

Universidad de Salamanca

Facultad de Ciencias



**VNiVERSIDAD  
D SALAMANCA**

CAMPUS DE EXCELENCIA INTERNACIONAL

Trabajo de Fin de Grado de la titulación de Grado en Geología

**ANÁLISIS DE LA MORFOLOGÍA DENTARIA  
DEL COCODRILO *IBEROSUCHUS* Y  
COMPARACIÓN FUNCIONAL CON LA  
DENTICIÓN DE LOS DINOSAURIOS  
TERÓPODOS.**

---

Ana María Lázaro Valentín

Tutor/a: María Ángeles Bárcena Pernía

Co-tutores: Francisco Javier Ortega Coloma

Santiago Martín de Jesús

Salamanca, Septiembre de 2021



Dña. M<sup>a</sup> Ángeles Bárcena Pernía, Catedrática de Universidad del Área de Paleontología  
de la Universidad de Salamanca,

Hace constar:

Que el trabajo titulado “Análisis de la morfología dentaria del cocodrilo *Iberosuchus* y  
comparación funcional con la dentición de los dinosaurios terópodos” ha sido realizado  
satisfactoriamente bajo su tutela por Ana María Lázaro Valentín y lo considera apto para  
ser presentado como memoria para optar a la superación de la asignatura Trabajo Fin de  
Grado de la titulación de Grado Geología en la Facultad de Ciencias de esta Universidad.

Salamanca, a 6 de Septiembre de 2021.

BARCENA PERNIA  
MARIA DE LOS  
ANGELES -  
13749957M

Firmado digitalmente por BARCENA PERNIA  
MARIA DE LOS ANGELES - 13749957M  
Nombre de reconocimiento (DN): c=ES,  
serialNumber=IDCES-13749957M,  
givenName=MARIA DE LOS ANGELES,  
sn=BARCENA PERNIA, cn=BARCENA PERNIA  
MARIA DE LOS ANGELES - 13749957M  
Fecha: 2021.09.09 16:04:53 +02'00'

Fdo.: M<sup>a</sup> Ángeles Bárcena Pernía

Fdo.: Francisco Javier Ortega Coloma

Fdo.: Santiago Martín de Jesús

## **Resumen**

En este Trabajo de Fin de Grado se ha analizado una batería de 100 piezas dentarias, atribuidas al cocodrilo zifodonto *Iberosuchus*, procedentes de distintos yacimientos del Eoceno de la Cuenca del Duero, y depositadas en la colección y proyecto museístico "Sala de las Tortugas" (Universidad de Salamanca).

Dadas las similitudes entre las denticiones de *Iberosuchus* y de los dinosaurios terópodos, se han utilizado los caracteres morfológicos propuestos por Hendrickx et al. (2015) y la metodología propuesta por Smith et al. (2005) para la caracterización de dientes aislados de dinosaurios terópodos, para caracterizar las piezas dentarias de *Iberosuchus* y analizar el grado de semejanza morfológica que comparte con distintos taxones de terópodos.

Se han utilizado Análisis de Componentes Principales para ilustrar el grado de semejanza entre *Iberosuchus* y los dinosaurios terópodos, con el fin de comparar su funcionalidad dental y cómo esto se refleja en su ecología.

## **Abstract**

In this Final Degree Project, a battery of 100 teeth has been analyzed, attributed to the zifodonto crocodile *Iberosuchus*, from different Eocene sites in the Duero Basin, and deposited in the collection and museum project "Sala de las Tortugas" (University of Salamanca).

Given the similarities between the dentitions of *Iberosuchus* and the theropod dinosaurs, the morphological characters proposed by Hendrickx et al. (2015) and the methodology proposed by Smith et al. (2005) for the characterization of isolated teeth of theropod dinosaurs, has been used to characterize the *Iberosuchus* teeth and analyze the degree of morphological similarity that it shares with different theropod taxa.

Principal Component Analysis has been used to illustrate the degree of similarity between *Iberosuchus* and theropod dinosaurs, in order to compare their dental functionality and how this is reflected in their ecology.

## **Agradecimientos**

A mi tutora Dña. María Ángeles Barcena Pernía, por el tiempo invertido, la paciencia y el apoyo prestado durante la realización de este trabajo de fin de grado, así como por la dedicación con la que ha impartido clase durante toda mi etapa universitaria, ha sido un placer tenerte como docente y como tutora.

A D. Francisco Ortega y D. Santiago Martín de Jesús, por acceder a colaborar en este proyecto y facilitarme las muestras que lo han hecho posible, permitiéndome así acercarme más a la paleontología de vertebrados.

Gracias a mis padres y a mi hermana, por creer en mí cuando ni yo misma lo hacía, vosotros lo habéis hecho posible.

A los que siempre han estado ahí para celebrar mis logros y ayudarme a superar mis fracasos, Sara, Miguel y Alberto, gracias por todo.

Gracias a mi “equipo de investigadores internacionales”, mi familia paleontológica, excavar con vosotros cada verano es lo que siempre me ha dado fuerzas para afrontar el siguiente curso, recordándome que el camino es duro, pero merece la pena luchar por tu pasión.

A todos los profesionales que conforman el cuerpo docente de la facultad de ciencias y que se vuelcan cada día en formar futuros profesionales.

A los futuros doctores del Área de Paleontología, por abrirme un hueco en su laboratorio y brindarme su ayuda y tiempo.

Por último, quiero agradecer a todas las personas con las que he tenido la suerte de compartir esta etapa de mi vida, en especial a Silvia y Lucía, Salamanca no hubiera sido lo mismo sin vosotras.

Gracias.

## ÍNDICE

1. Introducción y objetivos
2. Introducción al estudio de piezas dentarias en el registro fósil
  - 2.1. Objetivo de su estudio
  - 2.2. Antecedentes
  - 2.3. Dentición zifodonta
  - 2.4. Cocodrilos zifodontos
3. *Iberosuchus macrodon*
  - 3.1. Definición y descripción
  - 3.2. Sistemática paleontológica
  - 3.3. Edad y primeros hallazgos
  - 3.4. Antecedentes
4. El Eoceno en la Cuenca del Duero
  - 4.1. Localización y características de los yacimientos
  - 4.2. Contexto geológico
  - 4.3. Paleoecología
5. Material
  - 5.1. Descripción general de la muestra
  - 5.2. Origen de la muestra
  - 5.3. Selección de ejemplares
6. Métodos
  - 6.1. Introducción al método de Smith
  - 6.2. Nomenclatura y abreviaturas
  - 6.3. Toma de medidas
  - 6.4. Obtención del resto de parámetros
  - 6.5. Descripción detallada de un ejemplar
  - 6.6. Base de datos
7. Resultados y discusión
8. Conclusión
9. Anexos

## 1. INTRODUCCIÓN Y OBJETIVOS

Uno de los rasgos característicos de los dinosaurios terópodos es la presencia de dientes zifodontos: dientes lateralmente comprimidos y aserrados mediante unas estructuras denominadas dentículos, sin embargo, en los últimos años se han encontrado piezas dentarias que demuestran que este tipo de dentición no está restringida al grupo de los terópodos, como es el caso de *Iberosuchus macrodon*.

El objetivo principal es esclarecer la funcionalidad de la mordida de *Iberosuchus* comparando su dentición y la de diferentes grupos de terópodos utilizando una base de datos estandarizada que recoge sus morfologías. Realizar esta comparación solo es posible construyendo una base de datos, con muestras de *Iberosuchus*, que recoja los mismos parámetros.

Para la elaboración de la base de datos se ha utilizado el método descrito por Smith et al (2005) para la identificación de piezas dentarias aisladas de dinosaurios terópodos sobre unas 100 piezas dentarias, previamente determinadas por varios autores como *Iberosuchus macrodon*, para medir los diferentes parámetros que se van a comparar

## 2. INTRODUCCIÓN AL ESTUDIO DE PIEZAS DENTARIAS EN EL REGISTRO FÓSIL

### 2.1. OBJETIVO DE SU ESTUDIO

Es común en la literatura paleontológica estudiar las denticiones de criaturas extintas debido a que las piezas dentarias son abundantes en el registro fósil, ya que están cubiertas por esmalte, la sustancia más resistente del cuerpo, y por ello son capaces de aguantar la abrasión y el paso del tiempo manteniendo gran parte de su anatomía intacta tal y como respaldan numerosos autores (Smith et al., 2005). Las piezas dentarias aisladas muchas veces son la clave para establecer la diversidad paleoecológica y diferenciar clados, ya que la morfología de los dientes está fuertemente vinculada a la dieta, y las repercusiones evolutivas se manifiestan con mucha más notoriedad en la dentición que en el resto del esqueleto, por ello es tan habitual su presencia en la literatura científica.

### 2.2 ANTECEDENTES

Los tetrápodos carnívoros presentan distintos grados de especialización dental en función de su ecología y etología, y los dientes zifodontos aparecen esporádicamente y de manera convergente en varios grupos de vertebrados extintos como los sinápsidos (Whitney et al., 2020) los primeros sinápsidos marinos, cocodrilos terrestres y arcosaurios tempranos, de hecho, entre las denticiones de dinosaurios terópodos la zifodoncia es casi omnipresente (Brink et al. 2015).

### 2.3. DENTICIÓN ZIFODONTA

La dentición zifodonta está caracterizada por dientes aserrados y comprimidos lateralmente. Su nombre proviene del griego y significa diente en forma de cuchillo. (Hendrickx, 2015) Recibió este nombre debido al taxón *Crocodylus ziphodon* descrito por Marsh en 1871, ya que su dentición consistía en dientes afilados, aserrados y comprimidos lateralmente, recordando a los dientes de los dinosaurios carnívoros, y fue Langston en 1975 el primero en proponer este término para denominar a cocodrilos con morfología dentaria semejante.



Figura 1 – Fotografía en detalle del ejemplar 13266 y sus dentículos, determinada por Santiago Gil Tudanca como *Iberosuchus macrodon*.

Fuente: Imágenes de archivo, Ana Lázaro.

En la definición de De Andrade et al. (2010) únicamente aquellos dientes aserrados eran susceptibles a ser considerados zifodontos, sin embargo la presencia de dentículos ya no es una característica indispensable y los dientes con forma de cuchillo que carecen de dentículos son también considerados zifodontos. Así mismo, para considerar a una criatura zifodonta no es necesario que todas sus piezas dentarias lo sean, es suficiente con que su dentición lateral esté compuesta mayoritariamente por dientes zifodontos (Hendrickx et al 2015).



## 2.4. COCODRILOS ZIFODONTOS

La presencia de cocodrilos zifodontos en el Cenozoico europeo es conocida desde la primera mitad del siglo XIX. Las primeras evidencias se remontan al hallazgo de dientes comprimidos con coronas provistas de pequeños dentículos en el Eoceno medio Francés (Argenton) (Cuvier, 1824). Este material es asignado al que Cuvier (1824) denominaría “cocodrilo de las margas de Argenton”, con el que se define una nueva especie: *Cocodrilus rollinatti* (Gray, 1831) y posteriormente un nuevo género: *Pristichampsus rollinatti* (Gervais 1853), al que se le irían sumando los nuevos hallazgos de cocodrilos con *dientes de dinosaurio* (Kuhn, 1938, Berg, 1966, Rauhne y Rossmann, 1995)

## 3. *IBEROSUCHUS MACRODON*

### 3.1. DEFINICIÓN Y DESCRIPCIÓN

*Iberosuchus macrodon* es un género y especie de cocodrilo descrito por primera vez por Antunes en 1975 basándose en fragmentos de rostro procedentes del Eoceno de Vale Furado (Nazaré, Portugal) que habían sido asignados erróneamente a un ejemplar de dinosaurio (Ortega et al. 2010). Antunes lo describe como un cocodrilo peculiar con dientes fuertes y alargados, denticulados en ambos bordes y comprimidos lateralmente, excepto hacia la parte más rostral de la mandíbula, por lo que presentan dentición zifodonta, ya que como apunta Hendrickx (2015) no todos los dientes de la mandíbula han de ser comprimidos lateralmente y aserrados para considerarlos dentición zifodonta. Descrito originalmente como un Baurusuchidae (Antunes, 1975) se ha concluido que se trata de un cocodrilomorfo perteneciente a Sabecosuquia (Ortega et al. 1994, 1996) pero con características que lo alejan tanto de sabecosúquidos y baurusúquidos, como de eusuquios, o cocodrilos verdaderos (Antunes, 1975)

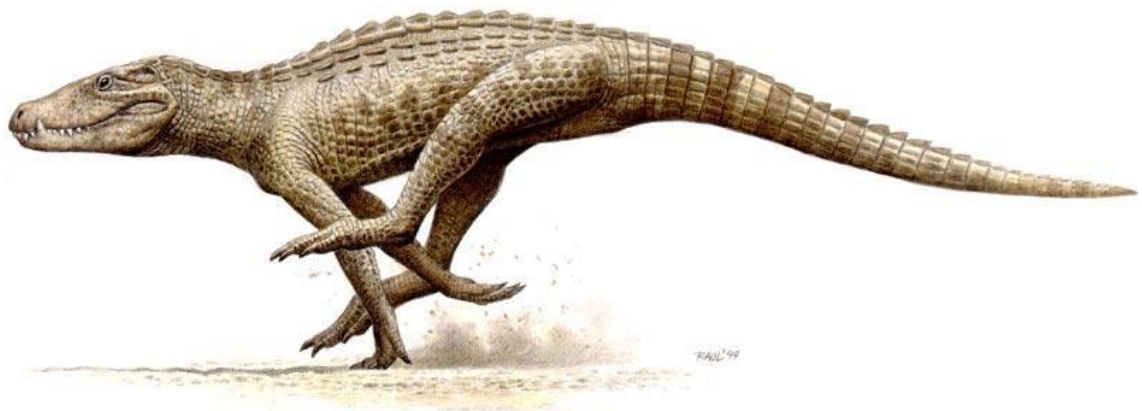


Figura 2 – Reconstrucción de *Iberosuchus macrodon*.  
Autor: Raúl Martín

### 3.2. SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Crocodylomorpha – Hay, 1930 emend. Walker, 1968 (*sensu* Benton 1988)

Crocodyliformes – Whetstone y Whybrow, 1983 (*sensu* Benton 19988)

Mesoeucrocodylia – Whetstone y Whybrow, 1983 (*sensu* Benton 1988)

Ziphsuchia – Ortega, Gasparini et al. 2000.

Sebecosuchia – Simpson, 1937 (*sensu* Ortega, Gasparini, et al. 2000)

*Iberosuchus macrodon* – Antunes, 1975

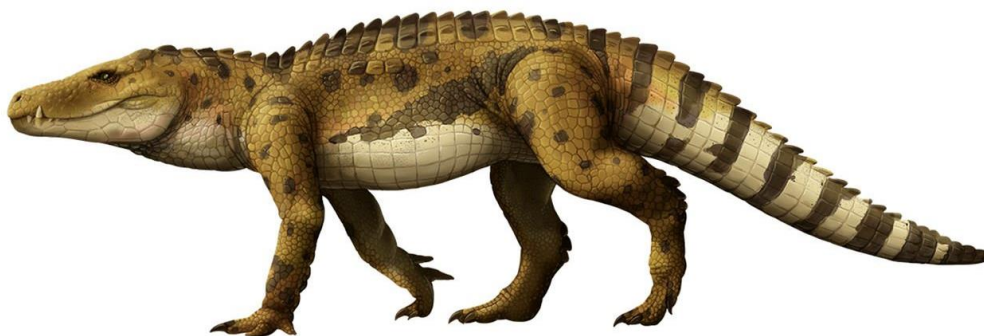


Figura 3 – Reconstrucción de *Iberosuchus macrodon*.  
Autor: Francisco Riobos

### 3.3. EDAD Y PRIMEROS HALLAZGOS

Se tiene registro de él desde el Luteciense (41,2 Ma) hasta el Bartonense, (37,7 Ma) es decir mediados del Eoceno.

### 3.4. ANTECEDENTES

Se han hallado restos fósiles de *Iberosuchus* en varios yacimientos Ibéricos que incluyen España, Portugal y Francia, ya que *Atacisaurus crassiproratus* fue reasignado como otro ejemplar de *Iberosuchus* por Ortega et al en 1996. Se trata de un depredador aceptado hoy día como terrestre, aunque algunos autores llegan a considerar a los sebecosquios como semiacuáticos.

*Iberosuchus* es la única forma no eusuquiana presente en estos yacimientos de la cuenca del Duero. La extinción de este grupo junto a todos los Sebecosquios probablemente se debiera a la proliferación de los mamíferos, como es el caso de muchas otras especies.

#### 4. EL EOCENO EN LA CUENCA DEL DUERO

##### 4.1. LOCALIZACIÓN Y CARACTERÍSTICAS DE LOS YACIMIENTOS

Las muestras objeto de estudio proceden de diferentes yacimientos de las provincias de Salamanca, Zamora y Soria, cuyas edades se estiman en torno al Eoceno (tabla 1).

Tabla 1 – Posicionamiento geográfico, edad absoluta y biocronoestratigrafía acerca de los yacimientos de los que provienen las muestras objeto de estudio.

Yacimiento	Localidad	Provincia	Edad	Biozonas
Caenes	Cabrerizos	Salamanca	Bartoniense (37 Ma)	MP 15-16
Teso de la Flecha	Cabrerizos	Salamanca	Bartoniense (37 Ma)	
Terrubio	Aldearrubia	Salamanca	Bartoniense (37 Ma)	
El Tejar	Corrales del Vino	Zamora	Luteciense (42 Ma)	MP 13-14
La Laguna	Casaseca de Campeán	Zamora	Luteciense (42 Ma)	MP 13-14
Jambrina	Madridanos	Zamora	Luteciense (42 Ma)	MP 13-14
El Viso	Madridanos	Zamora	Luteciense (42 Ma)	MP 14
La Solana	Mazaterón	Soria	Bartoniense (37 Ma)	MP 15-16
Argenton	--	FRANCIA	Rhenaniense (37 Ma)	

E O C E N O	SUPERIOR	PRIABONIENSE	MP 20 ST. CAPRAISE	
			MP 19 ESCAMP5	
			MP 18 LA DEBRUGE	
	MP 17 FONS 4			
	MEDIO	BARTONIENSE	MP 16 ROBIAC	CAENES LA SOLANA
			MP 15 LA LIVINIÈRE 2	
		LUTECIENSE	MP 14 EGERKINGEN	LA LAGUNA JAMBRINA EL TEJAR EL VISO
			MP 13 GEISELTAL DMK	
			MP 12 GEISELTAL UMK	
			MP 11 GEISELTAL UK	
	INFERIOR	YPRESIENSE	MP 10 GRAUVES	
			MP 8-9 AVENAY	
			MP 7 DORMAAL	

La edad absoluta de los yacimientos ha sido estimada mediante los hallazgos de restos fósiles de mamíferos paleógenos de la Cuenca del Duero, basándose esencialmente en las asociaciones faunísticas de perisodáctilos. (Cuesta, 1999, Badiola et al. 2009).

Se han diferenciado las siguientes biozonas (figura 4) en función de los ya mencionados restos de mamíferos paleógenos (MP) con sus correspondientes niveles de referencia.

Figura 4. – Posición estratigráfica de los yacimientos del Eoceno de la Cuenca del Duero en los cuales se han hallado restos de *Iberosuchus macrodon*, enmarcados en sus correspondientes biozonas en función de su nivel de referencia. Fuente: modificada de Cuesta, 1999.



Figura 5 – Mapa general que indica las localidades donde se sitúan los diferentes yacimientos de los cuales se han extraído las muestras analizadas en este estudio. Fuente: Google Earth



Figura 6 – Fotografías tomadas en los yacimientos de El Viso – Zamora (fila superior) y Caenes - Cabrerizos, Salamanca (fila inferior) durante las campañas de excavación. Fuente: Imágenes de archivo – María Ángeles Bárcena.

## 4.2. CONTEXTO GEOLÓGICO

La distribución de los restos de *Iberosuchus*, repartidos entre Portugal y España, evidencia el vínculo entre el Eoceno del litoral Portugués y la Cuenca del Duero, resultado del levantamiento del Sistema Central, acondicionando uno de los principales sistemas de drenaje del Macizo Ibérico, cuyo elemento principal es el río Duero. (Antunes, 1975).

Las cuencas sedimentarias terciarias ocupan una gran extensión cartográfica en la Península Ibérica, y concretamente la Cuenca del Duero, es la que ocupa una mayor extensión, con más de 50.000 km<sup>2</sup>. Hace límite occidental con el comienzo del Macizo Ibérico, constituido por rocas formadas durante el Precámbrico y el Paleozoico, que fueron deformadas durante la orogenia Varisca.

El orógeno Varisco es una gran cordillera que se formó al final del Paleozoico como resultado de la convergencia y posterior colisión de dos grandes masas continentales, Laurasia y Gondwana. Los grandes relieves que se originaron fueron posteriormente desmantelados por la erosión y, en la actualidad, únicamente se conservan rocas ígneas y metamórficas.

Posteriormente, durante el Terciario, se produjo un nuevo episodio orogénico, la orogenia Alpina, que fue responsable del levantamiento de las cadenas montañosas que limitan actualmente la Cuenca del Duero: la Cordillera Cantábrica al norte, Cordillera Ibérica al este y Sistema Central al sur.

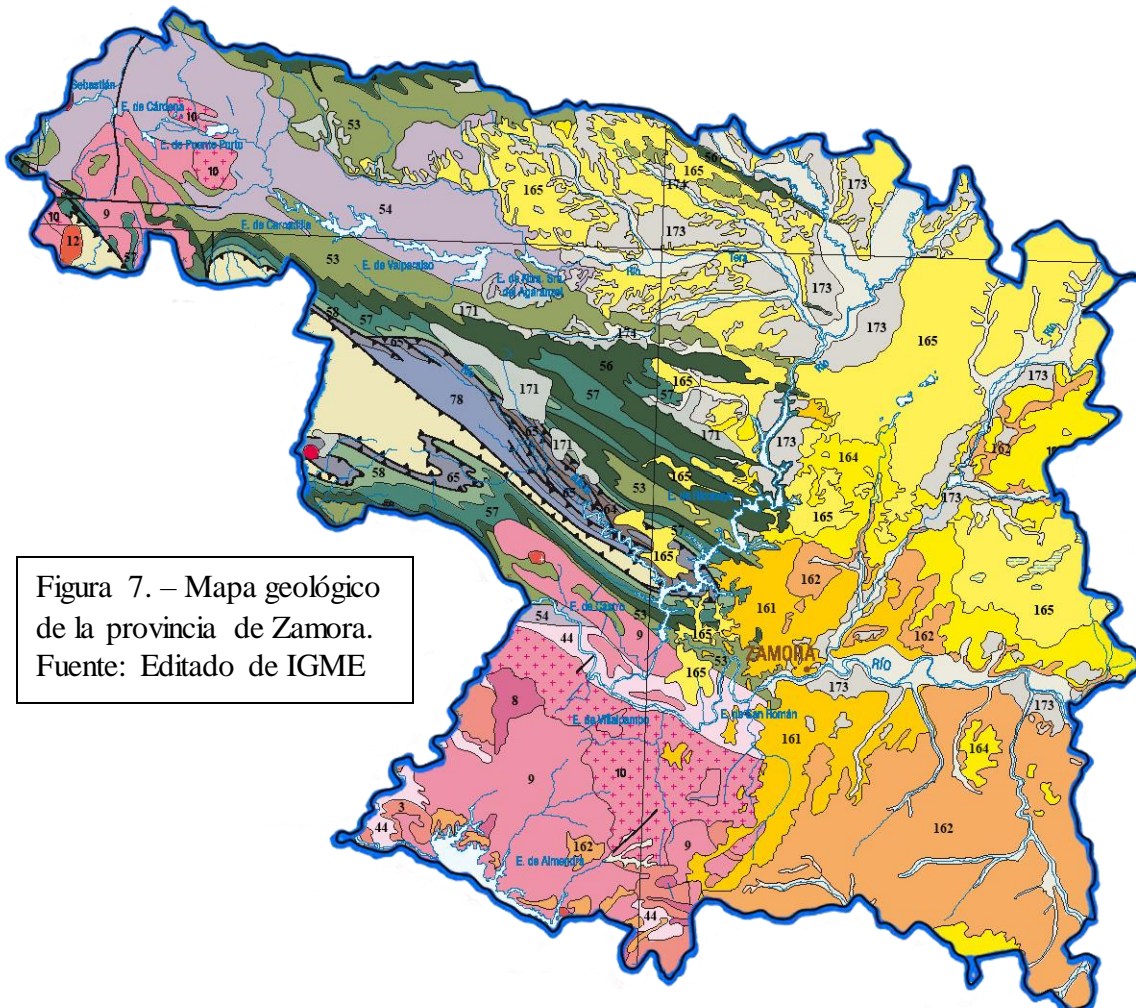


Figura 7. – Mapa geológico de la provincia de Zamora. Fuente: Editado de IGME

LEYENDA ADJUNTA AL MAPA DE LA FIGURA 7

CENOZOICO	CUATERNARIO	HOLOCENO		174	175
		PLEISTOCENO		173	
		VILLAFRANQUIENSE		170	
	NEÓGENO	PLIOCENO	SUP.	171	169
			INF.	172	
			INF.	172	
		MIOCENO	SUPERIOR	167	168
			MEDIO	166	
			INF.	165	
		PLEISTOCENO	SUPERIOR	164	163
			MEDIO	163	
			INF.	162	
	PALEÓGENO	OLIGOCENO	SUP.	161	161
			MED.	161	
			INF.	161	
		EOCENO	SUP.	161	161
			MED.	161	
			INF.	161	

- 175 Gravas, arenas, arcillas y lutitas con cantos y bloques
- 174 Conglomerados, areniscas, gravas, arenas y limos
- 173 Conglomerados, gravas, arenas, lutitas, margas, calcarenitas, calizas travertínicas y tobas
- 172 Rocas volcánicas. Basaltos olivínicos. Vulcanismo del Campo de Calatrava y Olot
- 171 Conglomerados, generalmente cuarcíticos. Rañas
- 170 Conglomerados, areniscas, arcillas rojas, margas, calizas y encostramientos carbonatados
- 169 Lutitas, areniscas, conglomerados y calizas, a veces travertínicas
- 168 Lutitas, areniscas, conglomerados, margas y calizas
- 167 Conglomerados, areniscas, arcillas, calizas y yesos
- 166 Conglomerados, areniscas, lutitas, calizas, margas y yesos

FANEROZOICO	PALEOZOICO	PÉRMICO		86	87	86	
		CARBONIFERO	ESTEFANIENSE		85		
			PENSILVANIENSE		83		
			MISISIPIENSE		76		
		DEVÓNICO	SUPERIOR		70		
			MEDIO				
			INFERIOR		64	65	
		SILÚRICO	PRIDOLI				
			LUDLOW		63	65	
			WENLOCK				
			LLANDOVERY				
		ORDOVÍCICO	SUPERIOR		58	59	60
			MEDIO		57	59	60
			INFERIOR		56	55	
		CÁMBRICO	SUPERIOR		53		
			MEDIO		47	47	44
			INFERIOR		47	45	
		PROTEROZOICO	NEOPROTEROZOICO		43	45	

- 78 Pizarras, grauvacas y calizas
- 65 Esquistos negros, cuarcitas y calizas
- 58 Pizarras, areniscas, cuarcitas, calizas y ocasionalmente conglomerados
- 57 Pizarras negras
- 56 Cuarcita Armoricana
- 54 Gneises glandulares y rocas vulcanosedimentarias (Olla de sapo)
- 53 Cuarcitas y pizarras.
- 44 Esquistos, grauvacas, cuarcitas y conglomerados. Complejo Esquist o Grauváquico

ROCAS ÍGNEAS VARISCAS

PLUTONISMO VARISCO

GRANITOIDES TARDI-POSTOROGÉNICOS Y ROCAS FILONIANAS



GRANITOIDES TARDIOROGÉNICOS



GRANITOIDES SINOROGÉNICOS



PLUTONISMO CAMBRO-ORDOVÍCICO



PLUTONISMO CADOMIENSE



- 12 Granito de dos micas
- 10 Granitoides biotíticos y rocas básicas relacionadas
- 9 Granitos leucogranitos de dos micas
- 8 Granitoides inhomogéneos y complejos migmatíticos
- 3 Granitoides calcoalcalinos y peralumínicos y/o ortogneises glandulares

La Cuenca del Duero es una cuenca intraplaca de evolución compleja que comenzó a definirse a finales del Cretácico como respuesta a la convergencia de las placas Europea e Ibérica, la colisión de las placas Ibérica y Africana y el cambio de régimen extensional mesozoico a compresional terciario, dando lugar a la estructuración en diferentes sectores con características de evolución tectosedimentarias propias, debido a la evolución de los diferentes frentes montañosos y a las litologías del área madre. Se desarrolló como una cuenca sedimentaria endorreica, aislada del mar por estar rodeada por grandes relieves montañosos generados durante la orogenia Varisca y Alpina. Hacia el interior de la cuenca, los ríos originaban zonas de encharcadas que ocasionalmente daban lugar a lagos poco profundos, hábitat al que se asocian estos cocodrilos terrestres.

La cuenca se fue rellenando durante el cenozoico por materiales detríticos procedentes de estos relieves y materiales carbonatados y evaporíticos derivados del carácter endorreico de la cuenca. La distribución de los sedimentos presenta una zonación clásica de todas las cuencas terciarias: los depósitos detríticos más gruesos se encuentran en los bordes más próximos a las zonas montañosas, depósitos más finos hacia el centro y culmina con relleno de cuenca endorreica con depósitos lacustres. El final de la etapa de sedimentación endorreica culmina con una formación carbonatada de edad Mioceno medio-superior. Todo el relleno de la cuenca tiene una estructura fundamentalmente horizontal, sin embargo la configuración geomorfológica actual se debe a la apertura de la cuenca durante el Mioceno.

La cuenca se hace exorreica hacia el comienzo del Cuaternario, cuando la red fluvial encuentra una salida hacia el Atlántico y comienza el encajamiento de los ríos con el consiguiente desarrollo de Arribes del Duero. Esta exorreización y el encajamiento de los ríos originan la geomorfología actual, caracterizada por una plataforma carbonatada en la zona central de la cuenca que ocupa las cotas más elevadas, mientras que la transición a los valles se realiza mediante unas laderas llamadas Cuestas. Además, este proceso progresivo de encajamiento de la red fluvial favorece el desarrollo durante el cuaternario de varios sistemas de terrazas y otros depósitos coluviales y fluviales. (Yenes, 2011; Corrochano, 1977, 1982; Jiménez Fuentes, 1970; Alonso Gavilán, 1981)

En la provincia de Zamora, de donde proceden la mayor parte de los ejemplares de la muestra, se puede observar la evolución geológica descrita anteriormente (figura 7).

### **4.3. PALEOECOLOGÍA**

Durante el final del Cretácico el clima es subtropical con estación seca, tal y como indican las silicificaciones y laterizaciones en el borde oeste de la cuenca. Durante el Paleógeno las condiciones fueron subtropicales con marcados periodos secos reflejados por la presencia de costras de carbonato, sílice, y yeso. En el Neógeno la vegetación muestra un clima preferentemente cálido con estaciones muy marcadas y áreas con microclimas cálidos y húmedos.

## 5. MATERIAL

### 5.1. DESCRIPCIÓN GENERAL DE LA MUESTRA

Se ha analizado una batería de 100 ejemplares de piezas dentarias de cocodrilo, asignadas por distintos autores al género *Iberosuchus macrodon* (Ortega, 1991; Gil, 1991; Jiménez, 1992; Martín de Jesús 2015), procedentes de diferentes yacimientos de las provincias de Salamanca, Zamora y Soria, cuyas edades se estiman en torno al Eoceno (tabla 1, figura 4).

### 5.2. ORIGEN DE LA MUESTRA

Las piezas dentarias sobre las que se realiza este estudio pertenecen a la colección del Proyecto Museológico y Museográfico de la Colección de Vertebrados Fósiles de la Cuenca del Duero “Sala de las Tortugas” en la Facultad de Ciencias de la Universidad de Salamanca.

### 5.3. SELECCIÓN DE EJEMPLARES

La colección cuenta con un gran número de piezas dentarias de *Iberosuchus* por lo que la selección de estos 100 ejemplares ha sido aleatoria dentro del conjunto.

## 6. MÉTODOS

### 6.1. INTRODUCCIÓN AL MÉTODO DE SMITH

Se ha seguido el método descrito por Smith et al (2005) para la identificación de piezas dentarias aisladas de dinosaurios terópodos. Este método surge de la necesidad de discriminar morfotipos y estandarizar algunas morfologías para ser capaces de comparar e identificar coronas dentarias aisladas de diferentes terópodos (Smith, 2002).

Al no tratarse de piezas dentarias de terópodos, se ha utilizado este método para generar una base de datos, con las medidas de los distintos parámetros que propone, que permita comparar estos ejemplares a las denticiones de dinosaurios terópodos.

### 6.2. NOMENCLATURA

La nomenclatura utilizada responde a la recomendada por Hendrickx et al. (2015) que se basa a su vez en la estandarización propuesta por Smith y Dodson (2003), en la que se tiene en cuenta la orientación de cada pieza dentaria dentro de la cavidad bucal (figura 8, figura 9).

De este manera, a lo largo del trabajo se utilizarán los siguientes términos: corona, para denominar toda superficie recubierta de esmalte en dientes de terópodo, mesial y distal para diferenciar dientes cuya superficie o dirección esté a favor o en contra respectivamente de la sínfisis mandibular, que es la articulación cartilaginosa que une ambos huesos de la mandíbula inferior, el término labial será utilizado para aquellas superficies dirigidas hacia labios y mejillas, y el término lingual para aquellas superficies dirigidas hacia la lengua. El término basal será utilizado para denominar la dirección a favor de la base de la corona o la raíz, y el término apical para direcciones a favor del ápice de la corona. (Smith y Dodson 2003) (figura 8, figura 9).



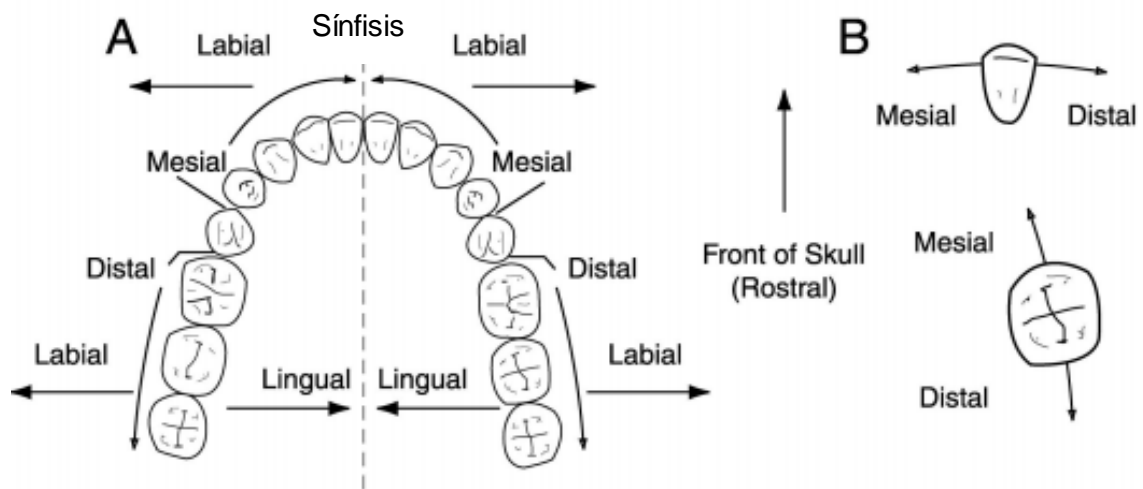


Figura 8 – Terminología propuesta en función de la orientación de las piezas dentarias dentro de la cavidad bucal. A, arcada humana ideal vista en planta. La línea de segmentos representaría la sínfisis mandibular. B, superficies mesial y distal de una pieza dentaria humana. Fuente: Smith y Dodson (2003)

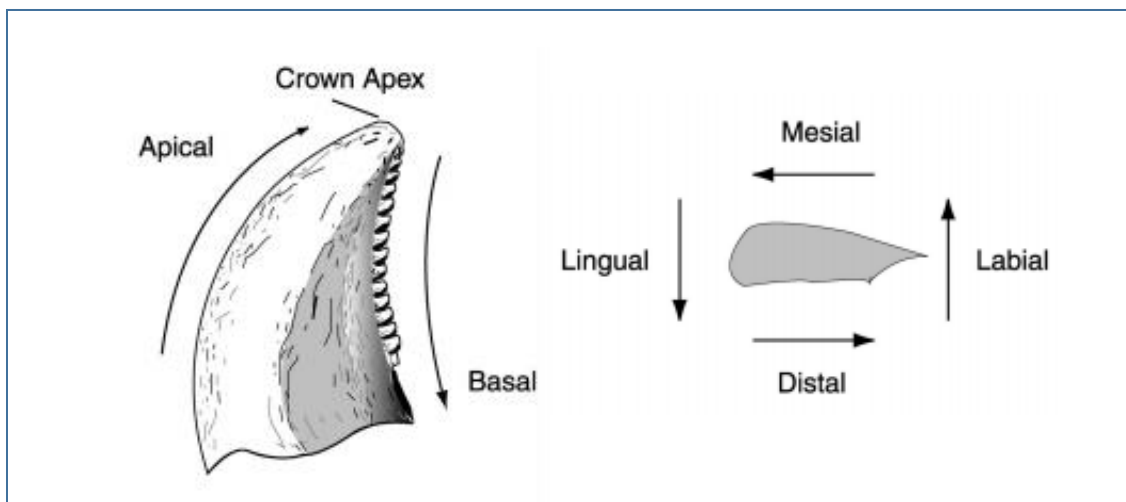


Figura 9 – Vista lateral y en sección de una corona de terópodo junto a la terminología propuesta en función de su orientación dentro de la cavidad bucal. Tomado de Smith y Dodson (2003).

Una vez definida la terminología a seguir durante el análisis de las piezas dentarias en función de su orientación, se define la nomenclatura asignada a cada parámetro objeto de estudio y las abreviaturas de las mismas (figura 10).

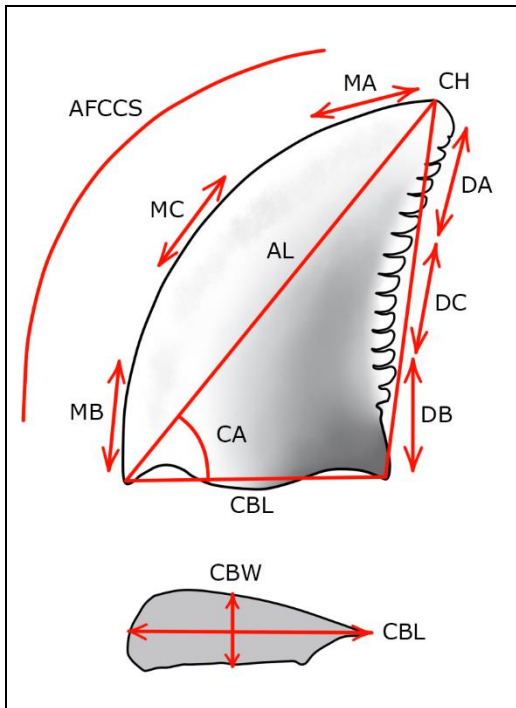


Figura 10 – Abreviaturas de los parámetros medidos para el análisis de las piezas dentarias representadas en un esquema con vista lateral y en planta. Corresponden a los siguientes parámetros:  
CBL - Longitud de la base de la corona.  
CBW - Anchura de la base de la corona.  
CH - Altura de la corona.  
AL - Longitud apical.  
CA - Ángulo de la corona.  
MA, MC, MB - Densidad denticular mesial en la zona apical, central y basal.  
DA, DC, DB - Densidad denticular distal en la zona apical, central y basal.  
AFCCS – Curvatura de la cara A.  
Fuente: Modificado de Smith (2005)

Obteniendo estos parámetros se pueden hallar el resto mediante fórmulas matemáticas sencillas descritas por Smith (2005), como el parámetro CBR que representa el aplastamiento lateral de la pieza dentaria y se obtiene dividiendo CBL entre CBW, el parámetro CHR que describe la proporción de la altura de la corona dividiendo CH entre CBL, y los parámetros MAVG y DAVG, que corresponden a la densidad media de denticulos en la superficie mesial y distal respectivamente.

Tal y como dejan ver Héndrickx et al. (2015), es necesario entrar en detalle en las descripciones anatómicas de las denticiones zifodontas, prestando atención al tamaño y forma de los denticulos, la ornamentación de la corona y la textura del esmalte para que puedan identificarse bien los distintos clados de terópodos, y de esta manera poder ver con qué grupo de terópodos comparte más similitudes *Iberosuchus*.

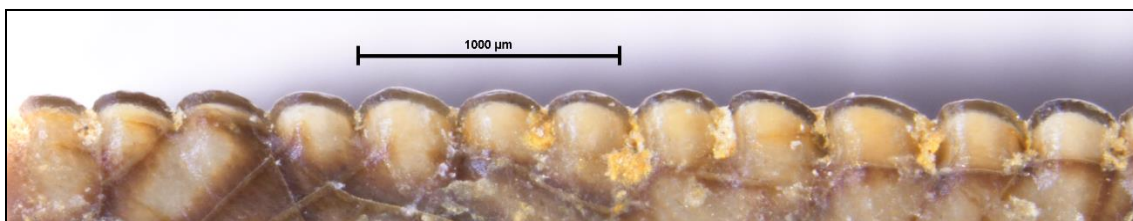


Figura 11 – Fotografía en detalle de los denticulos de la muestra 1126, asignado a *Iberosuchus macrodon*.

Fuente: Imagen de archivo, Ana Lázaro.

### 6.3. TOMA DE MEDIDAS

Las medidas han sido tomadas siguiendo dos metodologías en función del tamaño de cada pieza dentaria. Las muestras han sido separadas en dos grupos, en uno se incluyen aquellas piezas cuya altura de la corona es superior a 12 milímetros de largo, y en otro aquellas piezas con coronas cuya altura es inferior a 12 milímetros. Se ha tomado este valor como límite debido a que es la talla máxima que puede presentar un diente para que la cámara instalada sobre una lupa binocular sea capaz de encuadrarlo por completo, y viene marcado por el aumento mínimo de la lupa. De esta manera, los parámetros generales (tales como CH, AL, CBL y CBW) de los ejemplares considerados mayores han sido medidos manualmente, mientras que los ejemplares de talla menor han sido medidos digitalmente. Para tomar medidas de forma manual de la manera más precisa posible se ha empleado un calibre vernier.

Para las piezas dentarias con tamaños inferiores a los 12 milímetros, se ha utilizado un microscopio estereoscópico Nikon SMZ18 equipado con una cámara Nikon DS-fi3 (sensor de 6.91 x 4.92 mm y 5.9MP) y se ha empleado el software NIS – Elements, captura y combinación de fotografías, para tomar las medidas de los parámetros generales y además fotografiar en detalle las piezas más pequeñas mediante técnica de apilado de enfoque o “*focus shaking*” para aumentar el área enfocada. Este dispositivo ha permitido, además, medir con precisión los denticulos de todas aquellas piezas que los presentan, ya que son estructuras de muy pequeño tamaño sin importar la talla total de los ejemplares de la muestra.



Figura 12 – Fotografías de equipos utilizados y el lugar de trabajo. A la izquierda microscopio estereoscópico Nikon SMZ18 con cámara Nikon DS-fi3, software NIS-Elements. A la derecha estudio fotográfico montado para fotografiar piezas de mayor tamaño, cámara Nikon D5500.

Fuente: Ana Lázaro

Para fotografiar aquellas piezas dentarias que la cámara de la lupa binocular no era capaz de encuadrar se improvisó un estudio fotográfico en el laboratorio de Paleontología, empleando una cámara Nikon D5500 (sensor de 23,5 x 15,6 mm y 24MP) equipada con un objetivo de 90mm con diafragma a f/8 y flash externo, con fondo uniforme, un trípode y una escala.

#### 6.4. OBTENCIÓN DEL RESTO DE PARÁMETROS

Una vez obtenidos los parámetros CH, AL, CBL, y CBW, podemos obtener el resto de parámetros mediante ecuaciones sencillas.

Para hallar CA seguimos la ley de los cosenos, tal y como explica Smith (2005), sustituyendo en la siguiente ecuación (1) los valores  $a = CBL$ ,  $b = AL$ , y  $c = CH$ , obtendremos  $\theta = CA$ .

$$\theta = \arccos \left( \frac{a^2 + b^2 - c^2}{2ab} \right) \quad (1)$$

Para calcular CBR y CBH se han dividido CBL/CBW y CH/CBL respectivamente tal y como se ha explicado anteriormente. Se ha establecido la cantidad de denticulos por unidad de distancia. La densidad de denticulos ha sido posible calcularla utilizando la cantidad de denticulos por unidad de distancia. Se ha tomado 5 mm como unidad de distancia con la intención de establecer un punto medio (Smith, 2005). Para aquellas muestras con tallas inferiores a 5 mm se tomará como unidad de distancia 2 mm (Farlow et al, 1992) y los resultados se ajustarán a 5 mm para que sea posible comparar los resultados.

Además de la cantidad de denticulos, se ha medido el alto y ancho de los mismos con intención de evaluar su tamaño, teniendo en cuenta que el tamaño de éstos varía incluso en un mismo diente, siendo los centrales de mayor talla que los de la base y el ápice de la corona (figura X). Es por esto que la densidad de denticulos se mide diferenciando ápice, centro y base de la corona (Chandler, 1990). MB y DB, responden a la densidad de denticulos basal, es decir el número de denticulos por unidad de distancia en la parte más basal de la corona, en la superficie mesial y distal respectivamente. MC y DC corresponden a la densidad de denticulos en la parte central de la corona, tanto en la superficie mesial como en la distal. Por último, MA y DA responden a la densidad de denticulos apical, tanto en el lado mesial como distal.

Como explica Chandler (1991) para minimizar el impacto de la variación de tamaño en los denticulos de una misma corona es útil calcular la media en la densidad de denticulos tanto mesial como apical (MAVG, DAVG).

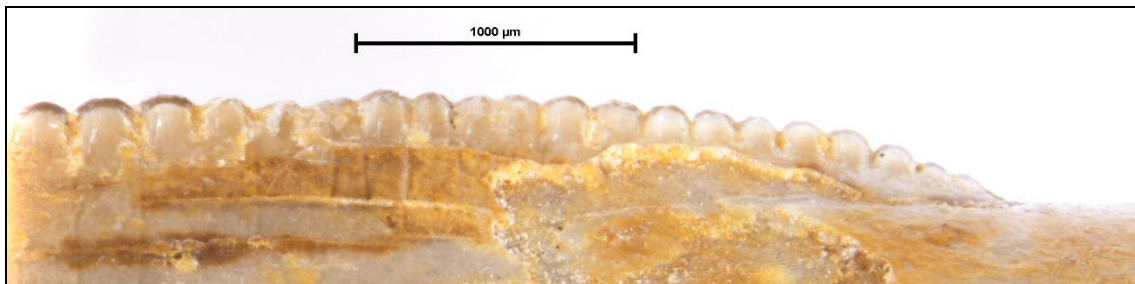


Figura 13 – Ejemplo de la variación de tamaño en los denticulos de una misma pieza dentaria. En la imagen se observa la parte más basal de la superficie distal de la muestra 14451, *Iberosuchus macrodon*.

Fuente: Ana Lázaro

## 6.5. DESCRIPCIÓN EN DETALLE DE UN EJEMPLAR



EJEMPLAR 1924					
AL	12.73	MA	31	DA	14
CH	10.16	MC	26	DC	17
CBL	7.7	MB	16	DB	17
CBW	5.28	MAVG	22.68	DAVG	23.6
CA	53.02	ALDM	0.18	ALDD	0.24
		ANDM	0.17	ANDD	0.17

Tabla 2. – Medidas tomadas sobre el ejemplar 1924. Los resultados de AL, CH, CBL, CBW, CA, ALDM (altura de los dentículos de la superficie mesial), ANDM (anchura de los dentículos de la superficie mesial), ALDD (altura de los dentículos de la superficie distal), y ANDD (anchura de los dentículos de la superficie distal) están expresados en  $\mu\text{m}$ . MA, MC, MB, DA, DC y DB están expresados en unidades. MAVG y DAVG están expresados en unidades/5mm. Las mismas medidas han sido tomadas para todas las piezas dentarias.

Fuente: Ana Lázaro

Descripción detallada del ejemplar 1924: Se trata de una pieza dentaria recogida en 1981 en el yacimiento de La Laguna – Casaseca de Campean (Zamora) asignada a *Iberosuchus marcodon* por Emiliano Jiménez Fuentes en 1992. Datado en 42 millones de años (Luteciense, Eoceno). Su estado de conservación es muy bueno. Las medidas tomadas se reflejan en la tabla 2. Los dentículos tanto de la superficie distal como mesial presentan mayor ancho y largo en la zona central, y disminuyen su tamaño a medida que se aproximan a los extremos basal y apical. En la superficie distal hay una parte de la zona central deteriorada que carece de dentículos. Se trata de una corona completa, con unos 2,2 milímetros de raíz incompleta.

## 6.6. ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES (PCA)

El análisis de componentes principales o PCA del inglés *Principal Components Analysis*, es una técnica estadística aplicable a muchos campos, utilizada comúnmente para encontrar patrones en bases de datos de grandes dimensiones con la intención de subrayar sus similitudes y diferencias, ya que permite comparar variables no correlacionadas. Los componentes se ordenan según la cantidad de varianza original que describen, por lo que permite reducir la dimensionalidad de un conjunto de datos sin perder apenas información. Es una herramienta muy útil gracias a que es posible representarlos gráficamente. Se trata de una técnica compleja que busca la proyección de los datos de manera que queden bien representados en términos de mínimos cuadrados, convirtiendo un conjunto de variables posiblemente relacionadas en un conjunto de variables sin correlación lineal denominadas componentes principales.

Esta técnica se fundamenta en establecer un nuevo sistema de coordenadas para el conjunto de datos en el que la varianza de mayor tamaño del conjunto va a ser representada en el primer eje, al que se denomina Primer Componente Principal, la segunda varianza más grande se va a representar en el segundo eje, al que se va a denominar Segunda Componente Principal, y así sucesivamente.

Para poder someter una base de datos a un análisis de componentes principales, es necesario transformar y normalizar los datos. Se ha utilizado el software PAST3 (Hammer et al., 2001) para realizar un análisis de componentes principales sobre la base de datos de *Iberosuchus*, y para compararla con las bases de datos de dinosaurios terópodos que se describen en el siguiente punto. Una vez introducidos los datos en la hoja de cálculo, es necesario transformar los datos en logaritmos, y posteriormente normalizarlos.

### 6.7. BASE DE DATOS

Una vez medidos todos los parámetros considerados, se han procesado utilizando el software PAST3 (Hammer et al. 2001) y se ha construido con ellos una base de datos. Para comparar la dentición del género *Iberosuchus* con la de los dinosaurios terópodos en busca de similitudes y diferencias se ha realizado un PCA junto a las bases de datos de Hendrickx, (2015) Gerke & Wings (2016) y la matriz obtenida por Malafaia (2017)

Los datos obtenidos de las distintas muestras de *Iberosuchus* se encuentran adjuntos en el anexo I.

La base de datos de Hendrickx (2015) Gerke & Wings (2016) recoge las medidas tomadas a diferentes taxones de dinosaurios terópodos, tales como:

<i>Coelophysis</i>	<i>Neovenator</i>
<i>Ceratosaurus</i>	<i>Fukuiraptor</i>
<i>Masiakasaurus</i>	<i>Australovenator</i>
<i>Indosuchus</i>	<i>Acrocanthosaurus</i>
<i>Majungasaurus</i>	<i>Carcharodontosaurus</i>
<i>Skorpiovenator</i>	<i>Giganotosaurus</i>
<i>Carnotaurus</i>	<i>Mapusaurus</i>
<i>Abelisaurus</i>	<i>Ornitholestes</i>
<i>Monolophosaurus</i>	<i>Proceratosaurus</i>
<i>Condorraptor</i>	<i>Guanlong</i>
<i>Piatnizkysaurus</i>	<i>Dilong</i>
<i>Marshosaurus</i>	<i>Raptorex</i>
<i>Duriavenator</i>	<i>Alioramus</i>
<i>Megalosaurus</i>	<i>Gorgosaurus</i>
<i>Dubreuillosaurus</i>	<i>Daspletosaurus</i>
<i>Torvosaurus</i>	<i>Tyrannosaurus</i>
<i>Baryonix</i>	<i>Compsognathus</i>
<i>Suchomimus</i>	<i>Juravenator</i>
<i>Spinosaurus</i>	<i>Sinosauroptryx</i>
<i>Sinraptor</i>	<i>Falcarius</i>
<i>Allosaurus</i>	<i>Deinonychus</i>

Tabla 3. – Taxones considerados en la base de datos de Hendrickx (2015), Gerke & Wings (2016)

Fuente: Ana Lázaro

Por otro lado, Malafaia (2017) agrupa los ejemplares de sus muestras en morfotipos de la siguiente manera:

Morfotipo 1	Aliceblue	<i>Ceratosaurus sp.</i>
Morfotipo 2	Darkcyan	<i>cf. Ceratosaurus</i>
Morfotipo 3	Deepskyblue	<i>Torvosaurus gurneyi</i>
Morfotipo 4	Dimgray	<i>cf. Torvosaurus gurneyi</i>
Morfotipo 5	Darkgoldenrod	<i>cf. Torvosaurus gurneyi</i>
Morfotipo 6	Darkgray	<i>Megalosauroides</i>
Morfotipo 7	Firebrick	<i>Megalosauroides</i>
Morfotipo 8	Deeppink	<i>Megalosauroides</i>
Morfotipo 9	Gold	<i>Allosaurus sp.</i>
Morfotipo 10	Fuchsia	<i>Allosaurus sp.</i>
Morfotipo 11	Greenyellow	<i>Allosaurus sp.</i>
Morfotipo 12	Khaki	<i>Allosauroides</i>
Morfotipo 13	Limegreen	<i>Tyrannosauroides</i>
Morfotipo 14	Lightpink	<i>Tyrannosauroides</i>
Morfotipo 15	Lightblue	<i>cf. Richardoestesia</i>
Morfotipo 16	Lightseagreen	<i>Dromaeosauridae</i>
Morfotipo 17	Lightgreen	Sin determinar

Tabla 4. – Distinción de morfotipos realizada por Malafaia sobre su base de datos (2017) y leyenda cromática aplicada a su PCA.

Fuente: Ana Lázaro

## 7. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Como se ha descrito anteriormente, se ha utilizado el PCA para simplificar la comparación de las diferentes bases de datos. Debe tenerse en cuenta que los ejes X e Y presentan diferentes escalas debido a que se generan automáticamente en función de los parámetros con mayor varianza en cada base de datos.

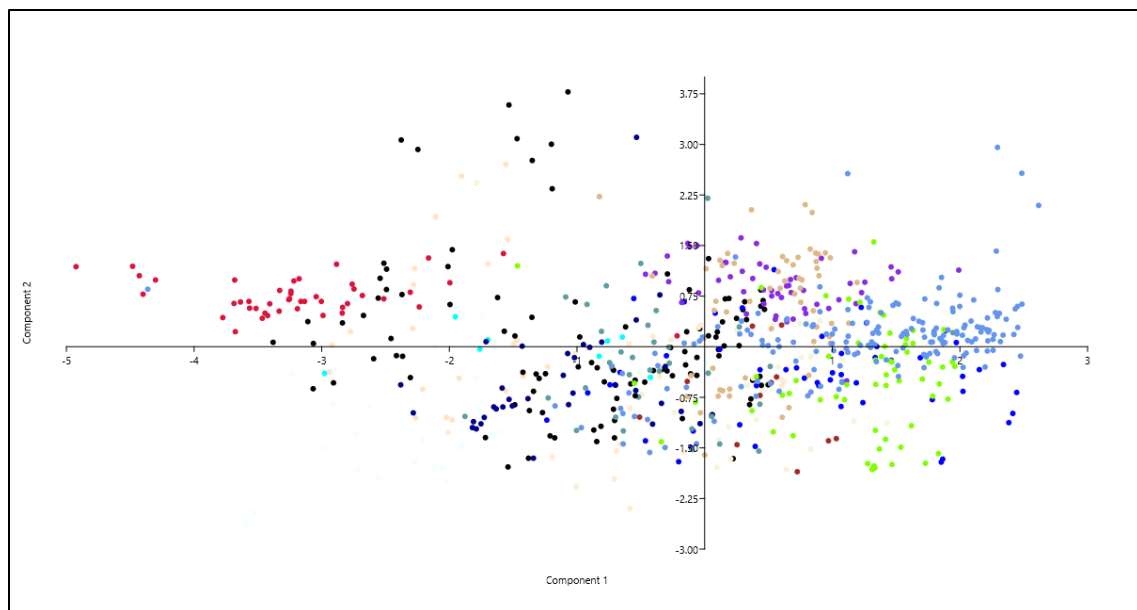


Figura 14 – Resultado del PCA realizado sobre la base de datos de Hendrickx (2015), Gerke y Wings (2016).

Fuente: Ana Lázaro

Los datos de Hendrickx (2015) Gerke & Wings (2016) están representados mediante puntos de colores, cuya leyenda cromática es la siguiente:

<i>Coelophysis</i>	Azure	Burlywood	<i>Allosaurus</i>
<i>Ceratosaurus</i>	Beige	Cadetblue	<i>Neovenator</i>
<i>Masiakasaurus</i>	Bisque	Chartreuse	<i>Acrocanthosaurus</i>
<i>Abelisaurus, Indosuchus</i>			<i>Ornitholestes</i>
<i>Monolophosaurus</i>	Blanchedalmond	Cornflowerblue	<i>Tyrannosaurus</i>
<i>Duriavenator</i>	Blue	Crimson	<i>Compsognatus</i>
<i>Baryonyx, Spinosaurus</i>	Blueviolet	Aqua	<i>Falcarius</i>
<i>Sinraptor</i>	Brown	Darkblue	<i>Deinonychus</i>

Tabla 5. – Leyenda de color para los distintos grupos de taxones de la muestra de Hendrickx (2015), Gerke y Wings (2016)

Fuente: Ana Lázaro

Una vez normalizados los datos obtenidos por Hendrickx (2015) Gerke & Wings (2016), se realiza el análisis de componentes principales y se obtiene el siguiente gráfico (figura 14) en el que cada punto representa uno de los ejemplares estudiados.

Se pueden observar distintas nubes de puntos de mayor o menor densidad, haciendo posible la diferenciación de los taxones que figuran en su base de datos (tabla 3, tabla 5, figura 15).

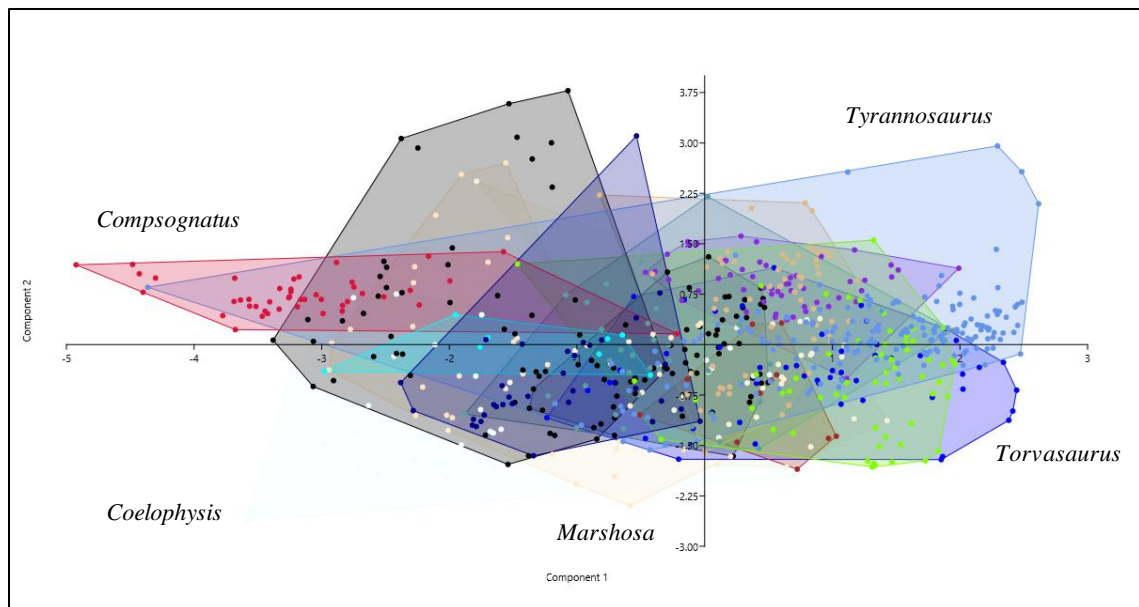


Figura 15 – Resultado del PCA realizado sobre la base de datos de Hendrickx (2015), Gerke & Wings (2016) con los distintos taxones delimitados y representados a color.

Fuente: Ana Lázaro



Aun existiendo grupos en los que la dispersión de los ejemplares es mayor, dando lugar a mallas de puntos más amplias, es posible distinguir un área de mayor densidad de puntos en la zona cercana al centro de coordenadas, en la que coinciden ejemplares de todos los taxones estudiados, representando gráficamente las similitudes en sus denticiones.

En el caso de Malafaia (2017) tras la transformación y normalización de los datos de su matriz, se obtiene el siguiente gráfico (figura 16) donde los ejemplares están representados como triángulos siguiendo la leyenda cromática de la tabla 4, y de nuevo, existe un área en el que la densidad de puntos de diferentes taxones es mayor, indicando de nuevo la coexistencia dentro de la muestra de varios grupos de terópodos con características dentarias muy similares.

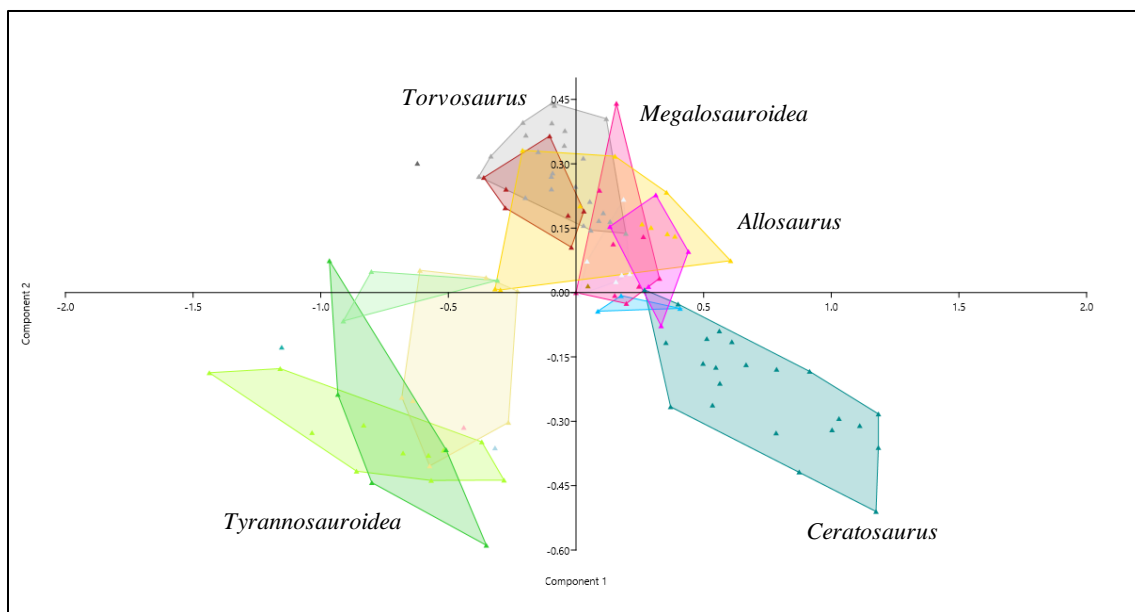


Figura 16 – Resultado del PCA realizado sobre la base de datos de Malafaia (2017) con los distintos morfotipos/taxones delimitados y representados a color.

Fuente: Ana Lázaro

Al representar los distintos morfotipos de Malafaia (2017) el resultado son mallas de puntos condensadas que permiten identificar a simple vista los diferentes grupos, como es el caso del morfotipo 2, representado con el color cian oscuro, y determinado tras su estudio como *cf. Ceratosaurus*.

Una vez transformadas y normalizadas las distintas medidas de la base de datos generada mediante el análisis de la muestra de *Iberosuchus*, se obtiene el siguiente gráfico (figura 17) en el que cada punto representa cada uno de los ejemplares dentarios de *I. macrodon* estudiados, utilizando como simbología un círculo en color burdeos.

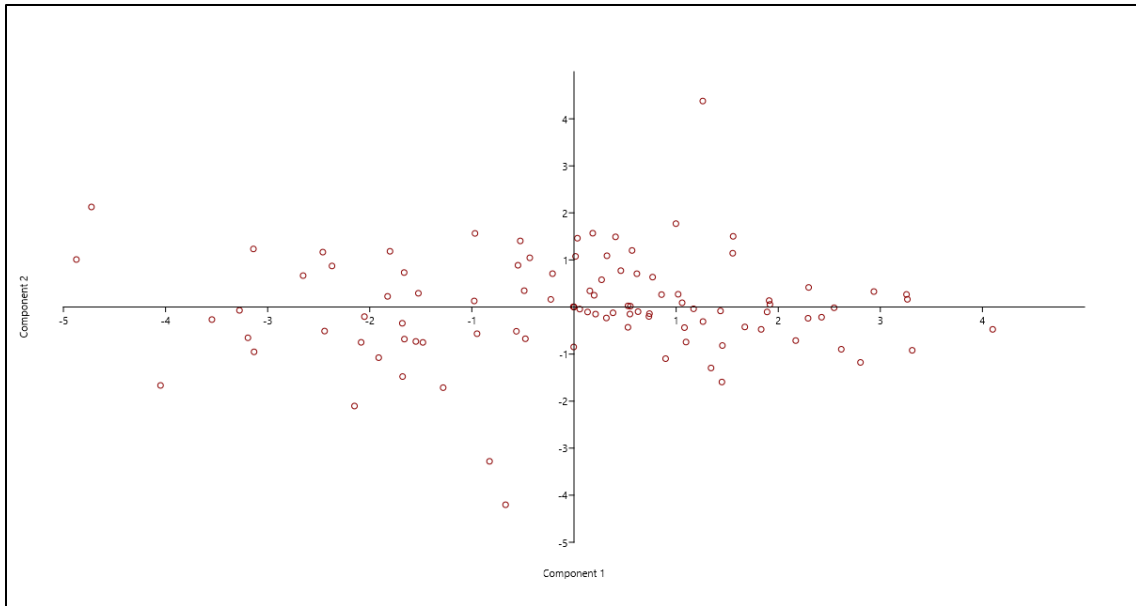


Figura 17 – Resultado del PCA realizado sobre la base de datos generada con las medidas tomadas a la muestra de *Iberosuchus macrodon*.

Fuente: Ana Lázaro

En él, se puede observar gran dispersión entre los distintos ejemplares que conforman la malla de puntos, así como zonas en las que la agrupación presenta mayor o menor densidad y que se estudian en detalle en este apartado.

Empezando por aquellos puntos que se sitúan más alejados de la malla, que corresponden a los siguientes ejemplares (figura 18).

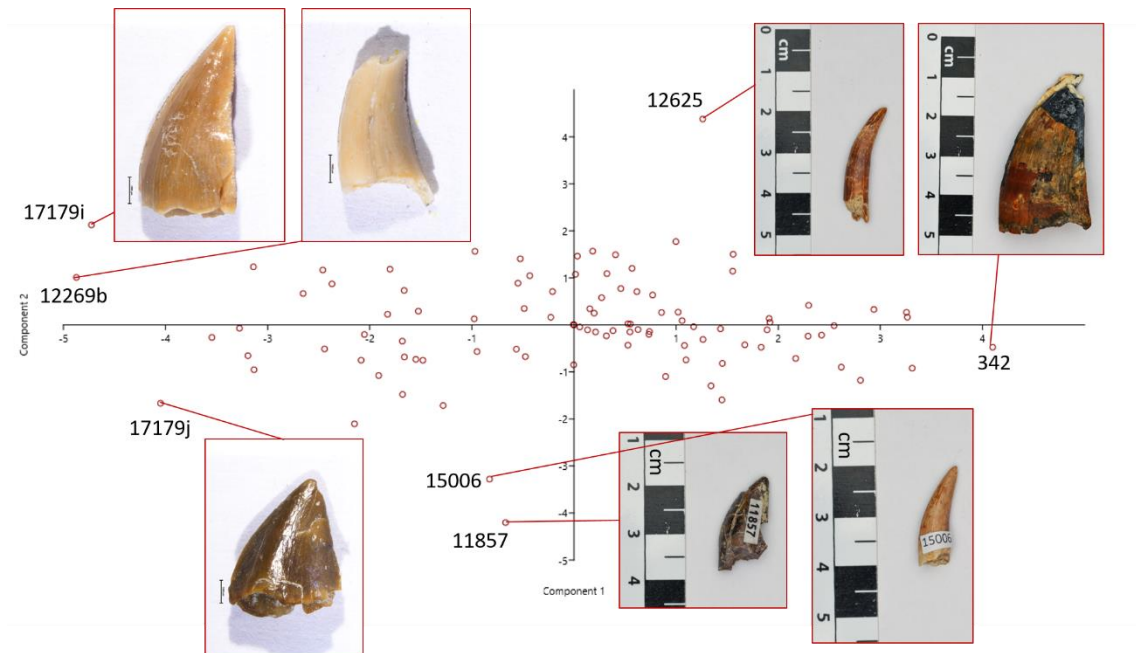


Figura 18 – Identificación de los ejemplares que menos se ajustan al conjunto de datos de *Iberosuchus* tras realizar el PCA.

Fuente: Ana Lázaro

Se trata de dos tipos de coronas, aquellas en las que ha sido posible medir todos los parámetros susceptibles de estudio (a excepción de la densidad de dentículos en aquellos ejemplares que no presentan dicha estructura) cuya morfología se aleja más de la definición de diente zifodonto ya descrita, ya que se trata de dientes que carecen de compresión lateral, como es el caso de los ejemplares 12625 y 15006, o bien de piezas dentarias que aun estando deterioradas, conservan la morfología general de diente zifodonto y por ello han sido consideradas coronas completas y han sido medidas como tal, como es el caso de los ejemplares 12269b, 11857, 17179j, 17179i.

La gran dispersión general obtenida al representar la base de datos elaborada a partir de las medidas tomadas sobre la muestra de dientes de *Iberosuchus macrodon* lleva a pensar en varias posibilidades.

Si bien los dientes aserrados son una característica común en las denticiones de dinosaurios carnívoros, no están restringidos al grupo de los terópodos, ya que este tipo de dentición se ha encontrado en sinápsidos, sinápsidos marinos, cocodrilos terrestres y arcosaurios tempranos. Encontrar esta misma estructura en otros grupos sugiere una presión selectiva, que empuja al desarrollo de dentículos (Whitney et al., 2020). Resulta lógico pensar que dicha presión esté impulsada por el hábitat y comportamiento de éstos grupos de animales extintos, concretamente por sus hábitos alimenticios, ya que muchos autores concuerdan en que la función principal de los dentículos consiste en facilitar el estilo de vida hipercarnívoro, ya que gracias a los surcos entre los mismos, son capaces de disipar la fuerza de la mordida por todo el diente (Abler, 1992; Abler, 2013).

Basándose en el análisis de marcas, piezas dentarias y desgaste en las mismas, se ha concluido que los dinosaurios terópodos tienen, en general, un sistema de alimentación denominado “punción y tracción” (Torices et al. 2018; Erickson & Olson, 1996) y debido a las similitudes estructurales entre las denticiones de los terópodos e *Iberosuchus*, es posible que el sistema de alimentación de *I. macrodon* fuese similar al de “punción y tracción” de los terópodos.

Por un lado, se debe tener en cuenta que al tratarse de una muestra cuyos ejemplares han sido seleccionados al azar, es posible que los distintos estados de conservación, así como la posición dentro de la mandíbula de los distintos ejemplares, hayan interferido en los resultados. Así, erróneamente, han podido considerarse como coronas completas ejemplares cuyo estado de conservación es peor al estimado a simple vista, ya que se preserva la morfología general de un diente zifodonto, pero puede tratarse de la parte más apical de una pieza dentaria cuyo tamaño total sería mayor si estuviera completa.

Así mismo, es importante recordar que Hendrickx et al. (2015) postularon que no es necesario que todas las piezas dentarias de una misma mandíbula presenten las características de dientes zifodontos para que su dentición sea considerada zifodonta, basta con que los dientes laterales presenten dichas características (presencia de dentículos y compresión lateral), por lo que tiene sentido pensar que, aquellas piezas dentarias sin compresión lateral y/o sin dentículos corresponden a aquellas ubicadas en la parte más rostral de la mandíbula de *I. macrodon*.

No obstante, la presencia de ejemplares más dispersos dentro de un mismo taxón está presente también en las bases de datos que se han utilizado de referencia, por lo que no tienen por qué suponer un problema.

Por otro lado, aun teniendo en cuenta la dispersión dentro de la nube de puntos obtenidos en el Análisis de Componentes Principales de *Iberosuchus*, es posible diferenciar una zona de mayor densidad de puntos dentro de la malla (figura 18), tal y como ocurriría al representar las bases de datos de Hendrickx (2015), Gerke & Wings (2016) (figura 15), y Malafaia (2017) (figura 16).

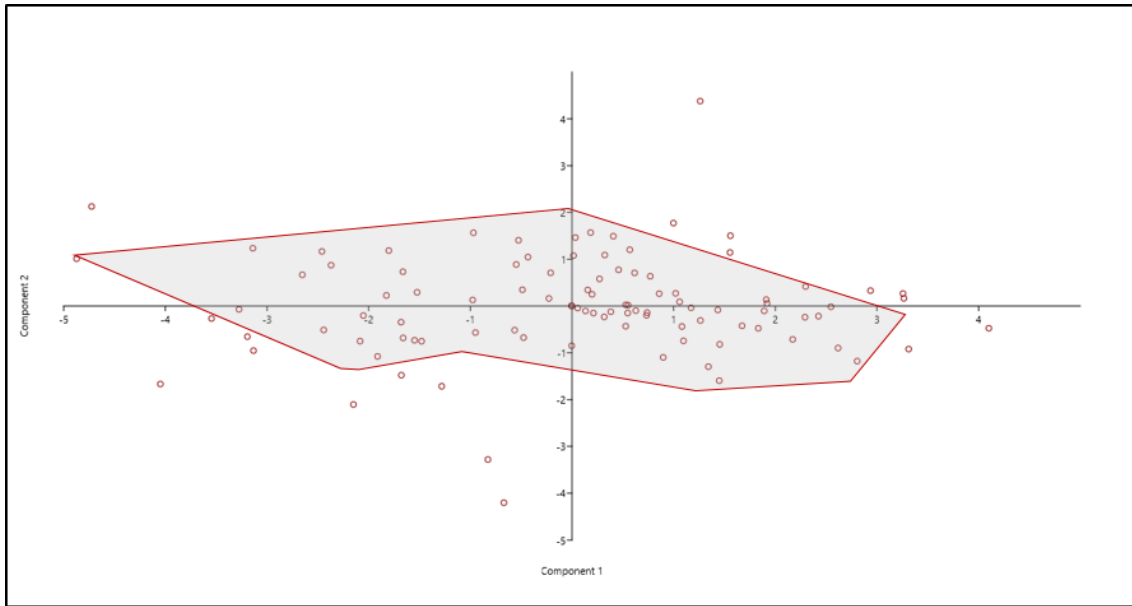


Figura 18 – Delimitación de la zona de mayor densidad de puntos tras realizar el PCA sobre la muestra de *Iberosuchus*.

Fuente: Ana Lázaro

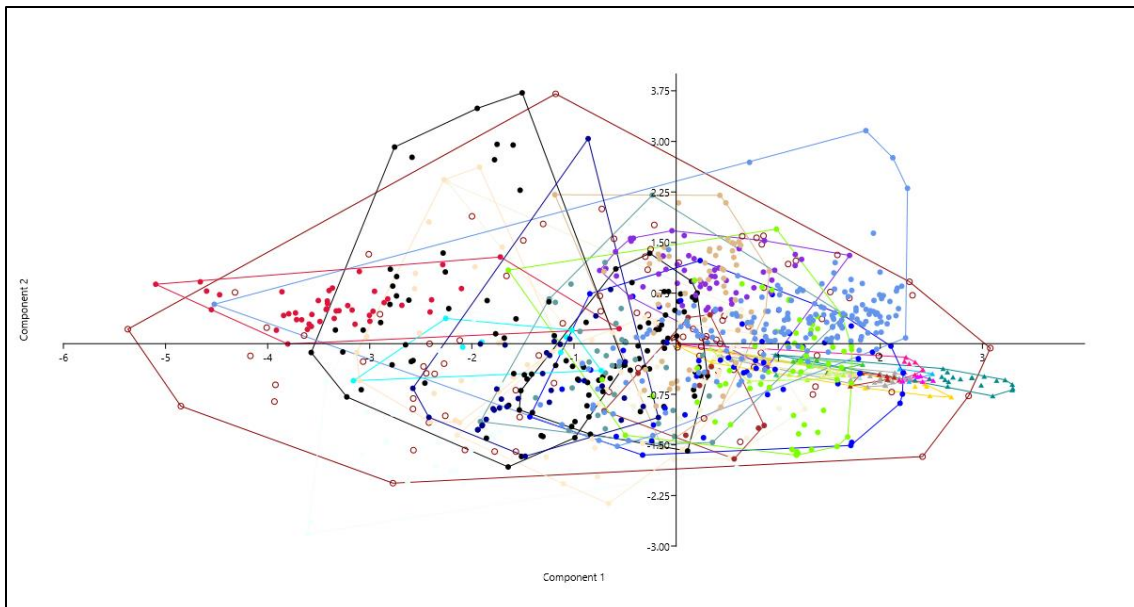


Figura 19 – Resultado del PCA realizado sobre todo el conjunto de muestras incluido en las bases de datos de Hendrickx (2015) Gerke y Wings (2016) Malafaia (2017) e *Iberosuchus*, con las áreas de los diferentes taxones/morfotipos delimitadas.

Fuente: Ana Lázaro

Si se procede al análisis de componentes principales de las tres bases de datos que se han estado manejando en conjunto, se obtiene el siguiente gráfico (figura 19).

Viendo todas las muestras en su conjunto, se puede apreciar que la muestra correspondiente a *Iberosuchus macrodon* es la que mayor dispersión presenta, y que, como se ha mencionado anteriormente, esta dispersión puede deberse a distintos factores. Sin embargo también es posible observar que la zona de puntos de mayor densidad en *Iberosuchus* está perfectamente integrada en la zona de coincidencia de taxones de terópodo analizados en las dos bases de datos que se han utilizado de referencia, tal y como se puede ver en la figura 20, donde, de nuevo, *Iberosuchus* está representado como círculos de color burdeos, y las bases de datos de Malafaia (2017) y Hendrickx (2015), Gerke & Wings (2016) mantienen la simbología y coloración descritas en sus respectivas leyendas (tabla 4 y tabla 5).

A la vista de la distribución de la malla de puntos obtenida en este estudio, es posible adelantar que, tanto morfológica como funcionalmente, la dentición de *I. macrodon* se encuadra dentro de los hipercarnívoros.

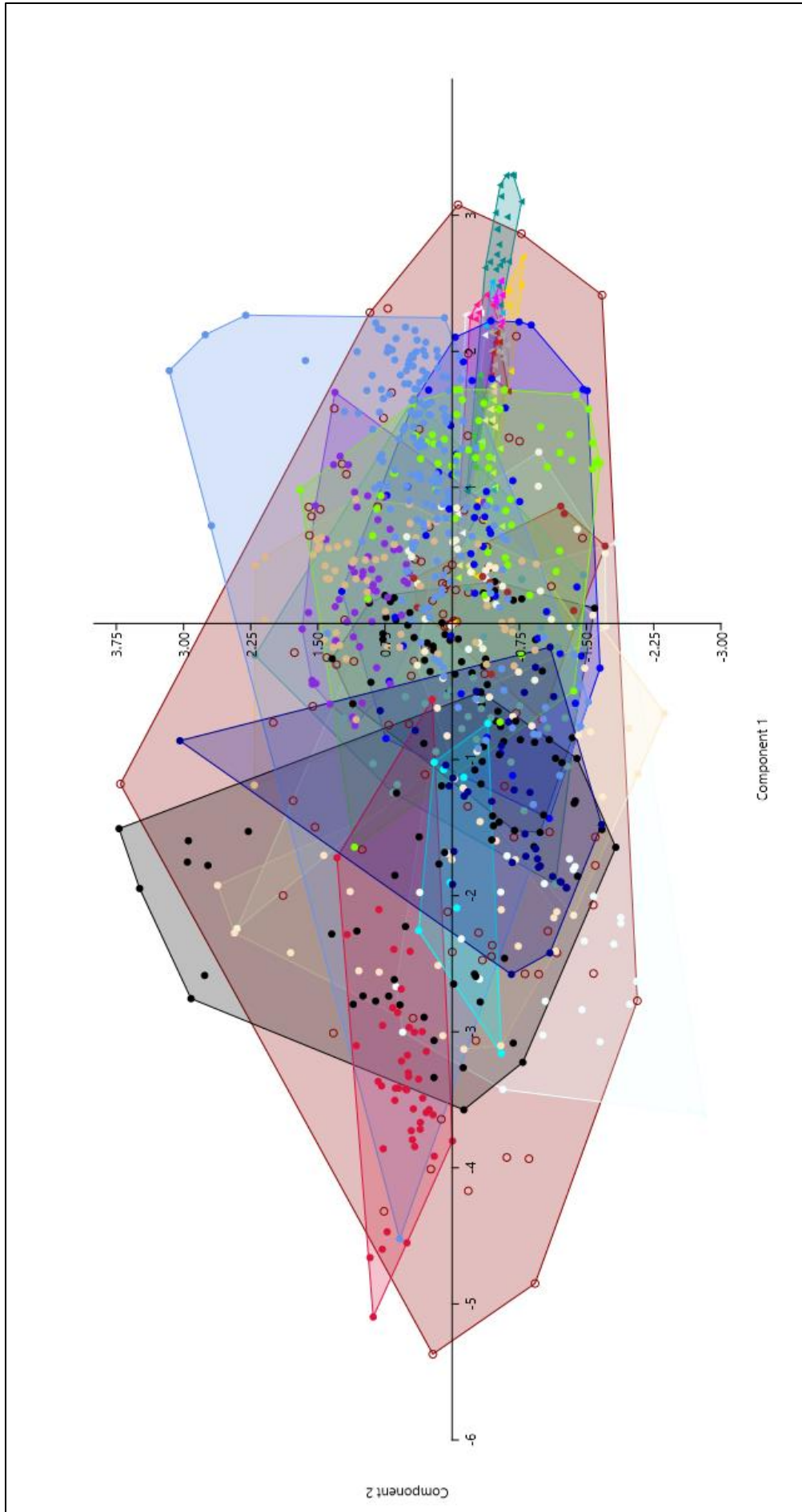


Figura 20 – Resultado del PCA realizado sobre todo el conjunto de muestras incluido en las bases de datos de Hendrickx (2015) Gerke y Wings (2016) Malafaia (2017) e *Iberosuchus*, con las áreas de los diferentes taxones/morfotipos delimitadas y coloreadas.

Fuente: Ana Lázaro

## 8. CONCLUSIONES

Dando por hecho que la determinación de especie realizada previamente sobre la muestra estudiada es la correcta, y tras comparar las características de las piezas dentarias de *Iberosuchus macrodon* con las de dinosaurios terópodos que comparten con él la zifodoncia, podemos determinar que efectivamente se trata de denticiones muy similares. Si bien es cierto que la muestra de *I. macrodon* presenta ejemplares alejados de su conjunto que dan lugar a esa dispersión (figura 18), la dispersión es una característica común a las tres bases de datos que se han estado trabajando.

Antes de apostar por un parentesco más cercano entre este grupo de cocodrilomorfos y los dinosaurios terópodos, cabe recordar que no son el único grupo no terópodo que cuenta con este tipo de dentición, así que, tal y como respaldan otros autores (Witney et al., 2020), dada la abundancia de denticiones zifodontas, es posible que se produjeran múltiples episodios evolutivos paralelos que dieran lugar a las mismas estructuras, como resultado de la especialización hacia el perfeccionamiento funcional de una dieta carnívora.

Por último, el buen solapamiento que presenta la zona de mayor densidad de puntos dentro de la malla obtenida con el PCA de *Iberosuchus* con las del resto de taxones a estudiar, nos lleva a pensar que efectivamente los hábitos alimenticios de este cocodrilo terrestre se asemejarían a los de los dinosaurios terópodos con los que se le ha comparado, convirtiéndolo así en un importante depredador del Eoceno de la Cuenca del Duero.

## 9. BIBLIOGRAFÍA

- Abler, W. L. (1992). The serrated teeth of tyrannosaurid dinosaurs, and biting structures in other animals. *Paleobiology*, Vol. 18(2), Pág. 161-183.
- Abler WL. (2001) A kerf-and-drill model of tyrannosaur tooth serrations. In *Mesozoic vertebrate life* (eds DH Tanke, K Carpenter), Pág. 84–89. Bloomington, IN: Indiana University Press.
- Abler WL. (2013) Internal structure of tooth serrations. In *Tyrannosaurid paleobiology* (eds JM Parrish, RE Molnar, PJ Currie, EB Koppelhus), Pág. 81–86. Bloomington, IN: Indiana University Press
- Andrade, M. D., & Bertini, R. J. (2008). Morphology of the dental carinae in *Mariliasuchus amarali* (Crocodylomorpha, Notosuchia) and the pattern of tooth serration among basal Mesoeucrocodylia. *Arquivos do Museu Nacional*, Vol. 66(1), Pág. 63-82.
- Antunes, M. T. (1975) *Iberosuchus*, crocodile Sebecosuchien nouveau, l'Eocène ibérique au Nord de la Chaîne Centrale, et l'origine du canyon de Nazaré. *Comunic. Serv. Geol. Port.* T. LIX. Pág 285-330. Lisboa.
- Alonso Andrés, L., & Jiménez Fuentes, E. (2008). Primer espaldar en conexión anatómica de *Allaeochelys casasecai*. Cazorra nuevo yacimiento del Eoceno de Zamora (España). *Studia Geologica Salmanticensia*. Vol. 44. Pág. 177-186.
- Badiola, A., Checa, L., Cuesta, M. Á., Quer, R., Hooker, J. J., & Astibia Ayera, H. (2009). The role of new Iberian finds in understanding European Eocene mammalian paleobiogeography. *Geologica Acta*. Vol. 7. Pág. 243-258
- Brink, K. S., Reisz, R. R., LeBlanc, A. R. H., Chang, R. S., Lee, Y. C., Chiang, C. C., & Evans, D. C. (2015). Developmental and evolutionary novelty in the serrated teeth of theropod dinosaurs. *Scientific Reports*, Vol. 5(1), Pág. 1-12.
- Cuesta, M. A. (1999) Las faunas de mamíferos del Eoceno de la cuenca del Duero (Castilla y León, España). Síntesis bioestratigráfica y biogeográfica. *Revista Española de Paleontología*, Vol. 17(2). Pág. 203-216.
- Erickson GM, & Olson KH. (1996) Bite marks attributable to *Tyrannosaurus rex*: preliminary description and implications. *J. Vertebr. Paleontol.* Vol. 16, Pág. 175–178.
- Fernández Díaz, P. R., Alonso Gavilán, G., Jiménez Fuentes, E., & Martín de Jesús, S. (2013). Análisis preliminar de un nuevo yacimiento de vertebrados fósiles (Arenal del Ángel-3), Eoceno Medio, Formación Areniscas de cabrerizos (Salamanca, España): estratigrafía y contenido paleontológico. *Studia Geologica Salmanticensia*. Vol. 49. Pág. 135-155.
- Geke, O. & Wings. O. (2016). Multivariate and Cladistic Analyses of Isolated Teeth Reveal Sympatry of Theropod Dinosaurs in the Late Jurassic of Northern Germany. *PLoS ONE* Vol. 11(7): e0158334.



- Hendrickx, C., Mateus, O., & Araújo, R. (2015). A proposed terminology of theropod teeth (Dinosauria, Saurischia). *Journal of Vertebrate Paleontology*, Vol. 35(5), e982797.
- Hendrickx, C., Mateus, O., & Araújo, R. (2015). The dentition of megalosaurid theropods. *Acta Palaeontologica Polonica*, Vol. 60(3), Pág. 627-642.
- Jiménez Fuentes, E. (2007). Los Pelomedusidae (Chelonia) del Eoceno de Corrales del vino (Zamora, España). *Studia Geologica Salmanticensia*. Vol 43. Pág. 227-245
- Jiménez Fuentes, E., Martín de Jesús, S., Fincias San Martín, B., del Prado, J. M., & Mulas Alonso, E. (1991). La Herpetofauna paleógena de la Cuenca del Duero: Distribución cronoestratigráfica y consideraciones paleoecológicas. *Acta Zool Lilloana*. Vol. 41. Pág. 371-380.
- Jiménez Fuentes, E., Martín de Jesús, S., Fincias San Martín, B., del Prado, J. M., & Mulas Alonso, E. (1987). Los Crocodylia del Eoceno y Oligoceno de la Cuenca del Duero. Dientes y osteodermos. *Revista Española de Paleontología*. Vol. 2. Pág. 95-108.
- Malafaia, E., Escaso, F., Mocho, P., Serrano-Martinez, A., Torices, A., Cachão, M., & Ortega, F. (2017). Analysis of diversity, stratigraphic and geographical distribution of isolated theropod teeth from the Upper Jurassic of the Lusitanian Basin, Portugal. *Journal of Iberian Geology*, Vol. 43(2), Pág. 257-291.
- Ortega, F. (2004) *Historia Evolutiva de los Cocodrilos mesoeucrocodylia*. Tesis doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.
- Ortega, F., Escaso, F., & Pérez-García, A. (2010). Mesoeucrocodilos zifodontos del Eoceno de la Península Ibérica. In III Congreso Ibérico de Paleontología/XXVI Jornadas de Paleontología de la Sociedad Española de Paleontología. Lisboa, Portugal (Vol. 7).
- Ortega, F., Buscalioni, A. D. & Jiménez-Fuentes, E. (1993): El cocodrilo de El Viso (Eoceno, Zamora): Consideraciones acerca de los "zifodontos" (Metasuchia, Sebecosuchia) del Eoceno de la Cuenca del Duero. *Anuario del Instituto de Estudios Zamoranos "Florián de Ocampo"*, Pág. 601-613.
- Smith, J. B. (2002). An examination of dental morphology and variation in theropod dinosaurs: implications for the identification of shed teeth. *ProQuest Dissertations and Theses*. Pág 617-617 p. University of Pennsylvania.
- Smith, J. B., & Dodson, P. (2003). A proposal for a standard terminology of anatomical notation and orientation in fossil vertebrate dentitions. *Journal of Vertebrate paleontology*, Vol. 23(1), Pág. 1-12.
- Smith, J. B., Vann, D. R., & Dodson, P. (2005). Dental morphology and variation in theropod dinosaurs: implications for the taxonomic identification of isolated teeth. *The Anatomical Record Part A: Discoveries in Molecular, Cellular, and Evolutionary Biology: An Official Publication of the American Association of Anatomists*, Vol. 285(2), Pág. 699-736.
- Torices A, Wilkinson R, Arbour VM, Ruiz-Omeñaca JI, & Currie PJ. (2018) Puncture-and-pull biomechanics in the teeth of predatory coelurosaurian dinosaurs. *Curr. Biol*. Vol. 28, Pág. 1467–1474.

Whitney, M. R., LeBlanc, A. R. H., Reynolds, A. R., & Brink, K. S. (2020). Convergent dental adaptations in the serrations of hypercarnivorous synapsids and dinosaurs. *Biology Letters*, Vol. 16. Pág. 1-6

Young, M. T., Beatty, B. L., Brusatte, S. L., & Steel, L. (2013). First evidence of denticulated dentition in teleosaurid crocodylomorphs. *Acta Palaeontologica Polonica*, Vol 60(3), Pág. 661-671.



**ANEXO 1 – BASE DE DATOS *IBEROSUCHUS***

EJEMPLAR	AL	CH	CBW	CBL	CBR	CHR	CA (radianes)	CA (grados)	ANDM	ALDM	ANDD	ALDD	MA	MC	MB	MAVG	DA	DC	DB	DAVG
12269a	10,17777	9,22598	3,547	5,09582	0,696060693	1,810499586	1,128090699	64,63483596	?	?	0,1919	0,13947	?	?	?	?	14	9	10	26,0552371
12269b	5,06333	4,8718	2	3,06462	0,652609459	1,589691381	1,198297515	68,65739022	?	?	0,1712	0,05339	?	?	?	?	?	9	?	29,2056075
12612	23,1	24	6,6	9,55	0,691099476	2,513089005	1,459936129	83,64817857	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
12625	25,45	29	5,4	6,6	0,818181818	4,393939394	2,032782466	116,469856	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
12671	28	28	12,5	?	0,9	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	16
12773	25,95	21,15	10,8	16,3	0,662576687	1,297546012	0,950459787	54,45733441	?	?	?	?	?	32	38	27	19	?	26	20
12898	22	20	4,85	7,35	0,659863946	2,721088435	1,129860782	64,73625424	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
12899	10,15	9,7	2,7	4,75	0,568421053	2,042105263	1,238063789	70,93582986	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
12971	11,20391	9,90129	4,65	7,59151	0,612526362	1,30425831	1,046732614	59,97336103	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
13078	17,8	16,85	8,1	9	0,9	1,872222222	1,207296279	69,17298139	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
13079	16	14	3,9	5,3	0,735849057	2,641509434	1,024649321	58,7080816	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
13080	14,23884	13,49019	3,4387	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
13266	7,41314	5,72266	3,2	4,14876	0,771314802	1,379366365	0,875214634	50,14610471	?	?	0,20709	0,13809	?	?	?	?	11	10	?	24,1440919
13356	30	27	13	14	0,928571429	1,928571429	1,118641576	64,0934411	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
13429	31,9	28,4	9,25	14,5	0,637931034	1,95862069	1,097963385	62,90866801	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
13430	14,57074	14,1158	3,85	8,55031	0,450276072	1,650910903	1,217722514	69,77036066	?	?	0,14957	0,06904	?	?	?	?	12	?	?	33,4291636
13431	15,85915	12,36274	3,3	7,58955	0,434808388	1,628916075	0,864284924	49,51987845	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
13432	9,37036	8,29133	2,4	3,95562	0,606731688	2,096088603	1,083601568	62,08579654	0,11461	0,12978	0,17534	0,08561	?	15	?	17,4505	?	14	7*	28,516026
13526	22,2	19,7	5,5	8,15	0,674846626	2,417177914	1,078063771	61,76850414	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
13527	12,8695	10,45201	3,2	7,19827	0,44455126	1,452016943	0,947193493	54,27018951	?	?	0,22826	0,14361	?	?	?	?	12	8	22	21,9048454
13528	?	?	?	?	?	?	?	?	0,31294	0,19885	?	?	?	?	?	15,9775	?	?	?	?
14395	24,9	21,45	8,1	12,25	0,66122449	1,751020408	1,037812106	59,46225361	?	?	0,3203	0,11489	?	?	?	?	?	?	?	15,6103653
14451	16,35	13,55	8,9	10,6	0,839622642	1,278301887	0,9695247	55,54967345	?	?	0,2228	0,24951	?	?	?	?	?	?	21	22,4416517
14452	28,65	26	13,35	15,85	0,842271293	1,640378549	1,119564438	64,14631719	0,27867	0,26194	?	?	?	10*	20*	17,9424	?	?	?	?
14453	?	?	8,35	12,2	0,68442623	?	?	?	0,17304	0,28722	?	?	?	?	?	28,8951	?	?	?	?
14866	31,9	28,7	12,3	15,5	0,793548387	1,851612903	1,116262655	63,95713896	?	?	0,31588	0,2342	?	?	?	?	31	?	?	15,8287957
14867	11,35654	9,03779	5,2	8,19507	0,634527832	1,102832557	0,908578449	52,05771051	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
14868	8,1	6,1	3,5	5	0,7	1,22	0,85096313	48,75659587	?	?	0,246	0,1632	?	?	?	?	?	4*	13	20,3252033
14923	24,1	23,75	9,7	10,25	0,946341463	2,317073171	1,321673467	75,72631153	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
14978	?	?	14,95	16,85	0,887240356	?	?	?	?	?	0,30705	0,1414	?	?	?	?	?	?	31	16,2839928
15004	37,3	34,25	13,6	16,5	0,824242424	2,075757576	1,160947552	66,51739499	0,2656	0,34193	0,34197	0,18058	10*	21*	39	18,8253	4*	12	?	14,6211656
15005	16,45317	13,94267	5,5	9,47652	0,580381828	1,471285873	1,009018827	57,81252021	0,20709	0,07595	0,28717	0,17675	5*	?	23	24,1441	6*	?	?	17,4112895
15006	18,8	11,8	6,6	7,25	0,910344828	1,627586207	0,207321138	11,87862621	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
15007	22,75	21,4	9,4	14,8	0,635135135	1,445945946	1,144189065	65,55720439	0,2347	0,24856	0,34343	0,11565	?	?	?	21,3038	?	?	?	14,5590077
15008	?	?	12,25	12,4	0,987903226	?	?	?	?	?	0,27612	0,21818	?	?	?	?	?	?	?	18,108069
15009	9,71138	8,3082	6,05	9,74292	0,620963736	0,852742299	0,882477461	50,56223403	?	?	0,15647	0,10863	?	?	?	?	?	?	?	31,9550073
15010	16,85	15,35	10,4	11,3	0,920353982	1,35840708	1,090382185	62,47429728	0,17258	0,1947	0,27454	0,33773	?	?	?	28,9721	?	?	?	18,2122824
15593	23,25	20,5	7,25	10,6	0,683962264	1,933962264	1,079183775	61,83267565	0,26763	0,08923	?	?	?	?	?	18,6825	?	?	?	?

**ANEXO I – BASE DE DATOS *IBEROSUCHUS***

EJEMPLAR	AL	CH	CBW	CBL	CBR	CHR	CA (radianes)	CA (grados)	ANDM	ALDM	ANDD	ALDD	MA	MC	MB	MAVG	DA	DC	DB	DAVG
16180	21,75	20,65	6,55	?	?	?	?	?	?	?	0,31294	0,15834	?	?	?	?	?	?	?	15,97750367
16181	?	?	?	?	?	?	?	?	0,22366	0,0939	?	?	?	?	?	22,35536082	?	?	?	?
16683	32,25	27,9	9,5	16,4	0,5792683	1,7012195	1,045327165	59,89283479	0,29821	0,17454	0,30263	0,19222	?	41	?	16,76670802	?	?	?	16,52182533
16684	40,05	32,95	11,75	20	0,5875	1,6475	0,960364962	55,02485914	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
16685	33,5	29,5	14,45	20,9	0,6913876	1,4114833	1,056523649	60,53434606	0,23194	0,15024	0,31498	0,1432	?	?	?	21,5572993	?	?	?	15,87402375
16686	40,65	39,2	10,45	22,8	0,4583333	1,7192982	1,220788626	69,94603598	0,38657	0,09942	0,36816	0,23935	?	?	?	12,93426805	29	15	13*	13,58105172
16688	22	20,2	8,4	13,7	0,6131387	1,4744526	1,118118091	64,06344763	0,28262	0,21444	0,28496	0,17675	?	?	?	17,69160003	?	17	22	17,54632229
16689	19,3	8,9	6,2	10,15	0,6108374	0,8768473	?	?	0,18638	0,13809	0,17396	0,12014	?	?	?	26,82691276	?	?	?	28,7422396
16690	18,95	17,25	8	8,85	0,9039548	1,9491525	1,140672407	65,35571471	?	?	0,27612	0,20989	?	?	?	?	20	?	?	18,10806896
16691	?	?	?	?	?	?	?	?	0,27852	0,1561	0,32884	0,24856	23	?	?	17,95203217	27	?	?	15,2049629
16694	11,28865	10,42007	3,75	6,385	0,587314	1,6319608	1,144383837	65,56836398	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
16985	12,38823	11,12107	3,2	6,55135	0,4884489	1,6975234	1,10632992	63,38803516	0,09253	0,17534	0,15463	0,16571	11*	16*	22	54,03652869	21	24	17	32,33525189
17153	?	20,95	9,65	?	?	?	?	?	0,18737	0,144	0,25035	0,15098	?	?	?	26,68516838	?	?	?	19,97203915
17165	?	18,55	8,5	?	?	?	?	?	?	?	0,30005	0,16755	?	?	?	?	?	?	?	16,66388935
17169	17,8	16,1	6	8,35	0,7185629	1,9281437	1,128051496	64,63258981	0,16935	0,09942	0,24115	0,15098	?	?	?	29,52465309	?	?	?	20,733983
17170	18,4	17,75	4,95	9,1	0,543956	1,9505495	1,247757639	71,49124656	0,17534	0,05662	0,17514	0,13257	?	?	?	28,51602601	?	?	?	28,5485897
17171	20,45	19,1	5,4	9,35	0,5775401	2,0427807	1,193696507	68,39377185	0,2452	0,10605	0,2695	0,24525	?	?	?	20,39151713	?	?	?	18,5528757
17172	15,95	12,95	4,65	8,35	0,5568862	1,5508982	0,943140851	54,03799027	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
17173	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0,3203	0,29827	?	?	?	?	?	?	?	15,61036528
17175	?	27,8	5,75	?	?	?	?	?	?	?	0,1781	0,14499	?	?	?	?	?	?	?	28,07411567
17176	26,45	?	9,3	?	?	?	?	?	0,24299	0,23751	?	?	?	?	?	20,57697848	?	?	?	?
17179A	18,82627	16,6981	4	6,35683	0,6292445	2,6267967	1,064786418	61,00776783	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
17179B	12,7409	11,55126	3,1	5,19589	0,5966254	2,2231533	1,134953358	65,02803736	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
17179C	12,78599	11,15502	3,7	7,30578	0,5064483	1,526876	1,053306582	60,35002168	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
17179D	11,5347	9,4957	4,1	7,5934	0,5399426	1,2505202	0,959482553	54,9743008	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
17179E	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
17179F	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
17179G	8,32865	6,78571	2,9	5,1359	0,5646527	1,3212309	0,950935209	54,48457406	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
17179H	7,38222	7,15089	2,7	5,09382	0,5300541	1,4038364	1,170481517	67,06365095	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
17179I	7,6412	7,15389	2,1	3,57715	0,5870595	1,9998854	1,196138029	68,53366078	0,14773	0,07733	0,15325	0,09942	14	11	13	64,65795939	21	?	19	50,29169181
17179J	6,57847	4,94945	2,7	4,9318	0,5474675	1,0035788	0,844297829	48,37470228	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?
17179K	?	?	?	?	?	?	?	?	?	?	0,18638	0,04557	?	?	?	?	?	7	6	26,82691276
17663	21,7	19,8	8,35	15,2	0,5493421	1,3026316	1,081779625	61,98140687	?	?	0,2717	0,29827	?	?	?	?	?	4*	24	18,40264998
17664	17,8	19,75	6,3	9,15	0,6885246	2,1584699	1,538556445	88,15279082	?	?	0,25035	0,24304	?	?	?	?	17	?	?	19,97203915