

Dinosauro teropodoen hortzak eta dietan duten islapena

(Teeth of theropod dinosaurs and dietary implications)

Erik Isasmendi*, Ainara Badiola, Xabier Pereda-Suberbiola

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

LABURPENA: Dinosauro teropodoak nahiko urriak dira erregistro fosilean eta, askotan, aurkitutako fosil bakarrak hartz 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 beren artean eta ingurunearekin duten erlazioaren azterketa) eta paleobiogeografia (iraganeko bizidunen banaketa biogeografikoaren azterketa). Azterketa paleoekologiko bat dinosauro hauen dieta ezagutzeko litzateke. Teropodoen lehendabiziko ordezkariak hartz zifodontoak (laban itxurakoak) zituzten; hortz hauek aproposak dira haragia ebakitzeko. Hortz pakidontoei (banana gisakoak) zifodontoei baino erresistentzia handiagoa erakusten dute. Kate trofikoaren goialdean dauden teropodo haragijaleetan agertzen dira eta hezurrik 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 edo herbiboroa. Nahiz eta dinosauro teropodoek hortzeria mota ezberdinak izan, batzuek hortzen galera erakusten dute. Edentulismoa (hortzen galera partziala edo osoa) teropodo talde ezberdinetan gertatu zen independenteki. Edentulismoaren zergatia jorratzen duten hipotesi asko proposatu diren arren, argi dago hortz gabeko moko batek funtzio asko bete ditzakeela, dietan besteak beste, eta, beraz, berrikuntza ebolutibo garrantzitsua izan zela dinosauro teropodo ez-hegaztietan eta hegaztietan. Izan ere, gaur egun, hortz gabeko hegaztiak dira bizirik dirauten dinosauro bakarrak.

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 diet 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.

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

Nola aipatu / How to cite: Isasmendi, Erik; Badiola, Ainara; Pereda-Suberbiola, Xabier (2023). «Dinosauro teropodoen hortzak eta dietan duten islapena». *Ekaia*, 43, 2023, 11-26. (https://doi.org/10.1387/ekaia.22806).

Jasotze-data: 2021, maiatzak 13; Onartze-data: 2022, martxoak 8.

ISSN 0214-9001 - eISSN 2444-3255 / © 2023 UPV/EHU



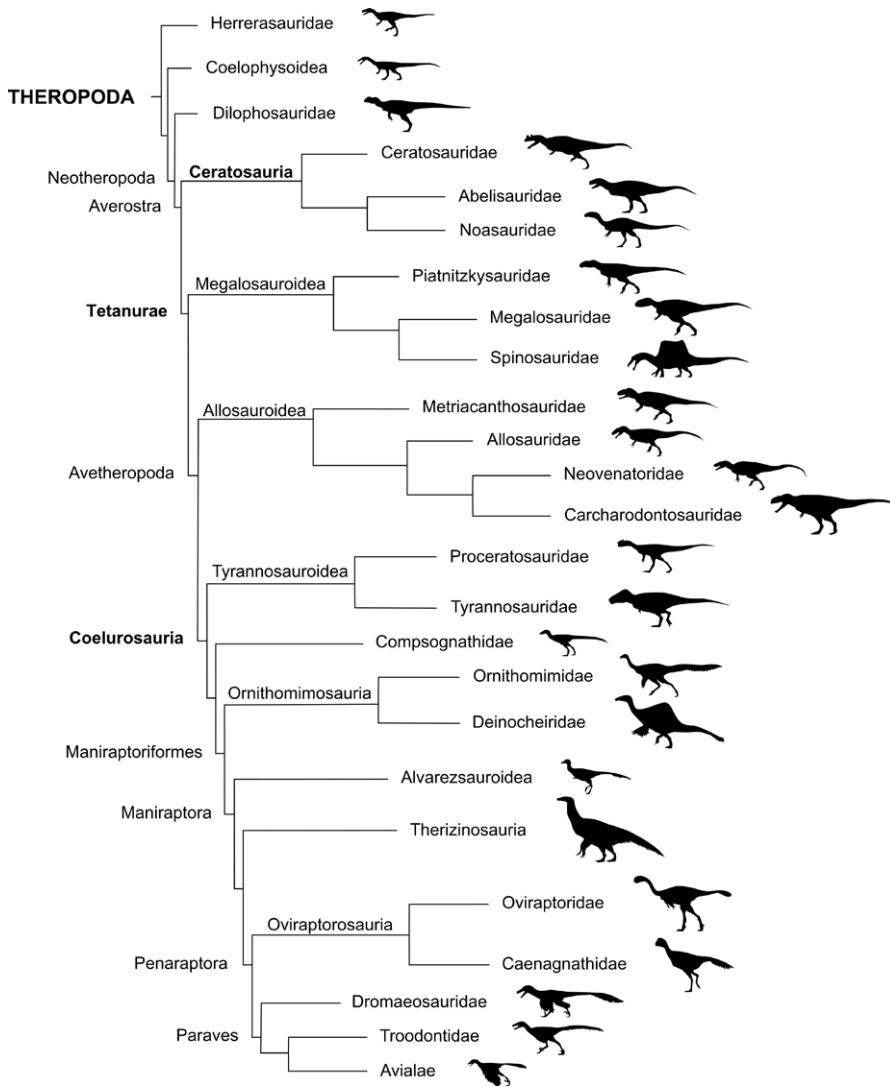
Lan hau Creative Commons Aitortu-EzKomertziala-LanEratorririkGabe 4.0 Nazioartekoa lizentzia baten mende dago

1. SARRERA

Dinosauria *Triceratops horridus* eta txolarrea barneratzen dituen baina hain inklusiboa ez den kladoa bezala definitzen da formalki [1]. Dinosaurioak monofiletikoak direla uste 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 tireofoeroak, zeratopsidoak eta ornitopodoak sailkatzen dira. Azpiorden hauen baitan sailkatutako dinosauroek 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 eta lankideek [3] hipotesi berri bat proposatu berri dute, non teropodoak eta ornitiskioak Ornithoscelida kladoaren barruan sailkatzen dituzten. Hipotesi honek eztabaida bizia sortu du paleontologoen artean eta oraindik ez dago adostasunik.

Theropoda (edo teropodoak) hegaztiak eta, batez ere, haragijaleak diren (esklusiboki ez bada ere) dinosauro 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 egon arte [7]. Izan ere, Theropoda inoiz eboluzionatutako dinosauro talde arrakastatsuen da, espezie eta eredu morfologiko dibertsoena erakusten baitute. Kretazeo-Paleogeno suntsipen masiboa biziraun eta hegazti gisa dibertsifikatu ziren Mesozoikoan eta, batez ere, Zenozoikoan zehar [4, 6].

Theropoda azpiordenaren barne sartzen diren dinosauroen artean *Allosaurus*, *Archaeopteryx*, *Baryonyx*, *Carnotaurus*, *Spinosaurus*, *Tyrannosaurus* eta *Velociraptor* generoak daude; hala ere, konplexua da haien filogenia (1. irudia). Oro har, 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. Dinosauro 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 oviraptorosauroez gain, hegaztiak ere dinosauro zelurosauroak dira. Badira beste teropodo talde batzuk, baina oraindik eztabaidan dago haien kokapen filogenetikoa. Horren adibidea Megaraptora taldea eta Scansoriopterygidae familia dira [2, 4, 6].



1. irudia. Dinosauro teropodoen filogenia. Megaraptora eta Scansoriopterygidae taldeak ez dira azaltzen, eztabaidan baitago dagokien kokapen filogenetiko. Hendrickx eta lankideen lanetik [4] egokitua.

Dinosauro teropodoen eskeletoa pneumatizatu dagoenez [8]; alegia, dinosauro hauen hezurak hutsik daudenez, elementu hauskorak dira, eta zaildu egiten du horrek kontserbazioa eta fosiltzea. Alabaina, hortzen erresistentzia askoz handiagoa da, hortz-koroa esmaltez (hidroxiapatito mineral ugari geruza) inguratuta baitago. Gainera, teropodoek aldika hortzak or-

dezkatzen zituztenez, animalia bakar batek hortz horietako asko sor zitzakeen bere bizitza osoan zehar [9]. Horrek dinosauro teropodoen hortz isolatuak Mesozoikoko arroketan nahiko arruntak izatea ahalbidetzen du eta aurkitzen diren fosil bakarrak dira askotan.

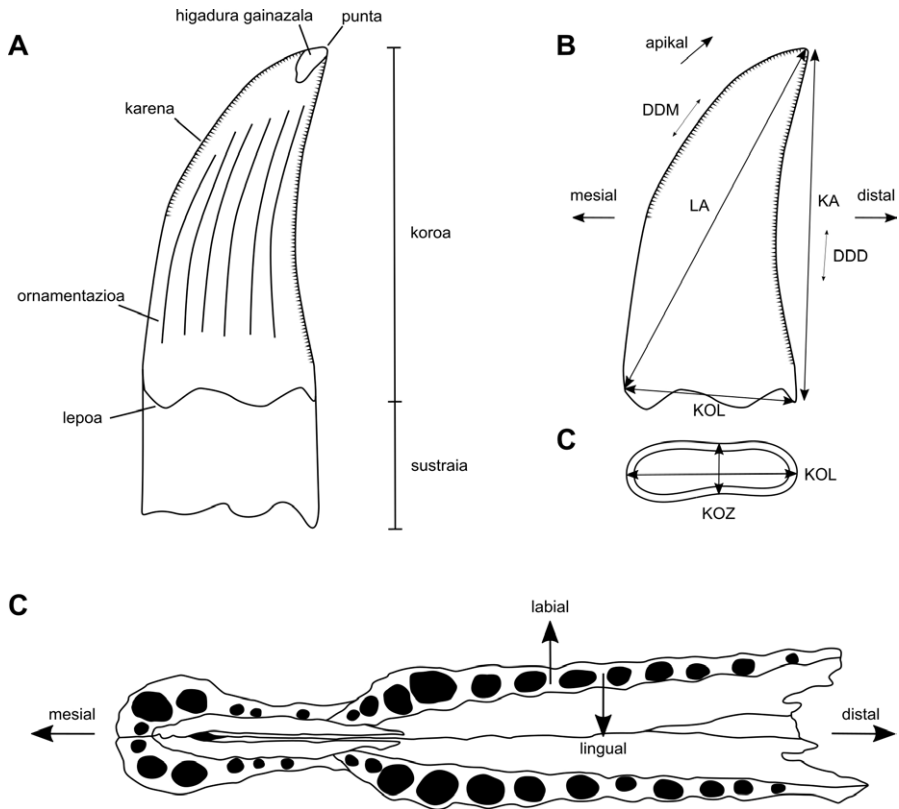
Ugaztunen hortzek erabilera biosistematiko handia badute ere, dinosauroetan hortzak ez dira fosil garrantzitsuenak, teropodoenak izan ezik. Teropodoen hortzek erabilpen sistematiko handia dute, ezaugarri autapomorfikoak (edo diagnostikoak) baitituzte familia mailan, bai eta genero eta espezie mailan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

2. DINOSAURO TEROPODOEN HORTZEN ANATOMIA

Teropodo baten hortza esmaltez bildutako koroaz eta sustrai batez osatuta dago; atal 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].

Karena koroan apikobasalki kokatutako eta ondo mugatutako gando-rra da [10 eta bertako aipamenak]. Karena hau dentikulekin lerrotatuta edo dentikulturik 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, higadura zain ezpaldutako gainazalak ere ager daitezke [10, 15].



2. irudia. Dinosauro teropodoen hortz baten ilustrazioa. A, hortzen elementu edo zona anatomiko nagusiak. B, hortzen ikerketan ohikoak diren neurketak. C, dinosauro 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 eta lankideen lanetik [13] egokitua.

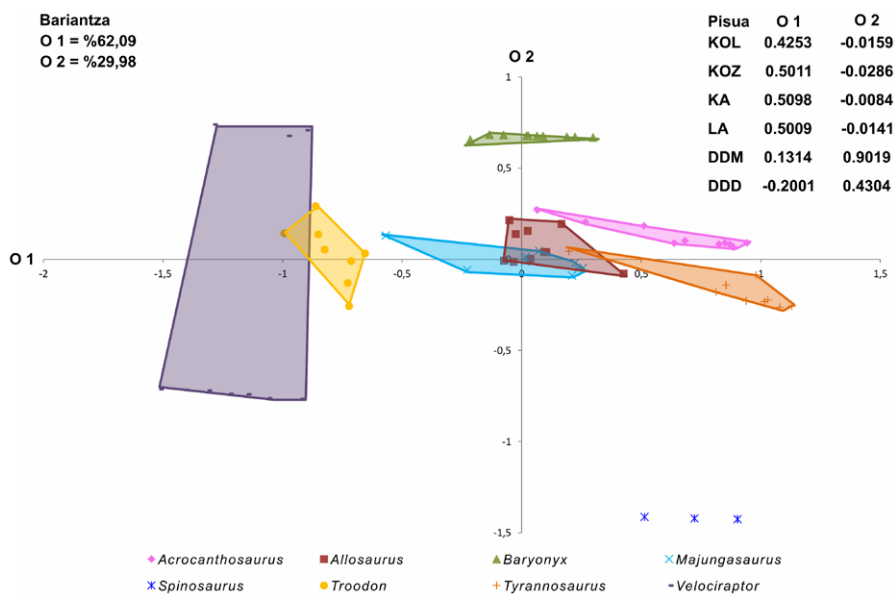
3. DINOSAURO TEROPODOEN IKERKETAN OHIKOAK DIREN METODOLOGIAK

Dinosauro teropodoen hortzeria aztertzeko, metodo kualitatibo eta kuantitatiboak erabiltzen dira. Análisi kualitatiboak hortzek erakusten duten ezaugarri edo atal anatomikoen deskribapenean oinarritzen dira. Ezaugarri hauek honakoak dira: koroa mota, koroaren zehar-ebakia, karenaren kokapena, dentikuluen presentzia edo absentzia, dentikuluen kokapena eta morfologia, eta koroaren ornamentazioa [adib. 10, 16, 17]. Aldiz, análisis

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 zenbait analisi estatistiko edo morfometriko burutzen dira.

3.1. Aldagai anitzeko analisiak

Aldagai anitzeko analisiak oso erabilgarriak dira laginak aldagai bi baino gehiagorekin erlazionatzen direnean [19]. Teropodo-hortzen kasuan, hortzaren tamaina eta dentikuluen dentsitatea islatzen dituzten aldagaiekin egiten da lan. 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.



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

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 bestearikiko perpendikularrak eta independenteak direlarik. Ardatz hauek jatorrizko aldagaien funtzioa dira bariantza handieneko norabidean [20].

Adibide bezala burututako ONA analisi morfometrikoan (3. irudia), Smith eta lankideen [9] eta Hendrickx eta lankideen[21] datu-baseetatik hartutako zortzi dinosauro teropodo generoren hortzeriaren konparazio morfometrikoa egin da. Bertan, lehenengo osagai nagusiak (O1)(x ardatzean kokatuta dagoena) bariantzaren % 62,09 azaltzen du. Bigarren osagai nagusiak (O2), ordea (y ardatzean ezarrita dagoena), bariantzaren % 29,98 biltzen du. O1-en 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 *Acrocantnosaurus* 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 dentsitateei 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 karena mesiala dentikulatua edo dentikulurik gabea baita. Hortaz, dentikuluak dituzten *Velociraptor* dinosauroaren hortzak grafikoaren goialdean azaltzen dira eta dentikulu gabeak behealdean. *Baryonyx* espinosauroaren 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 estatistikoak ahalbidetu egiten du dinosauro teropodoen hortzek betetzen dituzten morfoespazioak bereiztea eta haien zergatia ulertzea.

AD 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 aproposa da aurreikuspen edo aurre-esplorazio bat egiteko, eta aurretik identifikatuta dauden eta ezagutzen diren taldeetan sailkatu ditzake datuak [20].

Badaude baliagarriak diren 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 helburu gisa du talde naturalak sortzen dituzten gaur egungo edo iraganean suntsitutako espezieen eta talde biologikoen arteko erlazio genealogikoak ebaztea. Analisi kladistikoetan nahiko berria da dinosauro teropodoen hortzen ezaugarrien erabilera, baina hala ere bidea ematen du dinosauro talde honen erlazio filogenetikoak eza-gutzeko. Analisi kladistikoetan aztergai diren fosiletan 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/ak 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 hartzen dira kontuan talde honen filogenia aztertzeko.

4. **DINOSAURO TEROPODOEN HORTZERIA**

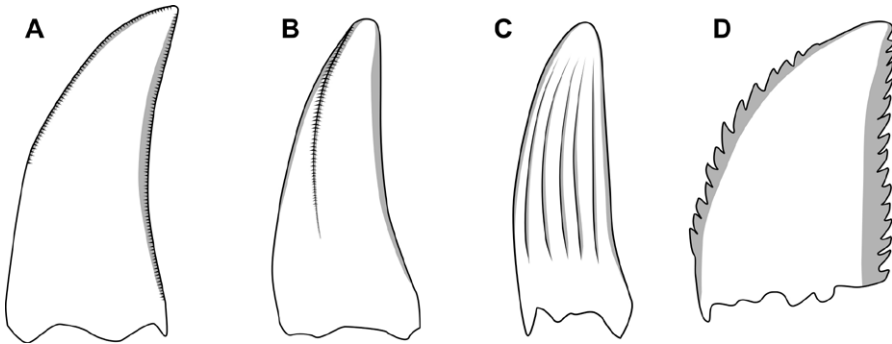
Teropodo gehienak sasiheterodontoak dira, hau da, hortzen morfologia modu mailakatuan aldatuz doa barailan zehar, hortz mesial eta alboko hortzak nabarmenki ezberdintzen doazelarik [10, 11]. Hortzeria sasiheterodontoan, heterodontoan ez bezala, ez dago barailan zehar ezberdintasun argirik koroen morfologian; hau da, ugaztunen hortzerian bereiz daitezkeen eba-kortzak, letaginak eta aurreko edo atzeko haгинak 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 motak bereizteko gehien begiratzen diren eza-garriak honakoak dira: hortzen zabalera edo estutasun labiolinguala, dentikuluen presentzia edo absentzia, koroaren kurbatura eta hortz-koroaren eta sustraiaren artean konstriktzio baten presentzia edo gabezia [10]. Ezaugarri hauek kontuan hartuz, lau hortzeria mota nagusi bereizi daitezke dinosauro teropodo ez-hegaztietan: zifodontoa, pakidontoa, konidontoa eta folidontoa (4 eta 5. irudiak) [10].

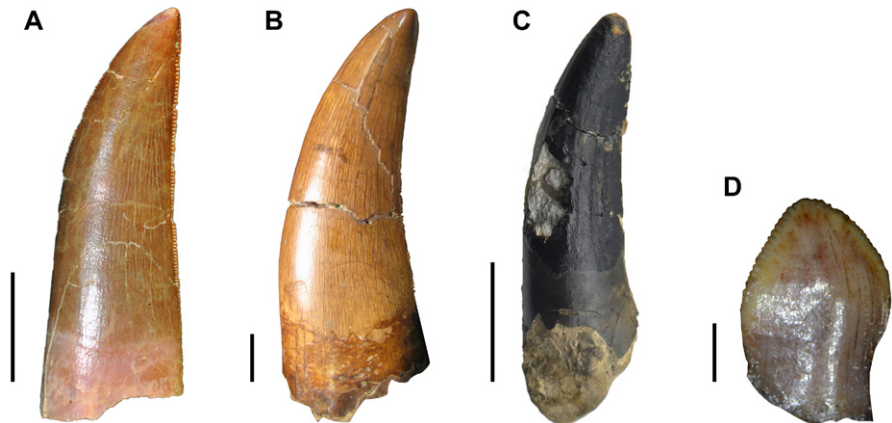
4.1. **Hortzeria zifodontoa**

Alboko hortz gehienak zifodontoak direnean, teropodo hauen hortzeria zifodontoa dela esan ohi da [10]. Hortz hauen koroak distalki daude kurbatuta eta estuak dira; hau da, labiolingualki oso konprimatuta daude eta laban baten itxura dute. Oro har hartuta, dentikulua dituzte eta ez dute lepoan konstriktziorik erakusten (4A eta 5A. irudiak) [10]. Hortzeria zifo-

dontoa ohikoa da dinosaurio haragijaleetan; hala nola zerasauroetan, allosauroideo gehienetan eta dromeosauridoetan [10, 11]. Hortz zifodontoek normalean guztiz dentikulatuta dira, baina distala erakusten dute, eta mesiala oro har partzialki dentikulatuta [23]. Kurbatura handiko hortzek dentikulu mesial gutxiago izan ohi dute. Aldiz, dentikulu mesialak ugariagoak dira hortz zuzenetan [23].



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



5. irudia. Dinosaurio teropodoen hortzeriaren adibideak. A, cf. *Arcovenator* abelisauridaren hortz zifodontoa (Lañoko aztarnategia, Sedano Formazioa, goi Campaniarra, Trebiñu). B, *Daspletosaurus* tiranosauridaren hortz pakidontoa (Campaniarra, Ipar Amerika). C, Barionikino espinosauridaren hortz konidontoa (Barranco de la Cañada aztarnategia, Enciso Taldea, goi Barremiarra-behe Albiarra). D, *Falcarius* terizinosauridaren hortz folidontoa (Crystal Geyser 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.

Hortzeria zifodontoa teropodoen lehendabiziko ordezkarietan azaltzen da eta haragia ebakitzeko adaptazio morfologiko arrakastatsuen da [11 eta aipamenak]. Torices eta lankideek [24] hainbat teropodo-hortzen mikrohi-gadura aztertuz adibidez, ikusi zuten teropodo zelurosauro anitzek elikatze-ko orduan zulatze- eta tiratze-mugimenduak burutuko zituztela. Denticuluak dituzten koroak, gainera, aproposak ziren harrapakinak ehizatze-ko eta hezurak birrintze-ko [25]. Denticuluen morfologia ezberdinak, bereziki, harrapakariek egin ahal zuten hozkada-angelua baldintzatuko zukeela dirudi [24].

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 konstriktziorik ez dute azaltzen eta distalki kurbatuta daude (4B eta 5B. irudiak). Koroa hauen oinarriaren zabalera (KOZ) luzera (KOL) baino % 60 handiagoa da [10, 11] eta ezaugarri horrek 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. Hortz mota hauek tortsio maila handia eragiten zuten zerezo, hezurak txikitze-ko eta hozkatze-ko egokiturik zeuden [11 eta aipamenak]. Gainera, elikatu bitartean alboko flexioa jasateko, hortzak indartzeaz gain —Reichel-ek [26] iradoki zuenaren arabera— hortz pakidontoei esker koroek ebakidura zabalak sor zitzaizketen haragian.

4.3. Hortzeria konidontoa

Hortzeria konidontoa duten teropodoen alboko hortzak konidontoak dira oro har [10]. Koroa konikoa da eta denticuluekin edo gabe azal daitzeko (4C eta 5C. irudiak). Denticuluak badituzte, oso txikiak dira. Hortzeria konidontoa teropodo espinosauridoek, hortzdun ornitomimosaueroek —*Pelecanimimus* salbuespena delarik— eta *Austroraptor* unenlagiinoek erakusten dute [10]. Espinosauridoek ildaskatutako hortz konidontoak dituzte eta denticulurik gabe edo denticulu oso txikiez hornituta daude [10].

Nahiz eta hortzeria konidontoa, pakidontoa bezala, labiolingualki oso zabalak diren hortz-koroak azaldu, hortz mota hauek zulatzeko eta harrapakinak eusteko adaptatuta daude [11 eta aipamenak]. Hortzeria konidontoa, askotan, arrainez elikatzen diren animaliekin, hots, iktiofagoekin, lotzen da [adib. 11, 27]. Dena den, Ornitomimosauro basaletan eta *Caudipteryx* oviraptosauroan aurkitutako gastrolitoek iradokitzen dute hortzeria koni-

dontoa dieta herbiboroa jarraitzeko hortzeria aproposa zutela [adib. 5, 11]. Gainera, hortzeria hau duen *Richardoestesia isosceles* dinosauro teropodoa intsektujalea dela proposatu da [28]. Zanno-k eta Makovicky-k [5] adierazi bezala, posible da ranfotekaren aitzindari funtzionala izatea terizinosauoetan eta *Incisivosaurus* oviraptorosauoaren hortzeria mesialean eta ornitomimosauoaren eta *Caudipteryx* oviraptorosauoaren hortzeria osoan agertzen diren hartz txiki konikoak. Izan ere, ranfoteka ornitomimosauoaren, oviraptorosauoaren eta terizinosauoaren forma eratorrietan agertzen da. Ranfoteka hegaztien eta dinosauro teropodo ez-hegaztien baraila-adarren estaldura korneoa da [ikus 29].

4.4. Hortzeria folidontoa

Teropodo baten alboko hartz gehienak folidontoak direnean hortzeria folidontoa duela esan ohi da [10]. Hartz folidontoak konstriktio nabarmena erakusten dute lepoan, eta albotiko bistan koroak hosto-forma erakusten du (4D eta 5D. irudiak). Hartz hauek distalki kurbatuak egon daitezke Troodontidae familian bezala (4D. irudia) edo zuzenak izan, terizinosauo eta alvarezsauoideoen moduan (5D. irudia) [11 eta aipamenak]. Gainera, hartz 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 mota bat baino gehiago proposatu da. Oro har, dieta herbiboroarekin [5] edo omniboroarekin [30] lotzen dira. Baliteke hortzeria folidontoa, adibidez terizinosauoetan agertzen dena, zuntz askoko begetalak mozteko eta zatikatzekeo adaptatuta egotea [11, 23]. Troodontido kide basal bat gutxienez herbiboroa 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 txikiez edo bigunez elikatuko litzateke [24].

5. EDENTULISMOA DINOSAURO TEROPODOETAN

Edentulismoa hortzen galera partzial edo osoa da. Prozesu hau errepikakorra eta independentea da dinosauro talde honetako leinu bakoitzean; hots, behin baino gehiagotan azaldu den homoplasiaren adibide bat da. Hainbat teropodo espezieetan ikusi da premaxilar, maxilar edo dentarioko (baraileko) atal bateko hortzen galera edo hortzeria guztiaren galera. Talde batzuetan hortzeriaren galera osoa gertatu da haren historia ebolutiboan zehar, eta beste batzuetan ez da guztiz burutzera heldu. Hortzeriaren galera partziala erakusten duten teropodoak zeratosauoak (*Limusaurus* generoko

indibiduo gazteak), ornitomimosaueroak, alvarezsaueroideak, terizinosaueroak, oviraptorosaueroak (caenagnatoideak), troodontidoak eta eskansoriopterigidoak dira. Edentulismo osoa zeratosaurio (*Limusaurus* generoko banako helduak), ornitomimosauero eta caenagnatoideo espezie batzuetan gertatu da [11 eta erreferentziak].

Edentulismoa dinosauero teropodo talde bat baino gehiagotan gertatu den arren, prozesua modu ezberdinetan burutu da. Honen adibide bat, esaterako, ornitomimosauero eta oviraptorosaueroak dira. Talde biek hortzak galdu eta mokoak garatu zuten, baina ornitomimosaurioetan premaxilarreko hortzen galera dentariokoa baino lehen gertatzen zen eta oviraptorosaurioetan, aldiz, alderantziz zela ikusi da [5]. Bietan dentarioan hortzen galera atzetik aurrera gertatu da; terizinosaurioetan, berriz, aurrealdetik hasten da [5].

Behin eta berriz zelurosauero taldeetan gertatu zen hortz gabeko mokoaren garapena berrikuntza ebolutibo bat izan zen. Zanno eta Makovicky-k [5] burututako ikerketek mokoaren eboluzioa eta dieta herbiborora 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 ekar dezakeen, ustiagarriak liratekeen nitxo ekologiko berriak irekiz. Gainera, mokoaren espezializazioak zelurosauero batzuetan (adib. oviraptorosaurioetan eta hegaztietan) landaredian oinarritutako dietaren menpekotasuna gertatzea ahalbidetu zuen [5].

Eguno hegaztiak edentuloak izan arren, Mesozoikoko aitzindariak hortzak zituzten, hala nola *Archaeopteryx* eta *Hesperornis* hegaztiak. Badiardi edentulismoa hegaztien hainbat leinutan ere independenteki agertu zela, teropodo ez-hegaztiekin gertatu zenaren antzera [31 eta aipamenak]. Hainbat hipotesi ebolutibo proposatu dira hegaztietan gertatutako edentulismoa azaltzeko. Baliteke hortzak ranfotekarekin ordezkatzean eragin-kortasuna areagotu izana elikaduran [adib. 32] edo, gutxienez, nitxo ekologiko espezifikoak ustiatzeko bidea ireki izana [adib. 33]. Beste aukera bat hegaztiaren tamaina txikitzea izan daiteke. Dena den, hortzeriaren galerak ez luke eragin handia eta zuzena izango hegaztien tamainan, baina baliteke hortzen galerak hortzen eusle diren hezurren murrizketa ahalbidetu izana, eta horrek buruaren pisua arintzea eta hegan egiteko ahalmena handitzea [31].

6. ONDORIOAK

Theropoda kladoa erregistro fosilean ezagutzen den dinosauero 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 paleontologikoari esker dinosauro talde honen erregistro fosila eta paleobiodibertsitatea ezagutzeaz gain, hainbat diziplina paleobiologikoren ikerketa egin daiteke; esaterako, dinosauro hauen dietarena (paleoekologia), hortzen morfologiaren analisi kualitatibo eta kuantitatiboen bidez.

Hortzeria zifodontoa teropodo haragijaleetan agertzen da eta haragia ebakitzeko da aproposa. Gainera, dinosauro teropodoen lehendabiziko ordezkarietan azaltzen da. Hortzeria pakidontoa duten teropodoak kate trofikoaren goialdean kokatzen dira. Hortz pakidontoak oso erresistenteak dira eta haragian ebakidura zabalak egiteko eta hezurak txikitzeko ahalmena eskaintzen dute. Nahiz eta hortz pakidontoak eta konidontoak zabalak izan, konidontoak aproposak dira harrapakinak eusteko eta zulatzeko. Hortzeria konidontoa duten dinosauro teropodoen dieta iktiofagoa, herbiborora edo intsektiborora zela uste da. Azkenik, hortzeria folidontoa duten dinosauro teropodoen dieta era batekoa edo bestekoa izan daiteke, kasuan kasu. Izan ere, Theropoda leinu bakoitzak dieta haragijalea, intsektiborora, omniborora edo herbiborora izango zuela proposatu da.

Erregistro fosilak erakutsi duenez, edentuloak ziren *Limusaurus* noasauridoak eta eratorriak diren teropodo kladoak. Hortz-galera partziala edo osoa izan daiteke eta independenteki iritsi da talde bakoitzean. Horren zergatia azaltzeko hipotesi anitz egon arren, askok proposatu dute edentulismoak abantaila asko eskeini dituela elikadura edo dieta jakinetan.

ESKER ONA

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 eta IT1485-22 taldeak) eta Euskal Herriko Unibertsitatearen (UPV / EHU, PPG17 / 05 taldea) laguntza eskertu dugu. Erik Isasmendi Eusko Jaurlaritzako doktoretza aurreko beka batek babesten du (PRE_2019_1_0215). Leire Allué ere aitortu nahi dugu eskuizkribua idazteko orduan izandako zalantzak argitzeagatik. Elena Cuesta (SNSB) eskertu nahi dugu beraren laguntzagatik, eta baita Christophe Hendrickx (CONICET doktoretza ondoko kidea) taxoi batzuen hortzen argazkiak eskaintzeagatik. Azkenik, Humberto Astibia ohargilea eskertu nahiko genuke beraren iruzkinak lana nabarmenki hobetu baitu, baita Estefania Planas editore-lanak egiteagatik.

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 CHOINIERE, 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.