

Dinosauro teropodoen hortzak eta hauen isladapena dietan

(Teeth of theropod dinosaurs and dietary implications)

Erik Isasmendi^{*1}, Ainara Badiola¹, Xabier Pereda-Suberbiola¹

¹Geologia Saila, Zientzia eta Teknologia Fakultatea (UPV/EHU, Leioa)


LABURPENA: Dinosauro teropodoak erregistro fosilean nahiko urriak dira eta askotan aurkitutako fosil bakarrak hortz isolatuak dira. Teropodoen hortzekin, ordea, azterketa paleontologiko anitz egin daitezke, metodologia kualitatibo eta kuantitatibo mota desberdinak erabiliz. Hortzetatik abiatuz, teropodoen biosistematika burutu eta talde honen erregistro fosila eta paleobiodibertsitatea ezagutu daitezke, baita hainbat diziplina paleobiologikoren azterketa egin ere; hala nola, paleoekologia (iraganeko bizidunek beraien artean eta hauek ingurunearekin duten erlazioaren azterketa) eta paleobiogeografia (iraganeko bizidunen banaketa biogeografikoaren azterketa). Azterketa paleoekologiko bat dinosauro hauen dieta ezagutzera litzateke. Teropodoen lehendabiziko ordezkariak hortz zifodontoak (laban itxurakoak) zituzten; hortz hauek haragia ebakitzeko aproposak dira. Hortz pakidontoak (banana gisakoak) zifodontoak baino erresistentzia handiagoa erakusten dute. Hauek kate trofikoaren goialdean dauden teropodo haragijaleetan agertzen dira eta hezurak txikitzea eta haragian ebakidura zabalak egitea ahalbidetzen zieten dinosauroei. Hortzeria konidontoa (hortz lateral konikodun hortzeria) zulatzeko eta harrapakinak eusteko da egokia eta dinosauro iktiofago, herbiboro eta intsektiboro batzuetan garatu zen. Hortzeria folidontodun teropodoei, hau da, hosto itxurako hortzak dituztenei, dieta mota ezberdinak esleitu zaizkie; hala nola, haragijalea, intsektiboroa, omniboroa edota herbiboroa. Nahiz eta dinosauro teropodoek hortzeria mota ezberdinak izan, batzuk hortzen galera erakusten dute. Edentulismoa (hortzen galera partziala edo osoa) teropodo talde ezberdinetan eman zen independenteki. Edentulismoaren zergatia jorratzen duten hipotesi asko proposatu diren arren, argi dago hortz gabeko moko batek funtzio asko bete ditzakeela, hala nola, dietan, eta, beraz, berrikuntza ebolutibo garrantzitsua izan zela dinosauro teropodo ez-hegaztietan eta hegaztietan. Izan ere, egun, hortz gabeko hegaztiak bizirik dirauten dinosauro bakarrak dira.

HITZ GAKOAK: Dinosauro, Teropodo, hortzeria, dieta, edentulismoa.

ABSTRACT: *Isolated theropod teeth are the most common elements of this dinosaur clade found in the fossil record. This has led to the development of different qualitative, quantitative and phylogenetic methodologies in the study of isolated theropod teeth. This research has applications in systematic palaeontology, palaeobiodiversity, palaeoecology, and palaeobiogeography. Moreover, the theropod teeth can inform us about the life of these dinosaurs. Ziphodont (blade-like) teeth are suitable for cutting flesh; this dentition type is the ancestral theropod condition. Pachydont (banana-like) teeth show greater strength than ziphodont teeth. Pachydonty is present in carnivorous theropods that are at the top of the food chain and are able to crush bones and make wide incisions in the flesh. Conidont (conical) teeth are suitable for drilling and holding prey. Conidonty developed in theropods with ichthyophagous, herbivorous, and insectivorous diets. Folidonty (leaf-shaped lateral crowns) occurs in theropods consuming distinct types of food, such as carnivores, insectivores, omnivores, or herbivores, including species of different clades. Edentulism has developed independently in several different theropod clades. Many hypotheses have been proposed to address the origin of edentulism in theropods; it is undeniable that a toothless beak can perform many functions and has therefore been an important evolutionary innovation in non-avian theropods and birds. In fact, toothless birds are the only theropods left alive today.*

KEYWORDS: *Dinosauria, Theropoda, dentition, diet, edentulism.*

1

***Harremanetan jartzeko/ Corresponding author:** Erik Isasmendi. Geologia Saila, Zientzia eta Teknologia Fakultatea, UPV/EHU.  <https://orcid.org/0000-0001-8547-5539>, erik.isasmendi@ehu.eus

Nola aipatu / How to cite: 1. Isasmendi, Erik; 2. Badiola, Ainara, 3. Pereda-Suberbiola, Xabier (2022). << Dinosauro teropodoen hortzak eta hauen isladapena dietan >>, Ekaia, XX. (<https://doi.org/10.1387/ekaia.22806>)

Jasoa: maiatzak 13, 2021; Onartua: martxoak 8, 2022

ISSN 0214-9001-eISSN 2444-3225 / © 2022 UPV/EHU



Obra Creative Commons Atribución 4.0 Internacional-en lizentziapean dago

1. SARRERA

Dinosauria *Triceratops horridus* eta txolarrea barneratzen dituen, baina hain inklusiboa ez den kladoa bezala definitzen da formalki [1]. Dinosaurioak monofiletikoak direla kontsideratzen da; hau da, urruneko aitzindari berbera partekatzen duten espezie guztiak barneratzen dituen taldea (superordena) da. Klasikoki, klado hau bi talde (orden) handitan banatu izan ohi da: Saurischia eta Ornithischia. Horietariko bakoitza azpitalde ezberdinetan bana daiteke [2]. Ornitiskioen barnean tireoforoak, zeratopsidoak eta ornitopodoak sailkatzen dira. Azpiorden hauen baitan sailkatutako dinosaurioek hegaztien morfologiako aldaka daukate; hots, pubisa atzerantz proiektatzen dute. Sauriskioen taldea ordea, sauropodomorfoek eta teropodoek osatzen dute eta narrasti erako aldaka konfigurazio bera azaltzen dute, pelbisa aurrera proiektatuta, alegia [2]. Bestalde, Baron et al.-ek [3] hipotesi berri bat proposatu berri dute, non teropodoak eta ornitiskioak Ornithoscelida kladoaren barruan sailkatzen dituzten. Hipotesi honek eztabaida bizia sortu du paleontologoaren artean eta oraindik ez dago adostasunik.

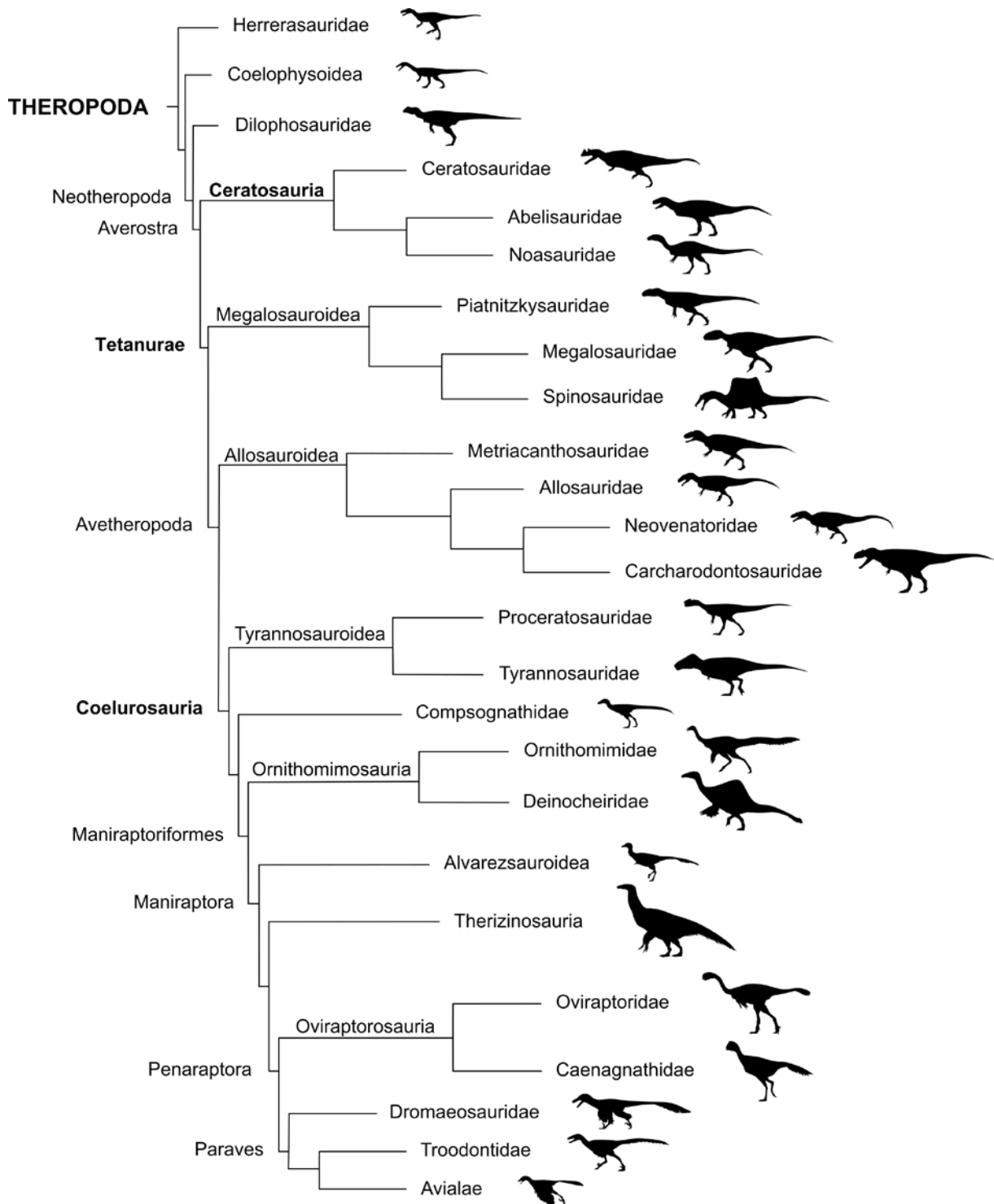
Theropoda (edo teropodoak) hegazti eta batez ere haragijaleak diren (esklusiboki ez bada ere) dinosaurio sauriskioak barneratzen dituen kladoa da [4, 5, 6] eta ia eksklusiboki bipedoak diren, hau da, bi hanka gaineko lokomozio-sistema duten animaliek osatzen dute. Gainera, lepo luzanga eta horizontalki proiektatutako isats luzeak erakusten dituzte, salbuespenak salbu [4]. Klado hau Triasiko berantiarrean agertu zen Hego Amerikan eta berehala zabaldu zen mundu osoan zehar, Jurasiko goiztiarrean kontinente guztietara hedatuta egonik [7]. Izan ere, Theropoda inoiz eboluzionatutako dinosaurio talde arrakastatsuen da, espezie eta eredu morfologiko dibertsioa erakusten baitute. Kretazeo-Paleogeno suntsipen masiboa biziraun eta hegazti gisa dibertsifikatu ziren Mesozoiko eta, batez ere, Zenoziokoan zehar [4, 6].

Theropoda azpiordenaren barne sartzen diren dinosaurioen artean *Allosaurus*, *Archaeopteryx*, *Baryonyx*, *Carnotaurus*, *Spinosaurus*, *Tyrannosaurus* eta *Velociraptor* generoak aurkitu daude; hala ere, hauen filogenia konplexua da (1. irudia). Orokorrean, herrerasauridoak eta Triasikoan bizi izandako beste genero batzuk teropodo basalak dira. Teropodo basalak Neotheropoda kladoarekin batera azaltzen dira [4]. Klado honen barruan bi talde handi ezberdintzen dira: Ceratosauria eta Tetanurae. Dinosaurio teropodo eratorrienak, zelurosauroak, hain zuzen ere, tetanuroen barnean sailkatzen dira. Zelurosauroak edo Coelurosauria aniztasun handiko kladoa da eta tamaina anitzeko teropodoak barneratzen ditu. Oso ezagunak diren tiranosaurio, dromeosaurio eta oviraptorosaurioez gain, hegaztiak ere dinosaurio zelurosauroak dira. Badira beste teropodo talde batzuk, baina beraien

kokapen filogenetiko oraindik eztabaidan dago. Honen adibidea Megaraptora taldea eta Scansoriopterygidae familia dira [2, 4, 6].

Dinosauro teropodoen eskeletoa pneumatizatua dagoenez [8], alegia, dinosauro hauen hezurak hutsik daudenez, elementu hauskorak dira, hauen kontserbazioa eta fosiltzea zailduz. Alabaina, hortzen erresistentzia askoz handiagoa da, hortz-koroa esmaltez (hidroxiapatito mineral ugari geruza) inguratuta baitago. Gainera, teropodoek aldika hortzak ordezkatzeko zituztenenez, animalia bakar batek hortz horietako asko sor zitzakeen bere bizitza osoan zehar [9]. Honek dinosauro teropodoen hortz isolatuak Mesozoikoko arroketan nahiko arruntak izatea ahalbidetzen du eta askotan aurkitzen diren fosil bakarrak dira.

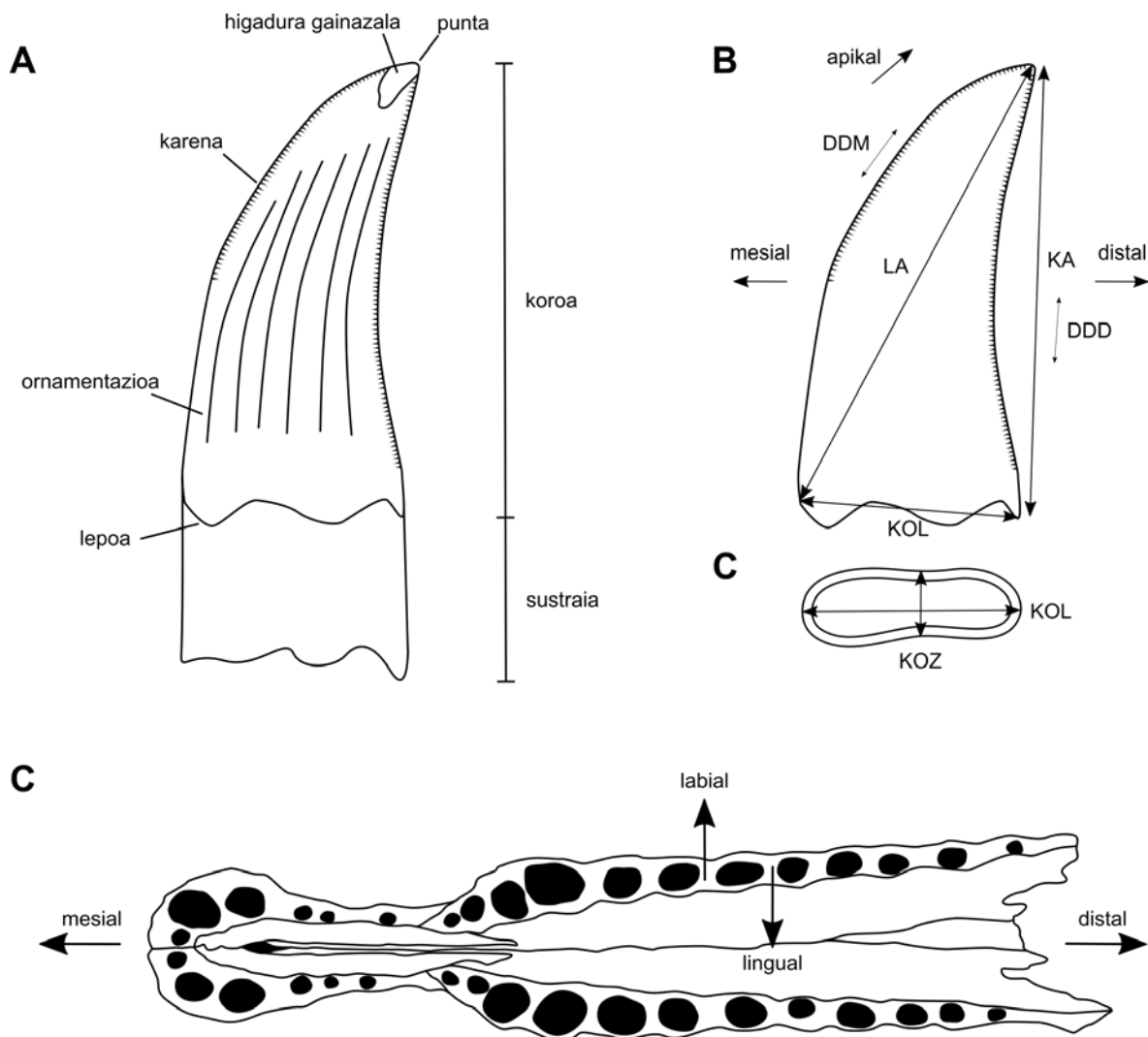
Ugaztunen hortzak erabilera biosistematiko handia badute ere, dinosauroetan hortzak ez dira fosil garrantzitsuenak, teropodoenak izan ezik. Teropodoen hortzak erabilpen sistematiko handia dute, ezaugarri autapomorfikoak (edo diagnostikoak) baitituzte familia, baita genero eta espezie mailan ere [10]. Beraz, teropodo-hortzen azterketa oso interesgarria da talde honen erregistro fosila eta paleobiodibertsitatea ezagutzeko eta ondorengo erabilera paleobiologikoetarako ere; adibidez, paleoekologia eta paleobiogeografia azterketetarako [adib. 10, 11].



1. irudia. Dinosaurio teropodoen filogenia. Megaraptora eta Scansoriopterygidae taldeak ez dira azaltzen, hauen kokapen filogenetikoa eztabaidan baitago. Hendrickx et al.-etik [4] eraldatua.

2. DINOSAURO TEROPODOEN HORTZEN ANATOMIA

Teropodo baten hortza esmaltez bildutako koroa eta sustrai batez osatuta dago; hauek lepoa deritzon trantsiziozko egitura batez banatzen dira (2A. irudia). Hortzaren punta koroaren muturra da eta puntaranzko norabideari apikala deritzo (2A eta B. irudia) [adib. 10, 12]. Leporantz egiten duen noranzkoari basala deitzen zaio. Gainera, hortz-koroaren aurrealdeari (masailezurraren sinfisiaren aurrealdeko gainazala) mesiala deritzo eta kontrako noranzkoari begira dagoen aldeari, berriz, distala. Hortzaren kanpoaldeko gainazalari (ezpain aldera begira dagoenari) labiala deritzo eta kontrako gainazalari (mingainaren aldera begira dagoenari) linguala (2B eta C. irudia) [adib. 10, 12].



2. irudia. Dinosaurio teropodoen hortz baten ilustrazioa. A, hortzen elementu edo zona anatomiko nagusiak. B, hortzen ikerketan ohikoak diren neurketak. C, dinosaurio espinosaurino baten muturra bista bentrlean. Laburdurak: DDD, dentikuluen dentsitate distala; DDM, dentikuluen dentsitate mesiala; KA, koroaren altuera; KOL, koroaren oinarriaren luzera; KOZ, koroaren oinarriaren zabalera; LA, luzera apikala. Teropodo espinosaurinoaren muturraren ilustrazioa Dal Sasso et al.-etik [13] eraldatua.

Karena koroan apikobasalki kokatutako eta ondo mugatutako gandorra da [10 eta bertako aipamenak]. Karena hau dentikuluekin lerrotatuta edo dentikurik gabe azal daiteke (2A. irudia). Dentikuluak karenan zehar azaltzen diren eta esmaltez estalitako dentinaren proiektzioak dira.

Dinosauro teropodoen hortzek ornamentazio mota anitz erakutsi dezakete esmaltean; hala nola, ildaskak, gandorrek, sakonuneak eta esmaltearen ehundura (2A. irudia) [10, 14]. Elikatze prozesuaren ondorioz, baita higadura zein ezpaldutako gainazalak ere ager daitezke [10, 15].

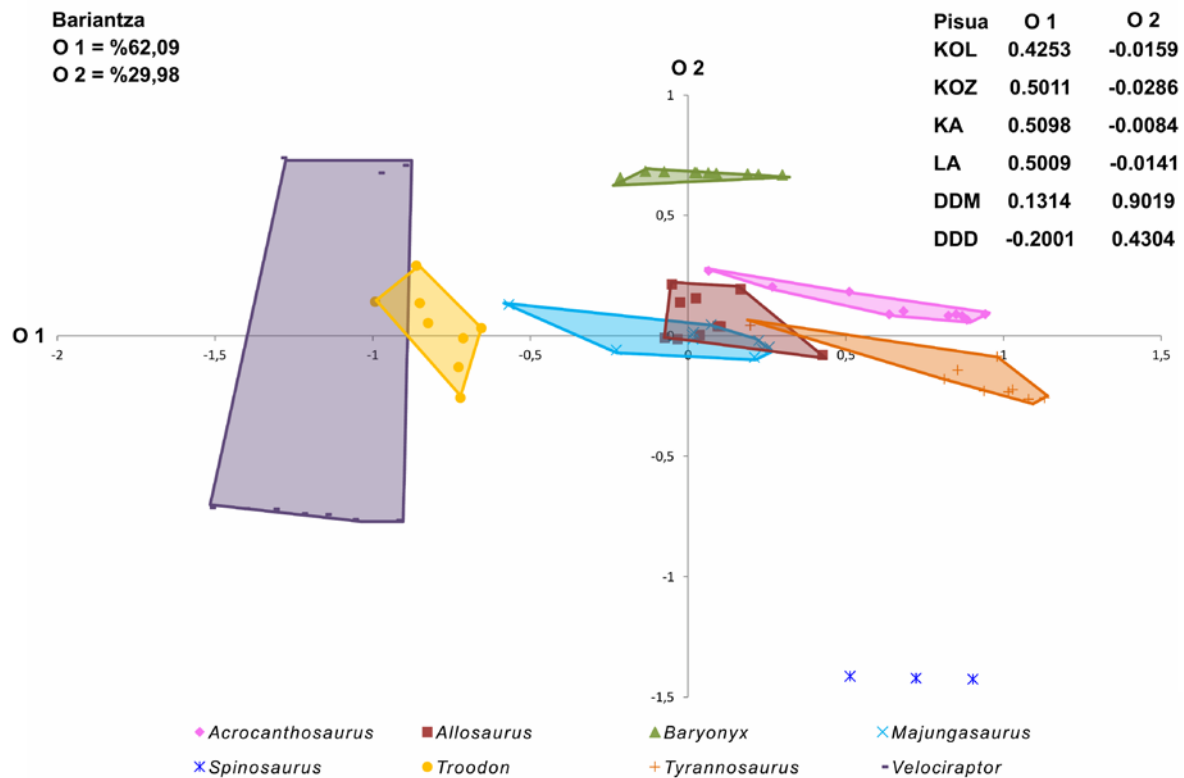
3. DINOSAURO TEROPODOEN IKERKETAN OHIKOAK DIREN METODOLOGIAK

Dinosauro teropodoen hortzeria aztertzeko metodo kualitatibo eta kuantitatiboak erabiltzen dira. Analisi kualitatiboak hortzek erakusten duten ezaugarri edo atal anatomikoen deskribapenean oinarritzen dira. Ezaugarri hauek koroa mota, koroaren zehar-ebakia, karenaren kokapena, dentikuluen presentzia edo absentzia, dentikuluen kokapena eta morfologia, eta koroaren ornamentazioa dira [adib. 10, 16, 17]. Aldiz, analisi kuantitatiboak neurgarriak diren hortzetako ezaugarrietan oinarritzen dira: koroaren altuera (KA); koroaren oinarriaren luzera (KOL), koroaren oinarriaren zabalera (KOZ), luzera apikala (LA), dentikuluen dentsitate mesiala (DDM) eta dentikuluen dentsitate distala (DDD) (2B. irudia) [9, 10, 18]. Dentikuluen dentsitatea milimetroka, bi milimetroka edota bost milimetroka neurtu daiteke [9, 10, 18]. Aldagai hauekin aldagai anitzeko analisi estatistiko edo morfometriko ezberdinak burutzen dira.

3.1. Aldagai anitzeko analisiak

Aldagai anitzeko analisiak laginak aldagai bi baino gehiagorekin erlazionatzen direnean oso erabilgarriak dira [19]. Teropodo-hortzen kasuan, hortzaren tamaina eta dentikuluen dentsitatea islatzen dituzten aldagaiekin lan egiten da. Aldagai hauek laginek duten aldakortasun morfometrikoa identifikatzea eta bestelako datu baseetan aurkitu daitezkeen datuekin konparazioak egitea ahalbidetzen dute. Ohikoak diren analisi morfometriko edo estatistikoak osagai nagusien analisiak (ONA) eta analisi diskriminanteak (AD) dira.

ONA informazioa laburbiltzen duen analisi estatistiko estandarra da. Analisi morfometrikoetan, adibidez, dimentsio kopurua murrizten duen teknika da ahalik eta informazio gutxien galduz [20]. Analisi honek ardatz sorta berri bat definitzen du, ardatzak bata bestearekiko perpendikularrak eta independenteak direlarik. Ardatz hauek jatorrizko aldagaien funtzioa dira bariantza handieneko norabidean [20].



3. irudia. Osagai anitzeko analisi (ONA) baten adibidea. O1 (lehenengo osagai nagusia) x ardatzean dago kokatuta eta O2 (bigarren osagai nagusia) berriz y ardatzean.

Adibide bezala burututako ONA analisi morfometrikoan (3. irudia), Smith et al. [9] eta Hendrickx et al.-en [21] datu-baseetatik hartutako zortzi dinosauro teropodo generoren hortzeriaren konparazio morfometrikoa egin da. Bertan lehenengo osagai nagusiak (O1), x ardatzean kokatuta dagoena, bariantzanren %62,09-a azaltzen du. Bigarren osagai nagusiak (O2), ordea, y ardatzean ezarrita dagoena, bariantzaren %29,98-a biltzen du. O1-aren pisu nagusia hortzen neurriak dira (KA, LA, KOL eta KOZ) eta O2-rena, berriz, dentikuluen dentsitateak (DDM eta DDD). Hortzek grafikoan marraztutako morfoespazioen arabera, *Spinosaurus*, *Tyrannosaurus* eta *Acrocanthosaurus* teropodoen hortzak grafikoaren eskuinaldean (x ardatzaren balore positiboetan) agertzen dira, handienak baitira. Aldiz, hortz txikiak dituzten teropodoak, *Troodon* eta *Velociraptor* generoak, hain zuzen ere, grafikoaren ezker aldean (x ardatzaren balore negatiboetan) azaltzen dira. Jatorritik gertu, bitarteko tamainako hortzeria azaltzen duten *Allosaurus*, *Baryonyx* eta *Majungasaurus* teropodoen hortzak kokatzen dira. Dentikuluen dentsitatei dagokionez, *Spinosaurus* grafikoaren behealdean (y ardatzeko balore negatiboetan) azaltzen da, genero honen hortzak dentikulurik gabeak direlako. *Velociraptor*-en hortzek erakusten duten morfoespazioa handia da (y ardatzaren balio positibo zein negatiboetan banatzen da), hortzen kategoria mesiala dentikulatua edo dentikulurik gabea baita. Hortaz, dentikulua

dituzten *Velociraptor* dinosauoaren hortzak grafikoaren goialdean azaltzen dira eta dentikulu gabeak behealdean. *Baryonyx* espinosauoaren hortzek dentikuluen dentsitate altuena erakusten dutenez, grafikoan O2 osagaiarekiko balio positiboak erakusten dituzte. Beste generoen hortzek bitarteko dentsitateak dituztenez, x ardatzetik gertu geratzen dira. Beraz, ONA analisi estadistikoak, dinosauro teropodoen hortzek betetzen dituzten morfoespazio desberdinak bereiztea eta hauen zergatia ulertzea ahalbidetzen du.

AD-a talde bi edo gehiagoren arteko bereizketa maximizatzen duen analisi estatistikoa da. Horretarako, aurretik ezagunak diren datuak beharrezkoak dira diskriminatzaileenak diren aldagaiak aurkitzeko. Analisi mota hau aurreikuspen edo aurre esplorazio bat egiteko aproposa da eta aurretik identifikatutako eta ezagutzen diren taldeetan sailkatu ditzake datuak [20].

Badaude baliagarriak baina gutxiago erabiltzen diren beste aldagai anitzeko analisi batzuk ere; hala nola, erregresio logistikoa, Naive Bayes sailkatzailea, random forest edota C5.0 erabaki-zuhaitza [22].

3.2. Analisi kladistikoak

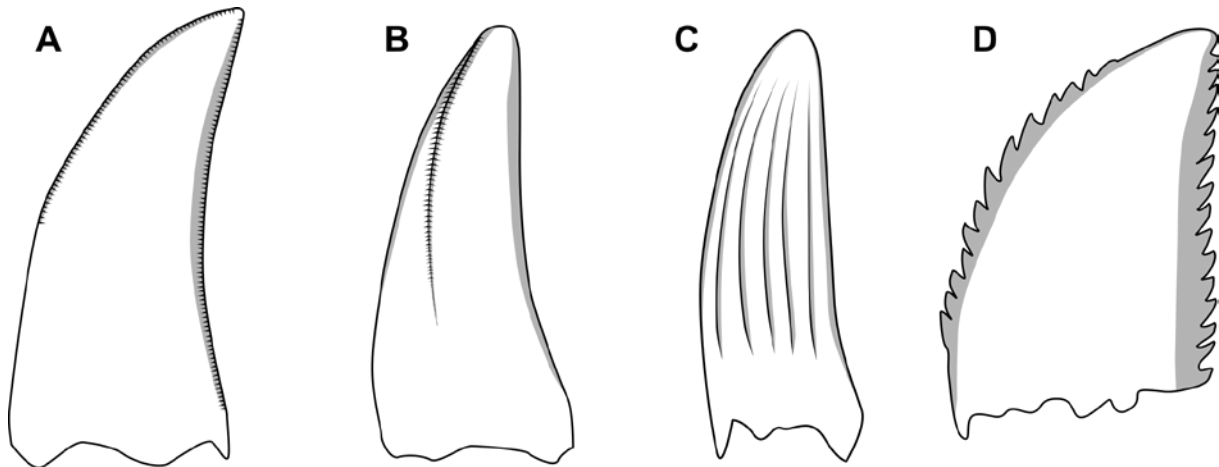
Filogenia sistematikoak edo kladistikak talde naturalak sortzen dituzten egungo edota suntsitutako espezieen eta talde biologikoen arteko erlazio genealogikoak ebaztea du helburu. Analisi kladistikoetan dinosauro teropodoen hortzen ezaugarrien erabilera nahiko berria da, baina dinosauro talde honen erlazio filogenetikoak ezagutzea baimentzen dute. Analisi kladistikoetan aztergai diren fosil desberdinetan ezaugarri matrize bat kodifikatzen da; hau da, taxoi jakinean ezaugarri bakoitzaren (adibidez, dentikuluen garapena) kategoria zein den ezartzen da (0, 1 edo 2 adibidez, 0 absentzia, 1 hamar edo hamar baino gutxiago bost milimetroka eta 2 hamar baino gehiago bost milimetroka) [20] eta partsimoniaren-printzipioari hobekien erantzuten dion zuhaitz/ka bilatzen da/dira. Teropodoen kasuan, hortzen ezaugarri kualitatibo eta kuantitatiboak kodifikatzen dira. Era berean, hortzei buruzko informazioaz gain, dinosauro teropodoen eskeletoaren beste elementu batzuetako ezaugarriak ere kontutan hartzen dira talde honen filogenia aztertzeko.

4. DINOSAURO TEROPODOEN HORTZERIA

Teropodo gehienak sasiheterodontoak dira, hau da, hortzen morfologia gradualki aldatuz doa barailan zehar, hortz mesial eta alboko hortzak nabarmenki ezberdintzen dihoaztelarik [10, 11]. Hortzeria sasiheterodontoan, heterodontoan ez bezala, ez dago barailan zehar koroen morfologian

ezberdintasun argirik; hau da, ugaztunen hortzerian bereiz daitezkeen ebakortzak, letaginak eta aurreko edo atzeko haginak ez dira existitzen [10]. Badaude berriz, alboko hortzeria heterodontoa erakusten duten dinosauro teropodoak, alegia, barailan zehar alboko hortzetan ezberdintasun nabarmentak erakusten dituztenak; esate baterako, troodontido batzuk [11].

Teropodoen hortzeria mota desberdinak bereizteko, batez ere, hortzen zabalera edo estutasun labiolinguala, dentikuluen presentzia edo absentzia, koroaren kurbatura eta hortzaren koroa eta sustraiaren artean konstriktzio baten presentzia edo gabezia behatzen da [10]. Ezaugarri hauek kontutan hartuz, lau hortzeria mota nagusi bereizi daitezke dinosauro teropodo ez-hegaztietan: zifodontoa, pakidontoa, konidontoa eta folidontoa (4 eta 5. irudiak) [10].



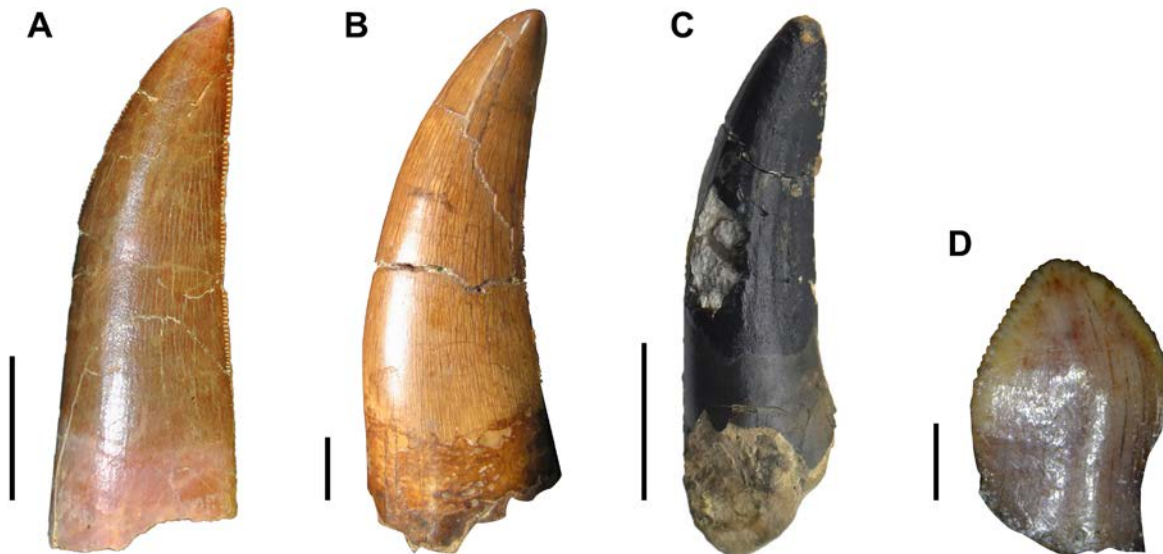
4. irudia. Dinosauro teropodoen hortzeria motak. A, zifodontoa. B, pakidontoa. C, konidontoa. D, folidontoa.

4.1. Hortzeria zifodontoa

Alboko hortz gehienak zifodontoak direnean, teropodo hauen hortzeria zifodontoa dela esan ohi da [10]. Hortz hauen koroek distalki daude kurbatuta eta estuak dira; hau da, labiolingualki oso konprimatuta daude eta laban baten itxura dute. Orokorrean dentikuluak dituzte eta ez dute lepoan konstriktziorik erakusten (4A eta 5A. irudiak) [10]. Hortzeria zifodontoa arrunta da dinosauro haragijaleetan, hala nola, zeratosauoetan, allosauroideo gehienetan eta dromeosauridoetan [10, 11]. Hortz zifodontoak normalean guztiz dentikulatutako koroa distala erakusten dute, mesiala orokorrean partzialki dentikulatuta azalduz [23]. Kurbatura handiko hortzak dentikulu mesial gutxiago izan ohi dute. Aldiz, dentikulu mesialak ugariagoak dira hortz zuzenetan [23].

Hortzeria zifodontoa teropodoen lehendabiziko ordezkarietan azaltzen da eta haragia ebakitzeko adaptazio morfologiko arrakastatsuen da [11 eta aipamenak]. Torices et al.-ek [24] hainbat teropodo

hortzen mikrohigadura aztertuz adibidez, teropodo zelurosauro anitzek elikatzerako orduan zulatze eta tiratze mugimenduak burutuko zituztela ikusi zuten. Dentikuluak dituzten koroak, gainera, harrapakinak ehizatze eta hezurak birrintzeko aproposak ziren [25]. Dentikuluen morfologia ezberdinak, bereziki, harrapakariak egin ahal zuten hozkada angelua baldintzatuko lukeela dirudi [24].



5. irudia. Dinosaurio teropodoen hortzeriaren adibideak. A, cf. *Arcovenator* abelisauoaren hortz zifodontoa (Lañoko aztarnategia, Sedano Formazioa, goi Campaniarra, Trebiñu). B, *Daspletosaurus* tiranosauoaren hortz pakidontoa (Campaniarra, Ipar Amerika). C, Barionikino espinosauoaren hortz konidontoa (Barranco de la Cañada aztarnategia, Enciso Taldea, goi Barremiarra-behe Albiarra). D, *Falcarius* terizinosauoaren hortz folidontoa (Crystal Geysir Quarry, Cedar Mountain Formazioa, Behe Kretazeoa, Estatu Batuak). Eskalaren balioa 1 cm da, *Falcarius*-en hortzarentzako izan ezik, non 1 mm den. *Daspletosaurus* eta *Falcarius* teropodoen hortzen argazkiak C. Hendrickx-en eskaintza dira.

4.2. Hortzeria pakidontoa

Alboko hortz gehienak pakidontoak direnean, teropodoen hortzeria pakidontoa dela esan ohi da [10]. Tiranosaurido helduetan aurkitu dezakegu hortzeria mota hau; adibidez, *Gorgosaurus*, *Tarbosaurus* eta *Tyrannosaurus* generoetan [10]. Hortz pakidontoak zabalagoak dira, hots, labiolingualki hedatuta daude, koroaren lepoan konstriktiorik ez dute azaltzen eta distalki kurbatuta daude (4B eta 5B. irudiak). Koro hauen oinarriaren zabalera (KOZ) luzera (KOL) baino %60 handiagoa da [10, 11] eta honek hortzei banana itxura ematen die. Tyrannosauridae familiaz gain, horrelako hortzeria *Allosaurus* generoan aurkitu dezakegu [11].

Hortzeria pakidontoa kate trofikoaren gailurrean aurkitzen diren teropodoetan azaltzen da. Hertz mota hauek tortsio maila handia eraginez, hezurak txikitzea eta hozkatzera adaptatuak zeuden [11 eta aipamenak]. Gainera, elikatu bitartean alboko flexioa jasateko, hortzak indartzeaz gain, Reichel-ek [26] iradoki zuen hertz pakidontoei esker koroek ebakidura zabalak sor zitzaketela haragian.

4.3. Hortzeria konidontoa

Hortzeria konidontoa duten teropodoen alboko hortzak orokorrean konidontoak dira [10]. Koroa konikoa da eta dentikuluekin edo gabe azal daitezke (4C eta 5C. irudiak). Dentikuluak badituzte, hauek oso txikiak dira. Hortzeria konidontoa teropodo espinosauridoek, hortzdun ornitomimosaueroek, *Pelecanimimus* salbuespena delarik, eta *Austroraptor* unenlagiinoek erakusten dute [10]. Espinosauridoek ildaskatutako hertz konidontoak dituzte eta dentikulurik gabe edo dentikulu oso txikiez hornituta daude [10].

Nahiz eta hortzeria konidontoa, pakidontoa bezala, labiolingualki oso zabalak diren hortz-koroak azaldu, hertz-mota hauek zulatzeko eta harrapakinak eusteko adaptatuta daude [11 eta aipamenak]. Hortzeria konidontoa askotan arrainetaz elikatzen diren animaliekin, hots, iktiofagoekin lotzen da [adib. 11, 27]. Dena den, Ornitomimosauero basaletan eta *Caudipteryx* oviraptorosaueroan aurkitutako gastrolitoek, hortzeria konidontoa dieta herbiborora jarraitzeko hortzeria aproposa zutela iradokitzen dute [adib. 5, 11]. Gainera, hortzeria hau duen *Richardoestesia isosceles* dinosauero teropodoa intsektujalea dela proposatu da [28]. Zanno eta Makovicky-k [5] adierazi bezala, posible da terizinosaueroetan eta *Incisivosaurus* oviraptorosaueroaren hortzeria mesialean eta ornitomimosaueroen eta *Caudipteryx* oviraptorosaueroaren hortzeria osoan agertzen diren hortz txiki konikoak ranfotekaren aitzindari funtzionala izatea. Izan ere, ranfoteka ornitomimosaueroen, oviraptorosaueroen eta terizinosaueroen forma eratorrietan agertzen da. Ranfoteka hegaztien eta dinosauero teropodo ez-hegaztien baraila-adarren estaldura korneoa da [ikus 29].

4.4. Hortzeria folidontoa

Teropodo baten alboko hortz gehienak folidontoak direnean hortzeria folidontoa duela esan ohi da [10]. Hertz folidontoak konstriktio nabarmena erakusten dute lepoan eta albotiko bistan koroak hosto-forma erakusten du (4D eta 5D. irudiak). Hertz hauek distalki kurbatuak egon daitezke Troodontidae familian bezala (4D. irudia) edo zuzenak terizinosauero eta alvarezsaueroideoen moduan (5D. irudia) [11 eta aipamenak]. Gainera, hertz folidontoak dentikulurik gabe edo dentikuluekin azal daitezke [11]. Hortzeria folidontoa hainbat teropodo eratorrietan agertzen da, esaterako,

Pelecanimimus-en, terizinosauoetan, alvarezsauoetan, oviraptorosauoetan (*Caudipteryx* salbu) troodontidoetan eta hegaztietan [5, 10, 11].

Hortzeria folidontoa duten teropodoentzat dieta desberdinak proposatu dira. Orokorrean, dieta herbiboroarekin [5] edo omniboroarekin [30] lotzen da. Baliteke hortzeria folidontoa, adibidez terizinosauoetan agertzen dena, zuntz askoko begetalak mozteko eta zatikatzeko adaptatuta egotea [11, 23]. Troodontido kide basal bat gutxienez herbiborua izango litzateke [5] eta beste batzuk omniboroak edo intsektiboroak izan zitezkeela proposatu da [24]. Troodontido eratorriak, aldiz, haragijaleak izango zirela uste da [5, 24]. Dena dela, *Troodon* troodontidoa harrapakin txikietaz edo bigunetaz elikatuko litzateke [24].

5. EDENTULISMOA DINOSAURO TEROPODOETAN

Edentulismoa hortzen galera partzial edo osoa da. Prozezu hau errepikakorra eta independentea da dinosauro talde honetako leinu ezberdinetan; hots, behin baino gehiagotan azaldu den homoplasiaren adibide bat da. Hainbat teropodo espezieetan premaxilar, maxilar edota dentarioko (baraileko) atal bateko hortzen galera edo hortzeria guztiaren galera behatu da. Talde batzuetan hortzeriaren galera osoa eman da bere historia ebolutiboan zehar eta beste batzuetan ez da guztiz burutzerara heldu. Hortzeriaren galera partziala erakusten duten teropodoak zeratosauoak (*Limusaurus* generoko indibiduo gazteak), ornitomimosauoak, alvarezsauoideak, terizinosauoak, oviraptorosauoak (caenagnatoideak), troodontidoak eta eskansoriopterigidoak dira. Edentulismo osoa zeratosaurio (*Limusaurus* generoko banako helduak), ornitomimosauo eta caenagnatoideo espezie batzuetan eman da [11 eta erreferentziak].

Edentulismoa dinosauro teropodo talde ezberdinetan eman den arren, prozesua modu ezberdinetan burutu da. Honen adibide bat, esaterako, ornitomimosauo eta oviraptorosauoak dira. Talde biek hortzak galdu eta mokoak garatu zuten, baina ornitomimosaurioetan premaxilarreko hortzen galera dentarioan baino lehen ematen zen eta oviraptorosauoetan, aldiz, kontrakoa behatu da [5]. Bietan dentarioan hortzen galera atzetik aurrera eman da; aldiz, terizinosauoetan aurrekaldetik hasten da [5].

Behin eta berriz zelurosauro talde ezberdinetan emandako hortz gabeko mokoaren garapena berrikuntza ebolutibo bat izan zen. Zanno eta Makovicky-k [5] burututako ikerketek mokoaren eboluzioa eta dieta herbiborua estuki lotuta daudela iradokitzen duten arren, moko edentulo baten funtzioak anitz izan daitezke. Izan ere, mokoak elikagaiak harrapatzeko, prozesatzeko eta elikadura

osatzeko beharrezkoa den plastizitatea areagotzea eragin zezakeen, ustiagarriak liratekeen nitxo ekologiko berriak irekiz. Gainera, mokoaren espezializazioak zelurosauro batzuetan (adib. oviraptorosauoetan eta hegaztietan) landaredian oinarritutako dietaren menpekotasuna gutxitzea ahalbidetu zuen [5].

Egungo hegaztien edentuloak izan arren, Mesozoikoko aitzindariak hortzak zituzten, hala nola, *Archaeopteryx* eta *Hesperornis* hegaztien. Badirudi edentulismoa hegaztien hainbat leinutan ere independenteki eman zela, teropodo ez-hegaztiekin gertatu zenaren antzera [31 eta aipamenak]. Hainbat hipotesi ebolutibo proposatu dira hegaztietan emandako edentulismoa azaltzeko. Baliteke hortzak ranfotekarekin ordezkatzean elikaduran eraginkortasuna areagotzea [adib. 32] edo, gutxienez, nitxo ekologiko espezifikoak ustiatzeko bidea baimentzea [adib. 33]. Beste aukera bat hegaztiaren tamaina txikitzea izan daiteke. Dena den, hortzariaren galerak ez luke eragin handia eta zuzena izango hegaztien tamainan; hala ere, baliteke hortzen galerak hortzak dituzten hezurren murrizketa ahalbidetu izana, eta honek buruaren pisua txikitu eta hegan egitea erraztea [31].

6. ONDORIOAK

Theropoda kladoa erregistro fosilean ezagutzen den dinosauro talde dibertsifikatuena da eta, gaur egun, 11.000 hegazti espezie baino gehiago ezagutzen dira. Gainera, teropodoak Mesozoikoko lehorraldeko ekosistemen osagai garrantzitsuak izateaz gain, kate trofikoaren goialdeko harrapakari nagusiak izan ziren.

Aztarnategi paleontologikoetan teropodoen hezurak nahiko urriak direnez, ohikoa da hortz isolatuekin soilik lan egitea. Teropodoen hortzen azterketa paleontologikoekin, ordea, dinosauro talde honen erregistro fosila eta paleobiodibertsitatea ezagutzeaz gain, hainbat disziplina paleobiologikoren ikerketa burutu daiteke, hala nola, dinosauro hauen dieta (paleoekologia) hortzen morfologia analisi kualitatibo eta kuantitatiboen bidez.

Hortzeria zifodontoa teropodo haragijaleetan agertzen da eta haragia ebakitzeko aproposak dira. Gainera, dinosauro teropodoen lehendabiziko ordezkarietan azaltzen da. Hortzeria pakidontoa duten teropodoak kate trofikoaren goialdean kokatzen dira. Hortz pakidontoa oso erresistenteak dira eta haragian ebakidura zabalak egitea eta hezurak txikitzea baimentzen dute. Nahiz eta hortz pakidontoa eta konidontoa zabalak izan, konidontoa harrapakinak eusteko eta zultzeko aproposak dira. Hortzeria konidontoa duten dinosauro teropodoen dieta iktiofagoa, herbiboroa edo intsektiboroa dela uste da. Azkenik, hortzeria folidontoa duten dinosauro teropodoen dieta ezberdina izan daiteke, kasuan

kasu. Izan ere, Theropoda leinuaren arabera, dieta haragijalea, intsektiboroa, omniboroa edota herbiboroa izango zutela proposatu da.

Erregistro fosilak *Limusaurus* noasauridoak eta eratorriak diren teropodo klado ezberdinak edentuloak zirela erakutsi du. Hortz galera, partziala edo osoa izan daiteke eta independienteki lortu da talde desberdinetan. Honen zergatia azaltzeko hipotesi anitz egon arren, askok edentulismoak elikadura edo dieta jakinetan abantaila asko eskeini dituela proposatu dute.

ESKER ONAK

Espainiako Gobernuko Zientzia eta Berrikuntza Ministerioaren CGL2017-85038-P proiektuak, Eskualde Garapenerako Europako Funtsak, Eusko Jaurlaritzak (GV / EJ) eta Euskal Herriko Unibertsitateak (UPV / EHU) finantziatutako ikerketa. Eusko Jaurlaritzaren / EJren (IT1418-19 taldea) eta Euskal Herriko Unibertsitatearen (UPV / EHU, PPG17 / 05 taldea) laguntza eskertu dugu. Erik Isasmendi Euskojaurlaritzako doktoretza aurreko beka batek babesten du (PRE_2019_1_0215). Leire Allué ere aitortu nahi dugu eskuizkribua idazterako orduan izandako zalantzak argitzeagatik. Elena Cuesta (SNSB) eskertu nahi dugu bere laguntzagatik, eta baita Christophe Hendrickx (CONICET doktoretza ondoko kidea) taxoi batzuen hortzen argazkiak eskaintzeagatik. Azkenik, Humberto Astibia errebisorea eskertu nahiko genuke bere iruzkinak lana nabarmenki hobetu baitu, baita Estefania Planas editore lanak egiteagatik.

7. BIBLIOGRAFIA

- [1] SERENO, P. 2005. «The logical basis of phylogenetic taxonomy». *Systematic Biology*, **54**(4), 595 – 619.
- [2] BRUSATTE, S.L. 2012. *Dinosaur Paleobiology*, Wiley-Blackwell, John Wiley & Sons, Oxford.
- [3] BARON, M.G., NORMAN, D.B. eta BARRETT, P.M. 2017. «A new hypothesis of dinosaur relationships and early dinosaur evolution». *Nature*, **543**, 501 – 506.
- [4] HENDRICKX, C., HARTMAN, S.A. eta MATEUS, O. 2015. «An overview of non-avian theropod discoveries and classification». *PalArch's Journal of Vertebrate Palaeontology*, **12**, 1 – 73.
- [5] ZANNO, L.E. eta MAKOVICKY, P.J. 2011. «Herbivorous ecomorphology and specialization patterns in theropod dinosaur evolution». *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **108**(1), 232 – 237.
- [6] HOLTZ, T.R.J. 2012. Theropods. Non: BRETT-SURMAN, M.K., HOLTZ, T.R.J. eta FARLOW, J.O. (editoreak). *The Complete Dinosaur*. Second edition. Bloomington, Indiana University Press: 347 – 378.
- [7] TYKOSKI, R.S. eta ROWE, T. 2004. Ceratosauria. Non: WEISHAMPEL, D., DODSON, P. eta OSMÓLSKA, H. (editoreak). *The Dinosauria*. Second edition. Berkeley, University of California Press: 47 – 70.

- [8] HOLTZ, T.R.J. eta OSMÓLSKA, H. 2004. Saurischia. Non: WEISHAMPEL, D.B., DODSON, P. eta OSMÓLSKA, H. (editoreak). *The Dinosauria*. Second edition. Berkeley, University of California Press: 21 – 24.
- [9] SMITH, J.B., VANN, D.R., eta 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.
- [10] HENDRICKX, C., MATEUS, O. eta ARAÚJO, R. 2015. «A proposed terminology of theropod teeth (Dinosauria, Saurischia)». *Journal of Vertebrate Paleontology*, **35(5)**, 1 – 18.
- [11] HENDRICKX, C., MATEUS, O., ARAÚJO, R. eta CHOINIÈRE, J. 2019. «The distribution of dental features in non-avian theropod dinosaurs: Taxonomic potential, degree of homoplasy, and major evolutionary trends». *Palaeontologia Electronica*, **22**, 1 – 110.
- [12] SMITH, J.B. eta 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.
- [13] SASSO, C.D., MAGANUCO, S., BUFFETAUT, E. eta MENDEZ, M.A. 2005. «New information on the skull of the enigmatic theropod *Spinosaurus*, with remarks on its size and affinities». *Journal of Vertebrate Paleontology*, **25(4)**, 888 – 896.
- [14] GILMORE, C.W. 1942. «Paleocene faunas of the Polecat Bench Formation, Park County, Wyoming Part II. Lizards». *Proceedings of the American Philosophical Society*, **1**, 159 – 167.
- [15] SCHUBERT, B.W. eta UNGAR, P.S. 2005. «Wear facets and enamel spalling in tyrannosaurid dinosaurs». *Acta Palaeontologica Polonica*, **50**, 93 – 99.
- [16] TORICES, A., CURRIE, P.J., CANUDO, J.I. eta PEREDA-SUBERBIOLA, X. 2015. «Theropod dinosaurs from the Upper Cretaceous of the South Pyrenees Basin of Spain». *Acta Palaeontologica Polonica*, **60(3)**, 611 – 626.
- [17] ALONSO, A. eta CANUDO, J.I. 2016. «On the spinosaurid theropod teeth from the early Barremian (Early Cretaceous) Blesa Formation (Spain)». *Historical Biology*, **28(6)**, 823 – 834.
- [18] CURRIE, P.J., RIGBY, J.K., eta SLOAN, R.E. 1990. Theropod teeth from the Judith River Formation of southern Alberta, Canada. Non: CARPENTER, K. eta CURRIE, P.J. (editoreak). *Dinosaur Systematics. Approaches and Perspectives*. Cambridge University Press, Cambridge, 107 – 125.
- [19] HAMMER, Ø., HARPER, D.A.T. eta RYAN, P.D. 2001. «Paleontological statistics software: package for education and data analysis». *Palaeontologia Electronica*, **4**, 1 – 9.
- [20] HAMMER, Ø. eta HARPER, D.A.T. 2006. *Paleontological data analysis*. Blackwell, Oxford.
- [21] HENDRICKX, C., MATEUS, O. eta ARAÚJO, R. 2014. «The dentition of megalosaurid theropods». *Acta Palaeontologica Polonica*, **60(3)**, 627 – 642.
- [22] WILLS, S., UNDERWOOD, C.J. eta BARRETT, P.M. 2020. «Learning to see the wood for the trees: machine learning, decision trees, and the classification of isolated theropod teeth». *Palaeontology*, 1 – 25.
- [23] D'AMORE, D.C. 2009. «A functional explanation for denticulation in theropod dinosaur teeth». *The Anatomical Record: Advances in Integrative Anatomy and Evolutionary Biology*, **292(9)**, 1297 – 1314.
- [24] TORICES, A., WILKINSON, R., ARBOUR, V.M., RUIZ-OMEÑACA, J.I. eta CURRIE, P.J. 2018. «Puncture-and-pull biomechanics in the teeth of predatory coelurosaurian dinosaurs». *Current Biology*, **28(9)**, 1467 – 1474.
- [25] BRINK, K.S., REISZ, R.R., LEBLANC, A.R.H., CHANG, R.S., LEE, Y.C., CHIANG, C.C., HUANG, T. eta EVANS, D.C. 2015. «Developmental and evolutionary novelty in the serrated teeth of theropod dinosaurs». *Scientific Reports*, **5**, 1 – 12.
- [26] REICHEL, M. 2012. «The variation of angles between anterior and posterior carinae of tyrannosaurid teeth». *Canadian Journal of Earth Sciences*, **49**, 477 – 491.

- [27] BASZIO, S. 1997. «Systematic palaeontology of isolated dinosaur teeth from the latest Cretaceous of south Alberta, Canada». *Courier Forschungsinstitut Senckenberg*, **196**, 33 – 77.
- [28] SANKEY, J.T. 2001. «Late Campanian southern dinosaurs, Aguja Formation, Big Bend, Texas». *Journal of Paleontology*, **75**, 208 – 215.
- [29] FASTOVSKY, D.E. eta WEISHAMPEL, D.B. 2005. *The evolution and extinction of the Dinosaurs*. Second edition. Cambridge University Press, Cambridge.
- [30] HOLTZ, J.R., T.R., BRINKMAN, D.L. eta CHANDLER, C.L. 1998. «Denticle morphometrics and a possibly omnivorous feeding habit for the theropod dinosaur *Troodon*». *Gaia*, **15(159)**, 159 – 166.
- [31] ZHOU, Y.C., SULLIVAN, C. eta ZHANG, F.C. 2019. «Negligible effect of tooth reduction on body mass in Mesozoic birds». *Vertebrata Palasiatica*, **57**, 38 – 50.
- [32] LOUCHART, A., VIRIOT, L. 2011. «From snout to beak: the loss of teeth in birds». *Trends in Ecology & Evolution*, **26(12)**, 663 – 673.
- [33] O’CONNOR, J.K., ZHOU, Z.H. 2015. «Early evolution of the biological bird: perspectives from new fossil discoveries in China». *Journal of Ornithology*, 156(1), 333 – 342.