

Modelización con elementos finitos de un diente referido al género *Giganotosaurus* Coria y Salgado, 1995 (Theropoda: Carcharodontosauridae)

Gerardo V. MAZZETTA¹, R. Ernesto BLANCO² y Adrián P. CISILINO³

Abstract. FINITE ELEMENT MODELLING OF A TOOTH REFERRED TO THE GENUS *GIGANOTOSAURUS* CORIA AND SALGADO, 1995 (THEROPODA: CARCHARODONTOSAURIDAE). A quantitative study of the biomechanical design of a dinosaur tooth was carried out for the first time. In doing so, an isolated tooth crown referred to the carnivorous theropod *Giganotosaurus* (MUCPv-52) was subjected to computerised tomography to obtain a series of transaxial scan images separated by 1.5-mm intervals. This non-invasive technique allows the three-dimensional reconstruction of the geometry corresponding to the biological structure considered, which provides an appropriate basis for finite element modelling (FEM). Mathematical approaches as FEM offer unparalleled precision in assessment of the stress environment in such structures as teeth, which *in vivo* are subjected to varying regimes of stress and strain. The model of the tooth crown referred to *Giganotosaurus* was meshed creating four-noded tetrahedral elements. The loading conditions settled on the crown allow to simulate a static bite vertically applied on a still prey, and on a prey exerting a pull perpendicular to the long axis of the tooth. The highest principal stresses during the bite were produced at the middle one-third of the anterolabial (tensile ones), and posterolingual (compressive ones) surfaces of the tooth crown. When the load exerted by the pull of an hypothetical prey was also considered, the stress distribution change in a predictable way, with the highest tensile magnitudes at the posterior side of the crown. In such situation, the tooth is capable to withstand pulls up to 10 kN.

Resumen. Se estudió cuantitativamente y por vez primera el diseño biomecánico del diente de un dinosaurio. Para ello se generó mediante tomografía computarizada una serie de imágenes transaxiales (separadas a intervalos de 1,5 mm) de una corona dentaria aislada referida al terópodo carnívoro *Giganotosaurus* (MUCPv-52). Esta técnica no invasiva permite la reconstrucción tridimensional de la geometría de la estructura biológica considerada por lo cual constituye una base adecuada para su modelización con elementos finitos (MEF). La MEF constituye un enfoque matemático que ofrece una precisión sin paralelo para el análisis del campo de tensiones en estructuras tales como los dientes, los cuales *in vivo* están sujetos a regímenes variables de tensión y deformación. La corona dentaria referida a *Giganotosaurus* fue discretizada mediante una malla tridimensional de elementos tetraédricos de cuatro nodos. Las condiciones de carga fijadas sobre la corona permitieron simular una mordida estática aplicada verticalmente sobre una presa inmóvil y sobre una presa que ejerce una tracción perpendicular al eje longitudinal del diente. Durante la mordida, las mayores tensiones principales se producen sobre el tercio medio de las superficies anterolabial (las extensivas) y posterolingual (las compresivas) de la corona. Cuando se considera además la carga inducida por la tracción de una hipotética presa, la distribución de las tensiones cambia de manera predecible, observándose las mayores magnitudes extensivas a nivel de la cara posterior de la corona. En tal situación el diente es capaz de resistir tracciones de hasta 10 kN.

Key words. Teeth. Bite force. Mechanical strength. Finite element analysis. CT scanning. *Giganotosaurus*. Theropoda. Patagonia.

Palabras clave. Dientes. Fuerza de mordida. Resistencia mecánica. Elementos finitos. Tomografía computarizada. *Giganotosaurus*. Terópodos. Patagonia.

Introducción

Los estudios funcionales acerca de la morfología dentaria de los dinosaurios terópodos pueden ayudar a enriquecer el entendimiento de algunos aspectos de su paleobiología, como por ejemplo en lo referente a las diferentes estrategias alimentarias adopta-

das. En este sentido, Abler (1992), basado en la particular estructura de los bordes aserrados observados en los dientes de los Tyrannosauridae, sugiere que estos grandes terópodos habrían sido principalmente predadores activos. La mencionada estructura los habría capacitado para retener restos de fibras musculares del alimento, que al descomponerse facilitarían el establecimiento de una mordida infecciosa. Tales inferencias paleobiológicas con respecto a la dentición pueden lograrse también a partir de enfoques alternativos al morfológico, como por ejemplo el enfoque biomecánico planteado en el presente estudio.

Sencillos modelos mecánicos de vigas en voladizo (con un extremo fijo o empotrado en una base y otro libre sobre el cual se aplican las cargas) han permitido el análisis del diseño de dientes en carnívoros

¹Departamento de Paleontología, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Iguá 4225, 11400 Montevideo, Uruguay. mazzetta@fcien.edu.uy

²Instituto de Física, Facultad de Ingeniería, Universidad de la República, Julio Herrera y Reissig 565, 11300 Montevideo, Uruguay. ernesto@fisica.edu.uy

³División Soldadura y Fractomecánica, INTEMA, Universidad Nacional de Mar del Plata, Av. Juan B. Justo 4302, 7600 Mar del Plata, Argentina. cisilino@fi.mdp.edu.ar

actuales mediante el uso de los principios ingenieriles de la teoría de vigas (Biknevicius y Van Valkenburgh, 1996). Rensberger (1995: 168) aplica la metodología de elementos finitos para el estudio de las trayectorias de las tensiones en los caninos de la hiena manchada (*Crocuta crocuta* Erxleben) sometidos a cargas de mordida. Sin embargo, enfoques numéricos como el mencionado no han sido intentados hasta el presente para el análisis funcional de los dientes de reptiles fósiles, a pesar de su potencial para interpretar el comportamiento alimentario de tales especies. El presente estudio constituye así el primer antecedente en cuanto al estudio del comportamiento mecánico de los dientes de dinosaurios.

Erickson y Olson (1996) señalan el descubrimiento de restos esqueléticos con marcas de mordidas atribuidas a dientes de un ejemplar adulto de *Tyrannosaurus rex* Osborn (1905). Tales marcas hicieron posible estimar las fuerzas de mordida ejercidas por este terópodo durante su alimentación (Erickson *et al.*, 1996). Dichas estimaciones se basaron en simulaciones de indentación sobre iliones bovinos mediante el empleo de la réplica metálica de un diente maxilar de la mencionada especie. El presente análisis pretende establecer cuantitativamente la fuerza de mordida en individuos adultos del terópodo gigante *Giganotosaurus* Coria y Salgado (1995), como una base para investigar la resistencia mecánica de sus dientes e inferir sus estrategias alimentarias más probables.

Abreviaturas institucionales. MUCPV, Museo de Geología y Paleontología de la Universidad Nacional del Comahue, Colección de Paleontología de Vertebrados, Neuquén, Argentina.

Material y métodos

La musculatura mandibular de *Giganotosaurus* fue restaurada por analogía con restauraciones previas efectuadas en otros terópodos (Adams, 1919; Molnar, 1973; Raath, 1977; Mazzetta, 2002). Las magnitudes de las fuerzas que los músculos aductores mandibulares podrían haber ejercido en vida fueron estimadas como se describe a continuación. Los músculos aductores mandibulares de *Giganotosaurus* fueron restaurados en arcilla de moldear sobre una réplica a escala de su esqueleto cefálico. La réplica utilizada fue creada en base al material incompleto (cráneo parcial desarticulado y fragmento anterior del dentario) disponible en el holotipo de *Giganotosaurus carolinii* Coria y Salgado (1995). Posteriormente se realizó una incisión en los músculos restaurados a nivel de su mayor grosor y se digitalizaron las imágenes correspondientes a sus cortes. El área de sus respectivas superficies de sección transversal fue determinada mediante el empleo de un programa de análisis de

imágenes (*Scion Image*, versión Beta 3b; Scion Corporation, 1998). Las fuerzas de aducción muscular fueron calculadas a partir de los valores de tensión muscular máxima (392 kPa) conocidos para vertebrados actuales (Carlson y Wilkie, 1974; Thomason *et al.*, 1990).

El estudio del patrón de tensiones desarrollado en los dientes de *Giganotosaurus* durante la mordida se realizó sobre una corona dentaria (ejemplar MUCPV-52) referida por Calvo (1999) a este taxón. Dicha corona tiene una longitud de 9,9 cm, es recurvada posteriormente y presenta una sección transversal lenticular, siendo su borde posterior más agudo que su borde anterior. Sin embargo, la diferencia observada no resulta muy marcada, lo cual sugeriría que se trata de un diente mandibular, si se tiene en cuenta lo observado en otros terópodos (véase, por ejemplo, Bakker, 1986: 261).

Cuando la tensión se incrementa en un material, también lo hace la deformación. En un material linealmente elástico (la dentina se aproxima razonablemente a esta condición), los incrementos en tensión son proporcionales a los incrementos en extensión. El módulo de elasticidad de Young (E) es una medida de la rigidez de un material en términos de tensión (σ) y deformación (ϵ), tal que $E = \sigma/\epsilon$. A medida que se incrementa la fuerza aplicada sobre un material, la tensión en el mismo aumenta hasta eventualmente alcanzarse un cierto nivel conocido como "punto de fluencia", en el cual el material comienza a ceder. La fluencia involucra el flujo plástico en un material (la deformación no se anula luego de retirada la carga), como consecuencia de que los componentes moleculares y atómicos del mismo se desplazan permanentemente entre sí. Para biomateriales rígidos (E elevado) como la dentina, la fluencia resulta típicamente limitada a una pequeña amplitud de deformación, en cuyo máximo nivel la tensión desciende bruscamente a cero cuando el material falla. En dicho material, el monto de fluencia que precede a la falla resulta prácticamente despreciable, por lo cual ésta no constituye un factor importante en la determinación de la capacidad de la estructura para resistir las cargas. La tensión máxima alcanzada cuando ocurre la falla define la resistencia de falla (σ_f) y la deformación de falla (ϵ_f) del material.

La razón entre la tensión (o deformación) de falla del material (σ_f) y la magnitud de la tensión (o deformación) experimentada durante las actividades funcionales (σ_a) determina el factor de seguridad (FS) de una estructura ($FS = \sigma_f/\sigma_a$). Como la tensión resulta proporcional a la carga (c) aplicada, el factor de seguridad puede definirse también como la razón: c_f/c_a (Alexander, 1981). El criterio de falla utilizado para un biomaterial rígido tal como la dentina corresponde a la fractura. En consecuencia, el factor de seguri-

dad del diente se define con respecto a dicho criterio. La posibilidad de falla por fatiga fue ignorada en los análisis.

Se procedió a la utilización de una técnica no destructiva tal como la tomografía computarizada de alta resolución para generar una serie de imágenes transaxiales (es decir, en planos de sección transversales al eje longitudinal de la estructura) en la corona dentaria referida a *Giganotosaurus*. El tomógrafo utilizado en este estudio fue un *General Electric*, modelo *Prospeed Hilight*, de tipo helicoidal con detector simple. El estudio de la corona dentaria se produjo mediante cortes de 3 mm de espesor, desplazando la mesa del tomógrafo a 4,5 mm s⁻¹, y realizando reconstrucciones cada 1,5 mm. El diámetro empleado para la reconstrucción de datos de los cortes fue de 80 mm.

La geometría del diente relevada produjo un total de 67 imágenes tomográficas. Las mismas se obtuvieron en el formato *Digital Imaging and Communications in Medicine* (DICOM), el cual es comúnmente utilizado para el almacenamiento y transferencia de imágenes médicas. Las imágenes tomográficas DICOM obtenidas fueron importadas a un formato de mapa de bits (*bmp*) a efectos de realizar la reconstrucción geométrica de la estructura estudiada. Para ello, se superpuso una grilla espaciada regularmente sobre cada una de las siluetas con el propósito de definir puntos en las mismas. Los puntos obtenidos en el dominio de las siluetas corresponden a las intersecciones de las líneas horizontales y verticales de la grilla mientras que los puntos sobre el contorno quedan definidos por la intersección de dichas líneas con el mismo. Las coordenadas correspondientes a los puntos definidos en las siluetas se emplearon en la reconstrucción de la geometría tridimensional de la corona dentaria. Dicha reconstrucción se realizó mediante la aplicación de la técnica de teselación extendida de Delaunay, utilizando un algoritmo de alfa-formas (Edelsbrunner y Mücke, 1994). La discretización resultante produjo en la geometría de la corona una malla de elementos tetraédricos de cuatro nodos (número de elementos = 110598; número de nodos = 20961), la cual se ilustra en la figura 1. La misma proporciona una base sumamente apropiada para la ejecución de simulaciones numéricas a través de la técnica de elementos finitos. Tales simulaciones fueron las aquí aplicadas para el estudio de la distribución de tensiones en el diente durante la mordida.

El enfoque matemático del análisis con elementos finitos es especialmente útil en estudios paleobiológicos como el aquí desarrollado, en donde no es posible utilizar enfoques empíricos tales como los basados en análisis experimentales de las tensiones que afectan a la estructura biológica considerada (por ejemplo, estudios basados en el uso de dispositivos para la medición de la deformación).

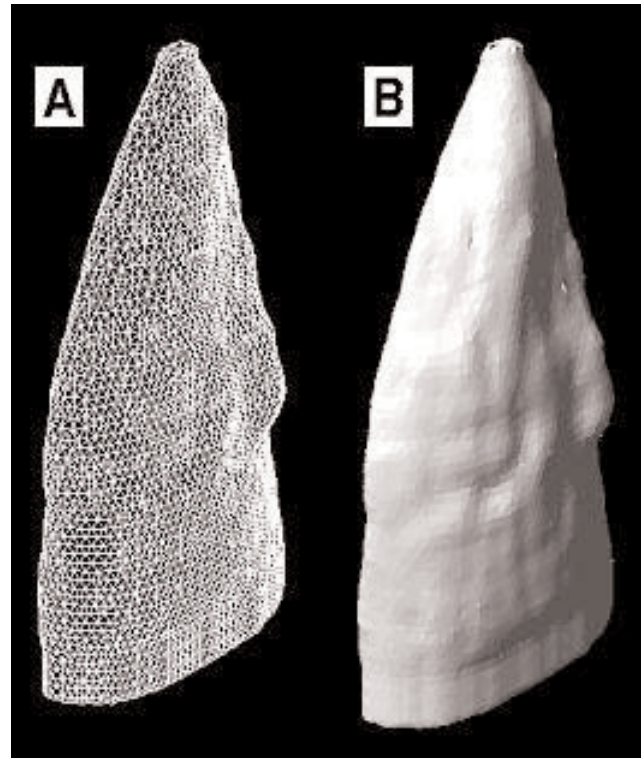


Figura 1. Malla de tetraedros (A, elementos y B, reproducción fotorealista) resultante de la discretización de la corona dentaria referida a *Giganotosaurus* (ejemplar MUCPv-52). / Tetrahedral mesh (A, elements and B, rendered image) obtained from discretisation of a tooth crown referred to *Giganotosaurus* (specimen MUCPv-52).

Para la modelización de la corona dentaria referida a *Giganotosaurus* se aplicaron las propiedades mecánicas de la dentina bovina: módulo de Young = 21 GPa; módulo de cizalla = 8 GPa; razón de Poisson = 0,31 GPa (Gillmore *et al.*, 1969). Se consideró además una densidad = 2076 kg m⁻³, correspondiente a la dentina humana (Waters, 1980). En dicha modelización no se consideró la presencia de una capa externa de esmalte debido a que el grosor de la misma es casi despreciable en relación al correspondiente a la capa de dentina. Por otra parte, existe una considerable discrepancia en la literatura en cuanto a la determinación precisa del módulo de elasticidad del esmalte. Ello sucede por la anisotropía del esmalte y a problemas prácticos en la preparación de este material para ensayo (Waters, 1980). Además, como la dentina es un biomaterial más tenaz que el esmalte, es decir, soporta un mayor grado de deformación antes de producirse su falla, aquella transmite la mayor parte de la carga. En consecuencia, el aporte del esmalte no resulta significativo para la determinación del patrón de tensiones en la corona dentaria.

Las tensiones de falla (fractura) consideradas para la dentina de la corona dentaria referida a *Giganotosaurus* fueron las correspondientes al humano, 276 y -348 MPa, para resistencia extensiva y com-

presiva, respectivamente (Braden, 1976). La asignación de signos en dichas tensiones responde a la convención usualmente utilizada (valores positivos para extensión, y negativos para compresión).

El modelo de la corona dentaria fue fijado en una superficie plana determinada a nivel de su base, a efectos de simular su inmovilidad alveolar. Las condiciones de carga especificadas en el modelo (asumiéndolo en equilibrio estático, con las fauces cerradas contra un elemento alimentario) vienen dadas por las fuerzas de origen muscular estimadas y eventualmente por las fuerzas producidas por interacciones con una presa hipotéticamente activa durante la mordida. Las características de estas fuerzas (punto de aplicación, dirección e intensidad) son explicitadas a continuación para cada caso en particular.

En el modelo de la corona dentaria referida a *Giganotosaurus* se simuló una mordida estática aplicada sobre su ápice con una magnitud correspondiente a la estimada para la semilongitud de la fila dentaria. Las direcciones de carga en la corona no pudieron ser inferidas a partir de la dirección de las estrías sobre la misma debido a la falta de preservación de su esmalte. Por lo tanto, se asumieron direcciones de mordida compatibles con la ortalidad del movimiento mandibular. Se consideraron cuatro diferentes condiciones de carga a efectos de simular una mordida sobre una presa inmóvil o alternativamente sobre una presa que ejerce una tracción sobre el diente (figura 2). Las cargas fueron simuladas mediante fuerzas aplicadas en diez puntos distribuidos sobre el ápice dentario. En los casos correspondientes a la mordida sobre una presa inmóvil, la corona dentaria fue sometida a una carga compresiva verticalmente dirigida (caso 1) o bien orientada sobre el eje longitudinal cercano al ápice del diente (caso 2). Esto último implica la consideración de una mordida dirigida sobre la bisectriz del ángulo formado por los márgenes anterior y posterior en el ápice de la corona, lo cual minimiza la sección transversal del diente perpendicular a la dirección de penetración y por consiguiente la energía requerida para tal tarea en relación a otras orientaciones. La fuerza de tracción ejercida por los movimientos de lucha de la presa fue simulada considerando una orientación anterior (caso 3) o bien medial (caso 4) para la misma, y asumiendo una magnitud tal que produzca la fractura del diente.

La fase de solución del modelo de la corona dentaria se ejecutó mediante el empleo del programa de computadora ALGOR (versión 12; *Algor Interactive Systems, Inc.*; PA, USA). Con este propósito se utilizó una computadora personal equipada con doble procesador Pentium Xeon de 500 MHz y 1 Gb de memoria RAM. Los resultados del estudio fueron visualizados gráficamente mediante mapas de color repre-

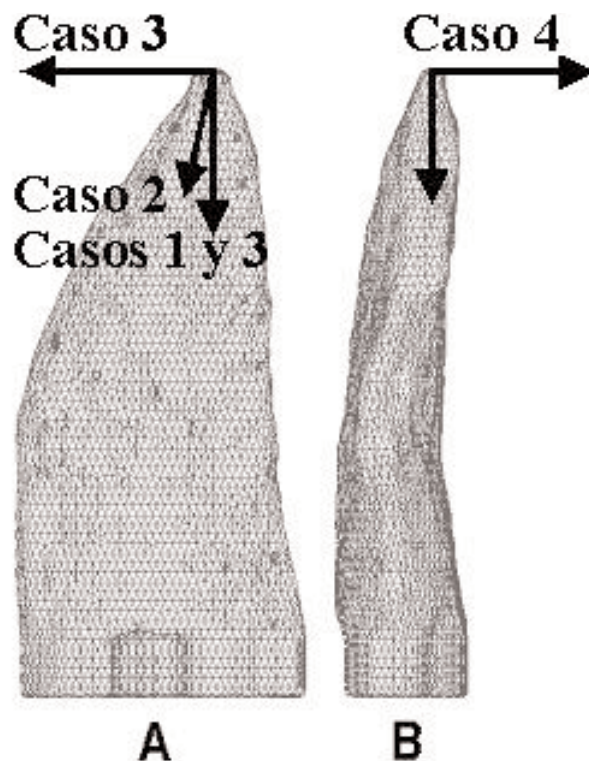


Figura 2. Condiciones de carga en corona dentaria (cf. *Giganotosaurus*) durante una mordida estática. **A**, vista labial, superficie anterior hacia la izquierda; **B**, vista caudal. Ver texto por detalles de los casos. / Loading conditions acting on a tooth crown (cf. *Giganotosaurus*) during a static bite. **A**, labial view, anterior surface leftward; **B**, caudal view. See text for further details about the cases.

sentativos de las magnitudes de las tensiones principales.

Resultados

La máxima fuerza de mordida generada por *Giganotosaurus* (13258 N, calculada para una situación estática a nivel de los dientes más posteriores) sería similar a la estimada por Erickson *et al.* (1996) para *Tyrannosaurus* (13400 N). Sin embargo, cabe señalar que estudios en desarrollo muestran que el valor publicado para *Tyrannosaurus* podría estar subestimando su verdadera magnitud (Erickson, comunicación epistolar).

Durante la mordida verticalmente dirigida sobre el ápice de la corona dentaria referida a *Giganotosaurus* (caso 1), las mayores tensiones extensivas se producen sobre el tercio medio de la superficie anterolabial, en donde se registran valores de hasta 45 MPa (figura 3.A). Estas tensiones disminuyen hacia la cara posterior de la corona y también hacia la base de la misma, en donde se observan valores cercanos a cero al igual que en la casi totalidad de la cara lingual. Las tensiones extensivas se distribuyen de modo unifor-

me sobre la cara lingual (valores mayoritariamente comprendidos entre 0 y 5 MPa; figura 3.B). No se observa concentración de tensiones compresivas sobre la cara labial, salvo las de escasa entidad registradas sobre su superficie posterolabial (figura 3.C). La carga aplicada produce tensiones de tipo compresivo sobre la cara lingual, las cuales alcanzan su valor extremo (-120 MPa) en el tercio medio de su superficie posterolingual (figura 3.D). El eje longitudinal de la corona dentaria se encuentra curvado tridimensionalmente, presentando una curvatura tanto en el plano vertical ánteroposterior como en el plano labiolingual, lo cual hace que la posición de las zonas de deformación extrema (por extensión y por compresión) sea asimétrica con respecto al plano anteroposterior.

El hecho que la carga compresiva esté axialmente dirigida emplaza mayoritariamente a la deformación en el tercio medio de la superficie posterolingual de la corona dentaria. Esto podría ser la causa selectiva para el reforzamiento de la microestructura del esmalte contra las tensiones verticales en esa área, lo cual no pudo ser verificado en el espécimen. Deberá recurrirse al estudio de piezas dentarias con una buena preservación de su esmalte para extraer conclusiones al respecto.

El factor de seguridad calculado para la corona dentaria es $-348/-120,6 = 2,9$. Por consiguiente, la misma sería capaz de soportar fuerzas de mordida hasta casi tres veces superiores a la originada por la musculatura aductora, y su falla se produciría a partir de la región más exigida (donde se registran las tensiones compresivas pico). Sin embargo, la fractura del diente se produjo en la base de su corona, lo cual indica que la condición de carga que produjo su falla fue diferente a la modelizada en este caso. No obstante, la dirección vertical modelizada para la carga compresiva sobre la corona dentaria corresponde a la que se produciría con mayor frecuencia en la historia de carga del diente, considerando el carácter ortal de la mordida arcosauriana. La mencionada ortalidad puede inferirse a partir del ángulo de la fuerza de mordida en crocodilios señalado por Sinclair y Alexander (1987).

Durante una mordida dirigida sobre la bisectriz del ángulo formado por los márgenes anterior y posterior en el ápice de la corona dentaria (caso 2; figura 4) se observa un desplazamiento posterior de la región de concentración de tensiones extensivas en relación a lo señalado en el caso 1. Las máximas tensiones extensivas pasan a ubicarse en el tercio medio e inferior de la superficie posterolabial, registrándose magnitudes de hasta 25 MPa (figura 4.A, B). Al igual que en el caso 1, las tensiones extensivas registran valores muy bajos en la casi totalidad de la cara lingual, salvo en el tercio proximal de su superficie pósterolingual. Las tensiones compresivas alcanzan

su valor pico (-65 MPa) en una zona de concentración ubicada sobre el tercio distal de la superficie ánterolingual (figura 4.C). Se observa una segunda zona de concentración de tensiones con niveles cercanos al valor pico en la base de la cara anterior (figura 4.D). No se observa concentración de tensiones compresivas sobre la cara labial, excepto las de escasa magnitud distribuidas en el tercio proximal de su superficie ánterolabial. Globalmente, las tensiones generadas en la corona son sensiblemente inferiores a las registradas en el caso 1. Esta menor sollicitación de la corona sugiere que la configuración de carga hipotetizada en el caso 2 resulta más favorable para su desempeño. También en este caso, y de acuerdo al patrón de tensiones compresivas observado, la dirección de la carga modelizada resulta diferente a la que produjo la fractura del diente a nivel de la base de la corona.

Cuando sobre una mordida simulada mediante una carga compresiva verticalmente dirigida se considera además la carga inducida por la tracción anterior de una hipotética presa (caso 3; figura 5), la distribución de las tensiones cambia de manera predecible. Las mayores magnitudes extensivas (276 MPa; nivel de falla) se observan sobre la cara posterior de la corona, fundamentalmente en una zona ubicada aproximadamente a 3 cm de la base y a lo largo de su tercio distal (figura 5.A), mientras que los valores pico de tensión compresiva (-310 MPa) se registran en el tercio distal de la cara anterior de la corona (figura 5.B). En tal situación, el diente resulta favorecido por el pretensado producto de la carga compresiva de la mordida, por lo cual es capaz de resistir tracciones de hasta 10 kN. Como en los casos anteriores, puede afirmarse que la falla del diente no se produciría en la base de su corona.

La carga de 10 kN aplicada sobre un diente podría ser representativa de una tracción global de 60 kN ejercida por una presa sometida a una mordida bilateral por parte de *Giganotosaurus*. En tal situación, donde se involucran las tracciones ejercidas sobre doce dientes (tres consecutivos por cada lado y por cada fauce), debe tenerse en cuenta el efecto dinámico producido. En los problemas estáticos, las cargas son aplicadas lentamente en el sentido que las fuerzas inerciales son de una magnitud despreciable a través de todo el proceso de carga. Sin embargo, en una situación dinámica, las fuerzas inerciales son significativas en comparación con las fuerzas estáticas aplicadas. En el caso particular de interacciones predador-presa como la aquí considerada, el efecto dinámico implicaría una duplicación en la magnitud de la carga de tracción. Por otra parte, resulta razonable asumir una proporcionalidad entre la fuerza de tracción ejercida por un animal y su propio peso, lo cual posibilita la estimación de su masa corporal. Por

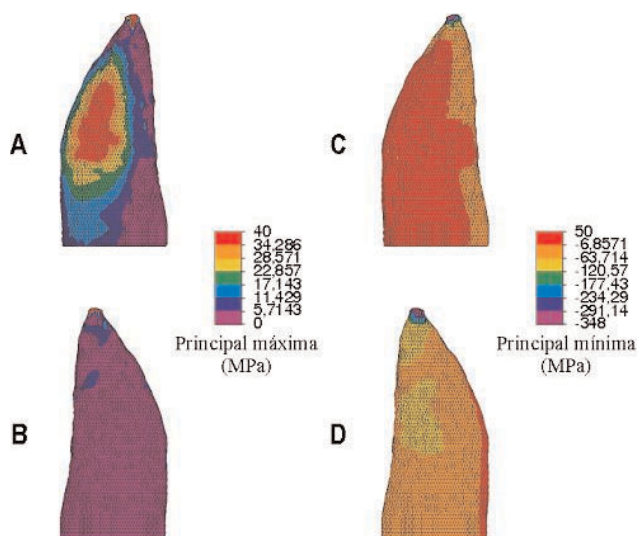


Figura 3. Distribuciones de tensiones principales máximas y mínimas en corona dentaria (cf. *Giganotosaurus*) durante una mordida vertical (5316 N). **A, C,** vista labial, superficie anterior hacia la izquierda; **B, D,** vista lingual. (Nota: La convención de signos usada establece que los valores de tensión extensiva son positivos, y los correspondientes a tensión compresiva son negativos). / *Distributions of maximum and minimum principal stresses on a tooth crown (cf. Giganotosaurus) during a vertical bite (5316 N).* **A, C,** labial view, anterior surface leftward; **B, D,** lingual view. (Note: The sign convention used indicates that tensile stress magnitudes are positive, and compressive stress magnitudes are negative).

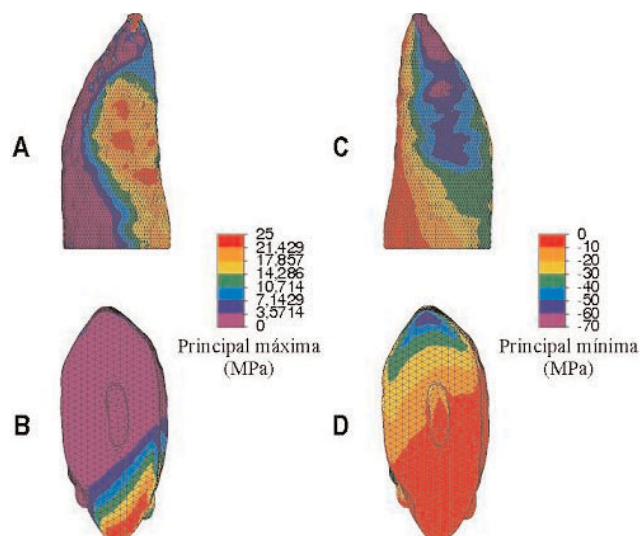


Figura 4. Distribuciones de tensiones principales máximas y mínimas en corona dentaria (cf. *Giganotosaurus*) durante una mordida (5316 N) dirigida sobre la bisectriz del ángulo formado por los márgenes anterior y posterior en el ápice del diente. **A,** vista labial, margen anterior hacia la izquierda; **B, D,** vista basal en corte transversal, margen anterior hacia arriba; **C,** vista lingual. (Convención de signos como en figura 3). / *Distributions of maximum and minimum principal stresses on a tooth crown (cf. Giganotosaurus) during a bite (5316 N) directed along the bisector of the angle formed by the anterior and posterior margins at the tip of the tooth.* **A,** labial view, anterior side leftward; **B, D,** basal cross-section view, anterior side upward; **C,** lingual view. (Sign convention as in figure 3).

consiguiente, en una situación como la arriba mencionada, *Giganotosaurus* habría estado capacitado para resistir tracciones de presas con una masa corporal de hasta 6000 kg. Tal valor es equivalente al 75 % de la masa corporal de 8000 kg estimada por Mazzetta *et al.* (en prensa) para el individuo del holotipo de *Giganotosaurus*.

La mencionada proporcionalidad entre la fuerza de tracción generada por la presa y su peso se deriva de la consideración del rozamiento entre sus extre-

midades locomotoras y el sustrato. La fuerza de rozamiento implícita en la tracción de la presa retenida es igual a la fuerza de reacción del suelo al peso (mg) de la misma multiplicada por el coeficiente de rozamiento (μ) entre sus superficies de apoyo y el sustrato. Tal coeficiente de rozamiento resulta ser muy cercano al máximo ($\mu \approx 1$) en vertebrados cursoriales actuales, como se deduce del hecho que las máximas aceleraciones que los mismos pueden desarrollar son cercanas al valor de la aceleración gravitatoria

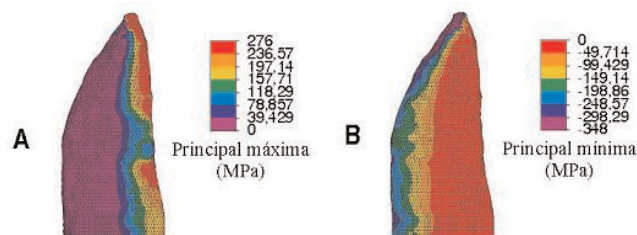


Figura 5. Distribución de tensiones en corona dentaria (cf. *Giganotosaurus*) durante una mordida vertical (5316 N), con simultánea tracción anterior (10000 N) de una presa hipotética (vista labial, superficie anterior hacia la izquierda). **A,** tensiones principales máximas; **B,** tensiones principales mínimas. (Convención de signos como en figura 3). / *Stress distribution on a tooth crown (cf. Giganotosaurus) during vertical bite (5316 N), with a simultaneous anterior traction (10000 N) of an hypothetical prey (labial view, anterior surface leftward).* **A,** maximum principal stress; **B,** minimum principal stress. (Sign convention as in figure 3).

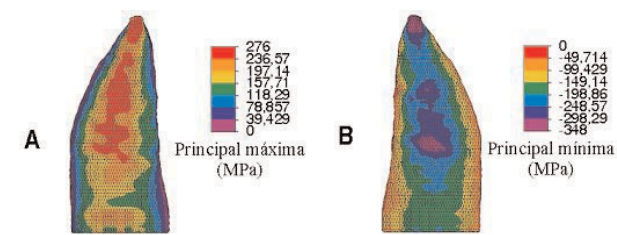


Figura 6. Distribuciones de tensiones principales máximas y mínimas en corona dentaria (cf. *Giganotosaurus*) durante una mordida vertical (5316 N), con simultánea tracción medial (3494 N) de una presa hipotética. **A,** vista labial, superficie anterior hacia la izquierda; **B,** vista lingual. (Convención de signos como en figura 3). / *Distributions of maximum and minimum principal stresses on a tooth crown (cf. Giganotosaurus) during vertical bite (5316 N), with a simultaneous medial traction (3494 N) of an hypothetical prey.* **A,** labial view, anterior surface leftward; **B,** lingual view. (Sign convention as in figure 3).

(Alexander, 2003: 3). En consecuencia, se asumió análogamente un coeficiente de rozamiento con un valor unitario en el caso planteado para *Giganotosaurus*, lo cual resulta en una equivalencia entre la fuerza de tracción y el peso corporal de sus presas.

Cuando simultáneamente a una carga compresiva axialmente dirigida (mordida vertical) se produce la tracción medial de una presa sobre el diente (caso 4; figura 6), las mayores magnitudes de tensión extensiva (276 MPa; nivel de falla) se producen sobre el tercio medio y distal de la cara labial de la corona (figura 6.A), mientras que los valores pico de tensión compresiva (-346 MPa) se registran en el tercio medio de la cara lingual (figura 6.B). En esta configuración de cargas el diente puede resistir tracciones de hasta solamente 3168 N, evidenciando su menor resistencia flectora en el plano labiolingual en relación a la observada en el plano anteroposterior. Aún en este caso, la corona dentaria no se fracturaría en su base, por lo cual puede suponerse que la falla se habría producido por alguna configuración de carga menos predecible en intensidad y dirección que las aquí estudiadas; por ejemplo, tal vez como consecuencia del cierre rápido de la mandíbula durante una mordida de impacto.

Discusión

La distribución de fuerzas de mordida elegida en este estudio se traduce en cargas prácticamente puntuales sobre la corona dentaria. Tal distribución representa en cada caso la situación más exigente para el diente de *Giganotosaurus*. En consecuencia, los resultados obtenidos en cuanto al factor de seguridad dentario y el tamaño de las presas oralmente retenidas serían conservadores.

Como ya se mencionó, Biknevicius y Van Valkenburgh (1996) utilizaron un enfoque ingenieril para estudiar los dientes caninos de carnívoros modernos, los cuales fueron modelizados como vigas en voladizo de sección elíptica. Tal modelización se basó en mediciones sobre los diámetros anteroposterior y labiolingual de los dientes, tomadas a intervalos regulares sobre el eje longitudinal de sus respectivas coronas. En estos análisis se asumió que las secciones transversales son sólidas y compuestas de material homogéneo. La modelización con elementos finitos utilizada en el presente estudio constituye un refinamiento en el enfoque utilizado por esos autores, el cual brinda una caracterización mucho más completa y detallada de la geometría y propiedades mecánicas de los dientes.

A diferencia de lo que ocurre en mamíferos, la fractura dentaria no resulta un factor crucial en reptiles debido a la presencia de dientes de reemplazo

continuo. Sin embargo, las tasas de recambio observadas en reptiles actuales no implican períodos de corta duración, de modo que no resultaría conveniente para un depredador reptiliano la pérdida simultánea de demasiadas piezas dentarias toda vez que interactúa con una presa. Por otra parte, la frecuencia de ingesta (y por lo tanto, de interacciones con presas) en terópodos con tamaños similares a los reptiles actuales podría haber sido mayor que en estos últimos como consecuencia de su probable endotermia. En tales especies, un mayor metabolismo se traduciría también en una mayor tasa de recambio dentario, por lo cual la preservación de los dientes no habría sido un factor de mayor relevancia que en reptiles actuales. No obstante, el mayor tamaño de los terópodos gigantes implica una necesidad metabólica menor por unidad de masa a efectos del mantenimiento de la temperatura corporal (véase termofisiología de terópodos gigantes en Barrick y Showers, 1994), por lo cual en tales especies se haría más relevante la preservación de la dentición. Tal argumentación justificaría la validez inferencial de estudios como el aquí realizado, los cuales brindarían una base adecuada para el entendimiento del comportamiento alimentario de los terópodos de gran tamaño.

En el pasado reciente se ha logrado identificar varias tendencias con respecto a los vertebrados carnívoros y sus presas, así como también en lo concerniente a sus tamaños respectivos (Vezina, 1985; Gittleman, 1985). En este sentido, Vezina (1985) señala la existencia de una correlación positiva y significativa entre los logaritmos de sus respectivas masas corporales. El gran tamaño de *Giganotosaurus* podría así reflejar una condición similar en sus presas potenciales, lo cual constituye un argumento basado en evidencia independiente que ratifica los resultados obtenidos en el presente estudio. Por otra parte, los hallazgos paleontológicos en estratos geológicamente correlacionables a los de *Giganotosaurus* han producido restos esqueléticos de saurópodos de mediano tamaño correspondientes a los clados Titanosauria y Diplodocoidea (Calvo y Bonaparte, 1991; Calvo y Salgado, 1995). Tales restos pertenecen a individuos adultos de especies con masas corporales mayores a las de *Giganotosaurus*, a juzgar por sus respectivas dimensiones óseas. En consecuencia, puede señalarse que los individuos subadultos de las referidas especies de saurópodos habrían sido candidatos apropiados para protagonizar las interacciones depredador-presa aquí modelizadas.

Agradecimientos

Los autores desean expresar su reconocimiento y gratitud a N. Calvo por su asistencia en el proceso de elaboración de la malla de

elementos finitos; a F. Dalla Torre y la Clínica Radiológica "Dr. Pedro Moguillansky", Neuquén, Argentina, por el barrido tomográfico y a L. Salgado por el acceso al material fósil y réplica a escala utilizados en el presente estudio. La réplica fue diseñada por M. Gravino. Este trabajo fue financiado parcialmente por el Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA), Montevideo, Uruguay (G.V.M.) y el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Argentina (A.P.C.)

Bibliografía

- Abler, W.L. 1992. The serrated teeth of tyrannosaurid dinosaurs, and biting structures in other animals. *Paleobiology* 18: 161-183.
- Adams, L.A. 1919. A memoir on the phylogeny of the jaw muscles in recent and fossil vertebrates. *Annals of the New York Academy of Sciences* 28: 51-166.
- Alexander, R.McN. 1981. Factors of safety in the structure of animals. *Science Progress* 67: 109-130.
- Alexander, R.McN. 2003. *Principles of Animal Locomotion*. Princeton University Press. Princeton, 371 pp.
- Bakker, R.T. 1986. *The Dinosaur Heresies: New Theories Unlocking the Mystery of the Dinosaurs and their Extinction*. William Morrow and Company. New York, 481 pp.
- Barrick, R.E. y Showers, W.J. 1994. Thermophysiology of *Tyrannosaurus rex*: evidence from oxygen isotopes. *Science* 265: 222-224.
- Biknevičius, A.R. y Van Valkenburgh, B. 1996. Design for killing: craniodental adaptations of mammalian predators. En: J.L. Gittleman (ed.), *Carnivore Behavior, Ecology and Evolution*, v. 2, Cornell University Press, Ithaca, pp. 393-428.
- Braden, M. 1976. Biophysics of the tooth. En: Y. Kawamura (ed.), *Frontiers of Oral Physiology*, v. 2, Karger, Basel, pp. 1-37.
- Calvo, J.O. 1999. Dinosaurs and other vertebrates of the lake Ezequiel Ramos Mexía area, Neuquén, Patagonia, Argentina. En: Y. Tomida, T.H. Rich y P. Vickers-Rich (eds.), *Proceedings of the Second Gondwanan Dinosaur Symposium*, National Science Museum Monographs, N15, Tokyo, pp. 13-45.
- Calvo, J.O. y Bonaparte, J.F. 1991. *Andesaurus delgadoi* gen. et sp. nov. (Saurischia-Sauropoda), dinosaurio Titanosauridae de la Formación Río Limay (Albiano-Cenomaniano), Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 28: 303-310.
- Calvo, J.O. y Salgado, L. 1995. *Rebbachisaurus tessonei* sp. nov. A new Sauropoda from the Albion-Cenomanian of Argentina; new evidence on the origin of the Diplodocidae. *Gaia* 11: 13-33.
- Carlson, F.D. y Wilkie, D.R. 1974. *Muscle Physiology*. Prentice-Hall. Englewood Cliffs, 170 pp.
- Coria, R.A. y Salgado, L. 1995. A new giant carnivorous dinosaur from the Cretaceous of Patagonia. *Nature* 377: 224-226.
- Edelsbrunner, H. y Mucke, E.P. 1994. Three dimensional alpha shapes. *ACM Transactions on Graphics* 13: 43-72.
- Erickson, G.M. y Olson, K.H. 1996. Bite marks attributable to *Tyrannosaurus rex*: Preliminary description and implications. *Journal of Vertebrate Paleontology* 16: 175-178.
- Erikson, G.M., Kirk, S.D., van, Su, J., Levenston, M.E., Caler, W.E. y Carter, D.R. 1996. Bite-force estimation for *Tyrannosaurus rex* from tooth-marked bones. *Nature* 382: 706-708.
- Gillmore, R.S., Pollack, R.P. y Katz, J.L. 1969. Elastic properties of bovine dentine and enamel. *Archives of Oral Biology* 15: 787-796.
- Gittleman, J.L. 1985. Carnivore body size: ecological and taxonomic correlates. *Oecologia* 67: 540-555.
- Mazzetta, G.V. 2002. [Mecánica locomotora y mandibular de dinosaurios saurisquios de América del Sur. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, 227 pp. Inédita].
- Mazzetta, G.V., Christiansen, P. y Fariña, R.A. (en prensa) Giants and bizzarres: body size of some southern South American Cretaceous dinosaurs. *Historical Biology*.
- Molnar, R.E. 1973. [The cranial morphology and mechanics of *Tyrannosaurus rex* (Reptilia: Saurischia)]. Tesis doctoral, University of California, Los Angeles, 451 pp. Inédita].
- Osborn, H.F. 1905. *Tyrannosaurus* and other Cretaceous carnivorous dinosaurs. *Bulletin American Museum of Natural History* 21: 259-265.
- Raath, M.A. 1977. [The anatomy of the Triassic theropod *Syntarsus rhodesiensis* (Saurischia: Podokesauridae) and a consideration of its biology. Tesis doctoral, Rhodes University, Grahamstown, 230 pp. Inédita].
- Rensberger, J.M. 1995. Determination of stresses in mammalian dental enamel and their relevance to the interpretation of feeding behaviors in extinct taxa. En: J.J. Thomason (ed.), *Functional Morphology in Vertebrate Paleontology*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 151-172.
- Sinclair, A.G. y Alexander, R.McN. 1987. Estimates of forces exerted by the jaw muscles of some reptiles. *Journal of Zoology*, London 213: 107-115.
- Thomason, J.J., Russell, A.P. y Morgelli, M. 1990. Forces of biting, body size, and masticatory muscle tension in the opossum *Didelphis virginiana*. *Canadian Journal of Zoology* 68: 318-324.
- Vezina, A.F. 1985. Empirical relationships between predator and prey size among terrestrial vertebrate predators. *Oecologia* 67: 555-565.
- Waters, N.E. 1980. Some mechanical and physical properties of teeth. En: J.F.V. Vincent y J.D. Currey (eds.), *The Mechanical Properties of Biological Materials*, Cambridge University Press, Cambridge, pp. 99-135.

Recibido: 25 de marzo de 2004.

Aceptado: 10 de noviembre de 2004.