
4.4.1 Análisis bivariante.....	21
4.4.2 Análisis de Componentes Principales.....	22
5. Paleontología sistemática.....	22
6. Resultados.....	39
6.1 Resultados del análisis morfométrico.....	39
6.2 Resultados del análisis bivariante.....	40
6.3 Resultados del Análisis de Componentes Principales.....	42
6.4 Sobre la paleobiodiversidad de terópodos en el yacimiento de La Cantalera.....	44
7. Conclusiones.....	45
8. Agradecimientos.....	46
9. Referencias.....	46
10. Apéndice A. Tablas de medidas dentales.....	51

## Resumen

El registro fósil de dinosaurios terópodos es escaso en el Barremiense (Cretácico Inferior) de Europa. La excepción se encuentra en Inglaterra y España, en la Cordillera Ibérica. El yacimiento de La Cantalera se encuentra situado cerca de Josa, Teruel, en la cubeta de Oliete (Fm. Blesa-Barremiense inferior). Representa un ambiente palustre-lacustre continental sometido a inundaciones episódicas. Son frecuentes los dientes aislados de terópodos. Se han estudiado 118 dientes mediante caracteres cualitativos y cuantitativos que han permitido la clasificación de 63 dientes en 14 morfotipos: Baryonychinae indet. 1, Baryonychinae indet. 2, Spinosaurinae? indet., Carcharodontosauridae? indet., Velociraptorinae indet. 1, Velociraptorinae indet. 2, Dromeosaurinae indet. 1, Dromeosaurinae indet. 2, aff. *Paronychodon* sp., aff. *Richardoestesia* sp., Maniraptora indet. 1, Maniraptora indet. 2, Maniraptora indet. 3 y Avialae? indet. Se ha realizado un análisis morfométrico y estadístico de los dientes que proporciona resultados coherentes con la sistemática realizada con parámetros clásicos. La paleobiodiversidad de la asociación de terópodos de La Cantalera es representativa de las faunas del Cretácico Inferior de la Península Ibérica.

## Abstract

Theropod dinosaur fossils have a scarce record during the Barremian (Lower Cretaceous), with the exception of England and Spain (Iberian Range). La Cantalera site is located near Josa (Teruel), in the Oliete subbasin (Blesa Formation-Lower Barremian). The site represents a continental lacustrine-palustrine area, with episodic floods. Isolated theropod teeth are frequent. The study of 118 isolated teeth using qualitative and quantitative characters has allowed to classify 63 teeth into 14 morphotypes: Baryonychinae indet. 1, Baryonychinae indet. 2, Spinosaurinae? indet., Carcharodontosauridae? indet., Velociraptorinae indet. 1, Velociraptorinae indet. 2, Dromeosaurinae indet. 1, Dromeosaurinae indet. 2, aff. *Paronychodon* sp., aff. *Richardoestesia* sp., Maniraptora indet. 1, Maniraptora indet. 2, Maniraptora indet. 3 y Avialae? indet. Morphometric and statistical analysis show coherent results with Systematics. Fossil theropod association of La Cantalera is representative of the Lower Cretaceous faunas of Iberian Peninsula.

## 1. Introducción.

Este trabajo de fin de máster está orientado al estudio de los dientes fósiles de dinosaurios carnívoros encontrados en el yacimiento de La Cantalera, situado cerca de la localidad de Josa, en Teruel, en depósitos del Cretácico Inferior.

En primer lugar se detallan los objetivos que busca cumplir este trabajo. En segundo lugar, se realiza una exposición de la situación geográfica y del marco geológico donde se ubica el yacimiento, para poder poner en un contexto adecuado los restos fósiles objeto del estudio. Posteriormente se va a realizar un breve comentario acerca de los dinosaurios terópodos y sus características principales tras lo que se establecerá la metodología empleada y los caracteres estudiados.

Los caracteres observables en los dientes de dinosaurio terópodo permiten establecer una clasificación y separación en distintos morfotipos. Además de este sistema de clasificación la muestra va a ser estudiada con dos técnicas diferentes: Análisis morfométrico y análisis estadístico, para así intentar discriminar mejor entre los diferentes grupos y dar un trasfondo más sólido a la clasificación. Para realizar el análisis estadístico es necesaria la toma de una serie de medidas sobre los dientes que permitan comparar el material cuantitativamente.

El estudio de dientes aislados de dinosaurios terópodos tiene gran interés ya que son el resto que fosiliza con mayor frecuencia por la resistencia que tejidos dentarios como el esmalte poseen. Además de al proceso de reemplazo constante de los dientes que tenían los dinosaurios, de tal forma que un único individuo podía generar cientos de dientes a lo largo de su vida (TORICES-HERNÁNDEZ, 2007).

La historia del estudio de los dientes aislados de dinosaurios terópodos comienza en el s. XIX, al observarse la gran abundancia relativa de estos restos en los depósitos mesozoicos. Esto provocó que se definieran gran número de taxones a partir de dientes aislados durante la segunda mitad del s. XIX y principios del XX (TORICES-HERNÁNDEZ, 2007).

El gran número de taxones definidos causó el rechazo de diversos autores, como Huene, (1914) al considerarlos una sistemática artificial. En los últimos años, estos taxones con dientes aislados se han revisado y pasado a considerarse como Theropoda *incertae sedis* o *nomina dubia* (MOLNAR *et al.*, 1990; TORICES-HERNÁNDEZ, 2007).

Los dientes de dinosaurios terópodos quedaron relegados a un segundo plano hasta la aparición de los trabajos de Currie (1990), que abordaba en profundidad el estudio de los dientes aislados y ponía de manifiesto su valor. Desde entonces, el estudio de dientes de terópodo es una de las líneas de investigación de estas faunas fósiles, bien sea estudiando cuestiones sistemáticas o bien funcionales. Una mejora en la metodología se pone de manifiesto con la publicación de trabajos que refinan la identificación de dientes aislados de terópodos mediante el establecimiento de una serie de variables anatómicas medibles y el estudio mediante técnicas estadísticas de análisis multivariante (SAMMAN *et al.*, 2005; SMITH *et al.*, 2005; TORICES-HERNÁNDEZ, 2007).

El yacimiento de La Cantalera es el yacimiento con mayor biodiversidad de vertebrados de la Península Ibérica para la parte baja del Barremiense (CANUDO *et al.*, 2010). Este es un hecho importante ya que este es un intervalo en el que el registro de dinosaurios es notablemente escaso, con la excepción de dos zonas en Europa occidental: Inglaterra (el “Wealden”) y la

En este yacimiento la acumulación de restos fósiles consiste, principalmente, en dientes y restos postcraneales aislados, aunque también aparecen restos de cáscaras de huevos de reptiles y coprolitos. Se han identificado evidencias fósiles de peces óseos (muy escasas), anfibios, quelonios, lacértidos, crocodrilomorfos, pterosaurios, dinosaurios ornitópodos, tireóforos, saurópodos y terópodos, en los que se centra este trabajo, y también mamíferos (CANUDO *et al.*, 2010).

Por lo tanto, el estudio de los restos de vertebrados continentales, y en particular, de dientes de dinosaurios carnívoros, goza de gran interés, pues es posible encontrar caracteres diagnósticos en los dientes aislados y de esta forma conocer la paleobiodiversidad de un grupo tan fascinante como son los dinosaurios terópodos, en uno de los yacimientos más importantes de la Península Ibérica en este momento de la historia geológica.

El estudio de dientes aislados de dinosaurios terópodos es, asimismo, una línea muy viva en la actualidad dentro de investigación paleontológica de dinosaurios, como atestiguan los trabajos de Gascó *et al.*, (2012) o de Larson y Currie (2013) entre otros, y posiblemente el pulido de metodologías ya en uso o el desarrollo de otras nuevas genere un conocimiento más profundo en este ámbito.

## 1.1 Objetivos

El objetivo fundamental de este Trabajo de Fin de Máster es el estudio de dientes aislados de dinosaurios terópodos del yacimiento de La Cantalera. Para llevarlo a cabo se pretende abordar otros objetivos más concretos.

- Sistemática de los terópodos de La Cantalera a partir de los dientes aislados y su asignación a los principales clados de este grupo.
- Identificación de la paleobiodiversidad de los dinosaurios terópodos en el yacimiento de La Cantalera mediante el estudio de los dientes aislados fósiles.
- Aprendizaje de la metodología adecuada para cumplir este objetivo, conociendo los parámetros clásicos de estudio de dientes de dinosaurio.
- Utilización de dos técnicas diferentes aprendidas durante el desarrollo del Máster, como son el análisis morfométrico y el análisis estadístico, para discriminar entre los diferentes grupos de dinosaurios que pueden generar estos restos.
- Comparación de los datos obtenidos durante el estudio de la colección con información procedente de bases de datos de dientes de terópodos.

## 2. Marco geográfico y geológico.

El yacimiento de La Cantalera se sitúa al NE de la Península Ibérica, cerca de la localidad de Josa, en Teruel. Geológicamente se sitúa en la Cordillera Ibérica.

extensión mesozoica (SALAS *et al.*, 2001). Una etapa de *rifting* durante el Cretácico Inferior

[illegible]

arcillas de la Fm. Blesa, donde se encuentra el yacimiento (CANUDO *et al.*, 2010).

6



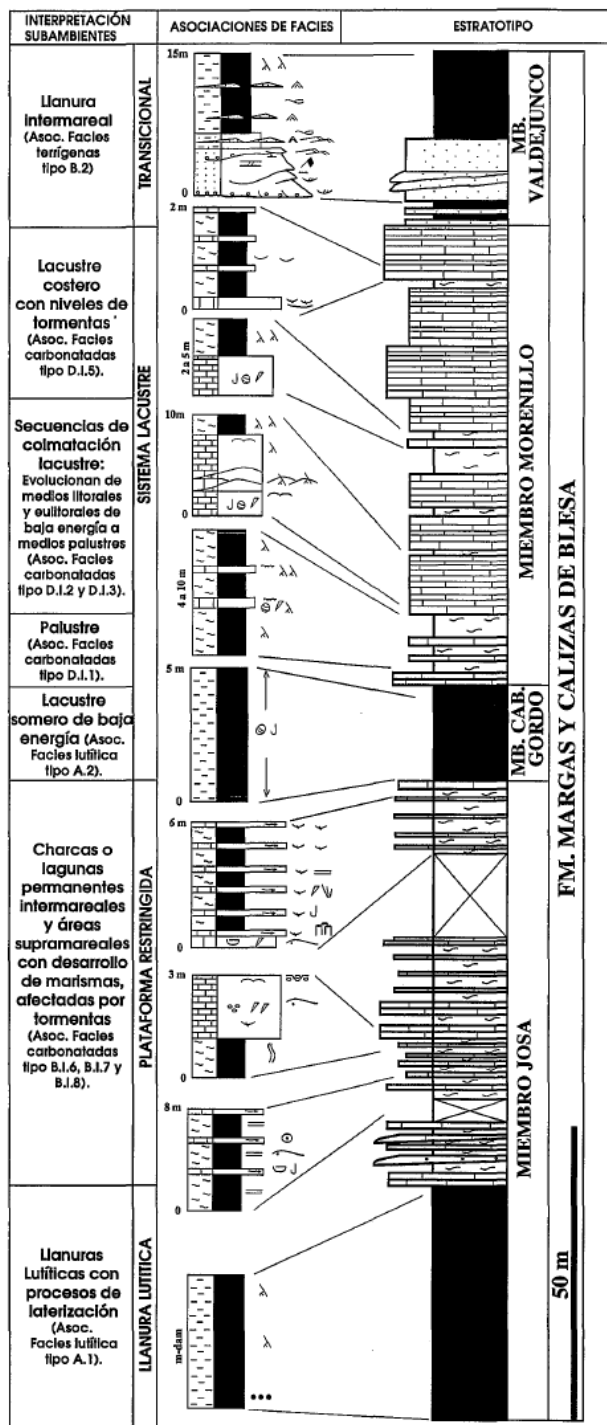


Figura 3: Columna estratigráfica y asociaciones de facies en la Fm. Blesa. Tomado de Soria (1997).

respectivamente). Sin embargo en otras zonas como en Obón existe un vacío erosional menos pronunciado y la Fm. Blesa se apoya sobre la Fm Chelva, del Bathoniense, o sobre la Fm. Pozuel, del Kimmeridgiense (AURELL *et al.*, 2004).

La Fm. Margas y Calizas de Blesa comprende a los siguientes miembros, de base a techo (SORIA, 1997):

Durante la sedimentación de la Fm. Blesa estuvieron activas una serie de fallas normales. En la zona situada al oeste del yacimiento de La Cantalera existe una falla normal de dirección N-S que supuso el borde de la cuenca mientras sedimentaba la Fm. Blesa inferior. Otras fallas situadas en las cercanías presentan direcciones que varían desde N-S a NE-SW (AURELL *et al.*, 2004).

Este conjunto de fallas actuando junto con otra familia de dirección SW-NE propició un basculamiento de bloques que resultó en una discordancia angular y erosiva entre los depósitos marinos, del Jurásico, y los depósitos continentales, del Cretácico Inferior.

La Fm. Margas y Calizas de Blesa es una formación con un espesor entre 90 y 150 m. Canerot *et al.* (1982) definen y dividen a la formación en los miembros Cabezo Gordo, Morenillo y Valdejunco. Soria *et al.* (1995) añaden un nuevo miembro, el miembro Margas y Calizas con Ostreidos de Josa, en su parte basal (SORIA, 1997). Aunque presenta diferencias en la litología con el resto de miembros, parece estar ligada en la evolución sedimentológica, hecho que junto a su escasa extensión (localizada en el barranco del río Cantalera) hizo que fuera incluida en la Fm. Blesa.

La Fm. Blesa, en el área al sur del yacimiento, se apoya sobre unidades del Jurásico Inferior, ya sea en las calizas bioclásticas de la Fm. Barahona o sobre las margas de la Fm. Turmiel (Pliesbachense y Toarciense,



- Miembro Margas y Calizas con ostreidos de Josa: De extensión reducida. Litológicamente está constituida por lutitas rojas, que pasan a margas negras y calizas a techo.
- Miembro Arcillas de Cabezo Gordo: Arcillas con pisolitos ferruginosos, con algún nivel carbonatado y noduloso a techo. Es aquí donde se sitúa el yacimiento de La Cantalera (RUIZ-OMENACA *et al.*, 1997a).
- Miembro Calizas del Morenillo: Este miembro está constituido por margas masivas y calizas nodulosas, formando una alternancia.
- Miembro Areniscas de Valdejunco: Margas en base que pasan a arcillas rojizas. Aparecen niveles intercalados de areniscas con estratificación cruzada, cada vez más frecuentes a techo.

La sedimentación de los miembros de la formación Blesa se reparte entre la Secuencia de Depósito de Blesa y la Secuencia de Depósito de Alacón (SORIA, 1997, RUIZ-OMENACA *et al.*, 1997a).

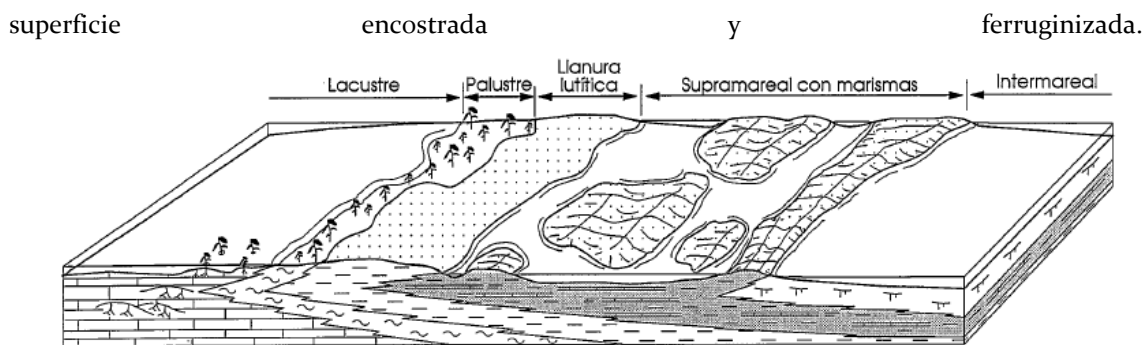
La Secuencia de Depósito de Blesa comprende a los miembros Josa, Cabezo Gordo y Morenillo. Está limitada a base por una discordancia que a veces aparece asociada a superficies erosivas y con karstificación. Los materiales se apoyan sobre el Jurásico.

La Secuencia de Depósito de Alacón comprende al Mb. Valdejunco y a la Fm. Alacón. El límite inferior viene determinado por una paraconformidad asociada a superficies ferruginosas. Este límite marca el cambio entre una sedimentación de rampa media, carbonatada, a otra de rampa distal, margosa.

La evolución sedimentaria propuesta para la Fm. Blesa es la siguiente (SORIA, 1997):

- 1) La mitad inferior del Mb. Josa corresponde a la interferencia entre la parte distal de llanuras aluviales y medios supramareales. Hay evidencias de desarrollo de paleosuelos y laterización.
- 2) La mitad superior del Mb. Josa muestra una retrogradación del sistema marino. Esta parte corresponde a medios transicionales, con facies propias de llanuras supramareales y marismas (margas laminadas) junto con medios marinos confinados (*wackestone-packstone* bioclástico). Aparecen depósitos de tormentas en las zonas intermareales.
- 3) Sobre el miembro Josa se sitúa el Mb. Cabezo Gordo y el Mb. Morenillo. Las facies lutíticas y margosas proceden de la sedimentación en áreas conformadas por llanuras lutíticas o sistemas lacustres someros de baja energía. El Mb. Morenillo muestra facies correspondientes a un sistema lacustre-palustre carbonatado, somero.
- 4) Se produce una retrogradación comenzando la sedimentación del Mb. Valdejunco, compuesto por facies lutíticas (llanura intermareal), arenosas (canales mareales) y carbonatadas (lagunas permanentes con fauna marina restringida, *wackestone-packstone* de ostreidos, gasterópodos y ostrácodos), evidenciando un sistema marino.

Aurell *et al.* (2004) dividen la Fm. Blesa en Fm. Blesa inferior (donde se encuentra el yacimiento de La Cantalera) y Fm. Blesa superior. La parte inferior está caracterizada por la sedimentación continental mientras que en la superior la sedimentación es propia de zonas con influencia marina, abundando los ostreidos. El límite entre ambas secuencias aparece marcado por una



**Figura 4 : Distribución teórica de subambientes en la Secuencia de Depósito de Blesa. Tomado de Soria (1997).**

Dentro de la Fm. Blesa inferior se han podido identificar dos episodios en la evolución tectosedimentaria (AURELL *et al.*, 2004). El primer episodio está caracterizado por una subsidencia importante debido a la actividad de fallas normales, creándose una cuenca limitada al entorno del yacimiento. El episodio dos supuso un aumento de la cuenca de sedimentación y una sedimentación más homogénea (MURAT, 1983; AURELL *et al.*, 2004). El episodio 1 muestra tres asociaciones de facies: Brechas calcáreas y lutitas rojas, lutitas rojas y conglomerados calcáreos, y lutitas grises y rojizas con carofitas y gasterópodos, las facies donde aparece el yacimiento. Estas lutitas muestran restos de caráceas, gasterópodos, ostrácodos y vertebrados. Como en otras partes de la Fm. Blesa pueden hallarse fósiles jurásicos reelaborados junto con clastos calcáreos. Aparecen nódulos arcillosos cementados no superiores a los 2 cm, interpretados como evidencia de paleosuelos.

Los paleosuelos de esta área se interpretan como consecuencia de oscilaciones del nivel freático. Estas oscilaciones son coherentes con los restos fósiles y vegetales del yacimiento, que sugieren inundaciones episódicas.

Los invertebrados hallados en el yacimiento son gasterópodos de agua dulce como Viviparidae indet. y Basamotophora indet. Junto a ellos, los microfósiles más abundantes resultan ser los ostrácodos y las carofitas. De los ostrácodos, destaca *Cypridea (Ullwellia) soriana*, que aparece en otros sedimentos lacustres del Hauteriviense-Barremiense de la Península. En cuanto a las carofitas, se han hallado utrículos y talos, principalmente de clavatoráceas, como *Hemiclavator adnatus* y *Clavatoraxis* sp. La presencia de oogonios de *Atopochara trivolvris triquetra* (GRAMBAST, 1968; RUIZ OMEÑACA *et al.*, 1997a) ha permitido datar el yacimiento tradicionalmente como Hauteriviense superior-Barremiense inferior (subzona Triquetra). Recientemente Canudo *et al.* (2012) han puesto de manifiesto que esta subzona marca el inicio del Barremiense al relacionarla con las escalas internacionales. Por lo tanto el yacimiento de La Cantalera se encontraría en el Barremiense inferior. Esta asociación de carofitas es similar bioestratigráficamente a la de la Fm. El Castellar de la subcuenca de Galve (CANUDO *et al.*, 2002; CANUDO *et al.*, 2010).

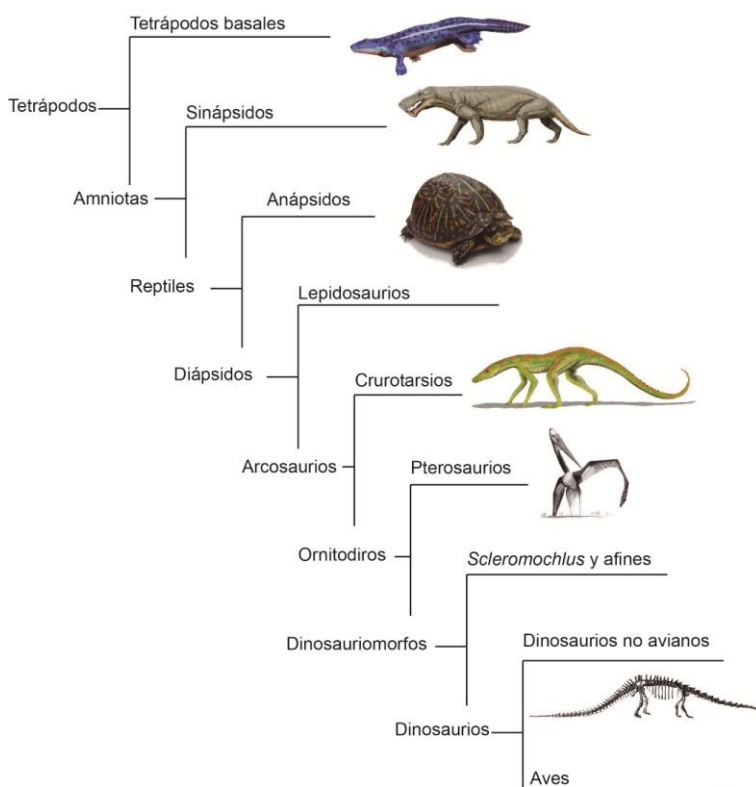
Por lo tanto, el yacimiento de La Cantalera corresponde a un área sometida a inundaciones periódicas circundada por un relieve de materiales del Jurásico, más que una zona con un cuerpo de agua constante. En la Fm. El Castellar, interpretada como un cuerpo de agua persistente y con influencia marina, aparecen peces condriictios además de peces óseos, estando ambos mucho mejor representados que en el yacimiento de La Cantalera, siendo muy abundantes los restos de dientes. Por el contrario en La Cantalera los restos de peces óseos son prácticamente anecdóticos (CANUDO *et al.*, 2010).

Las caráceas y ostrácodos hallados pueden vivir en aguas dulces y salobres o de baja salinidad, pero los gasterópodos vivipáridos son exclusivos de agua dulce, por lo que se excluye la formación en un medio continental de agua salada. En las facies *Weald* es habitual encontrar a estos gasterópodos asociados con bivalvos como *Anodonta*, *Eomiodon*, *Margaritifera*, *Teruella* o *Unio* (YEN, 1966; AGUIRREZABALA *et al.*, 1985; RUIZ-OMENACA *et al.*, 1997a) en los yacimientos de lagunas de agua dulce. Sin embargo, la ausencia de estos bivalvos parece indicar una lámina de agua no permanente, dado que son más sensibles a los periodos secos que los gasterópodos vivipáridos (RUIZ-OMENACA *et al.*, 1997a).

### 3. Antecedentes.

#### 3.1 Sobre los dinosaurios.

Los dinosaurios pertenecen al linaje de reptiles diápsidos, grupo diferenciado por la presencia de dos aberturas postorbitales en el cráneo, en posiciones inferior y superior. Dentro de los diápsidos se sitúan en el clado Archosauria, linaje que incluye a los crocodrilomorfos o crurotarsios, pterosaurios y dinosaurios. No será hasta el Triásico Medio cuando aparece el antepasado común



del grupo de los ornitodios, grupo que incluye a reptiles voladores y dinosaurios. Es en este grupo donde se encuentran los dinosauriomorfos, aquellos reptiles más estrechamente emparentados con aves que con los pterosaurios. El linaje de los dinosauriomorfos incluye a diferentes géneros de reptiles como *Scleromochlus* y al clado Dinosauria (Figura 5). Este clado es considerado ampliamente como monofilético, e incluye al ancestro común más cercano entre un *Iguanodon* y un búho real y a todos sus descendientes (SANZ, 2007).

Figura 5: Dinosaurios en relación a otros grupos de tetrápodos. Modificado de Sanz (2007). Imágenes extraídas de Wikimedia Commons.

### 3.1.1 Sobre los dinosaurios terópodos.

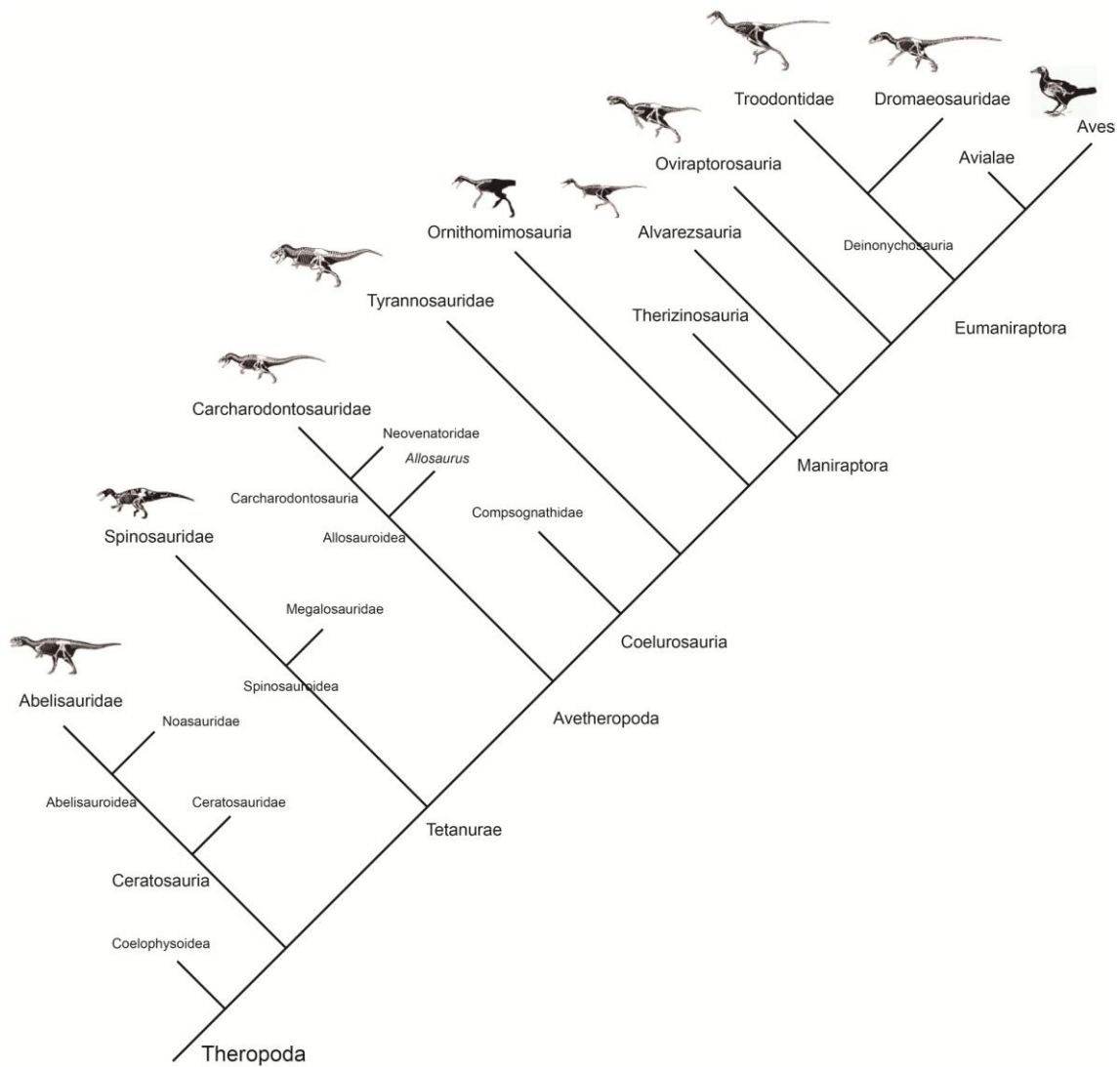
Los dinosaurios se han diferenciado tradicionalmente según la estructura de la cadera (SEELEY, 1888) de tal forma que es posible diferenciar dos grandes grupos: Los saurisquios (“cadera de reptil”) y los ornitisquios (“cadera de ave”, aunque las aves son saurisquios). Los saurisquios poseen una configuración de la cadera en la que el pubis apunta hacia la parte anterior, mientras que en los ornitisquios, el pubis se sitúa orientado hacia la parte posterior, paralelamente al isquion.

Los saurisquios pueden dividirse en dos linajes, terópodos y sauropodomorfos. El paleontólogo O.C. Marsh, en 1881, acuñó el término “Theropoda” (pie de bestia) para referirse a los dinosaurios carnívoros. Las sinapomorfías propias de los dinosaurios terópodos son (SERENO, 1999; HOLTZ y OSMOLSKA, 2004; SANZ, 2007):

- Aparición de una articulación intramandibular por reducción del área de solapamiento entre el dentario y los elementos posdentales.
- Huesos del esqueleto axial y apendicular neumatizados (huecos).
- Prezigapófisis (elementos articulares del arco neural en todas las vértebras) de la cola muy largas, y generan una estructura solidaria en la que no existe movimiento relativo de vértebra contra vértebra.

Los terópodos no avianos mesozoicos son formas con numerosos rasgos primitivos, tales como el bipedismo, con garras y dientes afilados, aplastados lateralmedialmente y con carenas aserradas. Incluyen a todos los dinosaurios carnívoros del Jurásico y Cretácico, y destaca especialmente dentro de este clado la aparición del grupo de las aves, un linaje de gran éxito evolutivo y muy especializado.

El clado Theropoda incluye a todos los dinosaurios más cercanamente emparentados con *Passer domesticus* (gorrión) que con *Cetiosaurus oxoniensis* (saurópodo) (HOLTZ y OSMOLSKA, 2004; SANZ, 2007), eran predominantemente carnívoros (con alguna excepción, como los terizinosaurios) y bípedos eficaces, con piernas situadas por debajo de su cuerpo, lo que les permitiría ser buenos corredores, presentando una tendencia a reforzar la cintura pélvica, y algunos grupos presentan adaptaciones que luego serían aprovechadas por las aves para el vuelo (como las plumas, la fúrcula o la presencia misma en todo el clado de huesos neumatizados) (CANUDO, 2007).



**Figura 6: Clado Theropoda (simplificado) mostrando sus grupos principales. Modificado de Holtz (2012).**

### 3.2 Sobre los dientes de los dinosaurios terópodos.

Los terópodos fueron un grupo diverso y frecuente, según apuntan las evidencias paleoicnológicas y la abundancia de dientes aislados. Sin embargo, los restos óseos son más escasos, más que el de los dinosaurios herbívoros. Es posible que una de las razones tafonómicas es que sus huesos fueran más frágiles (CANUDO, 2007), sobre todo teniendo en cuenta que la mayoría de terópodos eran organismos de pequeño tamaño. Pero además hay que tener en cuenta que en los ecosistemas terrestres los predadores siempre están en menor número que los consumidores primarios.

Por esta razón el estudio de los dientes aislados de terópodos ha suscitado siempre gran interés al ser el resto que aparece con mayor frecuencia en el registro fósil, especialmente si se aplican técnicas micropaleontológicas como el lavado-tamizado de sedimentos. De esta manera se pueden reconocer grupos de terópodos sin otro registro fósil.

Los dientes de los vertebrados están compuestos de apatito y proteínas. Estos tejidos pueden adoptar dos formas, esmalte y dentina; la dentina se sitúa en la parte interior del diente mientras que el esmalte se sitúa en la parte externa. El esmalte tiene cristales de apatito mayores que lo hacen más duro y resistente y le dotan de una pátina brillante (DEVILLERS y CLAIRAMBAULT, 1977; TORICES-HERNÁNDEZ, 2007). Gracias a esta dureza, los dientes constituyen, en numerosas ocasiones, la parte del esqueleto que más resiste al desgaste y la erosión o el transporte.

Los dientes de dinosaurio experimentaban un reemplazamiento constante a lo largo de la vida de un individuo, desprendiéndose los dientes desgastados o rotos para dar paso a nuevas piezas dentales. En la misma posición, un dinosaurio podía tener uno o dos dientes de reemplazamiento desarrollándose de forma simultánea (EDMUND, 1960; CANUDO *et al.*, 1999; TORICES-HERNÁNDEZ, 2007). Un diente podía ser funcional en promedio durante 300 días en pequeños terópodos, y 800 en los grandes (ERICKSON, 1996).

La secuencia de reemplazamiento dental era la siguiente (CANUDO *et al.*, 1999; TORICES-HERNÁNDEZ, 2007):

- Reabsorción de la raíz del diente funcional.
- Migración lateral del diente de reemplazamiento hacia el área vacía.
- Migración oclusal del diente de reemplazamiento hacia el interior de la cavidad pulpar del diente funcional.
- Desprendimiento de la corona del diente funcional.
- Erupción del nuevo diente en la posición funcional.

La pérdida de dientes durante la depredación se considera habitual en los dinosaurios terópodos. Un ejemplo excepcional de la pérdida de un diente durante la depredación es el hallazgo de un diente de *Tyrannosaurus rex* clavado en las vértebras de un dinosaurio hadrosaurio, que además presentan recrecimiento óseo; lo que implica que el mordisco se produjo en vida y el hadrosaurio sobrevivió al ataque. (DePALMA *et al.*, 2013).

La variabilidad dentaria en terópodos ha sido objeto de diversos estudios para obtener parámetros de clasificación más precisos. Se han establecido varias relaciones entre variables de los dientes de dinosaurio terópodo (FARLOW *et al.*, 1991; TORICES-HERNÁNDEZ, 2007):

- La anchura de los dientes de dinosaurios terópodos está relacionada directamente con la longitud mesiodistal de la base de la corona.
- La relación entre la altura de la corona y la longitud mesiodistal basal también cumple una relación directa y lineal.
- La longitud basal de los denticulos aumenta al aumentar el tamaño del diente, disminuyendo su densidad.

La variabilidad dentaria de los dientes de terópodo puede deberse a los siguientes factores (CANUDO *et al.*, 1999; TORICES-HERNÁNDEZ, 2007):

- Variación posicional o heterodoncia.
- Variación ontogénica.
- Variación intraespecífica.
- Variación taxonómica o interespecífica.
- Variación quimérica.

### 3.3 Otros yacimientos de la Península Ibérica.

El yacimiento de La Cantalera no es el único yacimiento del Barremiense inferior de la Península Ibérica. De hecho, este es el intervalo con más riqueza en las asociaciones de dinosaurios en Aragón (GASCA *et al.*, 2009). En Aragón todos estos yacimientos se sitúan en la provincia de Teruel y en la Cordillera Ibérica. Destacando especialmente:

- Yacimientos de Miravete de la Sierra (Fm. El Castellar). Se han localizado treinta puntos fosilíferos de vertebrados en facies aluviales, palustres y lacustres; aparecen esquilas, dientes aislados, cáscaras de huevo y coprolitos. Estos restos abarcan, para los vertebrados, dinosaurios, peces óseos, anfibios, escamosos, quelonios, hibodontiformes pterosaurios y cocodrilomorfos (GASCA *et al.*, 2007; GASCA, 2008; GASCA *et al.*, 2009).
- Yacimientos de Ladruñán, Castellote (Fm. Mirambel). Aproximadamente una decena de yacimientos en los que han aparecido icnitas, restos de huevos de dinosaurio, dinosaurios ornitópodos, anquilosaurios y terópodos barioniquinos.
- Yacimientos de Aliaga (Molino Alto 1), Fm. El Castellar, con dinosaurios terópodos, mamíferos y cocodrilos.
- Yacimiento de Zabacheras, en Galve (Fm. El Castellar), donde se encontró a *Aragosaurus ischiatus*.
- Yacimientos de Allepuz, del Barremiense (Fm. Camarillas y Fm. El Castellar). Se han hallado dientes de ornitópodo y de terópodo, así como restos de peces óseos, condrictios y cocodrilos (GASCA *et al.*, 2011).
- Yacimientos de Galve, donde se han encontrado numerosos restos de dinosaurios, así como mamíferos, cocodrilos, pterosaurios, lacértidos, anfibios, tortugas y peces óseos y cartilaginosos.
- Yacimientos de Gúdar (Fm. El Castellar) del Barremiense inferior, con evidencias de dinosaurios, peces óseos, tiburones, tortugas y cocodrilos.
- Yacimiento de Utrillas (Fm. Escucha) del Albiense superior, con restos de ornitópodos y terópodos, donde se descubrieron los primeros restos de dinosaurios de España.

Fuera de la comunidad autónoma de Aragón destaca especialmente el yacimiento de Las Hoyas (Cuenca), un *Konservat-Lagerstätte* del Barremiense superior, formado en calizas litográficas que han permitido la preservación incluso de tejidos blandos. La diversidad es grande, habiéndose encontrado diversos tipos de plantas, peces, insectos, crustáceos, anfibios y reptiles (tortugas, lagartos, dinosaurios, cocodrilos y pterosaurios) y aves primitivas tales como *Iberomesornis*, *Concornis* y *Eoalulavis*. Dentro de los dinosaurios destacan los hallazgos de *Concavenator corcovatus*, un carcharodontosaurio, y *Pelecanimimus polyodon*, un ornitomimosaurio con dientes. (ORTEGA *et al.*, 2010; PÉREZ-MORENO *et al.*, 1994).

Otros yacimientos del Cretácico Inferior incluyen los de Salas de los Infantes (Burgos), del Barremiense superior y Aptiense inferior.

### 3.4 Estudios previos de dientes de terópodos de La Cantalera.

Dada la importancia del yacimiento de La Cantalera para el Barremiense inferior, y vista la gran variedad de dientes aislados de dinosaurios terópodos, se han realizado diversos estudios previos



sobre ellos. Ruiz-Omeñaca y Canudo (2003) estudian varios de los dientes de la colección, atribuyéndolos a *Prodeinodon* sp. En el año 2005 Ruiz-Omeñaca *et al.*, estudian otros dientes fósiles, centrándose en aquellos de tipo espinosáurido. No obstante, el estudio más completo es el realizado por Gómez-Fernández y Canudo (*en prensa*) en el que se describen 43 dientes correspondientes a 10 taxones distintos.

Otros estudios en los que se mencionan dientes de terópodo de La Cantalera pero no se ha realizado un estudio específico son Ruiz-Omeñaca *et al.* (1997a), Ruiz-Omeñaca *et al.*, (1997b), Ruiz-Omeñaca y Canudo (2001) y Canudo y Ruiz-Omeñaca (2003).

## 4. Metodología.

### 4.1 Obtención de los fósiles.

#### 4.1.1 Trabajo de campo.

El material empleado ha sido recogido por los miembros del grupo de investigación Aragosaurus-IUCA en las décadas de 1990-2000 y se encuentra depositado en el Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza.

Habitualmente, la obtención de dientes aislados de dinosaurios terópodos ocurre de alguna de las siguientes maneras (TORICES-HERNÁNDEZ, 2007):

- Hallazgo casual, muchas veces durante la realización de una prospección geológica en terrenos apropiados para la conservación de vertebrados mesozoicos.
- Hallazgos durante una excavación de macrovertebrados mesozoicos, donde los dientes aislados es frecuente que aparezcan entre los restos óseos.
- Obtención de dientes aislados tras la observación al microscopio de material proveniente del lavado y tamizado de sedimento mesozoico.

Los dientes más pequeños de dinosaurios terópodos suelen aparecer mediante el lavado-tamizado de sedimentos, debido a sus pequeñas dimensiones (1-2 mm).

En el caso del yacimiento de La Cantalera, el equipo de investigación ha estado trabajando recuperando restos fósiles tanto en prospecciones superficiales tras periodos de lluvia como en campañas de excavación y en el lavado-tamizado de 3 toneladas de sedimento, empleando un tamiz con luz de malla de 0.5 mm. Además de este sedimento, otros 20 kg han sido lavados y tamizados usando un tamiz de 0.150 mm para obtener una muestra representativa de microfósiles de origen no vertebrado (CANUDO *et al.*, 2010).

Los dientes recuperados presentan un estado de conservación variable, sin evidencia de transporte.

#### 4.1.2 Trabajo de laboratorio.

Los dientes de dinosaurios terópodos obtenidos han sido siglados, restaurados y separados de otros restos de vertebrados del yacimiento de La Cantalera y depositados por el grupo de investigación Aragosaurus-IUCA en el Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza.

En estudios previos al presente trabajo de fin de máster se ha estudiado la colección con técnicas tales como microscopía electrónica en el FESEM del Servicio de Microscopía Electrónica de Materiales de la Universidad de Zaragoza, de modo que muchos de los restos fósiles se encuentran recubiertos de oro o platino para que se comportaran como un material conductor y poder estudiarlo en microscopio electrónico. Esta técnica permite una visualización excelente de los dientes fósiles, sobre todo de aquellos más pequeños.

Para este trabajo de fin de máster las observaciones de la colección de material se han realizado principalmente con una lupa binocular Olympus SZX7 iluminada con una lámpara KL1500 LCD conectada al ordenador, con el programa de toma de imagen y de tratamiento Matrox Inspector 8.0. La lupa es un instrumento de gran ayuda debido al pequeño tamaño que pueden tener los dientes o para realizar observaciones en detalle.

Las mediciones realizadas a los dientes han sido posibles mediante la utilización de un calibre electrónico Mitutoyo Digimatic Series Nº 500, o mediante el programa Matrox Inspector para las medidas más pequeñas. Las mediciones necesarias obtenidas a partir de las imágenes de SEM realizadas en estudios anteriores del material se han realizado con el programa ImageJ.

Se han estudiado 118 dientes, de los cuales se han clasificado 63.

#### 4.1.3 Siglas.

Los dientes estudiados pueden poseer dos siglas diferentes, la más común es CAN<sub>i</sub> y el número de identificación. CAN hace referencia al yacimiento de La Cantalera. Otra posibilidad es que estén siglados como MPZ-año de descubrimiento/número de identificación; ocurre en los casos de dientes conservados en el Museo Paleontológico de Zaragoza. Varios de los dientes comparten tanto sigla CAN<sub>i</sub> como MPZ.

### 4.2 Nomenclatura, caracteres y criterios utilizados.

La nomenclatura utilizada para la descripción de los dientes de dinosaurio varía según los diferentes autores. La empleada en este trabajo corresponde a la propuesta por Smith y Dodson (2003), mientras que las mediciones realizadas se han efectuado en base a la propuesta de Smith *et al.* (2005).

Los dientes de los dinosaurios terópodos se caracterizan por tener mayoritariamente una morfología zifodonta (D'AMORE, 2009), es decir, son dientes de forma cónica, están comprimidos labiolingualmente y curvados con el ápice apuntando hacia la parte posterior. Además, poseen denticulaciones en la parte anterior y posterior del diente (dependiendo del grupo).

- La superficie del diente dirigida hacia el exterior y se encuentra en contacto con el labio se denomina labial.
- La superficie dirigida hacia el plano medial y se encuentra en contacto con la lengua se denomina lingual.
- La superficie más cercana a la sínfisis mandibular se denomina mesial.
- La superficie más cercana a la articulación mandibular se denomina distal.
- La parte superior de la corona se denomina ápice o zona apical.
- La parte inferior de la corona, en contacto con la raíz, se denomina base o zona basal.
- La superficie del diente que realiza la masticación se denomina superficie oclusal.

#### 4.2.1 Caracteres cualitativos.

Son caracteres descriptivos o que no pueden ser recogidos de forma numérica. Los principales utilizados en este trabajo son:

- Forma del diente (TORICES-HERNÁNDEZ, 2007).
- Posición de las carenas anterior y posterior (CURRIE *et al.*, 1990; TORICES-HERNÁNDEZ, 2007).
- Presencia o ausencia de denticulos en los márgenes mesial y distal (CURRIE *et al.*, 1990; TORICES-HERNÁNDEZ, 2007).
- Morfología de los denticulos (CURRIE *et al.*, 1990; TORICES-HERNÁNDEZ, 2007).
- Sección de la corona dental, morfología de las caras (planoconvexas, convexas...)
- Ornamentación de la corona.
- Posición de los denticulos.
- *Enamel wrinkles*, o crenulación del esmalte (BRUSATTE *et al.*, 2007). Son estructuras que se extienden por la corona perpendicularmente al eje apicobasal. Se han usado tradicionalmente como carácter clave para la identificación de carcharodontosaurios, sin embargo, Brusatte *et al.* (2007) dada la persistencia de este carácter en otros grupos de dinosaurios terópodos, recomiendan su abandono de manera general.
- Estado general del diente: Estado de conservación, si es una corona completa, posee aún algo de raíz, o se encuentra fragmentado. Si un diente no presenta raíz pero se observa que su parte basal carece de un borde irregular, típico de fractura, entonces el diente ha sido mudado (RUIZ-OMENACA Y CANUDO, 2003). Si por el contrario presenta aún restos de la raíz, el diente era funcional.
- Presencia de facetas de desgaste en el ápice: Las facetas de desgaste son marcas observables en el ápice de las coronas dentales. Un ápice desgastado presenta un cambio en la coloración y una apariencia pulida redondeada (D'AMORE, 2007). La presencia de facetas de desgaste son un criterio que indica que el diente ha sido funcional. Los dientes que aún no han sido funcionales, como los dientes germinales, poseen denticulos también en el ápice a consecuencia de la unión de las carenas mesial y distal en ese punto.

#### 4.2.2 Caracteres cuantitativos.

Se hace referencia a todas las medidas que se han tomado a los dientes con vista a la realización de un estudio estadístico posterior. Las mediciones y cálculos efectuados han sido en mm. (ver Apéndice A):

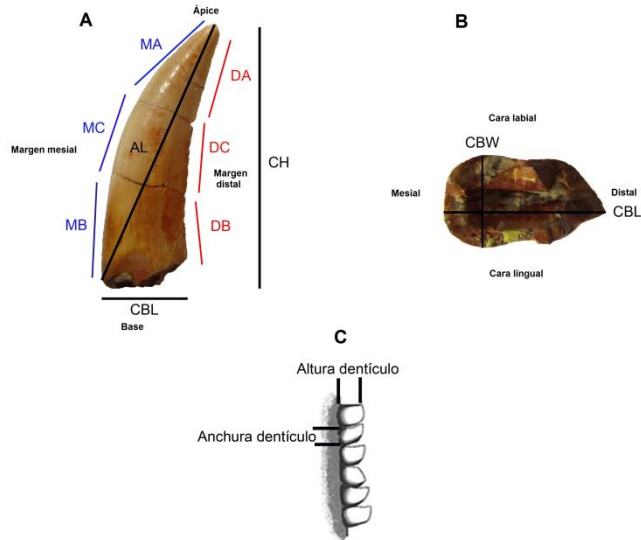


Figura 7: Mediciones efectuadas y nomenclatura. A) Vista lateral. B) Vista basal. C) Detalle medidas denticulos (Modificado de Casal *et al.*, 2009).

- Longitud mesiodistal de la base de la corona (Crown Base Length) o **CBL**.
- Longitud labiolingual de la base de la corona (Crown Base Width) o **CBW**.
- Relación CBW/CBL (Crown Base Ratio) o **CBR**.
- Altura de la corona dental (Crown Height) o **CH**.
- Longitud apical (Apical Length) o **AL**.
- Relación CH/CBL (Crown Height Ratio) o **CHR**.
- Número de denticulos mesiales (Mesial Serration Density), cuya sigla varía según la posición en la que se efectúa la medición, sea apical,

central o basal. **MA, MC, MB**.

- Densidad de denticulos distales (Distal Serration Density) o **DA, DC, DB**.
- Densidad media de denticulos mesiales (Average Mesial Serration Density) o **MAVG**.
- Densidad media de denticulos distales (Average Distal Serration Density) o **DAVG**.
- Índice de diferencia de tamaño de denticulos (Denticle Size Density Index), empleado por Rauhut y Werner (1995) o **DSDI**, expresado por Smith *et al.* (2005) como la relación MAVG/DAVG.

Todas las medidas de densidad de denticulos se expresan en denticulos por mm.

Además de estas medidas, cuando ha sido posible se ha medido la altura (perpendicular a la carena) y anchura de los denticulos (paralela a la carena), central o apical. En el apéndice se ha marcado con una letra "t" minúscula.

Es necesario tener en cuenta que en muchos de los casos, dado el estado del material, no es posible tomar todas las medidas. Sin embargo es posible intentar inferir el resultado de alguna de las mediciones. Hay que tomar las inferencias con cautela ya que pueden introducir ruido en los análisis estadísticos posteriores y dar resultados anómalos. Todas las estimaciones realizadas se han marcado en rojo en el Apéndice A.

#### 4.2.3 Criterios de orientación de los dientes.

Se ha empleado como criterio de orientación de los dientes que la cara lingual puede determinarse por presentar una geometría más plana que el lado labial, generalmente convexo. Esta característica puede observarse en Fanti y Therrien (2007; figs 7, 8 y 9). Es común que el lado lingual más aplanado venga acompañado de un ápice inclinado hacia este mismo lado.

### 4.3 Análisis morfométrico.

#### 4.3.1 Relative Warps.

Es una técnica desarrollada por Bookstein (1989, 1991) para el análisis de la variación morfométrica en una población, basada en datos de *landmarks* o puntos homólogos en todos los individuos estudiados (ROHLF, 1993).

El objetivo de un análisis de morfometría geométrica es establecer un espacio matemático donde se puedan comparar configuraciones de *landmarks* de tal forma que:

- Ordene la forma en función de su similitud.
- Trate las configuraciones de *landmarks* como una única entidad, más que como una acumulación de partes independientes.
- Respete las convenciones del espacio de Kendall.
- Permita modelizar la forma.
- Sea estable respecto a pequeños cambios en la muestra o forma de referencia.

El método de *Relative Warps* o deformación relativa consiste en ajustar una función de interpolación, la *thin plate spline* de Bookstein (1989) a las coordenadas x-y de los *landmarks* de cada espécimen de la muestra. La variación en los especímenes se expresa como la variación en los parámetros descritos en relación a una matriz, la *bending energy matrix*, basada en las coordenadas de los *landmarks* de una configuración de referencia (ROHLF, 1993). Este método satisface las condiciones enumeradas anteriormente.

La técnica de *thin plate spline* (TPS) crea modelos de forma descritos por configuraciones de *landmarks* como deformaciones unificadas. Es una herramienta gráfica que permite comparar formas de más de dos *landmarks*, visualizándolos como una malla de deformación.

El proceso de análisis de *Relative Warps* es el siguiente:

- Se crea una matriz donde se recogen las coordenadas x e y de los *landmarks* utilizados en cada espécimen de la muestra.
- El segundo paso es obtener un objeto de referencia. Esto puede hacerse bien determinando un espécimen arbitrariamente, bien realizando un consenso con la media de las coordenadas x-y para cada *landmark*, o bien realizando un método de superimposición de tipo Procrustes.

La superimposición de tipo Procrustes es un método que traslada, rota y modifica el tamaño de los objetos de estudio, ajustando la posición y escala. El objetivo es obtener una localización y

tamaño similar minimizando una medida de diferencia de la forma, la distancia Procrustes entre objetos (BOOKSTEIN, 1991).

- Al objeto de referencia o consenso establecido se le calcula la *bending energy matrix*, matriz inversa de la matriz que expresa el patrón espacial de proximidades de la configuración de *landmarks*.
- La *bending energy matrix* se descompone, de tal forma que los componentes principales de esta matriz corresponden a los *principal warps* o deformaciones principales.
- Se calcula una nueva matriz donde se representa la desviación de las coordenadas x-y de los especímenes respecto al objeto de referencia en las deformaciones principales.
- Se calculan a partir de esta matriz las *relative warps loadings* o cargas de deformaciones relativas (ROHLF, 1993).

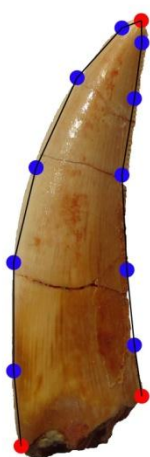


Figura 8: Puntos utilizados. En rojo, puntos homólogos o *landmarks*. En azul los *semilandmarks*.

Las *relative warps* pueden definirse como los componentes principales de un conjunto de transformaciones *thin plate spline*. Por lo tanto, es un método que produce variables o componentes los cuales son combinaciones lineales de las variables originales (ASCAÑO *et al.*, 2010).

Cada *relative warp* es representada como la deformación del espacio de la configuración de *landmarks* de referencia, empleando la técnica de *thin plate spline*, creando una rejilla o malla de deformación.

Las imágenes utilizadas han sido tomadas con la lupa Olympus SZX7, con SEM y con cámara digital Canon Ixus 220 HS. Se han estudiado 28 dientes correspondientes a 11 morfotipos, elegidos por el mejor estado de conservación de las coronas, evitando aquellos incompletos. También se ha intentado representar a los morfotipos diferenciados, descritos en el apartado 5, Paleontología sistemática. Con el objetivo de probar la eficacia del análisis se han introducido dos grupos de control, formados por dientes de cocodrilo y de pterosaurio. Asimismo se ha añadido un diente de clasificación conocida, cf. *Richardoestesia* sp., del Barremiense de Uña (RAUHUT, 2002).

Los dientes han de orientarse en la misma posición antes de realizar el análisis. La disposición elegida ha sido vista lateral, con el borde mesial hacia la izquierda, distal a la derecha y ápice hacia arriba. Una vez orientados hay que establecer los *landmarks* o puntos homólogos.

Los dientes de dinosaurio terópodo, por su forma simple, no presentan un gran número de puntos homólogos o fácilmente reproducibles en sus coronas. Los *landmarks* elegidos han sido 3: El punto mesial de la base, el ápice y el punto distal basal de la corona. Como tres puntos homólogos son insuficientes para recoger la forma de un diente, se han introducido 10 *semilandmarks*. Estos puntos son puntos no homólogos empleados para una mayor precisión en la morfometría. 5 *semilandmarks* se han distribuido en la carena mesial y 5 en la distal.

El análisis morfométrico se ha realizado con la suite de programas tps (ROHLF, 2010, 2012, 2013). En primer lugar, se crea un fichero formato .tps con el programa tpsUtil que contiene las imágenes a estudiar. Posteriormente se delimitan los 13 puntos en los dientes con el programa tpsDig. Una vez marcados los puntos se diferencia entre *landmarks* y *semilandmarks* con el

programa tpsUtil, generando un archivo .nts con la información de los *semilandmarks*. Por último se analiza la información con el software tpsRelw.

Los *semilandmarks*, al ser puntos localizados arbitrariamente en el diente, necesitan de una optimización, de forma que su localización a lo largo de las carenas afecte mínimamente en el análisis de la forma. Esta optimización es llevada a cabo al establecer un objeto o forma de consenso, por el método de *sliding landmarks*. La forma de consenso está basada en una superimposición de tipo Procrustes.

Finalmente se calculan los *relative warps*, mostrándose como los ejes x e y en una representación gráfica, donde el origen está ocupado por la forma de consenso y los diferentes especímenes expresados como una deformación de este objeto. El programa permite visualizar la malla de deformación en cada punto de la gráfica (Figura 9).

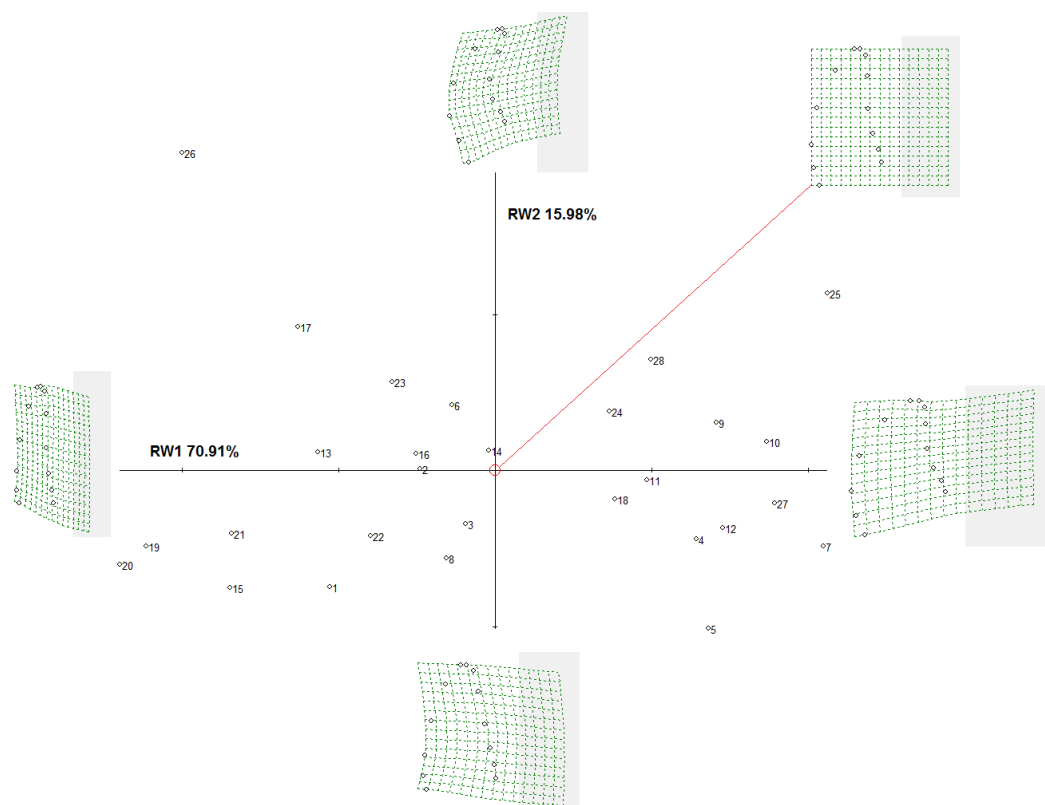


Figura 9: Gráfico obtenido con tpsRelw y mallas de deformación para los extremos de los *relative warps*. En el centro, malla del objeto de consenso.

## 4.4 Análisis estadístico.

### 4.4.1 Análisis bivariante.

Se ha realizado un estudio estadístico en la muestra para buscar organización en los datos a través de las mediciones efectuadas a los dientes, y en especial para verificar los morfotipos determinados en el apartado de Paleontología sistemática.

Se han realizado dispersiones x-y con diferentes variables como técnica exploratoria de la muestra. En esta etapa se han incluido mediciones procedentes de la base de datos de Smith *et al.*



(2005) para observar si los morfotipos determinados se situaban en el morfoespacio de especies ya determinadas con las que están emparentadas. Las especies tomadas han sido el carcharodontosáurido *Carcharodontosaurus saharicus*, los espinosáuridos *Baryonyx walkeri* y *Suchomimus tenerensis* y los dromeosáuridos *Saurornithoides mongolensis*, *Bambiraptor feinbergi*, *Deinonychus antirrhopus*, *Dromaeosaurus albertensis* y *Velociraptor mongolensis*.

Las variables elegidas para esta etapa han sido una dispersión x-y de las variables CBR y CHR. Estos parámetros son la relación entre anchura basal y longitud y altura respecto a longitud basal. Como son valores relativos, el factor tamaño de los dientes queda eliminado, recogiendo numéricamente la forma; valores de CBR iguales a 1 indican una sección circular, mientras que a mayor CHR el diente es más estrecho y alargado. Se han tomado datos de 42 dientes de todos los morfotipos asignados.

La segunda dispersión realizada está basada en un análisis empleado en Gascó *et al.* (2012). Se trata de una regresión lineal del logaritmo de los valores de CBW (anchura basal) y DAVG (densidad media de denticulos en la carena distal). Se han utilizado 35 dientes de 8 morfotipos diferentes.

El análisis se ha realizado con los programas PAST y SPSS.

#### 4.4.2 Análisis de Componentes Principales.

La técnica multivariante elegida ha sido el ACP o componentes principales. El objetivo de este análisis es reducir las dimensiones o número de variables originales, perdiendo la menor cantidad de información posible. El análisis define un nuevo conjunto de ejes o componentes que son función de las variables originales en la dirección de mayor varianza entre los objetos.

Se ha realizado un análisis con cuatro variables. Debido al estado del material estudiado, a mayor número de variables elegidas, menor es el número de dientes susceptibles de ser analizados. Para el estudio con cuatro variables se han escogido CBL, CBW, CH y DAVG, basándose en el trabajo de Larson y Currie (2013). MAVG se ha descartado debido a que no todos los dientes poseen denticulos en la carena mesial. Debido a la elección de una variable dependiente de la posesión de denticulos, aquellos morfotipos sin denticulos en la carena distal no han podido ser analizados. Se han estudiado 29 dientes de 9 morfotipos diferentes.

El análisis se ha realizado con PAST.

## 5. Paleontología sistemática.

Dinosauria OWEN, 1842

Saurischia SEELEY, 1888

Theropoda MARSH, 1881

Tetanurae GAUTHIER, 1986

## Spinosauroida STROMER, 1915

### Spinosauridae STROMER, 1915

Los dientes de Spinosauridae, a diferencia de otros dientes de dinosaurios terópodos, poseen una compresión labiolingual más ligera, lo que les dota de una sección elíptica más subcircular. Asimismo la corona suele estar menos curvada distalmente. Otros caracteres diagnósticos son la presencia de estriaciones longitudinales a lo largo del esmalte, la presencia en las carenas de denticulos de pequeño tamaño, formando una serración fina, y la rugosidad del esmalte (RUIZ-OMENACA *et al.*, 2005; GASCA *et al.*, 2008).

Baryonychinae SERENO, BECK, DUTHEIL, GADO, LARSSON, LYON, MARCOT, RAUHUT, SADLEIR, SIDOR, VARRICCHIO, WILSON y WILSON, 1998

Se han incluido en Baryonychinae a todos aquellos dientes de espinosáurido que presentan unas crestas bien marcadas con carenas mesiales y distales, con o sin denticulos. La sección de estos dientes es más subcircular que la de otros dinosaurios terópodos pero aun así menor que los dientes atribuidos al clado Spinosaurinae. También se han diferenciado de los espinosaurinos por tener, en vista latera, una mayor curvatura hacia el ápice (CANUDO *et al.*, 2008).

#### **Baryonychinae indet., morfotipo 1**

Material: CAN1 999, CAN1 958, CAN1 1616, CAN1 977, CAN1 959, CAN1 957, MPZ2001/207, MPZ2001/208.

**Descripción:** Los dientes se encuentran en un estado de conservación variable. Son dientes algo comprimidos labiolingualmente y con el ápice curvado distalmente. Los dientes poseen o bien un borde mesial convexo y distal recto o mesial convexo y distal cóncavo (recurvados según Torices-Hernández, 2007) describiendo tanto la concavidad como la convexidad una curva suave. En su forma general son estrechos y alargados. Varios de los dientes son de gran tamaño, localizándose asimismo el diente más grande de todo el material estudiado (MPZ2001/207). La sección de los dientes varía entre elíptica y subcircular. Las caras de los dientes son convexas.

Las carenas de todos los dientes se sitúan en el eje mesiodistal de las coronas, y ambas presentan denticulos. Ambas carenas se inician cerca de la base. Los denticulos oscilan alrededor de los 0.10-0.12 mm tanto en altura como en anchura, siendo en general más anchos que altos. No se observa una gran diferencia de tamaño entre la carena mesial o distal. Los denticulos se disponen perpendicularmente respecto a la carena y tienen forma de cincel, sin dejar mucho espacio entre denticulos vecinos. La densidad de denticulos también es variable a lo largo de las carenas pero no hay un patrón claro. El DSDI varía alrededor de 1 aunque estos valores pueden estar afectados por el grado de conservación de las coronas. La densidad de denticulos en la carena mesial se encuentra entre 6 dent./mm y 11 dent./mm; en la distal la variación va desde los 6-10.92 dent./mm.

Destaca la ornamentación a base de estriaciones longitudinales a lo largo de la corona, tanto en el lado labial como en el lingual. Las estriaciones pueden aparecer más marcadas como en CAN1 999 o menos, caso de CAN1 957. El número de estrías en la cara labial o lingual no es fijo, oscilan alrededor de 6-7 estrías en cada.

La presencia de facetas de desgaste junto a la inclinación del ápice hacia uno de los lados respecto al eje mesiodistal del diente permite intentar, en algunos casos, su posición dentro de la boca. CAN1 957 y MPZ2001/208 pueden ser dientes inferiores izquierdo y derecho respectivamente.

### **Discusión.**

Este morfotipo se caracteriza por la presencia de denticulos tanto en la carena mesial como en la distal. Se trata de un carácter utilizado para diferenciar barioniquinos diferentes en la Península Ibérica: Uno con denticulos en ambas carenas y otro con denticulos únicamente en la carena distal, ambos diferentes de *Baryonyx walkeri*, que carece de ornamentación de estrías en la cara lingual (CANUDO y RUIZ-OMEÑACA, 2003; RUIZ-OMEÑACA, 2006; GASCA *et al.*, 2008). En este trabajo se ha continuado con esta clasificación y se pone de manifiesto que además de en la Fm. El Castellar (GASCA *et al.*, 2008) la coexistencia de ambos morfotipos de barioniquinos indeterminados también se encuentra en la Fm. Blesa, de edad similar.

La ornamentación más o menos marcada no es un carácter ontogenético ya que no hay una relación entre el tamaño del diente y una ornamentación más conspicua (GÓMEZ-FERNÁNDEZ y CANUDO, *en prensa*).

### **Baryonychinae indet., morfotipo 2.**

Material: CAN1 953, CAN1 983, CAN1 1001, CAN1 984, CAN1 974/MPZ 97/468.

**Descripción:** Los dientes se encuentran peor conservados que el morfotipo 1. Los dientes se encuentran algo comprimidos labiolingualmente, con valores de CBR entre 0.69 y 0.77. El borde mesial es convexo y el distal algo cóncavo, formando una curva suave. En el caso de CAN1 1001 el borde distal es recto. Los dientes tienen una forma general estrecha y alargada. La sección varía entre elíptica y subcircular, siendo convexas la cara lingual y labial.

Los dientes poseen tanto carena mesial como carena distal situadas en el eje mesiodistal de las coronas. La carena mesial se caracteriza por presentar un borde continuo y afilado. Ambas carenas inician su desarrollo en la zona basal de las coronas, recorriendo la totalidad de ésta. Los denticulos de la carena distal son de pequeño tamaño, situándose su altura y anchura alrededor de los 0.1 mm. La altura y anchura de los denticulos varía, sin que domine una de las dos dimensiones. Los denticulos se disponen perpendiculares a la carena distal, y no presentan una variación importante de tamaño. Tienen forma de cincel y se sitúan dejando poco espacio entre denticulos vecinos. El diente de mayor tamaño presenta una densidad de denticulos más baja y el más pequeño la densidad más alta.

Aparecen crestas longitudinales en las coronas, sin que predomine uno de los lados. La estriación aparece bastante marcada a diferencia del morfotipo 1. El único caso donde las crestas aparecen muy poco marcadas es en la cara labial de CAN1 953, en fuerte contraste con la cara lingual. El número de estrías por cara parece oscilar alrededor de 6.

### **Discusión.**

Este morfotipo posee únicamente denticulos en la carena distal, presentando la carena mesial un borde continuo y afilado. Es posible argumentar que el estado de conservación no ayude a dar una distinción clara, al existir la posibilidad de que en la zona basal de las carenas mesiales no aparezcan denticulos y sí lo haga en zonas superiores, que en la mayoría de casos no se han conservado. Por esta razón en trabajos como los de Ruiz-Omeñaca *et al.*, (2005) o Gómez-Fernández y Canudo (*en prensa*) se ha optado por agrupar a todos los dientes en Baryonychinae indet. En este trabajo por el contrario se diferencian ambos morfotipos, dado que se ha constatado anteriormente la coexistencia de ambos tipos de barioniquinos en yacimientos de la

misma edad (GASCA *et al.*, 2008) y la presencia de una corona con la parte media y superior (CAN<sub>1</sub> 1001) y otra a la que le falta el ápice pero se conserva la parte media (CAN<sub>1</sub> 984) donde en la carena mesial no aparece denticulación.

CAN<sub>1</sub> 953 tiene cierto parecido superficial a los dientes de *Baryonyx walkeri* (CHARIG y MILNER, 1997), puesto que al igual que el barioniquino de la isla de Wight la cara lingual está ornamentada con 6 estrías (en *Baryonyx* varía de 6 a 8) y la cara labial puede parecer que no está ornamentada (caso de *Baryonyx*) por lo poco marcado de la estriación. Sin embargo CAN<sub>1</sub> 953 sí posee esta estriación labial y además, a diferencia de *Baryonyx*, que posee ambas carenas denticuladas, sólo la carena distal posee denticulos.

Spinosaurinae SERENO, BECK, DUTHEIL, GADO, LARSSON, LYON, MARCOT, RAUHUT,  
SADLEIR, SIDOR, VARRICCHIO, WILSON y WILSON, 1998

Spinosauridae está formado por dos clados hermanos (CANUDO *et al.*, 2008): Baryonychinae, aquellas formas más cercanas a *Baryonyx* que a *Spinosaurus*, y Spinosaurinae, formas más cercanas a *Spinosaurus* que a *Baryonyx*. Los dientes de ambos clados pueden diferenciarse, ya que *Spinosaurus* tiene dientes más cónicos, parecidos a los de los cocodrilos, que otros espinosáuridos, y sin ornamentación, la cual han perdido. La condición primitiva de los espinosáuridos sería la presencia de estrías longitudinales (SERENO *et al.*, 1998; CANUDO *et al.*, 2008). Los dientes de los espinosaurinos están menos curvados distalmente que los barioniquinos, asimismo, la ornamentación longitudinal está menos marcada o ausente (MARTILL y HUTT, 1996, CANUDO *et al.*, 2008). Aunque algunos espinosaurinos, como *Irritator*, rompen esta condición (SUES *et al.*, 2002).

#### **Spinosaurinae? indet.**

Material: CAN<sub>1</sub> 968, CAN<sub>1</sub> 986, CAN<sub>1</sub> 978, CAN<sub>1</sub> 973, CAN<sub>1</sub> 1633, CAN<sub>1</sub> 960, CAN<sub>1</sub> 990, CAN<sub>1</sub> 1257.

**Descripción:** Los dientes atribuidos a Spinosaurinae? indet. están ligeramente aplastados labiolingualmente y curvados distalmente y poseen un estado de conservación variable.

Poseen margen mesial convexo y distal cóncavo o prácticamente recto. Estos dientes presentan una curvatura del ápice hacia la parte distal muy suave. Coronas de tamaño medio-grande. La CHR presenta unos valores muy altos ya que la sección de las coronas disminuye muy lentamente a lo largo de toda la longitud del diente. La sección es subcircular, con caras labial y lingual muy convexas.

El carácter más destacado de estos dientes es que no poseen carenas en la corona salvo CAN<sub>1</sub> 990, que posee una pequeña carena distal, con un borde continuo y afilado, sin denticulación.

La ornamentación de este morfotipo presenta, en aquellos dientes que se ha conservado la parte superficial del esmalte, de una estriación longitudinal muy numerosa y poco marcada. El único de los dientes que posee estrías menos numerosas es CAN<sub>1</sub> 960 que presenta 8 en el lado izquierdo, el único conservado (lado izquierdo cuando el diente se orienta con la zona apical hacia arriba y la curvatura apical hacia posterior).

## **Discusión.**

Estos dientes han sido atribuidos a *Spinosaurinae?* indet. por la ausencia de carenas o denticúlos, a su sección circular y a la ligera curvatura distal, así como a la estriación poco marcada que poseen. Los valores de CBR y CHR son muy similares a los de los espinosáuridos anteriormente descritos, aunque estos valores son muy parecidos también a los de dos dientes atribuidos a crocodrilomorfos. Sin embargo los crocodrilomorfos pueden presentar carenas, aunque sin denticúlos, el valor de CBR se sitúa en 1 siendo la sección circular, y poseen una fuerte inclinación hacia el lado lingual. En los análisis estadísticos posteriores estos dientes de cocodrilo quedan separados de los dientes atribuidos a *Spinosaurinae?* indet., por lo que en este trabajo se descarta que sean de crocodrilomorfos. Sin embargo estos dientes se sitúan en el morfoespacio de otros espinosáuridos, por lo que se consideran dentro de este grupo. La similitud de tamaño entre los dientes atribuidos a *Spinosaurinae?* indet. y los dos morfotipos de *Baryonychinae* no parecen apoyar que correspondan a diferentes estadios ontogenéticos dentro del mismo taxón.

*Spinosaurus aegyptiacus* (STROMER, 1915) posee dientes lisos, sin ningún tipo de ornamentación, y carenas sin denticúlos. *Oxalaia quilombensis* carece de serración, asimismo, en las carenas. Otro espinosaurino, *Irritator challenger* (MARTILL *et al.*, 1996) posee carenas con denticúlos y estriación longitudinal. Los dientes de La Cantalera son diferentes a los taxones mencionados.

Allosauroida MARSH, 1878

Carcharodontosauria BENSON, BRUSATTE y CARRANO, 2010

Carcharodontosauridae STROMER, 1931

Carcharodontosauridae? indet.

Material: CAN<sub>1</sub> 985, MPZ97/466, CAN<sub>1</sub> 967, CAN<sub>1</sub> 963, CAN<sub>1</sub> 969.

**Descripción:** Dientes aplastados labiolingualmente y curvados distalmente. Son dientes de gran tamaño dentro de la colección y dos de ellos, CAN<sub>1</sub> 963 y MPZ97/466 se encuentran bien conservados.

Tanto los márgenes mesial como el distal están curvados. Las coronas completas son grandes, los otros restos corresponden a dientes de un tamaño parecido, aunque no ha podido estimarse. La CBR posee valores más bajos que los hallados en los espinosáuridos evidenciando la mayor compresión. La sección basal de estos dientes es elíptica, con una elipse más aguzada en el borde distal. Las caras labial y lingual son convexas, haciéndose paulatinamente más planoconvexas-planas en la parte basal. A base aparecen depresiones en las caras labial y lingual que dan a la sección dental aspecto de “ocho”.

Con carena mesial y distal, denticuladas. La carena mesial se dispone en el eje mesiodistal mientras que la distal se encuentra desplazada hacia lingual, de tal forma que éste muestra esta cara aplanada. La carena mesial comienza su desarrollo en la parte media de la corona mientras que la distal lo hace a lo largo de todo el borde. Los denticúlos tienen forma de cincel y se sitúan perpendiculares a las carenas. El tamaño más grande de denticúlos aparece en la carena distal de CAN<sub>1</sub> 963, tendiendo a ser más altos en la carena distal y más anchos en la mesial. Los denticúlos

de la carena mesial son más pequeños que los de la carena distal. Los dentículos más pequeños en una carena se sitúan cerca del ápice.

Los dentículos de CAN<sub>1</sub> 967 muestran una morfología bilobulada, como si fuera dos dentículos en uno solo.

La densidad de dentículos varía entre 4 dent./mm y 5 dent./mm en ambas carenas. Esta similitud hace que los valores de DSDI para estos tres dientes se sitúen en torno a 1.

En todos dientes se puede observar, con luz rasante, la crenulación del esmalte o *enamel wrinkles* (BRUSATTE *et al.*., 2007). Formando un bandeado que se extiende tanto en la cara lingual como en la cara labial de las coronas dentales. Se posicionan perpendiculares a las carenas, con una ligera curvatura en el bandeado, con la concavidad apuntando hacia el ápice.

### **Discusión.**

CAN<sub>1</sub> 963, CAN<sub>1</sub> 967 y MPZ97/466 han sido clasificados previamente como Carcharodontosauridae? indet. en Gómez-Fernández y Canudo (*en prensa*). En este trabajo se ha añadido a CAN<sub>1</sub> 969 y CAN<sub>1</sub> 985 por presentar características similares, tanto en tamaño como densidad de dentículos, presencia de *enamel wrinkles*, valor de CBR, y morfología y sección del diente.

Como se señala en Gómez-Fernández y Canudo (*en prensa*) CAN<sub>1</sub> 967 presenta dentículos bilobulados, un carácter que sólo se ha reconocido en un carcharodontosaurio de la Patagonia argentina, *Tyrannotitan chubutensis* (NOVAS *et al.*, 2005). Es posible que sea un carácter derivado compartido de Carcharodontosauridae.

Los *enamel wrinkles* son un carácter que aparece en algunos grupos de dinosaurios terópodos de manera convergente además de en los carcharodontosaurios, de forma que su presencia podría no ser diagnóstica. Sin embargo, la presencia de este carácter, junto a la ausencia de dentículos mesiales en la mitad basal de la corona y los dentículos bilobulados son una combinación de caracteres únicamente descrita en carcharodontosáuridos (GÓMEZ-FERNÁNDEZ y CANUDO, *en prensa*). Los otros dientes se han incluido también en Carcharodontosauridae debido a la gran semejanza que poseen con CAN<sub>1</sub> 967.

La presencia de *enamel wrinkles* y dentículos mesiales en la mitad apical de la corona puede encontrarse en otros tetanuros basales como alosáuridos y tiranosáuridos, por lo que no debe descartarse la posibilidad de que CAN<sub>1</sub> 963, MPZ97/466, CAN<sub>1</sub> 985 y CAN<sub>1</sub> 969 pertenezcan a otro grupo de terópodos.

No obstante, la presencia de un carcharodontosáurido en el yacimiento de La Cantalera es coherente con el registro del Cretácico Inferior de la Ibérica, ya que en el yacimiento del Barremiense superior de Las Hoyas se encontró el carcharodontosáurido *Concavenator corcovatus* (ORTEGA *et al.*., 2010). Los dientes de *Concavenator*, a diferencia de los dientes de La Cantalera, carecen de *enamel wrinkles* que se extiendan en toda la longitud de las caras labial y lingual, se sitúan en las zonas adyacentes a las carenas.

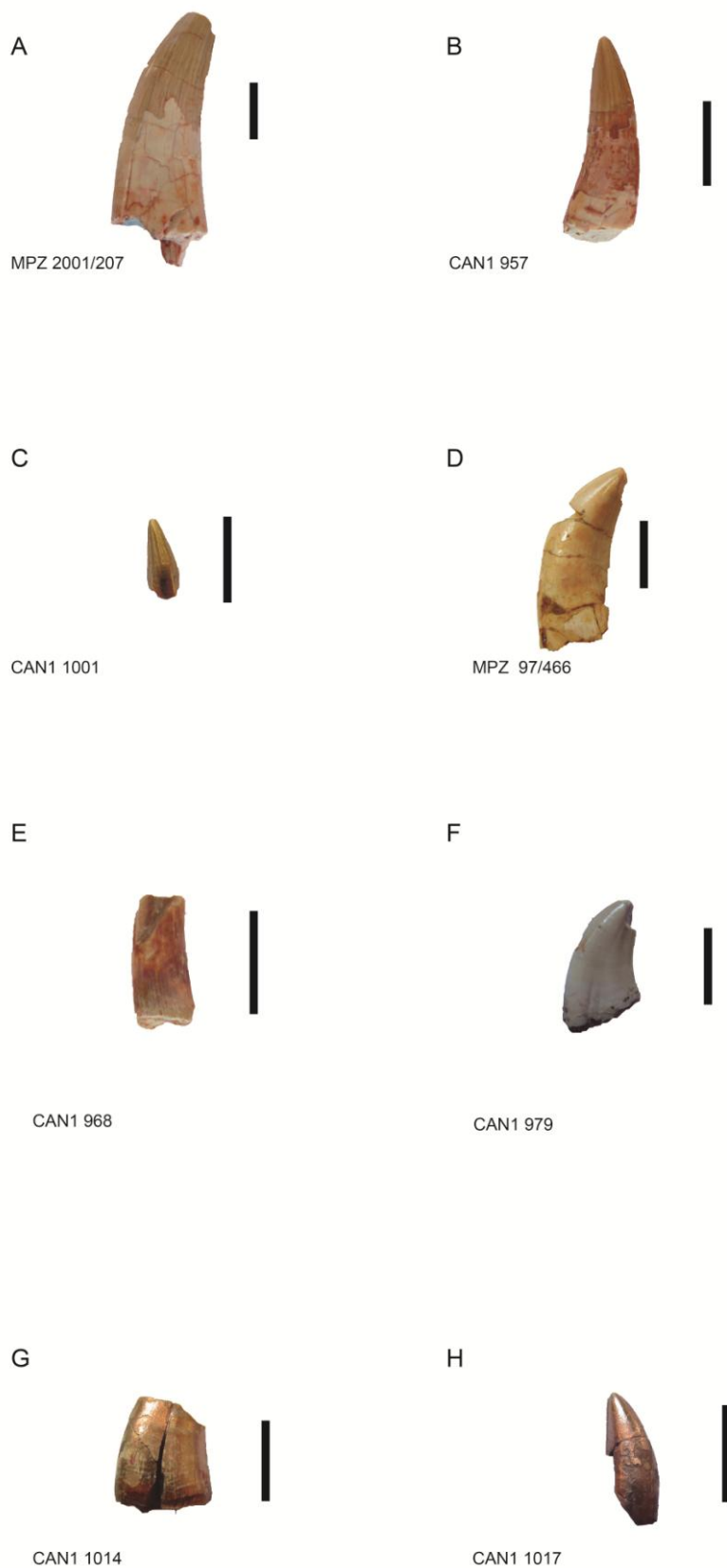


Figura 10: A, B) *Baryonychinae* indet.1; C) *Baryonychinae* indet. 2; D) *Carcharodontosauridae*? indet.; E) *Spinosaurinae*? indet.; F, G y H) *Dromeosaurinae* indet.1. Escala 1 cm. Vista lateral.



Coelurosauria HUENE, 1914

Tyrannoraptora SERENO, 1999

Maniraptoriformes HOLTZ, 1996

Maniraptoriformes *incertae sedis*

### **Maniraptora indet., morfotipo 1.**

Dientes: CAN<sub>1</sub> 1031, CAN<sub>1</sub> 1033.

**Descripción:** Se trata de dos fragmentos de coronas dentales a las cuales les falta el ápice. Los márgenes mesial y distal son convexos, con las caras labial y lingual aplanadas. Ambos dientes son de pequeño tamaño. Su morfología general es estrecha y alargada. La sección es subcircular u ovalada y cerca de la base se pueden observar depresiones tanto en la cara labial como la lingual, que le dan un aspecto de “ocho”. Las caras, por lo tanto, son convexas en la parte media-apical y pasan hacia base a ser cada vez más planas hasta tener cierta concavidad.

Ausencia de carena en el borde mesial, encontrándose únicamente una carena distal desplazada hacia el lado lingual en CAN<sub>1</sub> 1031. CAN<sub>1</sub> 1033 carece también de esta carena.

La carena de CAN<sub>1</sub> 1031 presenta un margen continuo y afilado salvo en la zona basal donde aparecen nueve denticulos, de pequeño tamaño, perpendiculares a la carena, con forma de cincel.

### **Discusión.**

Este morfotipo es reconocido también en Gómez-Fernández y Canudo (*en prensa*), atribuyéndose a un maniraptor indeterminado. Principalmente, la ausencia de carena mesial es un carácter que se puede reconocer en diversos grupos, como tiranosáuridos, espinosáuridos, paronicodóntidos o coelofisidos. La ausencia de ornamentación permite descartar a los paronicodóntidos o espinosáuridos. Los coelofisidos tienen una distribución más antigua, no coincidente con el yacimiento de La Cantalera. El pequeño tamaño de estos dientes indica que se trata de un terópodo de pequeño tamaño, como la mayoría de los Maniraptora. Por lo tanto, y a falta de más criterios que permitan discriminar en qué grupo se encuentra, se han clasificado como Maniraptora indet. 1.

### **Maniraptora indet., morfotipo 2.**

Material: CAN 1004.

**Descripción:** CAN<sub>1</sub> 1004 es un diente en el que se conserva la corona completa junto con algo de raíz, por lo que se trata de un diente funcional. Es un diente recurvado, con los márgenes mesial y distal convexos (más el mesial que el distal). Presenta una fuerte compresión labiolingual, y es de pequeño tamaño. La sección de la corona es ovalada en la base, y en los márgenes labial y lingual puede observarse un surco, dándole la sección de “ocho”. Sin embargo, el ápice muestra una sección prácticamente circular. Sección comprimida, no obstante sigue siendo alargado. La zona de unión entre la raíz y la corona presenta una constricción.

Este diente carece por completo de carenas y denticulos. El ápice muestra una faceta de desgaste.

### **Discusión.**

Este diente presenta una forma del diente más parecida a las que se han visto en dromeosáuridos y es de pequeño tamaño. No obstante destaca la morfología de la corona, que es bastante recta, y que la sección disminuye de tamaño rápidamente hacia el ápice. No hay apenas criterios para su clasificación, por su pequeño tamaño se atribuye su producción a un maniraptor indeterminado, diferente del morfotipo anterior.

### **Maniraptora indet., morfotipo 3.**

Material: CAN<sub>1</sub> 1042.

**Descripción:** Diente con parte de la corona fracturada en la que se conserva algo de raíz. El ápice presenta facetas de desgaste. Se trata de un diente funcional.

Los márgenes mesial y distal son convexos y parece que el ápice sobrepasa la zona basal distal de la corona. La sección del diente es ovalada a base, con el lado labial convexo y el lingual cóncavo. En el margen labial presenta dos depresiones, en las mitades mesial y distal, divididas por una zona más elevada. Es un diente de aspecto bajo y ancho.

El diente carece de carenas y denticulos.

Destaca la presencia de un reticulado cubriendo la superficie de la corona, más marcado en el lado lingual que en el labial. Esta ornamentación alcanza el contacto con la raíz. Los retículos tienen una forma irregular y no muestran una orientación preferente, siendo mayores en el lado lingual que en el lado labial.

### **Discusión.**

Este diente se diferencia claramente de los demás en la ausencia de carenas y denticulos y especialmente en el reticulado que cubre la corona, ausente en los demás dientes. Esta ornamentación es un carácter derivado. La forma general del diente recuerda a la de algunos troodontidos, grupo de terópodos que poseen características muy derivadas; pero dada la falta de criterios o de material con el que comparar, se atribuye su producción a un maniraptor desconocido debido a su pequeño tamaño.

aff. *Paronychodon* COPE, 1876

aff. *Paronychodon* sp.

### **Sinonimia**

2002 – cf. *Paronychodon* sp. Rauhut, 2002.

Material: CAN<sub>1</sub> 1035.

**Descripción:** Corona completa sin restos de raíz (diente mudado). De margen mesial y distal convexo, el ápice sobrepasa la zona distal de la base. Pequeño tamaño, con una altura de la corona de 2.18 mm. La sección es ovalada, con el lado lingual más plano y el labial convexo. CBR de 0.49 y

CHR con un valor cercano a 2, por lo que es un diente estrecho y alargado. Pequeño surco en el lado lingual.

Posee carenas sin denticulos. La carena mesial está desplazada hacia el lado lingual, la distal permanece en posiciones centrales. Presenta ornamentación, poseyendo una cresta que aparece en el lado lingual, en la zona media, extendiéndose hasta el ápice, en la mitad mesial de la corona.

### **Discusión.**

En este trabajo se continúa la hipótesis de que los “paronicodóntidos”, grupo de posición sistemática incierta, son maniraptoriformes (RUIZ-OMEÑACA, 2006; GÓMEZ-FERNÁNDEZ Y CANUDO, *en prensa*). Las características destacadas de este morfotipo son la ausencia de denticulos en las carenas y la presencia de una cresta longitudinal en el lado lingual, siendo similar al cf. *Paronychodon* sp. descrito por Rauhut (2002) en el Barremiense de Uña, en Cuenca.

aff. *Richardoestesia* CURRIE, RIGBY y SLOAN, 1990

aff. *Richardoestesia* sp.

**Sinonimia 2002 – cf. *Richardoestesia* sp. Rauhut, 2002.**

Material: CAN<sub>1</sub> 949, CAN<sub>1</sub> 1505.

**Descripción:** Coronas fragmentadas, CAN<sub>1</sub> 949 le falta la base y a CAN<sub>1</sub> 1505 el ápice. La falta de raíz de esta última indica que fue mudado. Son dientes con ambos márgenes rectos en el caso de CAN<sub>1</sub> 949 o ligeramente convexos en CAN<sub>1</sub> 1505. Se encuentran comprimidos labiolingualmente y los restos son de pequeño tamaño, inferiores a los 2 mm. Son estrechos y alargados. La sección es ovalada en la zona media y apical, pasando a sección en “ocho” a base.

CAN<sub>1</sub> 949 sólo posee carena en el margen distal, con denticulos muy pequeños o ausentes. CAN<sub>1</sub> 1505 presenta dos carenas serradas, con denticulos en forma de cincel perpendiculares a la carena, que se sitúan en el eje mesiodistal. Los denticulos son de pequeño tamaño, de alrededor de 0.1 mm de altura y anchura. El DSDI estimado para CAN<sub>1</sub> 1505 es 0.94, aunque probablemente afecte la falta de ápice en este diente, siendo el DSDI real mayor.

### **Discusión:**

Este morfotipo está caracterizado por tener una morfología general triangular, estrecha y recta. Pueden tener o no denticulos en las carenas. Pequeño tamaño, con algo de surco central. Estos dientes, especialmente CAN<sub>1</sub> 1505, son similares a cf. *Richardoestesia* sp. del Barremiense de Uña, descritos por Rauhut (2002). El DSDI de estos últimos es mayor, entre 1.08 y 1.5, aunque como se ha dicho, el bajo valor de los restos de La Cantalera se deba a la mala conservación de estos restos. CAN<sub>1</sub> 949, a pesar de no presentar carena mesial, se ha incluido en este morfotipo por presentar valores y un aspecto general parecidos a CAN<sub>1</sub> 1505.

Paraves SERENO, 1997

Eumaniraptora PADIAN, HUTCHINSON y HOLTZ, 1999

Deinonychosauria COLBERT y RUSELL, 1969

### **Velociraptorinae indet., morfotipo 1.**

Material: CAN<sub>1</sub> 1057, CAN<sub>1</sub> 1059.

**Descripción:** CAN<sub>1</sub> 1057 es una corona partida en dos longitudinalmente, de la que únicamente se ha conservado el lado izquierdo (orientación con el ápice apuntando hacia arriba y el borde mesial hacia adelante). CAN<sub>1</sub> 1059 es un fragmento de corona. Ambos poseen dentículos en el ápice, por lo tanto son germinales.

Los márgenes mesial y distal son convexos. En la carena distal el punto de inflexión queda cerca de la parte basal, haciendo que la zona apical tenga un margen distal de apariencia recta. Las coronas son de pequeño tamaño, hallándose comprimidas labiolingualmente. La sección es ovalada en el caso de CAN<sub>1</sub> 1057, con surcos en las caras labial y lingual, que le confieren aspecto de “ocho”; estos surcos aparecen marcados también en CAN<sub>1</sub> 1059, más tenues. La sección de esta corona es elíptica, con el margen labial convexo y el lingual planoconvexo. En cuanto a la morfología general, los dientes son bajos y anchos, con forma de “aleta de tiburón”. El ápice supera la zona más distal de la base de la corona.

Poseen carena mesial y distal. La carena mesial comienza en la parte media-apical de la corona mientras que la carena distal se extiende a lo largo del margen. La carena mesial se sitúa desplazada hacia el lado lingual de la corona, más plano; la carena distal se sitúa en posiciones centrales.

Los dentículos son grandes. Los de la carena mesial son mucho más pequeños que los de la carena distal. Tienen forma de cincel, y son en general tan altos como anchos, aumentando de tamaño desde el ápice. El espacio interdenticular es de al menos la mitad que la anchura de los dentículos adjuntos. Los dentículos no se orientan perpendiculares a la carena sino orientados ligeramente hacia el ápice, esto es más evidente en la carena distal.

La densidad de dentículos es mayor en la carena mesial que en la distal, debido al menor tamaño de sus dentículos. Su DSDI es muy elevado, alcanzando valores de 1.92 en el primer caso y de 2 en el segundo.

### **Discusión.**

Este morfotipo se caracteriza, principalmente, por los dentículos orientados hacia el ápice y por el elevado valor de DSDI que presentan los dientes.

La inclinación lingual de la carena mesial es un carácter que aparece típicamente en los dromeosáuridos, que pueden dividirse en dos clados: Dromeosaurinae y Velociraptorinae.

Los dentículos orientados hacia el ápice son un carácter típico de Velociraptorinae (TORICES-HERNÁNDEZ, 2007). Ejemplo de dinosaurio con dentículos orientados hacia el ápice es *Saurornitholestes langstoni* (SUES, 1978).

Por otra parte, valores de DSDI superiores a 1.2 han sido considerados tradicionalmente propios de Velociraptorinae y se ha utilizado como criterio de clasificación (véase Rauhut, 2002 o Sweetman, 2004).

Por estas razones, se consideran en este trabajo a estos dientes como pertenecientes a un velociraptorino indeterminado.

### **Velociraptorinae indet., morfotipo 2.**

Material: CAN<sub>1</sub> 1056, CAN<sub>1</sub> 1613, CAN<sub>1</sub> 1053, CAN<sub>1</sub> 1612, CAN<sub>1</sub> 1032, CAN<sub>1</sub> 1029.

Descripción: Los dientes de este morfotipo presentan una conservación variable. CAN<sub>1</sub> 1612, CAN<sub>1</sub> 1032 y CAN<sub>1</sub> 1029 son coronas completas con denticulos en el ápice, por lo que son dientes germinales. CAN<sub>1</sub> 1056 es un diente mudado como evidencia la ausencia de raíz y la faceta de desgaste apical.

Son dientes comprimidos labiolingualmente y curvados mesiodistalmente. Hay dientes en los que el ápice supera la parte más distal de la base, en otros quedan en una posición muy similar. Tanto el margen mesial como el distal son convexos, con la curva del margen distal más suave. Su forma es de “aleta de tiburón”. Son de pequeño tamaño salvo CAN<sub>1</sub> 1613, que es más alto. No son muy alargados. Dientes bastante aplastados labiolingualmente. La sección es ovalada, con surcos en las caras labial y lingual, más patentes en la zona basal.

Poseen carena mesial y distal. La mesial sólo se desarrolla en la zona apical; la distal recorre todo el margen hasta la base. La carena mesial se mantiene en el eje mesiodistal de la base de la corona, mientras que la distal, salvo en el caso de CAN<sub>1</sub> 1612, se encuentra desplazada hacia el lado lingual (CAN<sub>1</sub> 1612 la tiene desplazada hacia el lado labial). Los denticulos de las carenas tienen forma de cincel y se encuentran separados unos de otros ligeramente. Se encuentran situados perpendicularmente respecto a las carenas. En cuanto al tamaño, son mayores los de la carena distal. Los de la carena distal suelen ser más altos que anchos, sobre todo en la zona medial-basal, los denticulos de la carena mesial, por otro lado, suelen ser más anchos que altos. Los denticulos, dentro de una carena, son de menor tamaño en el ápice. La densidad de denticulos, como ocurría en el morfotipo anterior, es notablemente mayor en la carena mesial que en la distal. Se observa que a mayor tamaño del diente, mayor tamaño de denticulos y menor la densidad. Los valores de DSDI ignoran el factor tamaño y se sitúan entre 1.42 y 1.88, valores elevados.

No se observa ornamentación salvo en CAN<sub>1</sub> 1612 en el que se observan claramente *enamel wrinkles*. La crenulación del esmalte forma un bandeado entre los márgenes mesial y distal curvado con la concavidad apuntando hacia el ápice.

### **Discusión.**

Los dientes tienen el aspecto típico de los dientes de dromeosáurido. Este morfotipo se caracteriza por el alto valor de DSDI, superior al 1.2 que en la literatura se ha empleado como criterio de clasificación de Velociraptorinae. No todos los grupos dentro de este clado poseen, como el morfotipo anterior, denticulos orientados hacia el ápice, por lo que la clasificación de estos dientes en este grupo parece adecuada.

Los dos dientes que más destacan dentro del morfotipo son CAN<sub>1</sub> 1612 y CAN<sub>1</sub> 1613. El primero es mucho más alargado y posee denticulos más pequeños que el resto. Además destaca la presencia de *enamel wrinkles*, que no se han observado en el resto. La crenulación del esmalte se ha considerado un carácter presente únicamente en terópodos tetanuros como espinosáuridos, alosáuridos, carcharodontosáuridos y tiranosáuridos, habiéndose perdido en coelurosaurios derivados (BRUSATTE *et al.*, 2007). No obstante la presencia de esta crenulación en un

velociraptorino cambia esta situación. CANi 1612, CANi 1029 y CANi 1032 fueron clasificados por Gómez-Fernández y Canudo (*en prensa*) como Velociraptorinae indet.

CANi 1613, por su parte, es un fragmento de corona con un tamaño que destaca sobre los demás dientes del morfotipo, más pequeños y probablemente de un velociraptorino de pequeño tamaño. El DSDI, densidad de dentículos o morfología general es diferente de la de los carcharodontosáuridos o dromeosaurinos, por lo que se ha incluido aquí.

#### Dromaeosaurinae MATTHEW y BROWN, 1922

##### **Dromaeosaurinae indet., morfotipo 1.**

Material: CANi 1635, CANi 1040, CANi 1009, CANi 979, CANi 1015/MPZ 2003/233, CANi 1041, CANi 1014/MPZ 2003/231, CANi 1016/MPZ 2003/234, CANi 1017/MPZ 2003/232.

**Descripción:** Se trata de dientes curvados hacia la parte distal y aplastados labiolingualmente. CANi 1635, CANi 979, CANi 1014, CANi 1015 y CANi 1016 parecen haber sido mudados. CANi 1040 y CANi 1017 tienen faceta de desgaste en el ápice.

Se pueden discriminar dos morfologías: Una más aplastada y baja y otra más alargada y ancha. La primera posee márgenes convexos, con el ápice quedando prácticamente alineado con la parte distal de la base, y mayor compresión labiolingual (sección biconvexa en el ápice y de “ocho” a base). En la base la cara labial muestra una traza convexa, mientras que la lingual se vuelve cóncava. La segunda morfología (CANi 1016 y CANi 1017) tiene el margen distal recto, la sección es biconvexa subcircular, sin presentar surcos, y son más alargados. Son dientes de gran tamaño, superiores a los 10 mm y en varios casos a los 20 mm.

Los dientes de la primera morfología carecen de carena mesial salvo CANi 1635, CANi 979 y CANi 1040. Existe la posibilidad de que el resto de dientes de esta morfología no hayan conservado la carena al estar incompletos, faltando el ápice y la zona media, que es donde aparece en los otros dientes. La segunda morfología muestra no parece tener carena mesial, pues en CANi 1017 se encuentra el ápice y no se observa. La carena distal en la primera morfología se sitúa desplazada hacia el lado lingual, de forma que este es más plano; en la segunda morfología la carena discurre en el eje mesiodistal de la corona.

Los dentículos se sitúan perpendiculares a la carena. Tienen forma de cincel, presentan un ligero espaciado y son más pequeños en la carena mesial. De nuevo en la carena mesial parecen ser más anchos que altos, mientras que en la distal ocurre al contrario. El tamaño de dentículos en las carenas es menor en el ápice.

La densidad de dentículos distales oscila entre 2.79 dent./mm y 5.50 dent./mm; en los casos que hay dentículos mesiales, la densidad de éstos vuelve a ser mayor (entre 3.8 a 6 dent./mm), de forma que el DSDI de CANi 1635, CANi 979 y CANi 1040 está entre 1.14 y 1.37.

Todos estos dientes poseen *enamel wrinkles*, formando un bandeado curvo con la concavidad apuntando hacia el ápice.

##### **Discusión.**

Este morfotipo está caracterizado por su el gran tamaño de los dientes, DSDI bajo (excepción de CAN<sub>1</sub> 1040), denticulos perpendiculares y *enamel wrinkles*.

La ausencia de denticulos mesiales o denticulos mesiales de menor tamaño que los denticulos distales se ha citado como un rasgo propio de los dromeosáuridos. Dado que no poseen caracteres propios de los velociraptorinos (los cuales tienen DSDI más alto, pueden tener los denticulos inclinados hacia el ápice, el ápice suele sobrepasar la parte distal de la base) se han incluido dentro de Dromeosaurinae. Es un morfotipo de mayor tamaño que el resto de maniraptores del yacimiento. El valor de DSDI de CAN<sub>1</sub> 1040 es superior a 1.2, menor a la media de los velociraptorinos, se ha preferido mantener en este morfotipo. Destaca asimismo la presencia de *enamel wrinkles*, los cuales no han sido descritos en terópodos de este clado.

Es posible explicar la existencia de dos morfologías dentro del morfotipo como posible heterodoncia; la forma de los dientes puede variar ligeramente según ocupaban posiciones laterales o más anteriores. De esta forma, los dientes con sección más circular se localizan en la parte anterior de la mandíbula, mientras que aquellos que poseen sección aplastada se sitúan en los laterales.

CAN<sub>1</sub> 1014, CAN<sub>1</sub> 1015, CAN<sub>1</sub> 1016 y CAN<sub>1</sub> 1017 fueron estudiados por Ruiz-Omeñaca y Canudo (2003), atribuyéndolos a *Prodeinodon* sp. En este trabajo no se ha mantenido la clasificación propuesta, dado que el principal criterio considerado fue la ausencia de denticulos mesiales. No obstante, se han localizado tres coronas con denticulos mesiales (CAN<sub>1</sub> 1635, CAN<sub>1</sub> 979 y CAN<sub>1</sub> 1040). CAN<sub>1</sub> 1635 es muy similar en su aspecto a CAN<sub>1</sub> 1014, ambos son la zona basal de una corona, con la diferencia que en CAN 1635 sí se llega a la zona de inicio de la carena mesial, mientras que CAN<sub>1</sub> 1014 está más incompleta, y por lo tanto, no se ha conservado.

No obstante hay dientes en los cuales la ausencia de denticulos mesiales es inequívoca, de forma que en este trabajo se propone la existencia de dos morfologías algo diferenciadas explicadas por heterodoncia, dentro de un mismo morfotipo de dromeosaurino de gran tamaño.

#### **Dromeosaurinae indet., morfotipo 2.**

Material: CAN<sub>1</sub> 1018, CAN<sub>1</sub> 1060, CAN<sub>1</sub> 1019, CAN<sub>1</sub> 1043, CAN<sub>1</sub> 1054, CAN<sub>1</sub> 1058, CAN<sub>1</sub> 1055.

**Descripción:** CAN<sub>1</sub> 1019 es un diente mudado. CAN<sub>1</sub> 1058 y CAN<sub>1</sub> 1060 son dientes germinales, con denticulos en el ápice. El resto no se puede determinar.

Comprimidos labiolingualmente y curvados hacia posterior, tienen el margen mesial convexo y el distal puede presentarse recto o ligeramente curvado, de modo que el ápice no llega a sobrepasar o lo hace muy levemente la parte distal de la base. Son dientes de pequeño tamaño, inferiores a los 10 mm de altura. La sección es elíptica en la parte apical y media, pasando a ser ovalada “en ocho” en la región basal por el desarrollo de pequeñas depresiones en las caras labial y lingual. Son dientes aplastados y bajos.

Poseen carena mesial y distal. La mesial tiene un desarrollo menor y aparece únicamente en la zona apical salvo en CAN<sub>1</sub> 1055 que también discurre por la zona media. La carena distal se extiende a lo largo del margen. La carena mesial posee denticulos salvo CAN<sub>1</sub> 1058 y CAN<sub>1</sub> 1043.

La carena mesial se encuentra desplazada hacia el lado lingual en CAN<sub>1</sub> 1043, CAN<sub>1</sub> 1058 y CAN<sub>1</sub> 1060 mientras que en el resto ocupa el eje mesiodistal del diente o no se ha podido determinar. La



distal está desplazada a lingual en CAN1 1055 situándose en los demás dientes en posiciones centrales. Los denticulos de las carenas se encuentran perpendiculares, tienen forma de cincel y su tamaño es variable, siendo los más pequeños los de la carena mesial y mayores los distales. Son más anchos que largos, salvo en el caso de CAN1 1055, con los denticulos distales de mayor tamaño. El DSDI, en los casos calculados, es inferior a 1.2. La densidad de denticulos mesiales se sitúa entre 6-11 dent./mm y la de distales entre 5.25-10 dent./mm. De nuevo la densidad menor se sitúa en el diente más grande.

Se han observado *enamel wrinkles* en CAN1 1054 y CAN1 1058.

### **Discusión.**

Estos dientes tienen la forma típica de los dientes de dromeosáurido. Asimismo, los dromeosáuridos poseen denticulos más pequeños en la carena mesial o ausencia de éstos (TORICES-HERNÁNDEZ, 2007). El valor de DSDI, inferior a 1.2, ha permitido considerarlos dentro del clado Dromeosaurinae. Se diferencian del morfotipo 1 en su tamaño inferior, por lo que fueron producidos por un maniraptor de menor tamaño.

Destaca la presencia de *enamel wrinkles* en algunos de los ejemplares, carácter considerado tradicionalmente como ausente en los maniraptores. Sin embargo destaca su presencia en dientes de velociraptorinos y dromeosaurinos de La Cantalera.

CAN1 1043 está descrito en Gómez-Fernández y Canudo (*en prensa*). Se afirma que posee denticulos en forma de media luna. No obstante en el presente trabajo se considera que a pesar de la apariencia de media luna que muestra en la cara lingual, en la labial se observa la forma de cincel.

## **Avialae GAUTHIER, 1986**

### **Avialae? indet.**

Material: CAN1 1050, CAN1 1023, CAN1 1022, CAN1 1025, CAN1 1038, CAN1 1039.

**Descripción:** Dientes bien preservados, todos ellos mudados. Se trata de coronas con los márgenes convexos y el ápice fuertemente orientado hacia posterior, superando la zona basal distal. De pequeño tamaño, con una altura situada alrededor del milímetro, siendo los dientes más pequeños de la colección. Sección subcircular, poco comprimidos labiolingualmente (CBR en CAN1 1050 de 0.81). Carecen de carenas y denticulos. Dientes de aspecto bajo, ancho y recurvado, con CHR oscilando sobre 1.3 en la mayoría de los casos. El ángulo de inclinación del ápice está situado entre los 33° y los 51°.

Algunos de estos dientes poseen estrías longitudinales de pequeño tamaño e irregulares en las superficies labial o lingual, concentradas en la región medial-apical.

## Discusión.

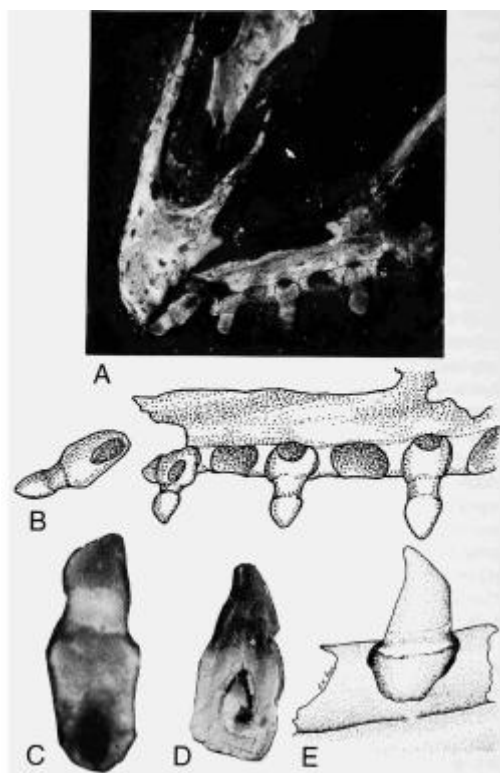


Figura 11: A, B, C, E) Dientes de *Archaeopteryx*. D) Diente de *Parahesperornis*. Extraído de Martin y Stewart, 1996

Este morfotipo se caracteriza por su forma baja y ancha con el ápice orientado a posterior, su escasa compresión y la ausencia de denticulos y carenas. La toma de datos en algunos casos no ha podido realizarse directamente y se ha tomado de imágenes de SEM, con lo que la información está incompleta.

Dientes poco comprimidos son típicos de espinosáuridos, crocodrilomorfos, algunos terópodos estrechamente emparentados con las aves y aves. (ELZANOWSKI y WELLNHOFER, 1993). Estos dientes no se asemejan a los de los espinosáuridos al carecer de su tipo de estriación. Tampoco se parecen a los de los crocodrilomorfos, siendo más similares a terópodos del tipo *Paronychodon*. La forma cónica de estos dientes es más parecida a la de aves como *Archaeopteryx*, *Hesperornis* o *Parahesperornis*, como se puede observar en Martin y Stewart (1996) (Figura 11). A diferencia de éstos, los dientes de La Cantalera tienen una mayor inclinación apical hacia posterior.

El tamaño de los dientes es congruente con la pertenencia a un ave o a un terópodo no aviano pero cercanamente emparentado, pues los valores de CBL son muy parecidos a la FABL de los dientes del troodontido *Archaeornithoides* (ELZANOWSKI y WELLNHOFER, 1993). La escasa altura de la corona indica que fueron producidos por organismos de pequeño tamaño.

La presencia de aves en La Cantalera es también coherente. En el yacimiento de Las Hoyas han aparecido aves, aunque por desgracia no se ha conservado el cráneo y no es posible comparar las piezas dentales. Por lo tanto este morfotipo, aunque está bien diferenciado del resto, ha de tomarse con cautela.

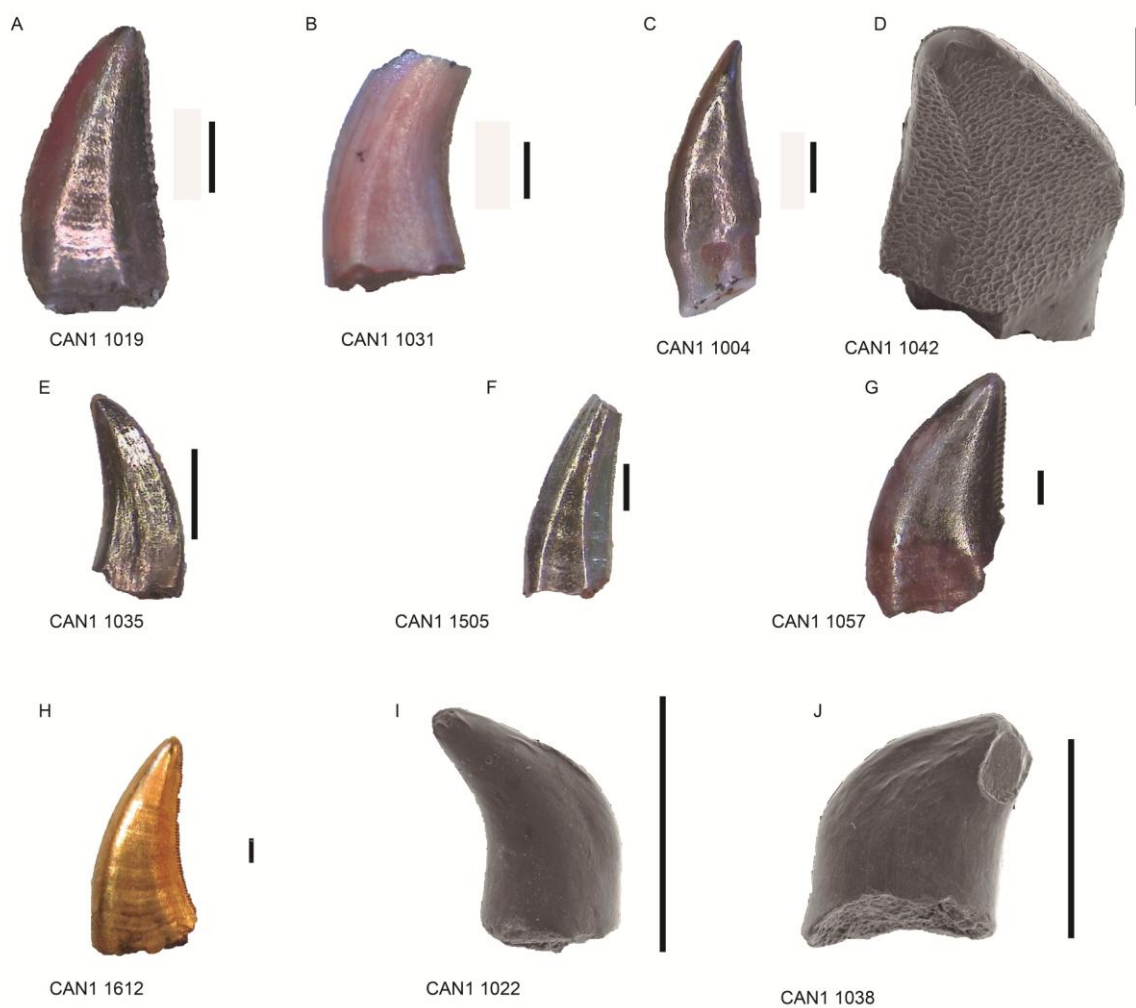


Figura 12: A) Dromeosaurinae indet. 2; B) Maniraptora indet. 1; C) Maniraptora indet. 2; D) Maniraptora indet.3; E) aff. *Paronychodon* sp.; F) aff. *Richardoestesia* sp.; G) Velociraptorinae indet. 1; H) Velociraptorinae indet. 2; I, J) Avialae? indet. Escala 1 mm. Vista lateral.

## 6. Resultados.

### 6.1 Resultados del análisis morfométrico.

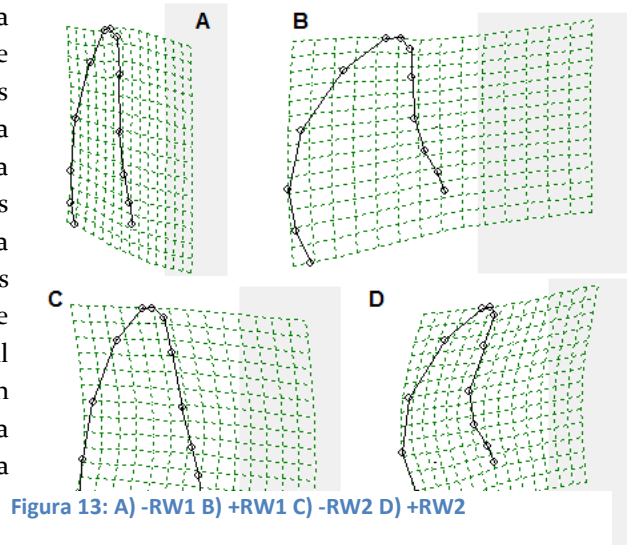
La figura 14 muestra la gráfica obtenida tras realizar el análisis con el programa tpsRelw y trasladar los resultados obtenidos al programa PAST. Los ejes del gráfico corresponden a los dos primeras *relative warps*, que explican la mayor parte de la varianza (Tabla 1).

**Tabla 1: Valores de los primeros *relative warps*.**

RW	Eigenvalue	% Varianza
1	0.0192676	70.908
2	0.00434163	15.978
3	0.00158703	5.8406
4	0.0088132	3.2434

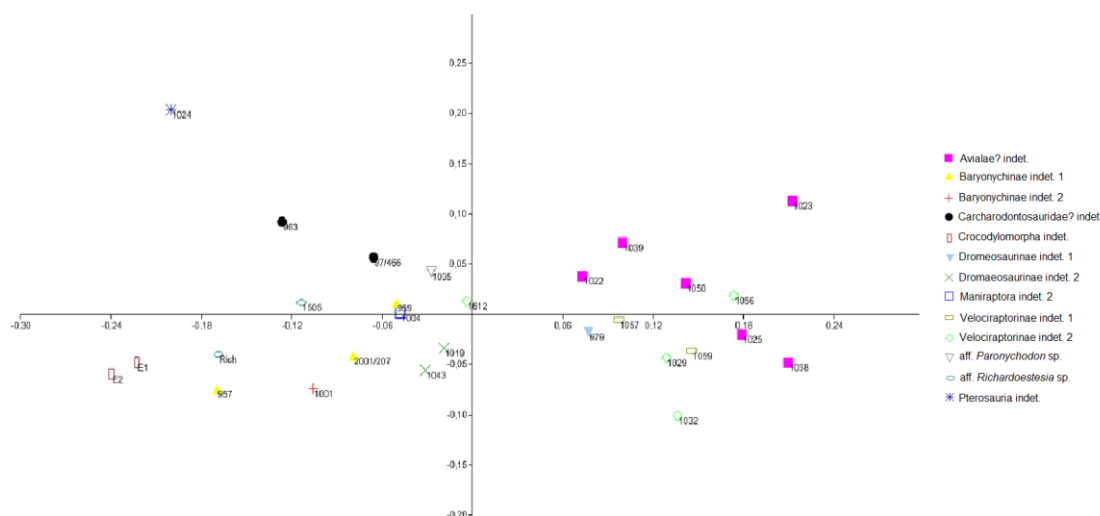
RW 1 se sitúa en el eje de abscisas y explica la alteración de la forma mediante la variación de la anchura de las coronas, principalmente por la deformación de la carena mesial, manteniéndose estable la distal. Los valores negativos de RW1 corresponden a morfotipos estrechos y alargados, con escasa convexidad de las carenas; los valores positivos generan dientes de aspecto más ancho y en forma de “aleta de tiburón”.

RW2 se sitúa en el eje de ordenadas, y la variación a lo largo del eje muestra la deformación de las carenas (especialmente la distal) y variación en la anchura. Los valores negativos de RW2 muestran una morfología con la carena distal recta y la mesial algo convexa. Los valores positivos muestran una ligera disminución de la anchura y una mayor curvatura de las carenas mesial y distal, con el ápice sobrepasando ampliamente la zona distal de la base (Figura 13). Únicamente se han empleado estos dos *relative warps* debido a que el resto de ejes apenas explican la varianza.



La gráfica muestra dos agrupaciones de puntos principales, diferenciadas por el valor de RW1 positivo o negativo. En los valores positivos se sitúan la mayoría de maniraptores, mientras que en los negativos se localizan los dientes de terópodos de mayor tamaño, carcharodontosáuridos y espinosáuridos. La excepción en este lado son Dromaeosaurinae indet. 2, Maniraptora indet. 2, aff. *Paronychodon* sp., un Velociraptorinae indet.2 y aff. *Richardoestesia* sp. Este último se justifica por su forma, mucho más estrecha y alargada que la del resto de maniraptores. El resto, aunque esté en la parte negativa, es cierto que

se sitúan más cerca del origen que los dientes de terópodos mayores.



**Figura 14: Distribución de morfotipos según el análisis morfométrico.**

Los espinosáuridos se agrupan principalmente en el tercer cuadrante de la gráfica, ya que sus dientes son alargados y más rectos que los de otros terópodos. Cerca de ellos, pero separados, quedan los dientes de cocodrilomorfos, que poseen una morfología parecida.

Los carcharodontosáuridos se sitúan en el segundo cuadrante, diferenciándose claramente. En ese mismo cuadrante, muy alejado, aparece el diente de pterosaurio, sin que haya opción a confundirlo como terópodo.

Dromaeosaurinos y velociraptorinos están algo dispersos pero siempre se sitúan en valores de RWz inferiores a 0.05, como el resto de maniraptores. En el primer cuadrante, sólo los dientes atribuidos a Avialae? indet. superan este valor, por su forma ancha y con una pronunciada curvatura apical hacia posterior

## 6.2 Resultados del análisis bivalente.

La figura 15 muestra el resultado de la dispersión x-y de los parámetros CBR y CHR, mostrando tanto 14 morfotipos diferenciados como las especies tomadas de la base de datos de Smith *et al.* (2005). Este análisis es especialmente significativo ya que en él se han podido incluir a todos los morfotipos.

Lo primero que se observa en el gráfico es la separación en dos grandes grupos de puntos: El primero en la zona superior derecha, correspondiente a los terópodos de mayor tamaño, y el segundo en la parte inferior izquierda, que agrupa a los terópodos pequeños (maniraptores). Es interesante destacar que los terópodos grandes son tetanuros basales (espinosáuridos, carcharodontosáuridos), con caracteres plesiomórficos, mientras que los pequeños poseen caracteres más derivados.

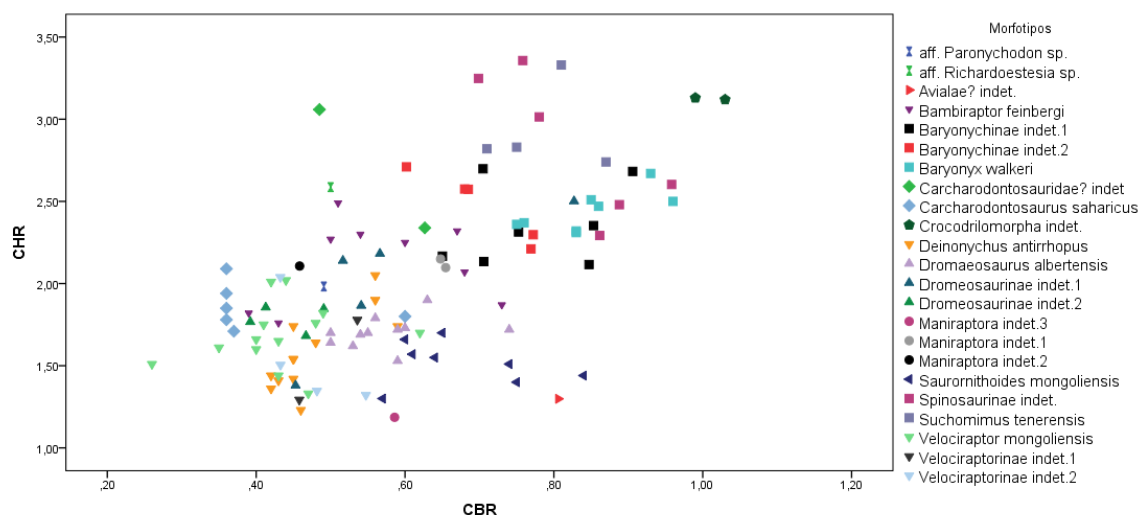


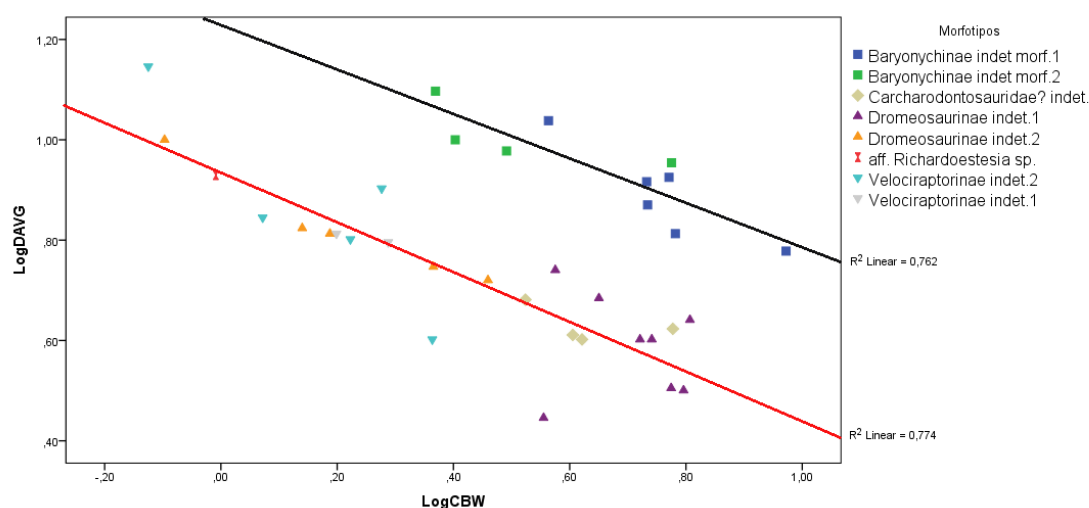
Figura 15: CHR frente a CBR. Taxón Spinosauroida representado como cuadrado, Carcharodontosauria con diamantes, Dromaeosaurinae con triángulos, Velociraptorinae con triángulos invertidos, Maniraptora indet. como círculos, aff. *Paronychodon* sp. y *Richardoestesia* sp. con reloj de arena, Troodontidae como triángulos hacia la izquierda y Avialae? indet. con triángulo hacia la derecha, Crocodrilomorpha indet. como hexágonos.

Los morfotipos de espinosáuridos de La Cantalera se agrupan en el mismo morfoespacio que *Suchomimus* y *Baryonyx*, permaneciendo separados de *Crocodrilomorpha* indet. Morfotipos de dromaeosaurinos y velociraptorinos también se sitúan en una situación coherente con las especies de estos grupos de la base de datos, tales como *Velociraptor*, *Deinonychus*, *Dromaeosaurus* o *Bambiraptor*, en la parte inferior de la gráfica. aff. *Richardoestesia* y *Paronychodon* se sitúan también en este morfoespacio ocupado por *Maniraptora*.

*Carcharodontosauridae?* indet. no se sitúa junto a *Carcharodontosaurus saharicus*. De hecho, los valores de esta especie aparecen muy agrupados y bien diferenciados. Esto no indica que los dientes de La Cantalera no tengan que pertenecer a *Carcharodontosauridae*, un grupo amplio de tetanuros basales, sino que significa que el taxón turolense es diferente al de la especie de la base de datos.

Curiosamente, los terópodos más derivados se localizan en la inferior y media del gráfico: El troodontido *Saurornithoides*, *Maniraptora* indet. 3 y *Avialae?* indet. Estos grupos tienen en común morfologías dentales con caracteres derivados, hecho que parece reforzado con su proximidad en el análisis.

El segundo análisis (Figura 16) muestra la distribución de dientes según el logaritmo de CBW y DAVG.



**Figura 16: LogDAVG frente a LogCBW.  $R^2$  Baryonychinae= 0.762.  $R^2$  del resto de dientes= 0.774.**

Se observa inmediatamente la presencia de dos agrupaciones diferenciadas y alineadas según una correlación negativa de las variables. Cuanto mayor es el valor de la densidad media de denticulos menor es la anchura basal del diente, y por lo tanto se infiere que la densidad es mayor en los dientes de menor tamaño.

El grupo situado más arriba corresponde a los dientes de espinosáuridos, los cuales presentaban una mayor densidad de denticulos ya que uno de los caracteres de este clado es presentar denticulos de pequeño tamaño. En la dispersión anterior alguno de los dientes de Dromeosaurinae indet. 1 se localizaba en el morfoespacio de los espinosáuridos por su forma. Sin embargo aquí quedan perfectamente separados.

Baryonychinae indet. 1 y Baryonychinae indet. 2 quedan separados dentro de su agrupación. El conjunto inferior en cambio presenta una mayor mezcla. Los dientes de Dromeosaurinae indet.1 y Carcharodontosauridae? indet. poseen valores similares (son dientes de mayor tamaño), quedando el resto de maniraptores muy alineados a la recta de regresión, sin que se muestren agrupaciones específicas.

### 6.3 Resultados del Análisis de Componentes Principales.

En primer lugar se ha realizado un análisis factorial empleando cuatro variables (CBL, CBW, CH, DAVG). Se han obtenido cuatro componentes principales (tabla 2):

**Tabla 2: Valores de los componentes principales.**

PC	Eigenvalue	% Varianza
1	79.1703	91.864
2	5.53997	6.4282
3	1.16703	1.3541
4	0.304996	0.3539

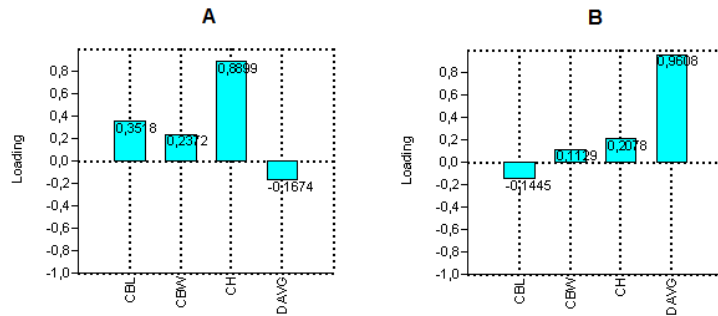


Figura 17: A) Carga del componente 1. B) Carga del componente 2.

Únicamente se han empleado para la interpretación los dos primeros ejes, ya que el porcentaje de varianza explicado por los demás es mínimo. El resultado del ACP puede observarse en la figura 18:

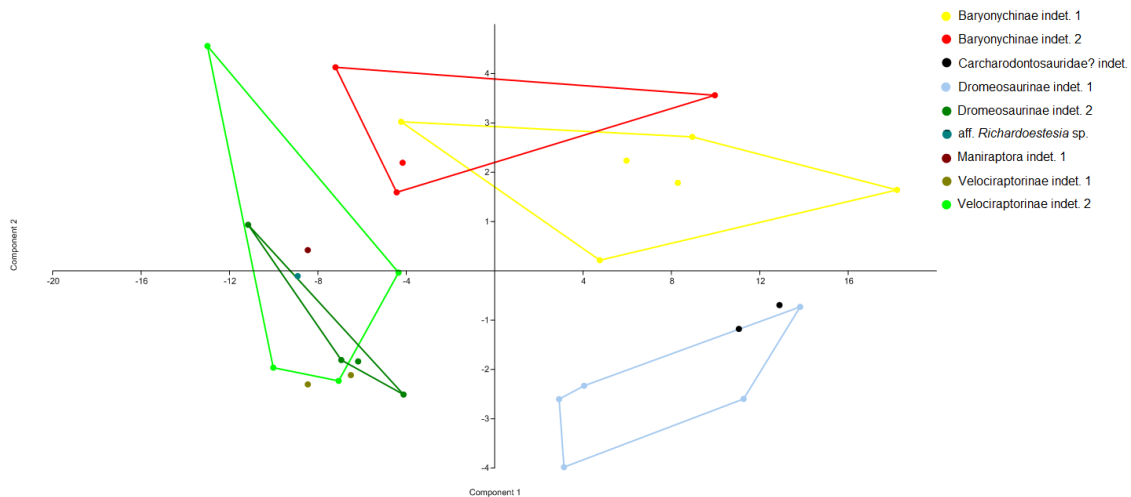


Figura 18: ACP con 4 variables.

La variación en el primer componente, situado en el eje de abscisas, viene explicada en primer lugar por la altura de la corona y después por la longitud y anchura basal. El segundo componente está cargado principalmente por la densidad de denticulos distales (Figura 17).

La distribución en el ACP muestra una separación de varios de los morfotipos estudiados. En los valores positivos del PC2 aparecen principalmente espinosáuridos, en los que además hay cierta separación entre Baryonychinae indet. 1 y Baryonychinae indet. 2. En el cuarto cuadrante se encuentran los dientes atribuidos a Carcharodontosauridae? indet. y Dromeosaurinae indet.1. La cercanía entre dientes de ambos grupos queda explicada por un tamaño parecido y similar densidad de denticulos. A pesar de ello, los grupos quedan diferenciados.

En el segundo y tercer cuadrante se agrupan los morfotipos de maniraptores, y pueden reconocerse dos agrupaciones de puntos: La primera localizada en el tercer cuadrante, donde se sitúan la mayor parte de Dromeosaurinae indet. 2, Velociraptorinae indet. 1 y varios de los Velociraptorinae indet. 2. La segunda agrupación se sitúa entre ambos cuadrantes y engloba a velociraptorinos, dromeosaurinos, Maniraptora indet.1 y aff. *Richardoestes* sp. Por último, un diente de Velociraptorinae indet. 2 presenta valores muy positivos en el segundo eje.



Todos los análisis efectuados coinciden en establecer una separación entre los dientes de terópodos grandes y de terópodos pequeños. Los morfotipos de terópodos grandes (espinosáuridos, carcharodontosáuridos) quedan bien definidos tanto en el estudio morfométrico, bivalente y multivalente.

Los morfotipos de maniraptores son más problemáticos y tienden a mezclarse. Sin embargo, los dientes de Maniraptora indet., aff. *Paronychodon* sp. y aff. *Richardoestesia* sp. y Avialae? indet. se sitúan donde deberían, que es en un morfoespacio más similar a dromeosaurinos y velociraptorinos que a los terópodos grandes. De hecho, en los análisis donde se ha podido incluir Avialae? indet., siempre ha mostrado una mayor diferenciación incluso dentro de los maniraptores, lo que parece avalar su inclusión en un grupo más separado como Avialae.

## 6.4 Sobre la paleobiodiversidad de terópodos en el yacimiento de La Cantalera.

Se han identificado mediante los parámetros clásicos del estudio de dientes de terópodos 14 morfotipos de dinosaurios carnívoros, todos pertenecientes al clado Tetanurae.

Esta diversidad incluye:

- Terópodos de gran tamaño. Se proponen tres morfotipos de espinosáuridos (Baryonychinae indet.1, Baryonychinae indet.2, Spinosaurinae? indet), junto a un carcharodontosáurido indeterminado. Estos terópodos alcanzaban un tamaño considerable y es probable que fueran los mayores depredadores del ecosistema representado en el yacimiento de La Cantalera. Es interesante observar que los espinosáuridos son dinosaurios para los que se han propuesto hábitos piscívoros, aunque no abandonarían la depredación en tierra.
- Un gran número de terópodos de pequeño tamaño, que constituyen la mayor parte de los morfotipos. Se proponen dos morfotipos de dromeosaurinos, dos de velociraptorinos, tres maniraptoriformes indeterminados, otros maniraptores como *Paronychodon* y *Richardoestesia*, y un representante del grupo de las aves, Avialae? indet.

Por lo tanto la variedad de organismos depredadores representa un ecosistema complejo. El yacimiento ha sido interpretado como un área sometida a inundaciones episódicas, donde se desarrollaría vegetación que atraería a los herbívoros, principalmente dinosaurios ornitópodos (RUIZ OMEÑACA *et al.*, 1997a), constituyendo un área de alimentación. Es posible que la presencia de estos herbívoros atrajera a los depredadores, no únicamente terópodos, a la zona. No hay que descartar la opción de que no todos los terópodos siguieran a los herbívoros; es posible que muchos de los carnívoros de pequeño tamaño pudieran habitar el área del yacimiento también en las épocas más áridas, depredando sobre pequeños organismos.

Los terópodos del yacimiento son representativos de la fauna del Cretácico Inferior de la Península Ibérica. Tanto dromeosaurinos como velociraptorinos aparecen en otros yacimientos de edad similar como Uña (Cuenca), como los aff. *Paronychodon* y *Richardoestesia* sp. Los terópodos espinosáuridos son asimismo frecuentes, hallándose evidencias en numerosos yacimientos de la Península (Ladruñán, Mas de la Parreta). La presencia de un carcharodontosáurido en este

yacimiento es coherente por la existencia de este grupo de terópodos en otros yacimientos peninsulares como Las Hoyas. Otros maniraptores y aves pueden suponer el registro de los dientes indeterminados en este trabajo.

## 6. Conclusiones.

-Se ha realizado una sistemática de los terópodos de La Cantalera, en base a los dientes aislados. Asignándose a 14 morfotipos diferenciados mediante criterios cualitativos y cuantitativos.

-Se ha identificado la gran paleobiodiversidad de terópodos en base a los morfotipos, lo que permite un conocimiento más detallado del ecosistema representado en el yacimiento de La Cantalera.

Se han aprendido los parámetros del estudio de dientes de dinosaurio que se han utilizado tradicionalmente para su clasificación, permitiendo establecer una clasificación.

-También se ha aprendido a manejar técnicas estudiadas durante el Máster: El análisis morfométrico y el análisis estadístico, con el software asociado que conlleva el análisis.

- El análisis morfométrico se ha revelado como una herramienta de estudio útil para clasificar entre los grupos de morfotipos principales (espinosáuridos, carcharodontosaurios y maniraptores) y diferencia a los grupos ajenos como pterosaurios. Ha sido un análisis eficaz a pesar de que su verdadero potencial quede limitado al ser los dientes de terópodo una morfología simple con escasos puntos homólogos.
- El análisis bivalente de CBR-CHR muestra que los morfotipos delimitados son coherentes con los datos de otras bases de datos y que por lo tanto están situados en una posición correcta taxonómicamente. Este análisis recoge la morfología general del diente y se ha revelado como una herramienta útil a la hora de discriminar entre los dientes del yacimiento de La Cantalera. No discrimina a nivel de morfotipo pues éstos están basados en caracteres cualitativos o bien cuantitativos que no quedan expresados, pero marca las líneas generales de la muestra.  
El análisis bivalente del logaritmo de CBW y DAVG separa perfectamente la muestra en dos grupos, el primero formado por los espinosáuridos barioniquinos y el segundo por el resto de dientes. La dispersión de puntos se ajusta bastante bien a dos rectas. Si bien este análisis no establece una separación clara entre todos los morfotipos, sí que se ajusta de nuevo a una separación entre los grupos principales de terópodos de La Cantalera, espinosáuridos, maniraptores y Carcharodontosauridae? indet.
- El ACP de 4 variables ha mostrado una separación clara entre los morfotipos de espinosáuridos, maniraptores y Carcharodontosauridae? indet. Se observa también separación entre los morfotipos de espinosáuridos. Dromeosaurinae indet. 1, el maniraptor de mayor tamaño, aparece en una posición diferente al resto de maniraptores, más pequeños y cuyos morfotipos se entremezclan.

Los resultados obtenidos con análisis morfométrico y estadístico son coherentes entre sí y no contradicen la sistemática efectuada. Al contrario, apoyan de manera cuantitativa la clasificación establecida en un nivel más que general.

-El estudio evidencia la gran paleobiodiversidad de dinosaurios carnívoros en el ecosistema representado en el yacimiento de La Cantalera, con terópodos tanto grandes (cuatro morfotipos) como de pequeño tamaño (diez morfotipos).

## 8. Agradecimientos.

Este trabajo no habría podido realizarse sin la ayuda o el consejo de muchas personas, y es a ellas a quienes se dirigen estos agradecimientos.

Primeramente, agradecer al Dr. José Ignacio Canudo la dirección de este Trabajo de Fin de Máster, por su paciente atención y respuesta a todas las dudas y preguntas que le he planteado, por pequeñas que fuesen. Ha sido muy entretenido trabajar con los dientes de La Cantalera y me ha dado muchas ganas de continuar en ello.

En segundo lugar agradecer a la Dra. Gloria Cuenca Bescós por su paciencia y ayuda para resolver los problemas que me ha planteado el análisis morfométrico; a pesar de que mis dudas le robaran tiempo en una excavación siempre estuvo dispuesta a echarme una mano.

Agradecer también a toda la gente del Área de Paleontología de la Universidad de Zaragoza, en especial a Eduardo Puértolas, Miguel Moreno, José Manuel Gasca y Diego Castanera, por interesarse en mi progreso en el trabajo y aconsejarme siempre que les he pedido ayuda.

También a mi familia, por haberme permitido realizar el Máster de Iniciación a la Investigación en Geología en unos tiempos más difíciles. A mis compañeros del Máster, por haber hecho más divertido y corto este año. A la gente del río, por esos momentos tan peculiares. Sin olvidarme de mis amigos y de Carmen, por su apoyo, ánimo e interés, y especialmente por haber tenido que aguantar divagaciones sobre dientes de terópodos en momentos intempestivos.

## 9. Referencias.

AGUIRREZABALA, L.M., TORRES, J.A. y VIERA, L.I. (1985): El Weald de Igea (Camerós, La Rioja). Sedimentología, bioestratigrafía y paleoicnología de grandes reptiles (Dinosaurios). *Munibe (Ciencias Naturales)*, 37: 11-138.

AURELL, M., BÁDENAS, B., CANUDO, J.I. y RUIZ OMEÑACA, J.I. (2004): Evolución tectosedimentaria de la Fm. Blesa (Cretácico Inferior) en el entorno del yacimiento de vertebrados de La Cantalera (Josa, Teruel). *Geogaceta*, 35: 11-13.

ASCAÑO II, C. P., TORRES, M. A. J. y DEMAYO, C.G. (2010): Relative warp analysis of head shape variations in *Nephotettix virescens* (Distant) (Homoptera: Cicadellidae) infesting rice types with different genes for resistance. *Egyptian Academic Journal of Biological Sciences*. 3 (1): 199-206.

BOOKSTEIN, F.L. (1989): Principal warps: Thin-plate splines and the decomposition of deformations. *I.E.E.E. Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence*. 11: 567-585.

- BOOKSTEIN, F. L. (1991): *Morphometric tools for landmark data*. Cambridge University Press. 435 pp.
- BRUSATTE, S.L., BENSON, R.B.J., CARR, T.D., WILLIAMSON, T.E. y SERENO, P.C. (2007): The systematic utility of theropod enamel wrinkles. *Journal of Vertebrate Paleontology* 27(4): 1052-1056.
- CANEROT, J., CUGNY, P., PARDO, G., SALAS, R. y VILLENA, J. (1982): Ibérica Central y Maestrazgo. En: *El Cretácico de España*, Universidad Complutense de Madrid. 273-344. Madrid.
- CANUDO, J.I. (2006): La ambigüedad paleobiogeográfica de los dinosaurios ibéricos durante el Cretácico Inferior. En (Colectivo Arqueológico-Paleontológico Salense, Ed): *Actas de las III Jornadas sobre Dinosaurios y su Entorno*. 21-45. Salas de los Infantes, Burgos, España.
- CANUDO, J.I. (2007): Historia evolutiva de los terópodos no avianos. En *Los Dinosaurios en el Siglo XXI* (Ed J.L. Sanz) pp.241-263. Tusquets Editores, 387 pp.
- CANUDO, J.I. y RUIZ-OMEÑACA, J.I. (2003): Los restos directos de dinosaurios terópodos (excluyendo aves) en España. *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*, 26:347-373.
- CANUDO, J.I., CUENCA-BESCÓS, G. y RUIZ-OMEÑACA, J.I. (1999): Dientes aislados de dinosaurio: Su estudio. *VI Jornadas Aragonesas de Paleontología*. 217-246.
- CANUDO, J.I., AURELL, M., BARCO, J.L., COBOS, A., CUENCA-BESCÓS, G., MARTÍN-CLOSAS, C., MURELAGA, X., PEREDA-SUBERBIOLA, X., ROYO-TORRES, R. y RUIZ-OMEÑACA, J.I. (2002): La Cantalera: Un resumen de los dinosaurios del tránsito Hauteriviense-Barremiense (Cretácico Inferior) de la Cordillera Ibérica (Josa, Teruel). En: *XVIII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología-II Congreso Ibérico de Paleontología, Salamanca 24-29 Sep./2002. Libro de Resúmenes* (Eds. J. Civis y J.A. González-Delgado). Salamanca, 27-28.
- CANUDO, J.I., GASULLA, J.M., GÓMEZ-FERNÁNDEZ, D., ORTEGA, F., SANZ, J.L. y YAGÜE, P. (2008): Primera evidencia de dientes aislados atribuidos a Spinosauridae (Theropoda) en el Aptiano inferior (Cretácico Inferior) de Europa: Formación Arcillas de Morella (España). *Ameghiniana* 45 (3): 649-652.
- CANUDO, J.I., GASCA, J.M., AURELL, M., BADIOLA, A., BLAIN, H.-A., CRUZADO-CABALLERO, P., GÓMEZ-FERNÁNDEZ, D., MORENO-AZANZA, M., PARRILLA, J., RABAL-GARCÉS, R. y RUIZ-OMEÑACA, J.I. (2010): La Cantalera: an exceptional window onto the vertebrate biodiversity of the Hauterivian-Barremian transition in the Iberian Peninsula. *Journal of Iberian Geology* 36 (2): 205-224.
- CASAL, G., CANDEIRO, C.R.A., MARTÍNEZ, R., IVANY, E., IBIRICU, L. (2009): Dientes de Theropoda (Dinosauria: Saurischia) de la Formación Bajo Barreal, Cretácico Superior, Provincia del Chubut, Argentina. *Geobios*. 42:553-560.
- CURRIE, P.J., RIGBY, J.K., y SLOAN, R.E. (1990): Theropod teeth from the Judith River Formation of southern Alberta, Canada. En *Dinosaur systematic. Approaches and perspectives* (Eds. Carpenter, K. y Currie, P.J.), pp.107-125. Cambridge University Press, Cambridge.
- D'AMORE, D.C. (2009): A Functional Explanation for Denticulation in Theropod Dinosaur Teeth. *The Anatomical Record* 292:1297-1314.

- DePALMA, R.A., BURNHAM, D.A., MARTIN, L.D., ROTHSCCHILD, B.M. y LARSON, P.L (2013): Physical evidence of predatory behavior in *Tyrannosaurus rex*. *PNAS* 110 (31): 12499-12500.
- DEVILLERS, C. y CLAIRAMBAULT, P. (1977): 2. Vertebrados. Anatomía Comparada. 545 p. En: *Zoología*. (Ed P.P. Grassé.) Toray Masson, SA, Barcelona.
- EDMUND, A.G. (1960): Tooth replacement phenomenon in the lower vertebrates. Life Sciences Division of the Royal Ontario Museum, *University of Toronto, Contribution* Nº 52, pp.1-190.
- ELZANOWSKI, A., y WELLNHOFER, P. (1993): Skull of *Archaeornithoides* from the upper Cretaceous of Mongolia. *American Journal of Science*, 293-AA:235-252.
- 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. USA* 93: 14623-14627.
- FANTI, F. y THERRIEN, F. (2007): Theropod tooth assemblages from the Late Cretaceous Maevarano Formation and the possible presence of dromaeosaurids in Madagascar. *Acta Paleontologica Polonica* 52 (1):155-166.
- FARLOW, J.O., BRINKMAN, D.L., ABLER, D.L. y CURRIE, P.J. (1991): Size, shape and serrations density of theropod dinosaur lateral teeth. *Modern Geology*, 16(1-2):161-198.
- GASCA, J.M. (2008). Dinosaurios de la Formación El Castellar en Miravete de la Sierra (Cretácico Inferior, Teruel). Trabajo de Fin de Máster, *Posgrado en Geología, Universidad de Zaragoza*, 44 pp.
- GASCA, J.M., CANUDO, J.I. y MORENO-AZANZA, M. (2007): Nuevos datos sobre los dinosaurios de la Formación El Castellar en el sector oriental de la Subcuenca de Galve (Cretácico Inferior, Teruel). *XXIII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*. Caravaca de la Cruz, pp. 82-83.
- GASCA, J.M., MORENO-AZANZA, M., CANUDO, J.I. (2008): Dientes de dinosaurios terópodos espinosáuridos de la Formación El Castellar (Cretácico Inferior, Teruel). *Palaeontologica Nova* SEPAZ (8): 233-234.
- GASCA, J.M., GÓMEZ-FERNÁNDEZ, D., MORENO-AZANZA, M. y CANUDO, J.I. (2009): Un paseo por los yacimientos de dinosaurios del tránsito Hauteriviense-Barremiense (Cretácico Inferior) de Aragón. *Paleolusitana*, 1, pp. 211-219.
- GASCA, J.M., MORENO-AZANZA, M. y CANUDO, J.I. (2011): Dientes de dinosaurios en el Barremiense de Allepuz, Teruel. *Viajando a mundos pretéritos* (Eds. Pérez-García, A., Gascó, F., Gasulla, J.M. y Escaso, F.), Ayuntamiento de Morella: 145-155.
- GÓMEZ-FERNÁNDEZ, D. y CANUDO, J.I. (en prensa): Dientes de terópodos del tránsito Hauteriviense-Barremiense (Cretácico Inferior) en La Cantalera (Josa, Teruel). *Teruel*. (in press).
- GRAMBAST, L. (1968): Evolution of the utricle in the Charophyte genera *Perymnestre* Harris and *Atopochara* Peck. *Journal of the Linnean Society of London (Botany)*, 61 (384): 5-11.
- HOLTZ, T.R. (2012): <http://www.geol.umd.edu/~tholtz/G104/lectures/104coelur.html>
- HOLTZ, T.R. y OSMOLSKA, H. (2004): *Saurischia*. En *The Dinosauria* (Eds. D.B.Weishampel, P.Dodson y H. Osmolska). University of California Press, Berkeley, Los Angeles, Oxford, 21-24.

- HUENE, F. VON. (1914): Über die Zweistämmigkeit der Dinosaurier, mit Beiträgen zur Kenntnis einiger Schädel. *N. Jb. Mineral. Geol. Palaeontol. Beil.- Bd.*, 37:577-589.
- LARSON, D.W. y CURRIE, P.J. (2013): Multivariate Analyses of Small Theropod Dinosaur Teeth and Implications for Paleoeological Turnover through Time. *PLoS ONE* 8(1): e54329. Doi:10.1371/journal.pone.005329.
- MARTILL, D.M. y HUTT, S. (1996): Possible baryonychid dinosaur teeth from the Wessex Formation (Lower Cretaceous, Barremian) of the Isle of Wight, England. *Proceedings of the Geologists' Association*, 107:81-84.
- MARTIN, L.D. y STEWART, J.D. (1996): Implantation and replacement of bird teeth. *Smithsonian Contributions to Paleobiology* 89: 295-300.
- MOLNAR, R., KURZANOV, S.M., y DODSON, Z. (1990): *Carnosauria*, en *The Dinosauria*. (Eds. D.B. Weishampel, P. Dodson y H. Osmolska). University of California Press, Berkeley, Los Angeles, Oxford, 280-305.
- MURAT, B. (1983): These Doct. Univ. Paul Sabatier, Toulouse, 247 pp.
- ORTEGA, F., ESCASO, F. y SANZ, J.L. (2010): A bizarre, humped Carcharodontosauria (Theropoda) from the Lower Cretaceous of Spain. *Nature* 467 (7312): pp. 203-206.
- PÉREZ-MORENO, B.P., SANZ, J.L., BUSCALIONI, A.D., MORATALLA, A.D., ORTEGA, F. y RASKIN-GUTMAN, D. (1994): A unique multitoothed ornithomimosaur from the Lower Cretaceous of Spain. *Nature*, 370:363-367.
- RAUHUT, O.W.M. (2002): Dinosaur teeth from the Barremian of Uña, Province of Cuenca, Spain. *Cretaceous Research*, 23: 255-263.
- RAUHUT, O.W.M. y WERNER, C. (1995): First record of the family Dromaeosauridae (Dinosauria: Theropoda) in the Cretaceous of Gondwana (Wadi Milk Formation, northern Sudan). *Palaontologische Zeitschrift* 69: 475-489.
- ROHLF, F. J. (1993): Relative warp analysis and an example of its application to mosquito wings. pp 131-159. En: L.F. Marcus, E. Bello y A. García-Valdecasas (eds.): *Contributions to morphometrics*. Monografías del Museo Nacional de Ciencias Naturales. 8, Madrid.
- ROHLF, F. J. (2010): tpsRelw version 1.49, Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, New York.
- ROHLF, F. J. (2012): tpsUtil version 1.55, Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, New York.
- ROHLF, F. J. (2013): tpsDig2 version 2.17, Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook, New York.
- RUIZ-OMENACA, J.I. (2006): Restos directos de dinosaurios (Saurischia, Ornithischia) en el Barremiense (Cretácico Inferior) de la Cordillera Ibérica en Aragón (Teruel, España). *Tesis doctoral de la Universidad de Zaragoza*, 432 pp.
- RUIZ-OMENACA, J.I. y CANUDO, J.I. (2001): Dos yacimientos excepcionales con vertebrados continentales del Barremiense (Cretácico Inferior) de Teruel: Vallipón y La Cantalera. *Naturaleza*

Aragonesa, *Revista de la Sociedad de Amigos del Museo Paleontológico de la Universidad de Zaragoza*. 8 pp. 8-17.

RUIZ-OMENACA, J.I. y CANUDO, J.I. (2003): Un nuevo dinosaurio terópodo ("Prodeinodon" sp.) en el Cretácico Inferior de La Cantalera (Teruel). *Geogaceta*, 34, 111-114.

RUIZ-OMENACA, J.I., CANUDO, J.I. y CUENCA-BESCÓS, G. (1997a): Primera evidencia de un área de alimentación de dinosaurios herbívoros en el Cretácico Inferior de España (Teruel). *Monografías de la Academia de Ciencias Exactas, Físicas, Químicas y Naturales de Zaragoza*. 10 pp. 1-48.

RUIZ-OMENACA, J.I., CANUDO, J.I. y CUENCA-BESCÓS, G. (1997b): Primera cita de dinosaurios barionícidos (Saurischia: Theropoda) en el Barremiense superior (Cretácico Inferior) de Vallipón (Castellote, Teruel). *Mas de las Matas*, 17, pp.201-223.

RUIZ-OMENACA, J.I., CANUDO, J.I., CRUZADO-CABALLERO, P., INFANTE, P. y MORENO-AZANZA, M. (2005): Baryonychine teeth (Theropoda: Spinosauridae) from the Lower Cretaceous of La Cantalera (Josa, NE Spain). En: *Current Research in Vertebrate Palaeontology. 3rd Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists (EAVP) in the Hessisches Landesmuseum Darmstadt 18th to 23th July 2005* (Eds. G. Gruber, N. Micklich, O. Sandrock, T. Wappler). *Kaupia/Darmstädter Beiträge zur Naturgeschichte*, 14, pp. 59-63.

SALAS, R., y GUIMERÀ, J. (1996): Main structural features of the Lower Cretaceous Maestrat Basin (Eastern Iberian Range). *Geogaceta*, 20 (7): 1704-1706.

SALAS, R., GUIMERÀ, J., MÁS, R., MARTÍN-CLOSAS, C., MELÉNDEZ, A., y ALFONSO, A. (2001): Evolution of the Mesozoic central Iberian Rift System and its Cainozoic inversion (Iberian Chain). *Mémoires du Muséum Nationale de l'Histoire Naturelle*, 186: 145-185.

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 Palaeontol. Pol.* 50 (4): 757-776.

SANZ, J.L. (2007): ¿Qué son los dinosaurios a comienzos del siglo XXI? En *Los Dinosaurios en el Siglo XXI* (Ed J.L. Sanz) pp.15-39. Tusquets Editores, 387 pp.

SEELEY, H.G. (1888). On the classification of the fossil animals commonly named Dinosauria. *Proceedings of the Royal Society of London*, 43: 165-171.

SERENO, P.C., BECK, A.L., DUTHEIL, D.B., LARSSON, H.C.E., LYON, G.H., MARCOT, J.D., RAUHUT, O.W.M., SADLEIR, R.W., SIDOR, C.A., VARRICHIO, D.D., WILSON, G.P. y WILSON, J.A. (1998): A Long-Snouted Predatory Dinosaur from Africa and the Evolution of Spinosaurids. *Science* 282 (5392): 1298-1302.

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):1-12.

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* 285A:699-736.

SORIA, A.R. (1997): La sedimentación en las cuencas marginales del Surco Ibérico durante el Cretácico Inferior y su contorno estructural. *Tesis de la Universidad de Zaragoza*. 363 pp.

SORIA, A.R., MARTÍN-CLOSAS, C., MELÉNDEZ, A., MELÉNDEZ, M.N., AURELL, M. (1995): Estratigrafía del Cretácico inferior continental de la Cordillera Ibérica Central. *Estudios Geológicos*, 51 (3-4): 141-152.

STROMER, E. (1915): Ergebnisse der Forschungsreisen Prof. E. Stromers in den Wüsten Ägyptens. II. Wirbeltier-Reste der Baharije-Stufe (unterstes Cenoman). 3. Das Original des Theropoden *Spinosaurus aegyptiacus* nov. gen., nov. spec. *Abhandlungen der Königlich Bayerischen Akademie der Wissenschaften Mathematisch-physikalische Klasse Abhandlung* 28(3):1-31

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

SUES, H.D., FREY, E., MARTILL, D.M. y SCOTT, D.M (2002): *Irritator challengerii*, a spinosaurid (Dinosauria: Theropoda) from the Lower Cretaceous of Brazil. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22(3): 535-547.

SWEETMAN, S.C. (2004): The first record of velociraptorine dinosaurs (Saurischia, Theropoda) from the Wealden (Early Cretaceous, Barremian) of southern England. *Cretaceous Research* 25: 353-364.

TORICES HERNÁNDEZ, A. (2007): Los dinosaurios terópodos del Cretácico Superior de la Cuenca Surpirenaica, *Tesis de la Universidad Complutense de Madrid*, 409 pp.

YEN, J.T.C. (1966): A molluscan fauna of the Wealden Formation in Spain. *Notas y Comunicaciones del Instituto Geológico y Minero de España*, 82: 87-98.

## 10. Apéndice A. Tablas de medidas dentales.

\*Aquellos datos que aparecen en rojo han sido inferidos.

Todas las medidas se expresan en mm.

Baryonychinae indet. 1

Ejemplar	CAN1 999	CAN1 958	CAN1 1616	CAN1 977	CAN1 959	CAN1 957	MPZ2001/ 207	MPZ2001/ 208
CBL	4,25	7,69	7,09	7,64	4,32	7,92	13,29	7,84
CBW	3,85	5,42	6,05	5,75	3,66	5,15	9,38	5,90
CBR	0,91	0,70	0,85	0,75	0,85	0,65	0,71	0,75
CH	11,40	20,75	16,68		9,14	17,16	28,36	18,14
AL			18,19		10,70	17,32	29,92	20,20
CHR	2,68	2,70	2,35		2,12	2,17	2,13	2,31
MA	14,00	7,00	6,00		11,00	9,00	6,60	
MC		8,00		9,67	0,00	9,00	6,70	8,00
MB		6,50			0,00	0,00	7,40	7,00
tMA	0,07x0, 11	0,15x0, 17			0,08x0, 1	0,07x0, 14	0,13x0,18	
tMC		0,11x0, 16		0,14x0, 15		0,1x0,1 2	0,15x0,16	0,15x0,13
tMB		0,14x0,					0,10x0,12	0,14x0,11



		15						
DA	9,25	6,50		10,00	8,00	6,00	8,50	
DC	7,00			11,00	8,50	6,00	8,25	
DB	6,00			11,75	0,00	6,00	8,50	
tDA	0,13x0,09	0,10x0,20		0,09x0,11	0,09x0,11	0,16x0,15	0,12x0,10	
tDC	0,13x0,14			0,09x0,10	0,14x0,10		0,13x0,12	
tDB	0,13x0,17			0,09x0,10	0,00		0,10x0,14	
MAVG	14,00	7,17	6,00	11,00	9,00	6,90	7,50	
DAVG		7,42	6,50	10,92	8,25	6,00	8,42	
DSDI		0,97	0,92	1,01	1,09	1,15	0,89	
Estado			Func.	Func.	Func.	Func.	Func.	
Ornamentación	3, 5 ?	5 1	7 7	8/1?	6-4 7-6	6 6	8 3-5	7 6
Dentículo	Perp.	Perp.	Perp.	Perp.	Perp.	Perp.	Perp.	Perp.

Baryonychinae indet.2

Ejemplar	CAN1 953	CAN1 983	CAN1 984	CAN1 1001	CAN1 974
CBL	8,70	3,03	4,03	3,72	5,45
CBW	5,96	2,34	3,10	2,53	3,28
CBR	0,69	0,77	0,77	0,68	0,60
CH	22,39	6,96	8,91	9,58	14,77
AL	25,10			10,17	
CHR	2,57	2,30	2,21	2,58	2,71
MA					
MC					
MB					
tMA					
tMC					
tMB					
DA					
DC			9,00	10,00	
DB	9,00	12,50	10,00	10,00	
tDA					
tDC			0,05x0,14	0,12x0,13	0,20x0,11
tDB	0,08x0,13	0,11x0,11	0,06x0,16	0,12x0,13	
MAVG					
DAVG	9,00	12,50	9,50	10,00	9,50
DSDI					
Estado	Func.	Mud.		Mud.	Mud.
Ornamentación	6 5-7	7 6	5 7	5 6	5 2
Dentículo	Perpendicular	Perpendicular	Perpendicular	Perpendicular	Perpendicular

Spinosaurinae? indet.

Ejemplar	CAN1 968	CAN1 986	CAN1 978	CAN1 973	CAN1 1633	CAN1 960	CAN1 990	CAN1 1257	CAN1 968
CBL	5,69	3,02	6,84	9,68	5,85	6,22	7,23	1,82	5,69
CBW	4,44	2,11	5,48	8,34	5,10	5,96	6,42	1,38	4,44
CBR	0,78	0,70	0,80	0,86	0,87	0,96	0,89	0,76	0,78

CH	17,15	9,81	22,19	16,19	17,93	6,11	17,15
AL			25,01				
CHR	3,01	3,25	2,29	2,60	2,48	3,36	3,01
MA							
MC							
MB							
tMA							
tMC							
tMB							
DA							
DC							
DB							
tDA							
tDC							
tDB							
MAVG							
DAVG							
DSDI							
Estado	Mudado	Mudado	Funcional	Funcional	Mudado	Mudado	Mudado
Orn.	Estrías finas		Estrías finas	8	Estrías finas		Estrías finas
Dent.							

Carcharodontosauridae? indet.

Ejemplar	CAN1 985	MPZ97/466	CAN1 967	CAN1 963	CAN1 969
CBL	7,02	9,56		8,31	5,69
CBW	4,18	5,99		4,03	3,34
CBR	0,60	0,63		0,48	0,59
CH		22,36		25,42	
AL		27,70		27,98	
CHR		2,34		3,06	
MA	4,50	4,20		4,00	
MC	4,00		5,00	4,25	
MB				5,25	
tMA	0,12x0,22	0,16x0,22		0,09x0,20	
tMC	0,15x0,27		0,27x0,26	0,13x0,22	
tMB				0,07x0,19	
DA	4,00			4,00	
DC	4,00	4,20		3,50	4,80
DB		4,20		4,75	
tDA	0,17x0,15			0,19x0,21	
tDC	0,27x0,17	0,25x0,17		0,35x0,26	0,26x0,18
tDB		0,24x0,16		0,35x0,20	
MAVG	4,25	4,20	5,00	4,50	
DAVG	4,00	4,20		4,08	4,80
DSDI	1,06	1,00		1,10	
Estado		Mudado		Mudado	
Ornamentación	Enamel wrinkles	Enamel wrinkles	Enamel wrinkles	Enamel wrinkles	Enamel wrinkles
Denticulo	Perpendicular	Perpendicular	Perpendicular	Perpendicular	Perpendicular

## Maniraptora indet. 1, 2 y 3.5

	Maniraptora indet. 1		Maniraptora indet. 2	Maniraptora indet.3
Ejemplar	CAN1 1031	CAN1 1033	CAN1 1004	CAN1 1042
CBL	2,47	1,65	2,16	2,85
CBW	1,60	1,08	0,99	1,67
CBR	0,65	0,65	0,46	0,59
CH	5,31	3,46	4,55	3,38
AL			5,11	3,88
CHR	2,15	2,10	2,11	1,19
MA				
MC				
MB				
tMA				
tMC				
tMB				
DA				
DC	9,00			
DB				
tDA				
tDC	0,06x0,10			
tDB				
MAVG				
DAVG	9,00			
DSDI				
Estado			Mudado	Funcional
Ornamentación				
Denticulo	Perpendicular			

## Velociraptorinae indet. 1 y 2

	indet. 1		indet. 2					
Ejemplar	CAN1 1057	CAN1 1059	CAN1 1056	CAN1 1613	CAN1 1053	CAN1 1612	CAN1 1032	CAN1 1029
CBL	3,62	3,45	3,86	8,04	4,47	4,37	1,37	2,45
CBW	1,94	1,58	1,67	3,90	2,31	1,89	0,75	1,18
CBR	0,54	0,46	0,43	0,49	0,52	0,43	0,55	0,48
CH	6,44	4,46	5,81			8,91	1,81	3,30
AL	7,60	5,98	6,98			9,86	2,42	3,85
CHR	1,78	1,29	1,51			2,04	1,32	1,35
MA	14,00	13,00	10,00			15,00	20,00	10,50
MC	10,00				7,50	14,00		
MB								
tMA	0,08x0,06	0,02x0,04	0,05x0,10			0,03x0,06	0,03x0,06	0,06x0,11
tMC	0,09x0,07			0,16x0,19	0,07x0,13	0,03x0,06		
tMB								
DA	7,00	6,00	7,00			8,00		8,00
DC	5,75	6,00	6,00		4,00	8,00	14,00	6,00
DB	6,00	7,50	6,00			8,00	0,10x0,08	7,00
tDA	0,13x0,1	0,09x0,0	0,16x0,1			0,08x0,0		0,16x0,1

	4	8	4			9		3
<b>tDC</b>	0,17x0,1 9	0,16x0,1 4	0,22x0,1 3	0,26x0,2 3	0,22x0,2 2	0,18x0,1 2		0,18x0,1 5
<b>tDB</b>	0,16x0,1 8	0,2x0,13	0,22x0,1 4			0,18x0,1 0		0,18x0,1 4
<b>MAVG</b>	12,00	13,00	10,00	5,20	7,50	14,50	20,00	10,50
<b>DAVG</b>	6,25	6,50	6,33	3,70	4,00	8,00	14,00	7,00
<b>DSDI</b>	1,92	2,00	1,58	1,41	1,88	1,81	1,43	1,50
<b>Estado</b>	Germ.	Germ.	Mudado			Germ.	Germ.	Germ.
<b>Orn.</b>						E. W.		
<b>Dent.</b>	Hacia ápice	Hacia ápice	Perp.	Perp.	Perp.	Perp.	Perp.	Perp.

Dromeosaurinae indet. 1

Ejemplar	CAN1 1635	CAN1 1040/MPZ2003/231	CAN1 1009	CAN1 979	CAN1 1015/MPZ2003/233
<b>CBL</b>	11,32	10,17	7,36	9,87	6,95
<b>CBW</b>	6,41	5,95	5,51	4,47	3,59
<b>CBR</b>	0,57	0,59	0,75	0,45	0,52
<b>CH</b>	24,70			13,62	14,87
<b>AL</b>				17,88	
<b>CHR</b>	2,18			1,38	2,14
<b>MA</b>	6,00			5,50	
<b>MC</b>					
<b>MB</b>					
<b>tMA</b>	0,15x0,25			0,11x0,16	
<b>tMC</b>		0,16x0,26			
<b>tMB</b>					
<b>DA</b>				4,50	
<b>DC</b>	4,00		4,00	4,50	4,25
<b>DB</b>	4,75			5,50	4,13
<b>tDA</b>				0,25x0,19	
<b>tDC</b>	0,38x0,20	0,31x0,28	0,33x0,25	0,34x0,20	0,21x0,21
<b>tDB</b>	0,35x0,18			0,35x0,18	0,15x0,16
<b>MAVG</b>	6,00	3,80		5,50	
<b>DAVG</b>	4,38	3,20	4,00	4,83	2,79
<b>DSDI</b>	1,37	1,19		1,14	
<b>Estado</b>	Mudado	Funcional		Mudado	Mudado
<b>Orn.</b>	Enamel wrinkles	Enamel wrinkles	Enamel wrinkles	Enamel wrinkles	Enamel wrinkles
<b>Denticulo</b>	Perp.	Perp.	Perp.	Perp.	Perp.
Ejemplar	CAN1 1041	CAN1 1014/MPZ2003/231		CAN 1016	CAN1 1017/MPZ2003/232
<b>CBL</b>	10,45	11,55		4,58	6,36
<b>CBW</b>	5,15	6,25		3,76	5,26
<b>CBR</b>	0,49	0,54		0,82	0,83
<b>CH</b>		21,55			15,91
<b>AL</b>					16,94
<b>CHR</b>		1,87			2,50
<b>MA</b>					
<b>MC</b>					
<b>MB</b>					
<b>tMA</b>					
<b>tMC</b>					

<b>tMB</b>			
<b>DA</b>			4,00
<b>DC</b>	4,50	5,50	4,00
<b>DB</b>	5,00		
<b>tDA</b>			0,33x0,23
<b>tDC</b>	0,31x0,18	0,18x0,17	0,32x0,24
<b>tDB</b>	0,29x0,20		
<b>MAVG</b>			
<b>DAVG</b>	3,17	5,50	4,00
<b>DSDI</b>			
<b>Estado</b>	Mudado	Mudado	Funcional
<b>Ornamentación</b>	<i>Enamel wrinkles</i>	<i>Enamel wrinkles</i>	<i>Enamel wrinkles</i>
<b>Dentículo</b>	Perpendicular	Perpendicular	Perpendicular

Dromeosaurinae indet. 2

Ejemplar	CAN1 1018	CAN1 1060	CAN1 1019	CAN1 1043	CAN 1054	CAN1 1058	CAN1 1055
CBL	5,10		1,63	3,73		3,52	4,97
CBW	2,88		0,80	1,54	2,76	1,38	2,32
CBR	0,56		0,49	0,41		0,39	0,47
CH			3,01	6,92		6,22	8,36
AL			3,36	7,28		7,41	9,37
CHR			1,85	1,86		1,77	1,68
MA			11,00				6,00
MC							6,00
MB							
tMA			0,06x0,1				0,10x0,12
tMC							0,11x0,13
tMB							
DA			10,00	6,00		8,00	5,75
DC	5,25		10,00	6,00		6,00	5,50
DB				7,50		6,00	5,50
tDA			0,07x0,1 1	0,17x0,31		0,1x0,12	0,21x0,16
tDC	0,13x0,17	0,06x0,18	0,05x0,12	0,16x0,24		0,14x0,16	0,27x0,12
tDB				0,17x0,22		0,15x0,15	0,25x0,16
MAVG			11,00				6,00
DAVG	5,25	5,50	10,00	6,50		6,67	5,58
DSDI			1,10				1,07
Estado		Germinal	Mudado	Mudado		Germinal	
Ornamentación							
Dentículo	Perp.	Perp.	Perp.	Perp.		Perp.	Perp.

aff. *Paronychodon* y *Richardoestesia* sp.

	aff. <i>Paronychodon</i> sp.	aff. <i>Richardoestesia</i> sp.	
Ejemplar	CAN1 1035	CAN1 949	CAN1 1505
CBL	1,10	3,22	1,96

CBW	0,54	1,73	0,98
CBR	0,49	0,54	0,50
CH	2,18		5,07
AL	2,60		
CHR	1,98		2,59
MA			8,00
MC			
MB			
tMA			0,06x0,13
tMC			
tMB			
DA			9,00
DC			8,00
DB			
tDA			0,10x0,13
tDC			0,08x0,09
tDB			
MAVG			8,00
DAVG			8,50
DSDI			0,94
Estado	Funcional		
Ornamentación			
Dentículo	Perpendicular		

Avialae? indet.

Ejemplar	CAN1 1050	CAN1 1022	CAN1 1023	CAN1 1025	CAN1 1038	CAN1 1039
CBL	0,67	0,57	0,69	0,71	0,98	0,68
CBW	0,54					
CBR	0,81					
CH	0,87	0,97	0,85	0,88	1,16	0,95
AL	1,08					
CHR	1,30	1,70	1,23	1,24	1,18	1,40
MA						
MC						
MB						
tMA						
tMC						
tMB						
DA						
DC						
DB						
tDA						
tDC						
tDB						
MAVG						
DAVG						
DSDI						
Estado	Mudado	Mudado	Mudado	Mudado	Mudado	Mudado
Ornamentación						
Dentículo						