

DIENTES DE DINOSAURIOS COMO HERRAMIENTAS LETALES

DISEÑADOS PARA MATAR

El estudio sobre dientes de dinosaurios carnívoros es un tema apasionante y vasto dentro de la paleontología. Este trabajo propone brindar un recorrido desde sus inicios hasta la actualidad.

Jorge Gustavo Meso

Los dinosaurios se caracterizan por ser un grupo de vertebrados terrestres extintos, con una gran diversidad y una notable distribución a nivel mundial, que dominaron los ecosistemas Mesozoicos. Este clado (ver Glosario), cuya aparición se remonta al Triásico superior -aproximadamente hace unos 240 millones de años- se diversificó rápidamente ocupando diferentes nichos ecológicos (ver Glosario), dando origen de esta manera a tres grandes linajes monofiléticos (ver Glosario): terópodos, saurópodos y ornitíscios (ver Figura 1). Cada uno de estos clados se destacó por presentar una amplia plasticidad evolutiva, generando distintos modelos evolutivos o ecomorfotipos (ver

Glosario) diferentes, que se originaron a partir de la ruptura del supercontinente Pangea¹.

Sin duda, la separación y aislamiento de la fauna de dinosaurios, que resultó de la fragmentación continental hace unos 200 millones de años, dieron origen a distintos ecomorfotipos, tanto en el continente de Laurasia² como en Gondwana³, provocando diferencias anatómicas y funcionales en el esqueleto, el cráneo y los dientes. De esta manera, se refleja el sorprendente poder de cambio a nivel fenotípico que los dinosaurios presentaban ante diferentes condiciones ambientales lo que se conoce como plasticidad evolutiva.

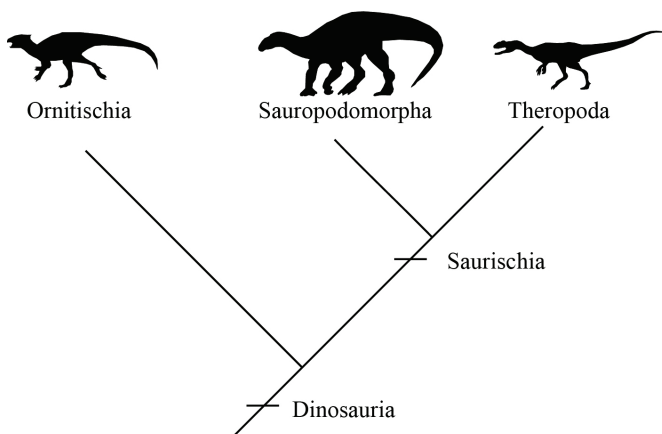


Figura 1. Árbol filogenético tradicional mostrando los tres grandes linajes que se encuentran dentro de Dinosauria.

Palabras clave: depredadores, dientes zifodontes, dinosaurios, Theropodos.

Jorge Gustavo Meso¹

Licenciado en Paleontología
jgmeso@unrn.edu.ar

¹ Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología (IIPG), Universidad Nacional de Río Negro (CONICET-UNRN)

Recibido: 27/12/2019. Aceptado: 02/04/2020.

Pero, ¿qué son los terópodos?

Los terópodos constituyen uno de los grupos de dinosaurios mejor representados en el registro fósil, con una amplia diversidad de formas y especies. Dominaron los ecosistemas terrestres del Mesozoico durante 135 millones de años, y se diversificaron ampliamente dando origen a diferentes grupos cuya anatomía es muy variada. Aunque su tamaño corporal suele variar mucho entre los distintos grupos, las características distintivas que pueden observarse a simple vista son: andar bípedo, miembros posteriores alargados y fuertes, miembros anteriores reducidos con afiladas garras, cola musculosa, y presencia de dientes afilados y curvados distalmente -característica distintiva de una dieta carnívora- (ver Figura 2).

¿Cómo son los dientes de terópodos y qué características presentan?

Estas piezas bucales se encuentran diferenciadas en corona dental (estructura visible) y raíz (estructura que le otorga sostén al diente), y conformados por dos estructuras duras (el esmalte y la dentina), y un

¹ Supercontinente que existió a finales de la era Paleozoica y comienzos de la era Mesozoica, y que abarcaba la mayor parte de la superficie emergida del planeta.

² Gran masa continental ubicada en el Hemisferio Norte, surgida a finales del Jurásico a partir de la ruptura del supercontinente Pangea.

³ Gran masa continental ubicada en el Hemisferio Sur, surgida a finales del Jurásico a partir de la ruptura del supercontinente Pangea.

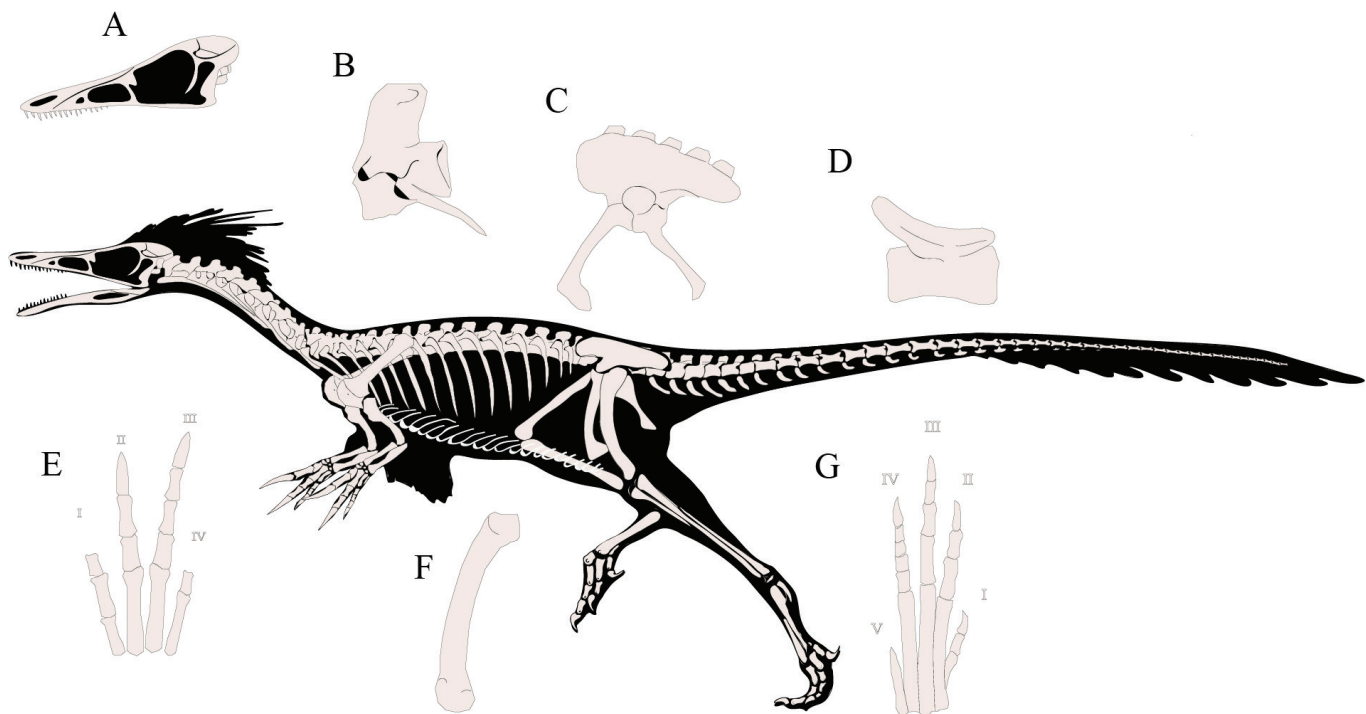


Figura 2. Esquematación generalizada de un terópodo con sus características más importantes. A) cráneo con hueso lacrimonasal; B) vértebras cervicales; C) cinco vértebras sacras; D) vértebras caudales con procesos; E) mano con reducción o pérdida de los dígitos IV y V; F) fémur elongado y curvo; G) pies simétricos largos y bilaterales con los dígitos II a IV y el dígito I, separados de pie.

tejido blando denominada pulpa dentaria (que no se conserva en el registro fósil). Esta corona dental visible se encuentra recubierta por esmalte, que le otorga la cualidad de dureza y resistencia ante cualquier acción destructiva del ambiente u otros organismos. La rotura del esmalte suele producirse en las etapas *peri-mortem* y *post-mortem* del organismo portador. Asimismo, la corona posee una cara lingual (cara interna que se orienta hacia la cavidad bucal) y una cara labial (cara externa que se orienta hacia la mejilla), las cuales convergen anteriormente y posteriormente en una carena (ver Glosario) mesial y distal respectivamente (ver Figura 3).

Dentro del grupo de los dinosaurios terópodos podemos encontrar cuatro tipos básicos de dientes morfológicamente distintos, definidos en base a la presencia o ausencia del estrechamiento entre la corona y la raíz, el estrechamiento de la corona, la presencia o ausencia de dentículos, y la curvatura lingual del diente.

¿Qué tipos de dientes podemos hallar?

El primer tipo básico de diente es el denominado "zifodonte" cuyo nombre fue acuñado por el paleontólogo norteamericano Wann Lagston Jr. a mediados de la década del 70. Se caracteriza por una corona labio-lingualmente estrecha lateralmente comprimida, con una curvatura distal marcada y carenas con o sin dentículos. Se podría decir que este morfotipo simula una hoja de cuchilla (ver Figura 4).

El segundo tipo, se designa como "folidonte" y se identifica por tener una constricción pronunciada en la corona a nivel de la cerviz -zona de transición entre la corona y la raíz-, mostrando un contorno en forma de hoja lanceolada en vista lateral (ver Figura 4). El tercero, llamado "paquidonte", se caracteriza por una corona labio-lingualmente expandida, no constreñida y fuertemente recurvada distalmente (ver Figura 4). A diferencia de los morfotipos anteriores, los dientes paquidontes son sumamente robustos, capaces de resistir altas presiones como las que se habrían ejercido al morder y romper huesos.

Por último, el "conidonte" se caracteriza por una corona cónica con o sin dentículos y, por lo general, una superficie estriada (ver Figura 4). Este último tipo es muy similar al que presentan los cocodrilos hoy en día y se han descrito para grupos de dinosaurios carnívoros que podían incluir peces en su dieta. Actualmente, cuando se hace referencia a estos elementos, se habla de dientes laterales -dientes con ambas caras simétricas- o dientes mesiales -dientes con caras asimétricas y que por lo general corresponden a la serie del premaxilar o maxilar-.

Estos elementos, se especializaron a partir de dientes comprimidos labio-lingualmente (constricción lateral), curvados hacia atrás en forma de cuchilla, y con un gran desarrollo de dentículos a lo largo de ambas carenas, característica heredada de sus ancestros.

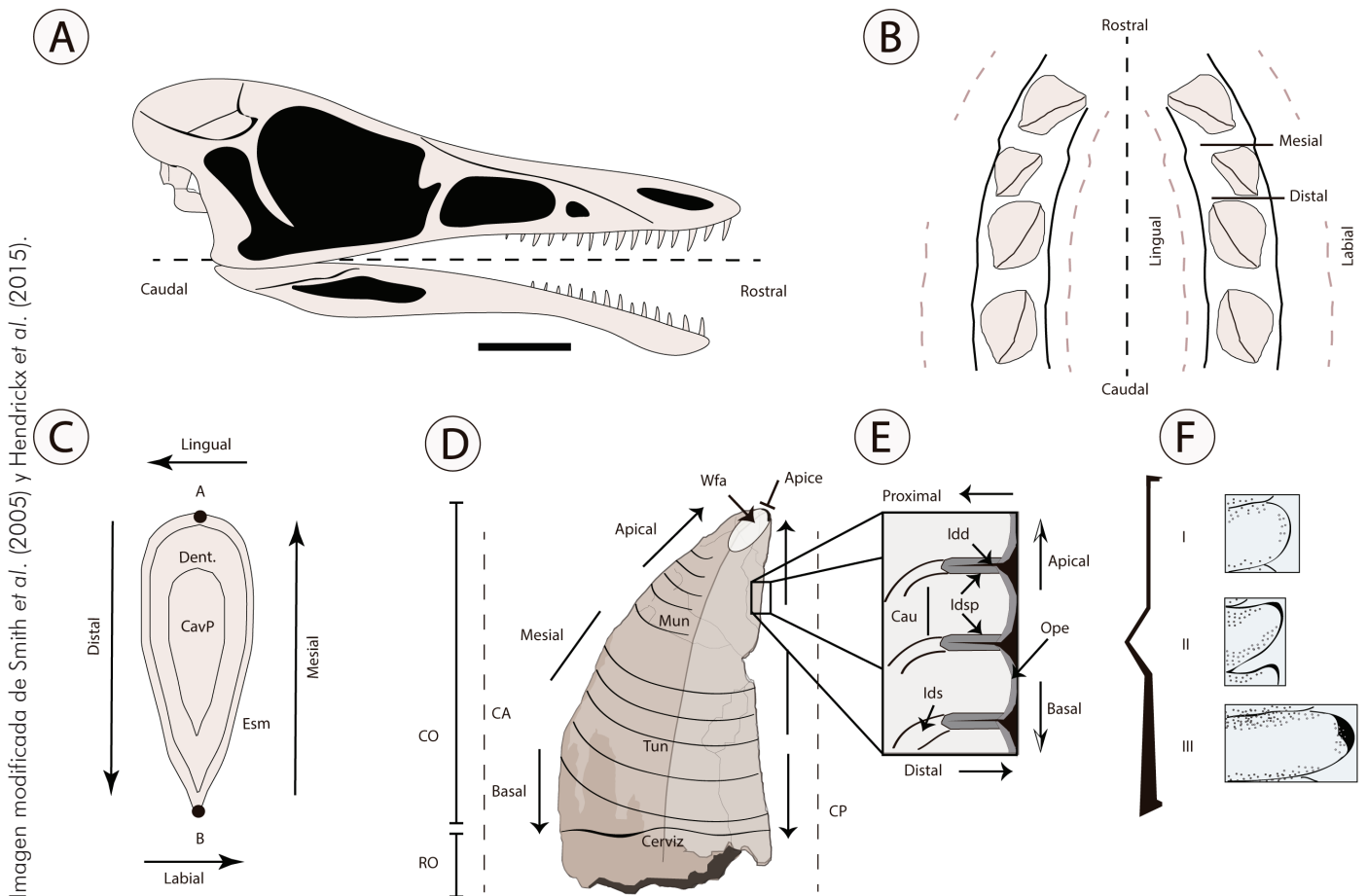


Imagen modificada de Smith et al. (2005) y Hendrickx et al. (2015).

Figura 3. Terminología utilizada en la descripción de dientes fósiles. A) orientación de los dientes con respecto al cráneo; B) posición y orientación de la dentición de los dinosaurios terópodos en vista palatal; C) orientación general de una corona de diente idealizada y en corte; D) corona de un diente generalizado en vista lateral; E) denticulos de la carena distal; F) principales tipos de denticulos. Abreviaturas: Dent, dentina; Cavp, cavidad pulpar; Esm, esmalte; CO, corona; RO, raíz; CA, carena anterior o mesial; CP, carena posterior o distal; Idd, diáfisis interdenticular; Idsp, espacio interdenticular; Ids, surcos interdenticulares; Ope, margen externo; Tun; ondulaciones transversales; Mun, ondulaciones marginales; I, denticulo en forma cuadrangular; II, denticulo en forma de gancho; III, denticulo en forma subcuadrangular.

Posible funcionalidad de estos dientes

Una dentición tipo zifodonte, es una condición primitiva que se observa ampliamente dentro de los terópodos y cuya morfología indica una dieta carnívora, ya que esta es eficaz para perforar y arrancar. Si bien este morfotipo representa una condición primitiva para estos dinosaurios, los grupos en los que se puede encontrar esta morfología son: formas basales tales como *Eoraptor*, *Coelohisoidea*, *Dilophosoidea*, *Ceratosauria* (*Ceratosauridae* + *Noasauridae* + *Abelisauridae*), *Piatnitzkysauridae*, *Megalosauridae*, *Megaraptora*, *Carcharodontosauridae*, *Tyrannosauridae*, *Compsognathidae*, *Alvarezsauridae* y *Domaeosauridae* (ver Figura 5).

El segundo tipo, folidonte, ha tenido un amplio debate en el ámbito científico ya que algunos autores argumentan que está relacionado con una dieta herbívora, insectívora y/u omnívora; mientras que otros han propuesto una dieta estrictamente carnívora para especímenes con dicho tipo de dentición.

Dada su morfología en forma de hoja, este tipo de dentición sería adecuada para perforar, desgarrar y triturar forraje vegetal fibroso y/o presas de pequeño tamaño, característica que se observa en animales existentes tales como los lepidosaurios, lacértidos del género *Sauromalus* e iguanas. Dentro de los terópodos, los grupos que presentan una dentición folidonte son: *Ornithomimosauria*, *Alvarezsauridae*, *Oviraptorosauria* y *Troodontidae* (ver Figura 5). El tercer tipo, paqidonte, únicamente se encuentra en grupos de gran porte, y especializados a la hipercarnivoría (ver Glosario), ya que este tipo de dentición estaría diseñado para triturar y moler huesos.

Los dos grandes grupos que presentan dientes de tipo paqidonte son *Allosauridae* y *Pantyrannosauria* (ver Figura 5).

Por último, la dentición conidonte también ha generado gran controversia, ya que muchos autores argumentan que son estructuras adaptadas para empalar y retener presas, siendo utilizado a

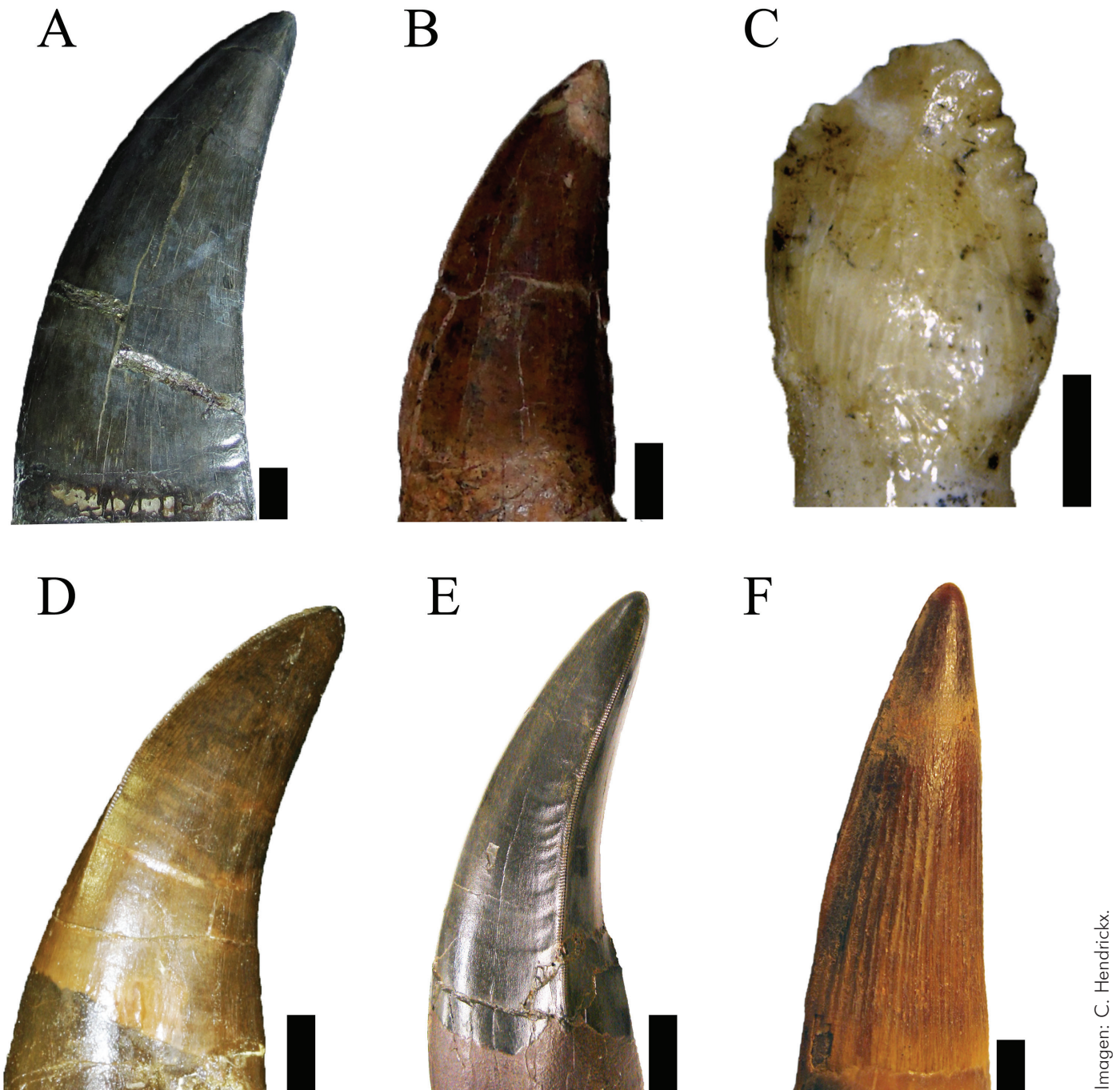


Imagen: C. Hendrickx.

Figura 4. Tipos de dientes presente en los dinosaurios terópodos no avianos. Coronas de dientes: A) zifodonte de *Acrocanthosaurus*; B) zifodonte de *Mapusaurus*; C) folidonte de *Eshanosaurus*; D) paquidonte de *Tyrannosaurus*; E) paquidonte de *Tyrannosaurus*; F) conidonte de *Spinosaurus*. Escala equivalente a 1 cm.

menudo para inferir una dieta piscívora. No obstante, la presencia de gastrolitos (ver Glosario) en ornitomimosaurios y oviraptoridos ha conducido a muchos autores a hipotetizar que dicha dentición era adecuada para la herbivoría. Los grupos que poseen una dentición conidonte son: Spinosauridae, Ornithomimosauria, Oviraptorosauria y Unenlagiinae (ver Figura 5).

¿Qué información nos brindan estas piezas?

Los dientes de terópodos son de gran utilidad para la identificación taxonómica a nivel de familia o clados particulares, dado que presentan una serie de características que no se encuentran en otros tipos dentales dinosaurianos. Debido a que esta diversidad morfológica se encuentra relacionada con el tipo de alimentación, podemos obtener diferentes datos de suma importancia para su ecología.

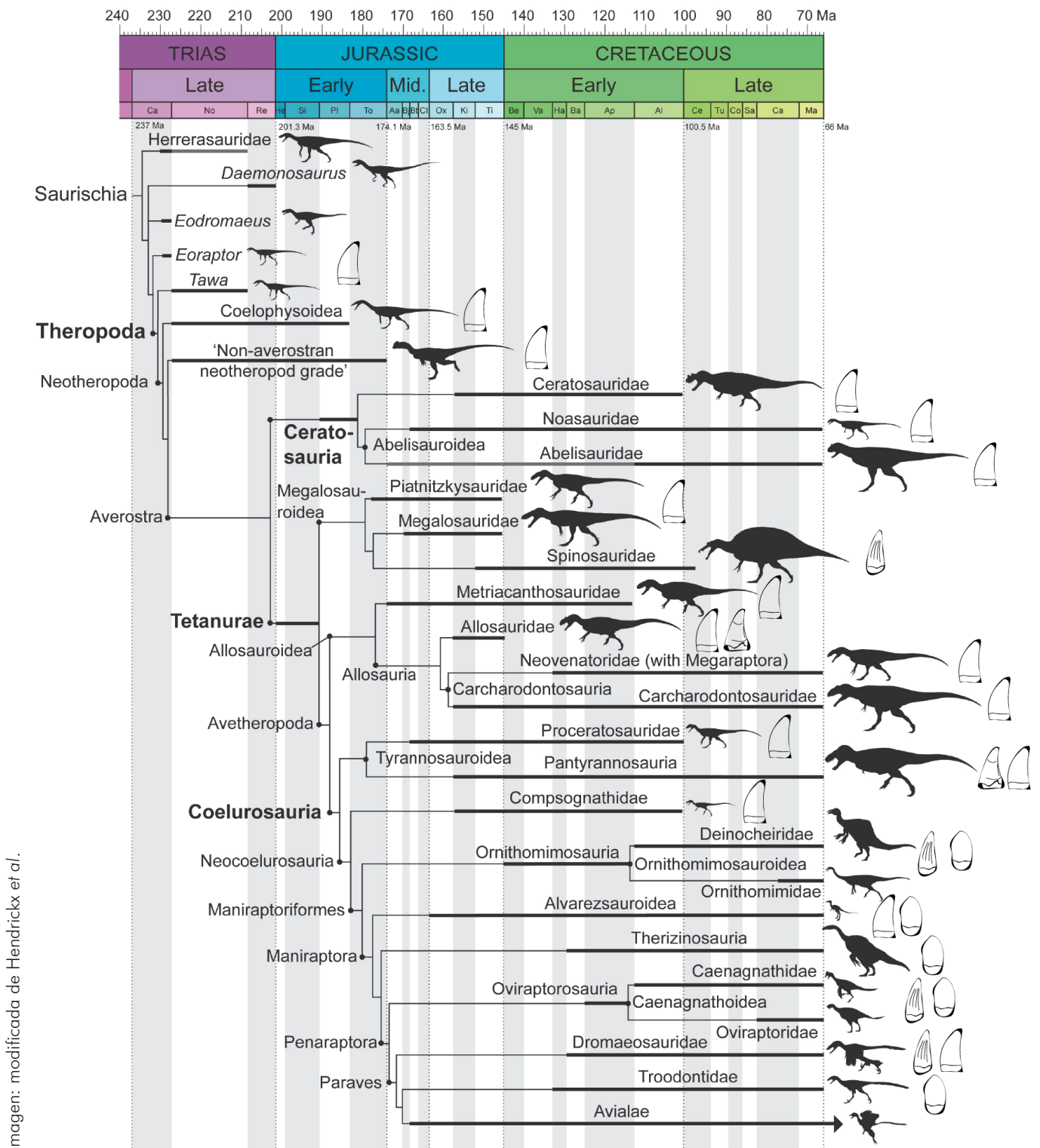


Imagen: modificada de Hendrickx et al.

Figura 5. Relaciones filogenéticas de los terópodos y la distribución de los tipos dentales.

El hallazgo de dientes de terópodos asociados a esqueletos parciales y huevos de saurópodos (ver Glosario) con embriones, ha evidenciado la interacción entre dinosaurios herbívoros y carnívoros, tanto depredadores como carroñeros. No obstante, se han hallado pruebas más directas de depredación, como por ejemplo, en vértebras correspondientes a distintos sectores del esqueleto axial de diferentes grupos de dinosaurios herbívoros, en los cuales se observa la incrustación de una corona dental en un

agujero oval o lenticular, rodeado por crecimiento óseo anómalo. Una estrategia ecológica registrada ocasionalmente en dinosaurios carnívoros es el canibalismo, el cual se ha documentado en algunos grupos. En ocasiones, el registro de piezas dentales ha permitido extender el biocrón (ver Glosario) de ciertos grupos de terópodos. Es el caso de un gran diente proveniente de Riodeva (España) reconocido como Allosauroidae indeterminado, que permitió extender el biocrón de este clado hasta el Títonico-Berriasiense.



Imagen: Jorge González.

Figura 6. Interpretación paleoecológica del yacimiento de Paso Córdoba. Terópodos carroñando la carcasa de un saurópodo.

Últimamente se han realizado estudios geoquímicos muy completos en dientes de dinosaurios terópodos, algunos sobre el fosfato del esmalte, y otros sobre los isótopos de oxígeno de la siderita, un mineral de reemplazo muy común en dientes fósiles. Dichos estudios han permitido hacer inferencias sobre el hábitat de estos dinosaurios. Más aun, el desarrollo de nuevas tecnologías ha promovido la realización de otros tipos de estudios relacionados con la biomecánica.

Historia de la identificación de dientes de terópodos

Al indagar en la literatura sobre este tema, se observa que los primeros trabajos sobre dientes aislados de dinosaurios fueron publicados en la segunda mitad del siglo XIX. Para mediados del siglo XX, este tipo de contribuciones había aumentado de forma considerable. En muchos de estos trabajos se erigieron especies nuevas a partir de dientes aislados, como es el caso de *Megalosaurus inexpectatus*, establecida a partir de cinco piezas dentales separadas provenientes de la Formación Cerro Castillo (Albiano-Cenomaniano), provincia de Chubut. Esta práctica fue criticada por varios autores, argumentando que la sistemática en base a dientes aislados es artificial y carece de

exactitud, ya que existe una relativa homogeneidad morfológica entre los distintos dientes de terópodos. En los últimos años, la mayoría de estos taxones se han revisado y han pasado a ser considerados como dientes de terópodos indeterminados.

A comienzos de la década de los 90, el paleontólogo Philip J. Currie y colaboradores, realizaron un trabajo que puede considerarse pionero en el estudio de dientes aislados de dinosaurios terópodos, donde se establecen y sistematizan una gran cantidad de parámetros para su clasificación. Desde entonces, se han publicado estudios muy completos y detallados que toman como base los parámetros propuestos por Currie y colaboradores para el análisis de los dientes.

Actualmente, los estudios de dientes de dinosaurios suelen dividirse en tres partes. La primera, se ocupa de la morfología de la pieza con una descripción y comparación anatómica. La segunda, se basa en la utilización de los detalles morfológicos del diente para establecer posibles relaciones de parentesco a partir de la aplicación de programas de metodología cladística. Por último, en la tercera se realiza un estudio cuantitativo donde, a partir de la toma de diferentes medidas y su inclusión en programas estadísticos, se obtienen gráficos en los que se observan agrupamientos que se

corresponden con las diferentes familias de dinosaurios analizados. A partir de la coincidencia de resultados en la aplicación de estos diferentes métodos se llega a una clasificación confiable de los dientes aislados.

Las problemáticas de este tipo de estudios

Durante mi trabajo final de licenciatura, me dediqué a la identificación de 13 dientes aislados de dinosaurios terópodos provenientes de dos yacimientos cercanos ubicados en la localidad de Paso Córdoba (General Roca, Río Negro). En ambos casos, los dientes se encontraban en asociación con restos esqueléticos de saurópodos titanosáuridos. Estos yacimientos fosilíferos corresponden a la Formación Allen (Campaniano-Maastrichtiano), concretamente a facies (ver Glosario) de interdunas secas. Mediante caracteres cualitativos y cuantitativos se identificaron cuatro morfotipos dentales: el primero asignado al clado Abelisauridae, el segundo asignado a Tetanurae indeterminado, el tercero a Megaraptora y el último a Theropoda indeterminado. Además, en los materiales estudiados se identificaron ciertas evidencias que permiten reconstruir un posible escenario de lo que habría ocurrido a partir de un estudio tafonómico (ver Glosario) y paleoecológico exhaustivo del sitio (ver Figura 6).

Uno de los problemas más frecuentes con los que me encontré, fue la falta de trabajos publicados con descripciones morfológicas y comparaciones detalladas de dientes aislados. Asimismo, durante mi actual etapa de doctorando, tuve la oportunidad de trabajar con dientes de saurópodos, donde se puede observar este problema con un enfoque mucho más preocupante. Si bien los dientes de dinosaurios terópodos son los elementos más comúnmente representados en los ambientes continentales del Cretácico (ver Glosario), estos no siempre se encuentran completos. De esta manera, uno de los problemas más importantes y comunes es la pérdida de datos, es decir, medidas que no pueden ser tomadas y/o recuperadas, lo que genera un faltante de información contundente en muchos casos. Este problema suele tratarse en la literatura específica de dos maneras distintas. La primera, es eliminar los casos, es decir, suprimir toda la información que brinda ese diente, y posteriormente analizar los datos de los dientes restantes en un programa estadístico. La segunda, consiste en agrupar *a priori* los distintos dientes a nivel de familia, de manera que la información faltante de cada grupo es recuperada a través del promedio obtenido para cada grupo, y posteriormente analizada en un programa estadístico. Este último método posee el inconveniente que, desde un punto de vista estadístico, arroja resultados ambiguos. Con respecto a esta cuestión particular, a comienzos de 2018 expuse un trabajo en un congreso

donde se presentó un adelanto sobre un método que permite corregir estos "errores" y obtener "valores más reales", logrando así una dispersión más congruente de los distintos grupos que incluye Theropoda y, de esta manera, facilitar el reconocimiento de dientes aislados de terópodos. Además, se propone seguir un protocolo riguroso para el análisis de estas piezas bucales y su posterior reconocimiento, teniendo en cuenta que también existen algunas variables que se encuentran estrictamente relacionadas con la ontogenia, entre otras. De esta manera, se implementa una metodología estadística novedosa con el objetivo de brindar datos más precisos para la clasificación de dientes aislados de terópodos.

En resumen, los terópodos no avianos (ver Glosario) fueron, sin duda, unas de las criaturas más impresionantes que habitaron la Tierra con dientes morfológicamente muy diversos y que, en efecto, estaban diseñados para matar.

No obstante, cuando se investiga la distribución de las diferentes características que pueden hallarse en los dientes de los terópodos no avianos encontramos que a pesar su alta homoplasia (ver Glosario), los dientes de terópodos aislados tienen un gran potencial para ser diagnosticados a nivel de familia. En este sentido, los análisis utilizados son técnicas muy prometedoras que facilitan la identificación taxonómica de dientes aislados, pero que deben ser acompañadas por una descripción y comparación detallada.

Agradecimientos

Proyecto PI 40-A- 312 y 40-A-580.

Glosario

Biocrón: intervalo de tiempo correspondiente a la duración de una especie y/o taxón.

Carena: cresta afilada, estrecha y bien delimitada o estructura en forma de quilla y que corresponde típicamente al borde cortante del diente.

Clado: termino que se refiere a cada ramificación obtenida en un árbol filogenético.

Cretácico: división de la escala temporal geológica que pertenece a la Era Mesozoica.

Ecomorfotipos: Se refiere a un grupo de organismos con características morfológicas y ecológicas similares.

Facies: conjunto de rocas con características determinadas, y que se agrupan según su contenido paleontológico y litológico (composición mineral, granulometría, tipo de sedimento, estructuras sedimentarias, etc.).

Gastrolitos: piedras, normalmente ovaladas, que han estado dentro del estómago de un organismo para ayudar a triturar los alimentos previamente ingeridos.

Hipercarnivoría: organismo cuya dieta consiste estrictamente de carne.

Homoplasia: una estructura o un carácter es homoplásico cuando ambos son similares desde un punto vista estructural, embriológico y/o topográfico, pero después de obtener un análisis filogenético se demuestra que se han originado en diferentes ancestros en común y en momentos distintos.

Monofilético: un clado o linaje es monofilético si comprende a todos los descendientes del ancestro común, que es a su vez el primer representante del grupo.

Nicho ecológico: lugar que ocupa una especie o un conjunto de ellas en un ecosistema determinado.

Plasticidad evolutiva: capacidad de cambio a nivel fenotípico que presentan las especies ante diferentes condiciones ambientales.

Saurópodos: grupo de dinosaurios que se caracterizan por una dieta herbívora, andar cuadrúpedo, cuello largo y gran porte.

Tafonomía: estudio en detalle sobre transición ocurrida entre el organismo muerto y su posterior enterramiento.

Taxón: grupo de organismos descritos sobre la base de algún criterio taxonómico y asignados a la

Resumen

Los dinosaurios se caracterizan por ser un grupo amplio, con una gran diversidad y una notable distribución a nivel mundial, representando el grupo de vertebrados terrestres predominantes de los ecosistemas Mesozoicos. Este grupo se diversificó rápidamente ocupando diferentes nichos ecológicos dando origen, de esta manera, a tres grandes linajes monofiléticos: terópodos, saurópodos y ornitisquios. Cada uno de estos grupos se destacó por presentar una amplia plasticidad evolutiva, generando distintos ecomorfotipos. Una de las características más llamativas de los terópodos son sus dientes afilados en forma de cuchilla. Estas piezas bucales morfológicamente diversas se originaron a partir de un tipo básico denominado "zifodonte". El hallazgo de estas piezas, permite evidenciar la interacción directa e indirecta entre dinosaurios herbívoros y carnívoros, tanto depredadores como carroñeros, así como otros datos para interpretar su ecología. Además, son de gran utilidad para la identificación taxonómica a nivel de familia.

Para ampliar este tema

- Bonaparte, J. F. (2007). *Dinosaurios y Pterosaurios de América del Sur*. Ed. Albatros.
- Canudo, J. I., Barco, J. L., Caballero, P. C., Bescós, G. C., Omeñaca, J. I. R. y Torres, R. R. (2005). Evidencias de predación de dinosaurios terópodos en el Maastrichtense superior, Cretácico superior de Arén (Huesca). *Lucas Mallada* 12: 29-58.
- D'Amore, D. C. (2009). A functional explanation for denticulation in theropod dinosaur teeth. *The Anatomical Record* 292: 1297-1314.
- Hendrickx, C. y Mateus, O. (2014). Abelisauridae (Dinosauria: Theropoda) from the Late Jurassic of Portugal and dentition-based phylogeny as a contribution for the identification of isolated theropod teeth. *Zootaxa*, 3759.
- Hendrickx, C., Mateus, O. y Araújo, R. (2015). A proposed terminology of theropod teeth (Dinosauria, Saurischia). *Journal of Vertebrate Paleontology* 35: e982797.