

Distribución de tensiones durante la mordida en la mandíbula de *Carnotaurus sastrei* Bonaparte, 1985 (Theropoda: Abelisauridae)

Gerardo V. MAZZETTA¹, Adrián P. CISILINO² y R. Ernesto BLANCO³

Abstract. MANDIBLE STRESS DISTRIBUTION DURING THE BITE IN *CARNOTAURUS SASTREI* BONAPARTE, 1985 (THEROPODA: ABELISAURIDAE). A computerised tomography scanning was used to generate a three-dimensional mandible reconstruction of the carnivorous dinosaur *Carnotaurus sastrei*. This non-invasive technique provides a suitable foundation for finite element modelling (FEM) of biological structures such as the one mentioned above. FEM is a numerical approach very appropriate to analyse the mechanical behaviour of the mandible, which *in vivo* is subjected to varying regimes of stress and strain. The model of the mandible was loaded in order to simulate six different conditions (ventrally directed static bite applied at the anterior, central, and posterior teeth; with and without axial traction of a hypothetical prey). The mechanical strength of the mandible was also studied through an estimation of the maximum bite force capable to withstand failure stress. The bilateral muscle-driven bite force of *Carnotaurus* (3341 N; estimated at the posteriormost teeth) would have been relatively weak in comparison with the one corresponding to extant carnivores. Principal stress magnitudes varied predictably for the studied loading conditions, with peak stresses found at the intramandibular joint. When the effects of adductor muscle forces and reaction condylar forces are removed from the model, the maximum force withstood by the mandible may be up to 6.1 times higher than the estimated muscle-driven bite force. This does not suggest a mandibular design particularly strong in *Carnotaurus*.

Resumen. Se empleó un barrido mediante tomografía computarizada para la generación de la imagen tridimensional de la mandíbula del dinosaurio carnívoro *Carnotaurus sastrei*. Esta técnica no invasiva proporciona una base adecuada para la modelización con elementos finitos (MEF) de estructuras biológicas como la mencionada. La MEF constituye un enfoque numérico sumamente apropiado para el análisis del comportamiento mecánico de una estructura tal como la mandíbula, la cual *in vivo* está sujeta a regímenes variables de tensión y deformación. El modelo de la mandíbula fue cargado con el propósito de simular seis diferentes situaciones (mordida estática ventralmente dirigida sobre dientes anteriores, centrales y posteriores; con y sin tracción axial de una hipotética presa). Se estudió también la resistencia mecánica de la mandíbula mediante la estimación de la magnitud de la fuerza de mordida para la que se alcanza el nivel de tensiones de falla. En *Carnotaurus*, la fuerza de mordida bilateral generada muscularmente (3341 N; estimada a nivel de los dientes más posteriores) habría sido relativamente débil en comparación con la correspondiente a carnívoros actuales. Las tensiones principales variaron de manera predecible para las condiciones de carga estudiadas, encontrándose las magnitudes extremas a nivel de la articulación intramandibular. Cuando se eliminan del modelo los efectos de las fuerzas de aducción musculares y de reacción condilar, la máxima fuerza soportada por la mandíbula resulta ser hasta 6,1 veces superior a la fuerza de mordida de origen muscular. Ello no sugiere la presencia de un diseño mandibular particularmente resistente en *Carnotaurus*.

Key words. Jaw. Bite force. Mechanical strength. Finite element analysis. CT scanning. *Carnotaurus*. Theropoda. Patagonia.

Palabras clave. Mandíbula. Fuerza de mordida. Resistencia mecánica. Elementos finitos. Tomografía computarizada. *Carnotaurus*. Terópodos. Patagonia.

Introducción

La estática mandibular, es decir, la capacidad de la mandíbula para transmitir y eventualmente absorber las fuerzas que se aplican sobre ella, ha sido objeto de numerosos estudios aplicados a muy diversos

taxones de vertebrados fósiles y actuales (por ejemplo, Smith y Savage, 1959; Olson, 1961; Crompton, 1963; Ostrom, 1964; Turnbull, 1970; Sinclair y Alexander, 1987; Cleuren *et al.*, 1995; Molnar, 1998; Bargo, 2001; y Fariña y Vizcaíno, 2001). La mayor parte de tales estudios descansan en principios ingenieriles de la teoría de vigas a través de la consideración de analogías con palancas o bien de análisis de cuerpo libre. La teoría de vigas puede también utilizarse implícitamente para el estudio de cargas estáticas, torques, y mecánica de los brazos de palanca en condiciones de equilibrio.

Los diversos músculos responsables de la aducción (cierre) de la mandíbula reptiliana traccionan en diferentes direcciones; algunos lo hacen dorsalmente y posteriormente y otros dorsalmente y anteriormen-

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

²División 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

³Instituto de Física, Facultad de Ingeniería, Universidad de la República, Julio Herrera y Reissig 565, 11300 Montevideo, Uruguay. ernesto@fisica.edu.uy

te. El músculo aductor mandibular externo (el cual tracciona dorsalmente y posteriormente) es el músculo mandibular de mayor tamaño en la mayoría de los reptiles, aunque el músculo pterigoideo (el cual tracciona dorsalmente y anteriormente) es el mayor en crocodilios (Schumacher, 1973).

Smith y Savage (1959) mostraron para mamíferos cómo las diferentes direcciones de tracción pueden reducir las fuerzas que se producen a nivel de la articulación cráneo-mandibular y Crompton (1963) discutió en reptiles sinápsidos la evolución del ordenamiento muscular del aparato mandibular mamaliano. No obstante, hasta el trabajo de Sinclair y Alexander (1987) existía poca discusión acerca de las direcciones adoptadas por los músculos mandibulares en reptiles actuales, como así también con respecto a sus respectivas fuerzas de mordida y de reacción condilar resultantes. Estudios como el último mencionado resultan indispensables teniendo en cuenta que los análisis funcionales en taxones fósiles resultan necesariamente dependientes de estudios neontológicos.

La mandíbula dinosauriana, como ocurre en todos los vertebrados, opera como una palanca de tercera clase, con la fuerza de contracción muscular actuando en un punto dado entre el pivote (situado a nivel de la articulación entre los huesos cuadrado y articular) y la resistencia (ubicada entre las denticiones superior e inferior). Mediante la aplicación de los principios que operan en los sistemas de palancas, así como también del concepto de ventaja mecánica (Alexander, 1983: 8), ha resultado posible postular diferencias en la mecánica alimentaria de diferentes especies de dinosaurios. Teniendo en cuenta esta posibilidad, Ostrom (1966) analizó la mecánica del aparato mandibular de varias especies de dinosaurios ceratopsios, Wu y Russell (1997) realizaron un análisis funcional similar en dos especies de dinosaurios ornitópodos del Cretácico inferior, *Iguanodon atherfieldensis* Hooley y *Ouranosaurus nigeriensis* Taquet, y Mazzetta *et al.* (1998) comparan la ventaja mecánica mandibular del terópodo sudamericano *Carnotaurus sastrei* con la correspondiente a dos terópodos laurásicos, *Ceratosaurus nasicornis* Marsh y *Tyrannosaurus rex* Osborn. Sin embargo, ulteriores análisis biomecánicos dirigidos a establecer cuantitativamente la fuerza de mordida en dinosaurios terópodos sólo han sido realizados hasta el presente por Erickson *et al.* (1996) y Rayfield *et al.* (2001).

Rayfield *et al.* (2001) estiman la fuerza de mordida en un ejemplar subadulto del terópodo laurásico *Allosaurus fragilis* mediante un procedimiento similar al empleado en el presente estudio. Ello hace a sus estimaciones directamente comparables con las aquí presentadas. Estos autores analizaron también cuantitativamente, y por primera vez, la capacidad del cráneo de un dinosaurio para resistir las tensiones

que sobre el mismo se producían durante la mordida. Tal análisis se basó en una reconstrucción tridimensional computarizada del cráneo de dicha especie.

Hasta el presente no existen análisis de la mecánica mandibular de los dinosaurios sudamericanos, salvo un estudio preliminar de este aspecto en *Carnotaurus sastrei* (Mazzetta *et al.*, 1998). En el corriente estudio se desarrolla lo allí esbozado y se extiende el análisis hacia otros aspectos relativos a la resistencia estructural de su mandíbula durante la mordida. Cabe mencionar además que el detallado modelo tridimensional creado para dicho análisis constituye la primera reconstrucción geométrica computarizada de la mandíbula de un ceratosaurio.

Material y métodos

La musculatura mandibular de *Carnotaurus* fue restaurada a partir del examen de las marcas musculares observadas en la superficie de diversos huesos de su cráneo y mandíbula, como así también por analogía con el patrón muscular de origen e inserción observable en crocodilios y lacertilios actuales. Los datos correspondientes al origen e inserción de los músculos mandibulares de los crocodilios provienen de Iordansky (1964) y Schumacher (1973). Los datos correspondientes a las inserciones musculares mandibulares de los lacertilios fueron tomados mayoritariamente de Lakjer (1926), Bolk *et al.* (1938) y Haas (1973). La terminología muscular utilizada en el presente trabajo es la empleada por Lakjer (1926) para crocodilios, aunque con ligeras modificaciones.

La musculatura aductora mandibular fue agrupada en tres unidades funcionales: músculo aductor mandibular posterior (MAMP); grupo muscular temporal (GMT), conformado por el músculo aductor mandibular externo y el músculo pseudotemporal; y grupo muscular pterigoideo (GMPt), conformado por los músculos pterigoideo anterior y pterigoideo posterior.

Las magnitudes de las fuerzas que los músculos aductores mandibulares podrían haber ejercido en vida fueron estimadas a partir de su restauración. Los músculos aductores mandibulares de *Carnotaurus* fueron restaurados en arcilla de moldear sobre un calco en tamaño natural de su esqueleto cefálico. 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 del programa de análisis de imágenes *Scion Image* (versión Beta 3b, Scion Corporation, MD, USA). Las fuerzas musculares de aducción mandibular fueron calculadas a partir de tales áreas, considerando el valor de

tensión muscular máxima (392 kPa) registrado para vertebrados vivientes (Carlson y Wilkie, 1974; Thomason *et al.*, 1990). Dichas fuerzas fueron aplicadas en el modelo tridimensional de la mandíbula a nivel de los sitios de inserción muscular. Las mismas fueron dorsalmente dirigidas teniendo en cuenta sus más probables líneas de acción en relación a la evidencia topográfica preservada en la superficie del cráneo.

El análisis de la mordida desarrollado en el presente estudio asume que la mandíbula de *Carnotaurus* está en equilibrio. Dicha condición es observable cuando el bocado es sostenido con los dientes de ambas fauces o cuando éste es aplastado por compresión. Este análisis no se aplica a situaciones que involucran grandes aceleraciones, tales como las que se observan durante la alimentación inercial o durante la fase de cierre rápido de la mandíbula o de ambas fauces. El análisis también asume que la mordida de *Carnotaurus* es simétrica (bilateral), de modo que no se transmiten fuerzas a través de la sínfisis entre las ramas dentarias izquierda y derecha. Todas las fuerzas intervinientes en el aparato mandibular son tratadas bajo el supuesto de que las mismas actúan en planos parasagitales. Ello es una aproximación razonable si se tiene en cuenta que en los dinosaurios, como así también en los demás linajes reptilianos, las líneas de acción de los principales músculos mandibulares no forman generalmente grandes ángulos con respecto al plano sagital. Las condiciones para el cumplimiento del equilibrio de la mandíbula durante la mordida producen tres ecuaciones independientes, las cuales pueden formularse como se señala a continuación.

$$\begin{aligned} F_A \sin \theta_A + F_B \sin \theta_B - \sum F_i \sin \theta_i &= 0 \\ F_A \cos \theta_A + F_B \cos \theta_B + \sum F_i \cos \theta_i &= 0 \\ x_B F_B \sin \theta_B - \sum x_i F_i \sin \theta_i &= 0 \end{aligned}$$

Estas ecuaciones fueron obtenidas mediante la consideración de componentes de fuerza perpendiculares y paralelos a la línea recta definida por la palanca de la mordida, así como también de movimientos de la mandíbula en torno al pivote (articulación cráneo-mandibular). Los diversos grupos musculares encargados del cierre de la mandíbula ejercen fuerzas F_i (donde $i = 1, 2, \text{ y } 3$). En la figura 1 se superpone un diagrama de cuerpo libre a la mandíbula de *Carnotaurus*, en el cual se ilustra las direcciones adoptadas por las fuerzas musculares de aducción. Las líneas de acción de estas fuerzas intersecan a la palanca de la mordida a distancias x_i desde el pivote, formando ángulos θ_i con la misma. El bocado, ubicado a nivel de los dientes mandibulares más anteriores, ejerce una fuerza F_B sobre la mandíbula, cuya línea de acción corta a la palanca de la mordida a una

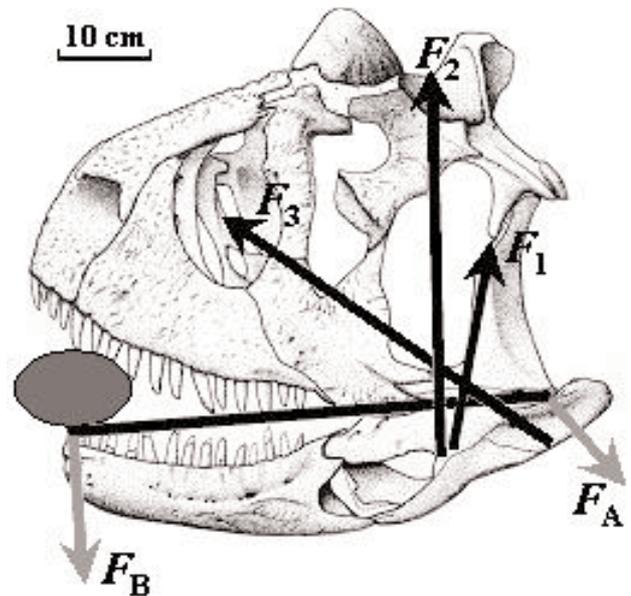


Figura 1. Diagrama de cuerpo libre correspondiente a las fuerzas que actúan en el cráneo y mandíbula de *Carnotaurus sastrei* cuando el alimento es mordido con los dientes más anteriores. Las flechas representan las líneas de acción de las fuerzas ejercidas por F_A , la articulación cráneo-mandibular; F_B , el bocado; F_1 , el músculo aductor mandibular posterior; F_2 , el grupo muscular temporal; y F_3 , el grupo muscular pterigoideo. Dibujos del cráneo y mandíbula adaptados de Bonaparte *et al.* (1990). / Free-body diagram showing the forces acting on the cranium and mandible of *Carnotaurus sastrei* when the food item has been bitten with the anteriormost teeth. The arrows represent the lines of action of the forces exerted by F_A , the cranio-mandibular joint; F_B , the food; F_1 , adductor mandibulae posterior muscle; F_2 , temporal muscle group; and F_3 , pterygoideus muscle group. Lateral views of the skull parts redrawn from Bonaparte *et al.* (1990).

distancia x_B del pivote y con un ángulo θ_B . A nivel del pivote actúa una fuerza de reacción F_A sobre la mandíbula, la cual forma un ángulo θ_A con respecto a la palanca de la mordida. Los ángulos que quedan así determinados en la figura 1 son proyecciones de los mismos sobre el plano sagital.

Supóngase que el animal muerde el alimento en un punto en particular, de modo que la distancia x_B queda especificada. Supóngase también que éste ejerce cualquier combinación posible de fuerzas F_i con sus músculos mandibulares. En dicha situación, las distancias x_i y los ángulos θ_i están dados por la morfometría del sistema. En tal caso, todavía permanecen cuatro incógnitas (F_A , θ_A , F_B , y θ_B), una más de las que pueden determinarse a partir de un sistema de tres ecuaciones como el arriba planteado. Por consiguiente, se hace necesario utilizar otro supuesto a efectos de resolver este sistema de ecuaciones. En crocodilios actuales, el ángulo de la fuerza de mordida θ_B es de 90° (Sinclair y Alexander, 1987; Cleuren *et al.*, 1995). Tal situación puede ser razonablemente admitida para el terópodo aquí estudiado, aunque también sería posible asumir direcciones alternativas en

virtud de la supuesta movilidad de su cuadrado. Si las fuerzas musculares son especificadas, solamente tres incógnitas permanecen en el sistema de ecuaciones, y por lo tanto el mismo puede ser resuelto.

El GMPt de crocodilios y lacertilios se envuelve en torno a la porción posterior de la mandíbula. Resulta entonces admisible asumir una similar distribución espacial en el correspondiente a terópodos. En tal caso, la dirección utilizada para las fibras de este músculo en *Carnotaurus* se refiere a la inferida para la parte intermedia entre sus contactos con la mandíbula y el paladar. Debe también señalarse la probable existencia de un músculo intramandibular en terópodos en virtud de su presencia en crocodilios y aves paleognatas. Sin embargo, no es necesario considerar a este músculo para el cálculo de las fuerzas de mordida en *Carnotaurus*. Como puede observarse en crocodilios actuales, el músculo intramandibular actúa en serie con músculos responsables de la aducción mandibular (van Drongelen y Dullemeijer, 1982). En tal situación, se suman los cambios de longitud de los músculos aunque no así sus fuerzas. No obstante, la fuerza generada por el músculo intramandibular afectaría al patrón de distribución de tensiones sobre la mandíbula como consecuencia de su inserción en el dentario. Por consiguiente, su acción fue incluida en la configuración de cargas considerada en el modelo de elementos finitos de la mandíbula de *Carnotaurus*.

El análisis con elementos finitos (Zienkiewicz, 1971) es una técnica matemática de reconocida eficacia en cuanto a la estimación del desempeño de estructuras ingenieriles o biológicas sujetas a regímenes variables de tensión y deformación. Los elementos finitos representan fragmentos regulares de la estructura analizada. Cada uno de estos elementos está conectado con los elementos adyacentes mediante puntos (nodos), en los que se satisface la condición de equilibrio. En un análisis de la tensión en una estructura es posible cuantificar el desplazamiento de tales nodos mediante la resolución simultánea de una serie de ecuaciones algebraicas, cuyos coeficientes dependen de las propiedades mecánicas del material (o materiales) y de la geometría modelizada. Como la cantidad de tales ecuaciones es función de la cantidad de elementos finitos considerados (decenas de miles en el presente estudio), resulta obligatorio el uso de métodos computacionales para su resolución. Una vez que son conocidos los desplazamientos nodales pueden determinarse entonces con facilidad las tensiones y deformaciones en la estructura considerada usando las relaciones apropiadas derivadas de la teoría de elasticidad.

La aplicación de la metodología de elementos finitos al análisis de la mecánica mandibular de *Carnotaurus* implicó una fase previa de creación del mode-

lo geométrico de su mandíbula. Esta fase tuvo como propósito la descripción matemática de la estructura biológica estudiada en términos de cantidad, tipo y tamaño de los elementos, ubicación de los nodos, propiedades materiales del hueso y condiciones de contorno (restricciones a los desplazamientos) y carga.

Primeramente se procedió a la utilización de una técnica no destructiva tal como la tomografía computarizada de alta resolución para generar una serie de imágenes (en planos de sección transversales al eje longitudinal) de un calco en resina poliéster correspondiente a la mandíbula de *Carnotaurus sastrei*. El tomógrafo utilizado para este estudio fue un *General Electric*, modelo *Prospeed Hilight*, de tipo helicoidal con detector simple. Se realizaron cortes transaxiales de 10 mm de espesor, moviendo la mesa del tomógrafo a una velocidad de 20 mm s⁻¹. El soporte informático del tomógrafo permitió obtener imágenes intermedias entre cortes sucesivos mediante reconstrucciones realizadas cada 5 mm. El diámetro utilizado para la reconstrucción de datos de los cortes fue el máximo permitido por el equipo (500 mm). La geometría de la mandíbula así relevada produjo un total de 116 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 correspondientes a la mandíbula de *Carnotaurus* fueron importadas a un formato de mapa de bits (*bmp*) y posteriormente editadas gráficamente con el fin de obtener siluetas que reproduzcan la geometría más probable de su canal meckeliano. El trabajo de edición se limitó a la mitad izquierda de las imágenes (hemimandíbula izquierda) debido a la simetría bilateral de la geometría mandibular en relación al plano sagital. Tal estrategia permitió la ulterior creación de un modelo de elementos finitos adecuado a las capacidades computacionales disponibles y posibilitó la reducción del tiempo de procesamiento requerido.

Posteriormente a la edición de las imágenes tomográficas se procedió a la reconstrucción geométrica de la estructura estudiada. Para ello se superpuso una grilla espaciada regularmente (distancia interlineal de 2,76 mm) 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 hemimandíbula. Dicha reconstruc-

ción se realizó mediante la aplicación de la técnica de teselación extendida de Delaunay, utilizando un algoritmo de alfa-formas (Edelsbrunner y Mucke, 1994). La discretización resultante produjo una malla de elementos tetraédricos de cuatro nodos en la geometría de la hemimandíbula (número de elementos = 144160, número de nodos = 28161), la cual se ilustra en la figura 2.

El hueso mandibular fue modelizado asumiendo un comportamiento linealmente elástico para el mismo. En tales materiales existe una relación lineal entre la tensión desarrollada ante una carga aplicada y la deformación, donde toda la deformación desaparece cuando la carga es retirada. El supuesto de linealidad implica también que los desplazamientos (deformaciones) en la estructura biológica son pequeños en relación a su tamaño global. Se asumió también, como es típico en la modelización de biomateriales, que el tejido óseo representado por el modelo es isotrópico (con iguales propiedades elásticas en todas las direcciones) y homogéneo (la densidad es la misma en toda la estructura).

Del punto de vista histológico, el hueso craneano de los dinosaurios terópodos resulta similar al hueso bovino (*Bos Linnaeus*) en el sentido de estar conformado por hueso haversiano secundariamente remodelado con hueso compacto primario restringido a la región superficial (Reid, 1996). Resulta razonable asumir que una similar histología ósea es groseramente indicativa de similares propiedades materiales. Ello permite asignar al modelo de la mandíbula de *Carnotaurus* las propiedades del hueso haversiano

bovino: módulo de elasticidad de Young = 10 GPa; módulo de cizalla = 3,6 GPa; razón de Poisson = 0,40 GPa; densidad = 1895 kg m⁻³ (Reilly y Burstein, 1975). Las propiedades mecánicas del hueso compacto no fueron consideradas en el modelo con el propósito de evitar una posible sobreestimación de la resistencia de la mandíbula.

Las tensiones de falla (fluencia) en el hueso bovino son de 172 y -284 MPa, para resistencia extensiva y compresiva, respectivamente (Alexander, 1981). Dichos valores fueron asignados al hueso mandibular de *Carnotaurus*. De este modo, la resistencia de la mandíbula pudo ser evaluada a través de la consideración de su factor de seguridad, el cual surge de la comparación de las tensiones de falla del hueso mandibular con las tensiones producidas por las mayores cargas que es esperable que la estructura experimente durante sus actividades diarias.

Las condiciones de contorno fijadas para el modelo consisten en una serie de restricciones a los desplazamientos que impiden el movimiento de cuerpo rígido del mismo. Tales restricciones pueden crear tensiones artificiales en su vecindad por lo cual estas zonas fueron ignoradas en la interpretación de los resultados. La condición de simetría bilateral fue introducida en el modelo mediante una restricción a los desplazamientos mediolaterales de los nodos ubicados sobre su plano sagital (sínfisis mandibular).

Los vínculos establecidos en el modelo de la mandíbula permiten simular la posición de la mandíbula durante una mordida estática. Para ello se fijó una línea de nodos en su superficie de articulación con el

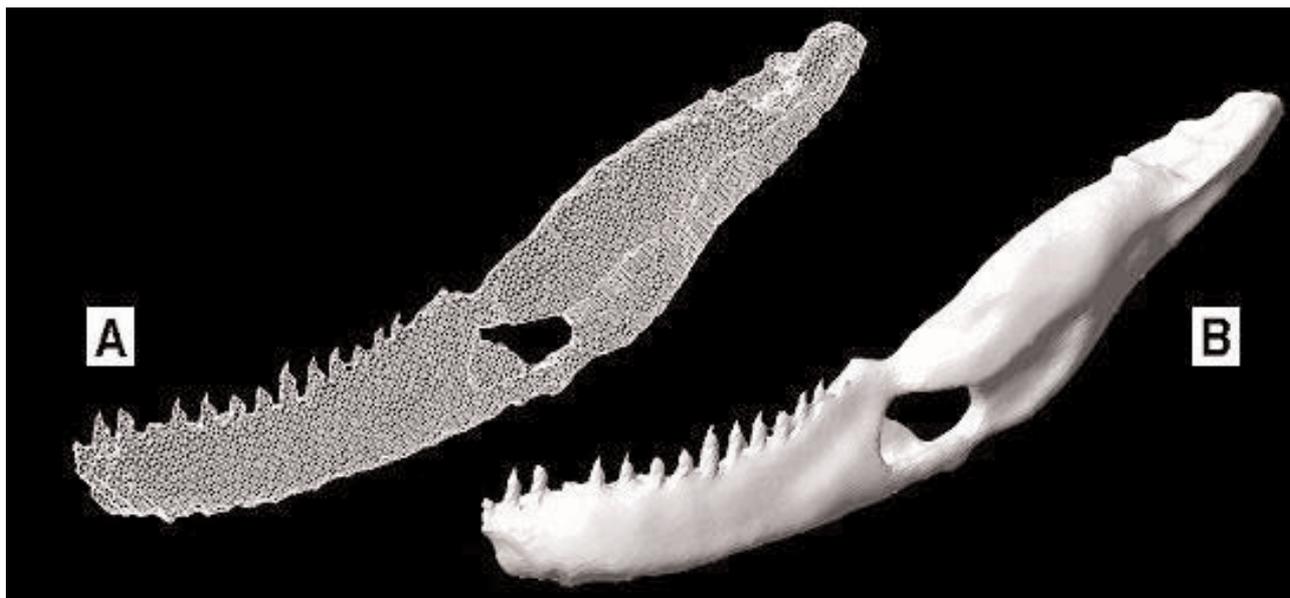


Figura 2. Malla de tetraedros (A, elementos y B, reproducción fotorrealista) resultante de la discretización de la hemimandíbula izquierda de *Carnotaurus sastrei* / Tetrahedral mesh (A, elements and B, rendered image) obtained by discretisation of the left hemimandible of *Carnotaurus sastrei*.

cuadrado y se restringió, según el caso de carga analizado, el desplazamiento del ápice de los dientes en la dirección vertical. Las reacciones en los ápices de los dientes permitieron determinar en cada caso la magnitud de la fuerza de mordida. El modelo de la mandíbula también fue utilizado con el propósito de estimar su resistencia mecánica. Para ello se fijaron los seis grados de libertad del mismo (desplazamientos y rotaciones en los tres ejes del espacio) a nivel de su superficie articular con el cuadrado.

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 uno de los casos investigados.

En los primeros dos casos se simularon condiciones de carga fisiológicas con el propósito de estudiar una mordida estática aplicada sobre una serie de tres dientes sucesivos. Para ello se eligieron tres posiciones en la fila dentaria mandibular: anterior (dientes 1 a 3), central (dientes 7 a 9) y posterior (dientes 13 a 15). En estos casos se consideró máximamente activa a la musculatura aductora, con el músculo intramandibular en máxima tensión isométrica (caso 1) o sometido a elongación forzada producto de la tracción axial de una presa (caso 2). También se estudió la resistencia mecánica de la mandíbula mediante una simulación que permite estimar la fuerza máxima que podría aplicarse sobre sus dientes antes de que la misma comience a ceder (caso 3). Para ello se consideró inactiva a la musculatura aductora y se aplicó aisladamente una carga de mordida arbitraria de 100 N (distribuida entre tres dientes consecutivos y aplicada en las tres posiciones de la fila dentaria anteriormente mencionadas) dirigida verticalmente. Dicho procedimiento resulta válido cuando se consideran biomateriales como el hueso, el cual es grosera-

mente lineal elástico. Sin embargo, debe tenerse presente que en un contexto *in vivo*, las fuerzas de la mordida no se aplican aisladamente, sino que son el producto de fuerzas musculares que, conjuntamente con las fuerzas de reacción condilar, crean momentos flectores y torsionales que producen deformaciones en la estructura biológica considerada. La evaluación de los efectos aislados de las cargas flectoras que simulan la mordida fue también realizada sobre un modelo de la mandíbula que contempla la actividad del músculo intramandibular en máxima tensión isométrica.

La fase de solución del modelo mandibular generado se ejecutó mediante el empleo del programa de computadora ALGOR (versión 12; *Algor Interactive Systems, Inc.*; PA, USA), el cual permite la visualización gráfica de los resultados a través de mapas de color representativos de las magnitudes de las tensiones principales.

Resultados

Los datos referidos a las líneas de acción muscular inferidas para los músculos del aparato aductor mandibular de *Carnotaurus*, así como también las estimaciones de las fuerzas ejercidas por los mismos, son dados en la tabla 1. En dicha tabla se incluyen además los valores correspondientes a un ejemplar subadulto del carnosaurio *Allosaurus* a efectos comparativos. Los brazos de palanca (x_i sen θ_i) generados por el MAMP y el GMT son muy similares en los ejemplares de ambas especies, mientras que el correspondiente al GMPt presenta una longitud algo más de dos veces mayor en *Allosaurus*. Por otra parte, el brazo de palanca del punto de mordida más anterior mide 0,538 m en *Carnotaurus*, lo cual equivale aproximadamente a dos tercios del registrado en *Allosaurus*. En consecuencia, las distancias relativas en sus respectivos sistemas de palanca reflejan una diferente distribución espacial de la musculatura aductora. La velocidad de cierre mandibular produ-

Tabla 1. Distancias al pivote (x_i), y magnitudes (F_i) y direcciones (θ_i) de las fuerzas producidas, en máxima tensión isométrica, por los grupos aductores mandibulares durante una mordida estática bilateral. Músculo aductor mandibular posterior (MAMP); grupo muscular temporal (GMT); grupo muscular pterigoideo (GMPt). Magnitudes de las fuerzas referidas solamente a un lado de la cabeza, con direcciones indicadas con respecto a la horizontal. Datos correspondientes a *Allosaurus fragilis* tomados de Rayfield *et al.* (2001). / Distances to the fulcrum (x_i), and magnitudes (F_i) and directions (θ_i) of the forces produced, at maximum isometric stress, by the jaw adductors during a bilateral static bite. Adductor mandibulae posterior muscle (MAMP); temporal muscle group (GMT); pterygoideus muscle group (GMPt). Force magnitudes referred to one side of the head only, with directions indicated with respect to the horizontal. Data corresponding to *Allosaurus fragilis* taken from Rayfield *et al.* (2001).

| Taxón | MAMP | | | GMT | | | GMPt | | |
|----------------------------|-----------|-----------|------------|-----------|-----------|------------|-----------|-----------|------------|
| | x_1 (m) | F_1 (N) | θ_1 | x_2 (m) | F_2 (N) | θ_2 | x_3 (m) | F_3 (N) | θ_3 |
| <i>Carnotaurus sastrei</i> | 0,097 | 444 | 90 | 0,135 | 2082 | 83 | 0,074 | 2430 | 24 |
| <i>Allosaurus fragilis</i> | 0,094 | 610 | 101 | 0,132 | 3130 | 93 | 0,141 | 3601 | 28 |

cida por tales distribuciones queda mecánicamente determinada por el grupo muscular cuya palanca se localiza más cercanamente al pivote en relación a la longitud de la palanca en el punto de mordida. En la comparación aquí considerada, tal situación corresponde al GMPt, en el que en una mordida producida por los dientes más anteriores la razón de sus brazos de palanca es de 0,056 y 0,081, en *Carnotaurus* y *Allosaurus*, respectivamente. Por lo tanto, la palanca generada por dicho grupo muscular presenta una menor ventaja mecánica en *Carnotaurus*, lo cual se traduce en una mayor velocidad de aducción para su mandíbula. Las razones de los brazos de palanca en estos dinosaurios son mayores a la que puede calcularse para *Caiman crocodilus* Linnaeus (0,041) a partir de los datos publicados por Sinclair y Alexander (1987). Cabe señalar entonces que la velocidad de aducción mandibular en *Carnotaurus* resulta más cercana a la correspondiente a crocodilios actuales que a la de *Allosaurus*.

Globalmente, la musculatura aductora de *Carnotaurus* ejerce una fuerza de 4201 N sobre la mandíbula, generando una fuerza de mordida de 979 N en los dientes más anteriores. Por lo tanto, la ventaja mecánica de su aparato mandibular es en este caso igual a $979/4201 = 0,23$. Tal valor es mayor al calculado para *Allosaurus* (0,16), empleando los datos publicados en Rayfield *et al.* (2001) y teniendo en cuenta una fuerza de mordida de 850 N a nivel de sus dientes más posteriores (Rayfield, comunicación epistolar). La ventaja mecánica en los dientes anteriores de *Carnotaurus* resulta también mayor, aunque sólo marginalmente, a la calculada en *Caiman* (0,22). Del mismo modo, en una mordida producida por los dientes más posteriores, la ventaja mecánica de *Carnotaurus* (0,40) supera a las de *Allosaurus* (0,33) y *Caiman* (0,27).

En términos relativos, *Carnotaurus* presenta una fuerza de reacción condilar muy grande sobre la mandíbula, la cual es $3249/1243 = 2,61$ veces mayor a su fuerza de mordida en posición central (tabla 2). No obstante, esta razón de fuerzas es aproximada-

mente la mitad de la computada en *Allosaurus* (4,86). Por otra parte, en una mordida a nivel de los dientes más anteriores, la fuerza de reacción condilar en *Carnotaurus* es 3,50 veces mayor a su fuerza de mordida. Tal razón es considerablemente menor a la calculada en *Caiman* (7,81) con datos de Sinclair y Alexander (1987). Por consiguiente, podría afirmarse que en lo que atañe a esta razón de fuerzas, el diseño del aparato mandibular de *Carnotaurus* resulta ser un 55 % más eficiente que el correspondiente a *Caiman*. Tal eficiencia es un 42 % mayor cuando se considera una mordida posteriormente posicionada. En este caso, la fuerza de reacción condilar en *Carnotaurus* es sólo 1,78 veces mayor a su fuerza de mordida. En el humano, la fuerza de reacción condilar es marginalmente superior a la fuerza de mordida a nivel de los dientes posteriores (1,34 veces, según cálculo basado en datos publicados por Pruijm *et al.*, 1980). El valor calculado en *Carnotaurus* resulta entonces muy similar al señalado en el humano, lo cual ratifica la mayor eficiencia del diseño de su aparato mandibular con respecto al observado en arcosaurios vivientes.

La máxima fuerza de mordida estática bilateral estimada en *Carnotaurus* (3341 N) no habría sido muy superior a la correspondiente a carnívoros actuales (tabla 3), llegando incluso a ser un 20% inferior a la del león *Panthera leo* Linnaeus. También se han registrado magnitudes mayores en las mordidas de impacto de otras especies actuales (tabla 3), aunque éstas no son directamente comparables con la estimada estáticamente en *Carnotaurus*.

La fuerza de mordida de impacto determinada empíricamente para los dientes posteriores en individuos adultos de *Alligator mississippiensis* Daudin es de 9452 N (Erickson *et al.*, 2003). Sin embargo, no existe en la literatura ninguna estimación de la fuerza de mordida estática en crocodilios adultos, por lo que se recurrió a obtener dicho valor teóricamente como se describe a continuación. Sinclair y Alexander (1987) estiman una fuerza de mordida de 37 N (generada estáticamente a nivel de los dientes

Tabla 2. Brazos de palanca (x_B), magnitudes (F_B , fuerza de mordida; F_A , fuerza condilar) y direcciones (θ_A) de las fuerzas de reacción generadas durante una mordida estática bilateral, dirigida verticalmente ($\theta_B = 90^\circ$), cuando la musculatura aductora mandibular ejerce su máxima tensión isométrica. Magnitudes de las fuerzas referidas solamente a un lado de la cabeza, con direcciones indicadas con respecto a la horizontal. Datos correspondientes a *Allosaurus fragilis* tomados de Rayfield *et al.* (2001) / *Moment arms (x_B), magnitudes (F_B , bite force; F_A , condylar force), and directions (θ_A) of the reaction forces generated during a bilateral, vertically directed ($\theta_B = 90^\circ$), static bite when all adductor muscles of the mandible were contracting maximally. Force magnitudes referred to one side of the head only, with directions indicated with respect to the horizontal. Data corresponding to *Allosaurus fragilis* taken from Rayfield *et al.* (2001).*

| Taxón | Posición | x_B (m) | F_B (N) | F_A (N) | θ_A (grados) |
|----------------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|---------------------|
| <i>Carnotaurus sastrei</i> | Anterior | 0,538 | 979 | 3431 | 98 |
| | Central | 0,413 | 1243 | 3249 | 101 |
| | Posterior | 0,283 | 1670 | 2981 | 107 |
| <i>Allosaurus fragilis</i> | Central | 0,581 | 1074 | 5221 | 124 |

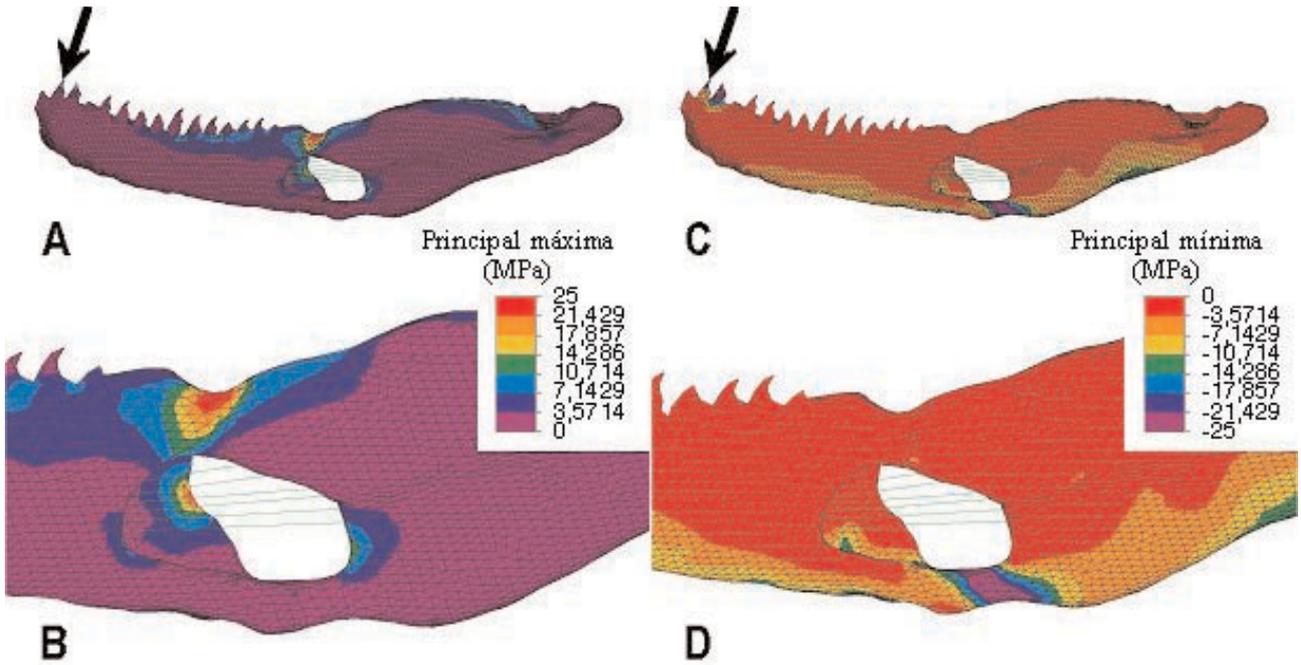


Figura 3. Distribuciones de tensiones principales máximas y mínimas en la hemimandíbula izquierda de *Carnotaurus sastrei* durante una mordida estática bilateral a nivel de los dientes más anteriores. La flecha indica la dirección de carga ejercida sobre los dientes. **A y C,** vista lateral; **B y D,** detalle de la misma. (Nota: La convención de signos usada establece que los valores de tensión extensiva son positivos, mientras que los correspondientes a tensión compresiva son negativos) / *Distributions of maximum and minimum principal stresses on the left hemimandible of Carnotaurus sastrei during bilateral static bite at the anteriormost teeth. A and C, lateral view; B and D, detail of the same. The arrow shows the direction of load acting on the teeth. (Note: The sign convention used indicates that tensile stress magnitudes are positive, and compressive stress magnitudes are negative).*

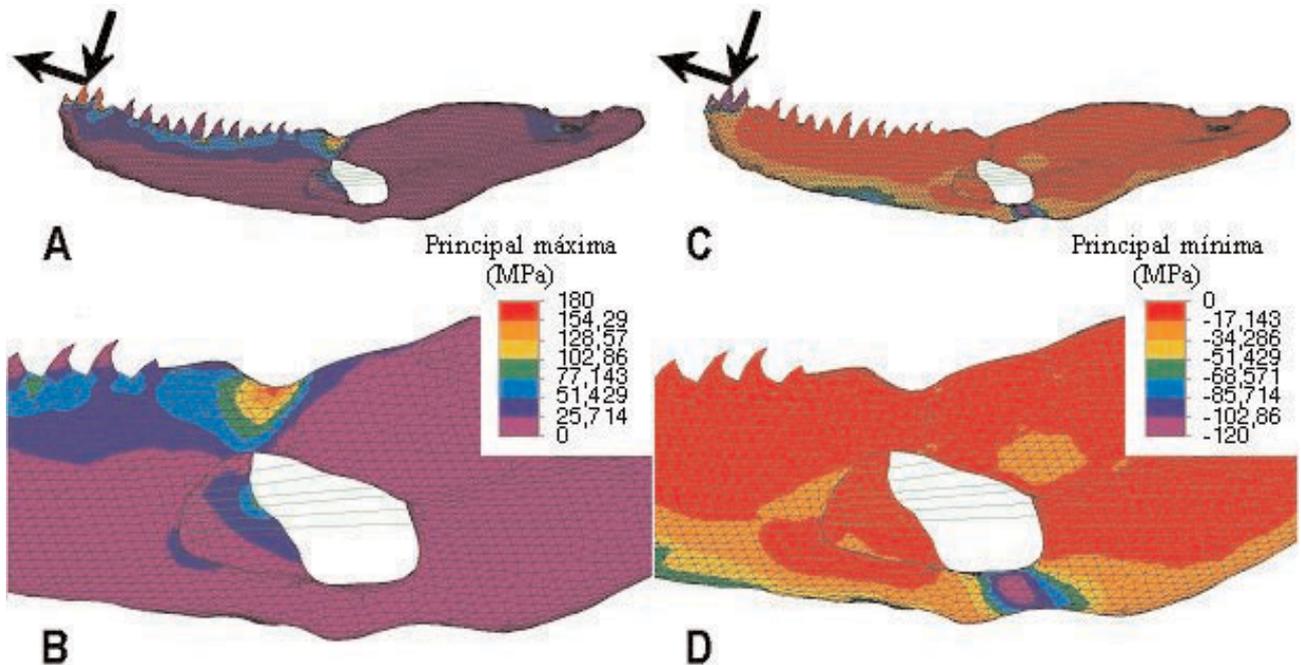


Figura 4. Distribuciones de tensiones principales máximas y mínimas en la hemimandíbula izquierda de *Carnotaurus sastrei* durante una mordida estática bilateral a nivel de los dientes más anteriores; se considera además la simultánea tracción axial de una presa hipotética. Las flechas representan las cargas aplicadas sobre los dientes. **A y C,** vista lateral; **B y D,** detalle de la misma. (Convención de signos como en figura 3) / *Distributions of maximum and minimum principal stresses on the left hemimandible of Carnotaurus sastrei during bilateral static bite at the anteriormost teeth; a simultaneous axial traction of a hypothetical prey is also taking place. The loads exerted on the teeth are represented by arrows. A and C, lateral view; B and D, detail of the same. (Sign convention as in figure 3).*

más posteriores) para un ejemplar de 0,62 m de *Caiman crocodilus*. Tal estimación corresponde a individuos juveniles, ya que los adultos de esta especie alcanzan una longitud media de 2,5 m. Por otra parte, la fuerza de mordida en aligatóridos es proporcional a la potencia 2,62 de su longitud total (Erickson *et al.*, 2003). En consecuencia, la información señalada permite estimar una fuerza de mordida de $37(2,5/0,62)^{2,62} = 1428$ N en ejemplares adultos de *Caiman*. Tal magnitud correspondería a la fuerza sobre un solo lado de la cabeza. Por lo tanto, la fuerza de mordida desarrollada en una mordida bilateral será el doble, es decir, 2856 N. La fuerza de mordida estática en ejemplares adultos de *Caiman* resultaría entonces solamente un 15% menos efectiva que la estimada en *Carnotaurus* (tabla 3). También es posible establecer una comparación en términos relativos entre ambas especies. Para ello se asumió (groseramente) similitud geométrica e igual densidad cefálica y se consideró el coeficiente de escalado entre la fuerza de mordida y la longitud prearticular mandibular en aligatóridos (2,57, según Erickson *et al.*, 2003). Además, se asumió isometría para el escalado de tales dimensiones en terópodos. En tal caso, si *Caiman* tuviera en su mandíbula la misma longitud prearticular que la correspondiente a *Carnotaurus* (0,538 m), su fuerza de

mordida a nivel de los dientes más posteriores sería $37(0,538)^2/(0,109)^{2,57} = 3188$ N. Los cálculos basados en la restauración de la musculatura aductora mandibular de *Carnotaurus* permiten estimar una fuerza de mordida de 1670 N en la misma posición. Por consiguiente, puede decirse que, en términos relativos, la fuerza de mordida de *Caiman* resulta ser $3188/1670 = 1,9$ veces mayor que la señalada para *Carnotaurus*. La misma proporcionalidad anteriormente considerada produciría una fuerza de reacción condilar de 9824 N en *Caiman*, la cual es 3,3 veces mayor a la de *Carnotaurus*.

Resulta razonable asumir que en terópodos, las fuerzas generadas por el aparato mandibular son proporcionales al cuadrado de sus longitudes lineales, al igual que como puede predecirse teóricamente para la fuerza muscular de vertebrados actuales (Schmidt-Nielsen, 1984). En consecuencia, si *Carnotaurus* tuviera la misma longitud prearticular mandibular que la correspondiente a *Allosaurus* (0,815 m), su fuerza de mordida en posición posterior sería $1670(0,815/0,538)^2 = 3832$ N. Rayfield *et al.* (2001) estiman una fuerza de mordida de 1786 N para los dientes posteriores de *Allosaurus*. En términos relativos, la fuerza de mordida de *Carnotaurus* es entonces 2,1 veces mayor a la estimada para *Allosaurus*. Una

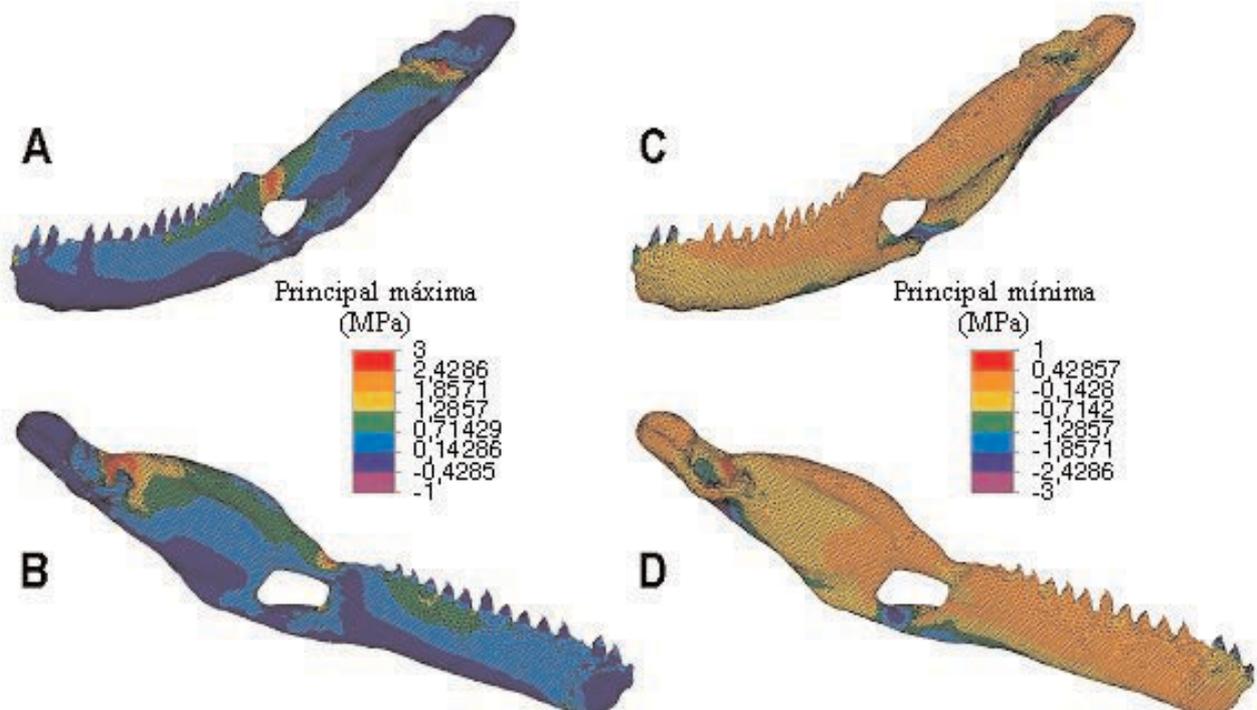


Figura 5. Distribuciones de tensiones principales máximas y mínimas en la hemimandíbula izquierda de *Carnotaurus sastrei* ante una fuerza vertical (100 N) aplicada bilateralmente sobre los dientes más anteriores; la musculatura aductora es considerada inactiva. **A, C,** vista lateral; **B, D,** vista medial (Convención de signos como en figura 3) / *Distributions of maximum and minimum principal stresses on the left hemimandible of Carnotaurus sastrei when a vertical force (100 N) is bilaterally applied to the anteriormost teeth; an inactive adductor musculature is considered. A, C, lateral view; B, D, medial view. (Sign convention as in figure 3).*

Tabla 3. Estimaciones de la fuerza de mordida para algunos terópodos y vertebrados actuales. (a) mordida estática, bilateral, a nivel de los dientes más posteriores; (b) mordida cuasiestática, unilateral, sobre un diente posterior; (c) mordida de impacto, unilateral, a nivel de los dientes posteriores; (d) mordida de impacto, con localización del punto de aplicación en la fila dentaria no especificado. 1, Rayfield *et al.* (2001); 2, Erickson *et al.* (1996); 3, Erickson *et al.* (2003); 4, Pruijm *et al.* (1980); 5, Ström y Holm (1992); 6, Thomason (1991); 7, Binder y Van Valkenburgh (2000); 8, Snodgrass y Gilbert (1967). (§) Escalado a partir de la magnitud publicada en Sinclair y Alexander (1987); véase texto. / *Bite force estimates for some theropods and extant vertebrates. (a) bilateral static bite at the posteriormost teeth; (b) unilateral quasistatic bite at a posterior tooth; (c) unilateral snapping bite at the posteriormost teeth; (d) snapping bite at an unspecified point along the tooth row.* 1, Rayfield *et al.* (2001); 2, Erickson *et al.* (1996); 3, Erickson *et al.* (2003); 4, Pruijm *et al.* (1980); 5, Ström and Holm (1992); 6, Thomason (1991); 7, Binder and Van Valkenburgh (2000); 8, Snodgrass y Gilbert (1967). (§) Scaled from the magnitude published by Sinclair and Alexander (1987); see text.

| Taxón | Fuerza de mordida (N) | Tipo | Referencia |
|--|-----------------------|------|------------|
| <i>Carnotaurus sastrei</i> | 3341 | (a) | |
| <i>Allosaurus fragilis</i> | 3573 | (a) | 1 |
| <i>Tyrannosaurus rex</i> | 13400 | (b) | 2 |
| <i>Alligator mississippiensis</i> | 9452 | (c) | 3 |
| <i>Caiman crocodilus</i> | 2856 (§) | (a) | |
| <i>Homo sapiens</i> (humano) | 965 | (a) | 4 |
| <i>Canis familiaris</i> (perro labrador) | 550 | (a) | 5 |
| <i>Canis lupus</i> (lobo gris) | 1412 | (a) | 6 |
| <i>Panthera leo</i> (león) | 4168 | (a) | 6 |
| <i>Panthera pardus</i> (leopardo) | 2269 | (a) | 6 |
| <i>Felis concolor</i> (puma) | 1837 | (a) | 6 |
| <i>Crocuta crocuta</i> (hiena manchada) | 4500 | (c) | 7 |
| <i>Carcharhinus obscurus</i> (tiburón arenero) | 1446 | (d) | 8 |

comparación similar con *Tyrannosaurus*, considerando una fuerza de mordida cuasiestática de 13400 N para un diente posterior (Erickson *et al.*, 1996), indica que la fuerza de mordida de *Carnotaurus* es sólo un 27% menor. Sin embargo, la fuerza de mordida señalada para *Tyrannosaurus* podría ser submáxima (Erickson, comunicación epistolar), por lo que la consideración de la magnitud apropiada incrementaría su diferencia relativa con la correspondiente a *Carnotaurus*.

También resulta posible plantear una comparación hipotética con la fuerza de mordida humana a nivel del primer molar (482,5 N, según Pruijm *et al.*, 1980). Tal comparación tiene en cuenta masas corporales de 70 kg para el humano y de 1600 kg para *Carnotaurus* (Mazzetta *et al.*, 1998); ésta supone además que la fuerza de mordida, como resulta teóricamente con la fuerza muscular, es proporcional a la potencia 2/3 de sus correspondientes masas corporales. Bajo tales supuestos, un escalado de la masa corporal del humano a la correspondiente a *Carnotaurus* se tradu-

ciría en una fuerza de mordida de $482,5(1600/70)^{2/3} = 3886$ N. En consecuencia, en términos relativos, la fuerza de mordida humana es $3886/1670 = 2,3$, es decir, aproximadamente dos veces mayor a la que sería capaz de generar *Carnotaurus*. Tal debilidad relativa en la mordida estática de *Carnotaurus* también puede ser señalada en similares comparaciones con carnívoros actuales (tabla 3).

Las tensiones principales máximas y mínimas calculadas en el modelo de la mandíbula de *Carnotaurus* varían de manera predecible en las tres configuraciones de carga consideradas en el caso 1 (véase figura 3 por tensiones en mordida anterior). Las magnitudes extremas se encuentran a nivel de la articulación intramandibular, en las zonas de contacto de los procesos posteriores del dentario con los huesos postdentarios. Los mayores valores de tensión extensiva (26,5, 22,6 y 17 MPa, para una mordida anterior, central y posterior, respectivamente) se registran a nivel del contacto entre el proceso posterodorsal del dentario y el surangular. Por otra parte, los valores pico de tensión compresiva (-28, -23 y -18,6 MPa, respectivamente) se producen en la región de contacto entre el proceso posteroventral del dentario y el angular.

Cuando sobre la mandíbula se considera además la tracción axial de una presa con la concomitante elongación forzada del músculo intramandibular (caso 2; figura 4), el patrón de distribución de tensiones permanece inalterado. Las mayores magnitudes de tensión extensiva (180 MPa; nivel de falla) continúan registrándose en el contacto dentario-surangular, mientras que los valores pico de tensión compresiva (-120, -88,6 y -62,5 MPa, para una mordida anterior, central y posterior, respectivamente) permanecen en el contacto dentario-angular. El diseño mandibular de *Carnotaurus* habría permitido soportar tracciones axiales de una presa con magnitudes de hasta 16,5, 19,3 y 20,1 kN, sobre los dientes anteriores, centrales y posteriores, respectivamente. También se consideró el efecto aislado ejercido por la acción del músculo intramandibular sometido a elongación forzada. La compresión máxima que genera este músculo a nivel de la articulación intramandibular (-8,2 MPa) resulta poco significativa para contrarrestar los 180 MPa de tensión extensiva límite generados por la tracción de la presa. Por consiguiente, estos resultados permiten descartar para tal músculo una función de relajación del nivel de tensiones que afecta a la mandíbula.

Cuando se eliminan del modelo los efectos de las fuerzas de aducción musculares y de reacción condilar y se aplican cargas aisladas en diversas posiciones de la fila dentaria (caso 3), las áreas más solicitadas continúan incambiadas. La situación más exigente se produce cuando la carga se aplica sobre los dientes anteriores, registrándose tensiones de hasta 3 y -2,4

MPa, en extensión y compresión, respectivamente (figura 5). Como las tensiones producidas son lineales con respecto a la carga, la aplicación de una fuerza de igual magnitud a la producida durante la mordida generará tensiones pico de 29,4 MPa y -23,5 MPa, respectivamente. En tal caso, la máxima fuerza resistida por la mandíbula resulta ser hasta $180/29,4 = 6,1$ veces superior a la fuerza de mordida de origen muscular. También se tuvo en cuenta el efecto ejercido por la acción del músculo intramandibular en máxima tensión isométrica. Cuando tal efecto es incorporado a una simulación de la mordida mediante cargas aisladas, la máxima fuerza soportada por la mandíbula es también 6,1 veces superior a la fuerza de mordida generada muscularmente. Ello es consecuencia de las relativamente bajas tensiones extensivas registradas a nivel de la articulación intramandibular (hasta 1,4 MPa).

Discusión

De Vree y Gans (1994) argumentan que el modelado de las funciones de los músculos aductores mandibulares a partir de únicamente su arquitectura se basa frecuentemente en varios supuestos cuestionables. Dos de estos supuestos son que tales músculos actúan simultáneamente y que los mismos están totalmente activos durante su desempeño. Sin embargo, experiencias realizadas en crocodilios por Cleuren *et al.* (1995) no revelan ninguna diferencia significativa con una modelización basada en simultaneidad de acción y un 100 % de actividad para todos los músculos aductores mandibulares. Por consiguiente, la consideración de tales supuestos en el estudio de la mecánica mandibular de dinosaurios resulta razonable.

La modelización producto de la metodología de elementos finitos ofrece una gran precisión para la descripción de las magnitudes, direcciones y gradientes de tensión y deformación en estructuras biológicas sometidas a cargas intrínsecas y/o extrínsecas. Tal metodología resulta entonces sumamente apropiada para estudios como el presente, en donde se cuantifica el desempeño mandibular de una especie extinta. Sin embargo, debe tenerse presente que la isotropía y homogeneidad asumidas al modelizar las propiedades mecánicas del material óseo de la mandíbula constituyen una simplificación de la situación real. La construcción de modelos de elementos finitos más complejos solamente será posible cuando en el futuro se disponga del volumen de información necesario sobre los factores que influyen regionalmente a las propiedades mecánicas del hueso mandibular teropodiano, tales como su composición (porosidad y mineralización) y organización arquitectural.

El factor de seguridad de 6,1 calculado para la mandíbula no sugiere la presencia de un diseño mandibular particularmente resistente en *Carnotaurus*, lo cual contrasta marcadamente con la extraordinaria fortaleza verificada en su cráneo (Mazzetta, 2002). Actividades tales como la captación de la presa y combates intraespecíficos requieren esqueletos cefálicos que puedan soportar grandes momentos flectores y torsionales, debido a que en dichas situaciones los contactos con huesos son frecuentes. La mandíbula de *Carnotaurus* no habría soportado las tensiones asociadas con la lucha de una presa, a menos que ésta hubiera sido de pequeño tamaño. Por otra parte, la llamativa presencia de cuernos frontales en un animal provisto de dentición lacerante y debilidad mandibular sugeriría que en los combates agonistas, la frecuencia de contactos por impacto de los cuernos frontales habría sido muy superior a la registrada por mordidas.

Como ya se adelantó, las comparaciones efectuadas con carnívoros actuales indican que la fuerza de mordida en *Carnotaurus* resulta débil en relación a su tamaño e incluso en términos absolutos cuando se la compara con la estimada en el león. Resulta entonces razonable suponer que, a diferencia de lo que se observa en carroñeros actuales como las hienas, *Carnotaurus* no habría podido generar fuerzas de mordida de una intensidad lo suficientemente alta como para aplastar o triturar el material esquelético de presas comparativamente grandes. Fuerzas de mordida mucho mayores en *Tyrannosaurus* (tabla 3) sólo lograrían indentar, aunque no triturar, la osamenta de grandes presas.

Análisis morfogeométricos como el RFTRA sugieren que el cráneo de *Carnotaurus* evolucionó por abovedamiento y no por acortamiento (Mazzetta *et al.*, 1998; contrariamente a Paul, 1988, y Novas, 1989). Por consiguiente, no es esperable observar en esta especie un acortamiento de la mandíbula que ocasione una pérdida de su ventaja en velocidad con respecto a la de otros terópodos. Además, la tendencia hacia el abovedamiento craneano tiene como consecuencia directa la reducción del brazo de palanca del GMPt por elevación de su sitio de origen, lo cual permite un rápido cierre mandibular. Ello explica la mayor ventaja en velocidad de aducción mandibular en *Carnotaurus* con respecto a la computada para la mandíbula del aparentemente más elongado cráneo de *Allosaurus*. Por otro lado, la fundamentación expuesta anteriormente pone claramente de manifiesto que las proporciones del cráneo de *Carnotaurus* pueden relacionarse con adaptaciones de su aparato aductor mandibular, contrariamente a lo señalado por Novas (1989).

Globalmente, los resultados de los análisis biomecánicos de la mandíbula de *Carnotaurus* apuntan a la presencia de un aparato alimentario no particularmente poderoso desde el punto de vista estructural, capaz de morder velozmente y de ejercer fuerzas de

mordida estática relativamente débiles en comparación con las de vertebrados actuales. Tales características, asociadas a una considerable capacidad locomotora (Mazzetta, 2002), le habrían permitido la persecución y captura de pequeñas y ágiles presas. Asimismo, *Carnotaurus* también podría haber adoptado estrategias de emboscada dirigidas sobre presas de mayor tamaño y peligrosidad (por ejemplo, saurópodos titanosaurios). Ello involucraría el empleo de mordidas superficiales de alta velocidad y corta duración, aplicadas antes de que la presa pudiera ensayar alguna estrategia defensiva o de contraataque. Mordidas de este tipo habrían minimizado el contacto con los huesos de la presa, evitando así las tracciones generadas por sus movimientos de escape.

Hasta hace muy recientemente, los estudios vinculados a los dinosaurios sudamericanos estaban sesgados hacia análisis estrictamente osteológicos o filogenéticos. Se destaca entonces en el presente estudio la importancia del empleo de análisis biomecánicos como una alternativa al enfoque morfológico, lo cual resulta en un más completo entendimiento de la paleobiología de estos dinosaurios. En particular, los enfoques cuantitativos aquí utilizados permitieron reafirmar y refinar diversas interpretaciones paleobiológicas realizadas previamente sobre *Carnotaurus* (por ejemplo, Bonaparte, 1996), las cuales carecían de una apropiada fundamentación metodológica. No obstante, resulta claro que un estudio del funcionamiento global del complejo cráneo-cervical, conjuntamente con el aporte de otro tipo de evidencia (por ejemplo, isotópica, osteopática, dentopática, gástrica, y coprológica), será necesario para contrastar las conclusiones expuestas y lograr una caracterización más precisa del comportamiento alimentario de *Carnotaurus*.

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 J.F. Bonaparte y C. Muñoz por el acceso al material fósil y calcos en que se basó este estudio. E.J. Rayfield e I. Jenkins brindaron útiles comentarios en cuanto a la aplicación de la técnica de elementos finitos en esqueletos cefálicos de reptiles fósiles. J. Ballesteros editó las figuras incluidas en el presente artículo. Este trabajo fue financiado parcialmente por el Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA), Uruguay (G.V.M.) y el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Argentina (A.P.C.).

Bibliografía

Alexander, R.McN. 1981. Factors of safety in the structure of animals. *Science Progress* 67: 109-130.

- Alexander, R.McN. 1983. *Animal Mechanics*. (2da. ed.) Blackwell Scientific Publications. Oxford, 301 pp.
- Bargo, M.S. 2001. The ground sloth *Megatherium americanum*: Skull shape, bite forces, and diet. *Acta Palaeontologica Polonica* 46: 173-192.
- Binder, W.J. y Van Valkenburgh, B. 2000. Development of bite strength and feeding behaviour in juvenile spotted hyenas (*Crocuta crocuta*). *Journal of Zoology*, London 252: 273-283.
- Bolk, L., Goppert, E., Kallius, E. y Lubosh, W. 1938. *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere*. Urban & Schwarzenberg. Berlin, 1106 pp.
- Bonaparte, J.F. 1996. *Dinosaurios de América del Sur*. Artes Gráficas Sagitario. Buenos Aires, 174 pp.
- Bonaparte, J.F., Novas, F.E. y Coria, R.A. 1990. *Carnotaurus sastrei* Bonaparte, the horned, lightly built carnosaur from the Middle Cretaceous of Patagonia. *Contributions in Science, Los Angeles County Museum* 416: 1-42.
- Carlson, F.D. y Wilkie, D.R. 1974. *Muscle Physiology*. Prentice-Hall. Englewood Cliffs, 170 pp.
- Cleuren, J., Aerts, P. y De Vree, F. 1995. Bite and joint force analysis in *Caiman crocodilus*. *Belgian Journal of Zoology* 125: 79-94.
- Crompton, A.W. 1963. On the lower jaw of *Diarthrognathus* and the origin of the mammalian lower jaw. *Proceedings of the Zoological Society of London* 140: 697-750.
- De Vree, F. y Gans, C. 1994. Feeding in tetrapods. En: V.L. Bels, M. Chardon y P. Vandewalle (eds.), *Biomechanics of Feeding in Vertebrates. Advances in Comparative and Environmental Physiology* 18: 93-118.
- Drongelen, W.van y Dullemeijer, P. 1982. The feeding apparatus of *Caiman crocodilus*; a functional-morphological study. *Anatomischer Anzeiger* 151: 337-366.
- Edelsbrunner, H. y Mucke, E.P. 1994. Three dimensional alpha shapes. *ACM Transactions on Graphics* 13: 43-72.
- Erickson, 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.
- Erickson, G.M., Lappin, A.K. y Vliet, K.A. 2003. The ontogeny of bite-force performance in American alligator (*Alligator mississippiensis*). *Journal of Zoology*, London 260: 317-327.
- Fariña, R.A. y Vizcaíno, S.F. 2001. Carved teeth and strange jaws: How glyptodonts masticated. *Acta Palaeontologica Polonica* 46: 219-234.
- Haas, G. 1973. Muscles of the jaws and associated structures in the Rhynchocephalia and Squamata. En: C. Gans y T.S. Parsons (eds.), *Biology of the Reptilia*, v. 4, Academic Press, New York, pp. 285-490.
- Iordansky, N.N. 1964. The jaw muscles of the crocodiles and some relating structures of the crocodylian skull. *Anatomischer Anzeiger* 115: 256-280.
- Lakjer, T. 1926. *Studien über die Trigeminus-versorgte Kaumuskulatur der Sauripsiden*. C.A. Reitzel. Copenhagen, 154 pp.
- 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., Fariña, R.A. y Vizcaíno, S.F. 1998. On the palaeobiology of the South American horned theropod *Carnotaurus sastrei* Bonaparte. En: B.P. Pérez-Moreno, T.R. Holtz Jr., J.L. Sanz y J.J. Moratalla (eds.), *Aspects of Theropod Paleobiology. Gaia* 15: 185-192.
- Molnar, R.E. 1998. Mechanical factors in the design of the skull of *Tyrannosaurus rex* (Osborn, 1905). En: B.P. Pérez-Moreno, T.R. Holtz Jr., J.L. Sanz y J.J. Moratalla (eds.), *Aspects of Theropod Paleobiology. Gaia* 15: 193-218.
- Novas, F.E. 1989. [Los dinosaurios carnívoros de la Argentina. Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, 510 pp. Inédita].
- Olson, E.C. 1961. Jaw mechanisms: rhipidistians, amphibians, and reptiles. *American Zoologist* 1: 205-215.
- Ostrom, J.H. 1964. A functional analysis of jaw mechanics in

- the dinosaur *Triceratops*. *Postilla, Yale Peabody Museum* 88: 1-35.
- Ostrom, J.H. 1966. Functional morphology and evolution of the ceratopsian dinosaurs. *Evolution* 20: 290-308.
- Paul, G.S. 1988. *Predatory Dinosaurs of the World*. Simon & Schuster. New York, 464 pp.
- Pruim, G.J., Jongh, H.J.de y Bosch, J.J.ten. 1980. Forces acting on the mandible during bilateral static bite at different bite force levels. *Journal of Biomechanics* 13: 755-763.
- Rayfield, E.J., Norman, D.B., Horner, C.C., Horner, J.R., May Smith, P., Thomason, J.J. y Upchurch, P. 2001. Cranial design and function in a large theropod dinosaur. *Nature* 409: 1033-1037.
- Reid, R.E.H. 1996 Bone histology of the Cleveland-Lloyd dinosaurs and of dinosaurs in general. *Brigham Young University Geology Studies* 41: 25-71.
- Reilly, D.T. y Burstein, A.H. 1975. The elastic and ultimate properties of compact bone tissue. *Journal of Biomechanics* 8: 393-405.
- Schmidt-Nielsen, K. 1984. *Scaling: why is animal size so important?* Cambridge University Press. Cambridge, 241 pp.
- Schumacher, G.-H. 1973. The head muscles and hyolaryngeal skeleton of turtles and crocodylians. En: C. Gans y T.S. Parsons (eds.), *Biology of the Reptilia*, v. 4, Academic Press, New York, pp. 101-200.
- 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.
- Smith, J.M. y Savage, R.J.G. 1959. The mechanics of mammalian jaws. *The School Science Review* 40: 289-301.
- Snodgrass, J.M. y Gilbert, P.W. 1967. A shark bite meter. En: P.W. Gilbert, R.F. Mathewson y D.P. Rall (eds.), *Sharks, skates, and rays*, Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp. 331-337.
- Ström, D. y Holm, S. 1992. Bite force development, metabolic and circulatory response to electrical stimulation in the canine and porcine masseter muscles. *Archives of Oral Biology* 37: 997-1006.
- Thomason, J.J. 1991. Cranial strength in relation to estimated biting forces in some mammals. *Canadian Journal of Zoology* 69: 2326-2333.
- 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.
- Turnbull, W.D. 1970. Mammalian masticatory apparatus. *Fieldiana (Geology)* 18: 147-356.
- Wu, X-C. y Russell, A.P. 1997. Functional morphology. En: P.J. Currie y K. Padian (eds.), *Encyclopedia of Dinosaurs*, Academic Press, San Diego, pp. 258-268.
- Zienkiewicz, O.C. 1971. *The Finite Element Method in Engineering Science*. McGraw-Hill. New York, 521 pp.

Recibido: 25 de marzo de 2004.

Aceptado: 10 de noviembre de 2004.