

Dinosaurios gigantes de Patagonia

LEONARDO SALGADO¹

RESUMEN

Los saurópodos son los dinosaurios que mayores tamaños alcanzaron, y en Patagonia se hallaron algunos de los saurópodos de mayor tamaño registrados a la fecha. Las causas del gigantismo de los saurópodos como grupo, y del gigantismo extremo de algunos de ellos, han sido abordadas científicamente desde diferentes aspectos. Por un lado, se han estudiado los rasgos del plan corporal de los sauropodomorfos basales que hicieron posible el gigantismo de los saurópodos; por el otro, se han investigado las circunstancias que debieron concatenarse para que ese gigantismo efectivamente ocurra. En esta conferencia se repasan las ventajas y desventajas adaptativas del tamaño grande, y se conjetura sobre las circunstancias regionales que hicieron posible que varios saurópodos titanosaurios alcanzaran, y eventualmente superaran, las 50 toneladas de masa corporal.

Palabras clave: *Dinosaurios, Saurópodos, Evolución, Gigantismo, Patagonia*

Sauropods are the largest dinosaurs ever to have existed, and some of the largest sauropods recorded to date have been found in Patagonia. The causes of gigantism in sauropods as a group, and the extreme gigantism of some of them, have been scientifically addressed from different angles. On the one hand, the body plan features of basal sauropodomorphs that made sauropod gigantism possible have been studied; on the other hand, the circumstances that must have come together for this gigantism to actually occur have been investigated. This lecture reviews the adaptive advantages and disadvantages of large size and speculates on the regional circumstances that made it possible for several titanosaur sauropods to reach, and eventually exceed, 50 tonnes of body mass.

Keywords: *Dinosaurs, Sauropods, Evolution, Gigantism, Patagonia*

¹ Universidad Nacional de Río Negro. Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología (CONICET-UNRN). Av. Gral. Julio Argentino Roca 1242, 8332 General Roca, Río Negro, Argentina. lsalgado@unrn.edu.ar

DOI: <https://doi.org/10.66737/ier-pub.1.5>



Figura 1. *Argyrosauros superbus* y *Sarmientosaurus musacchioi*, dos grandes saurópodos del Cretácico de Chubut. Reconstrucción artística: Jorge González.

1. INTRODUCCIÓN

Los dinosaurios (los no avianos o dinosaurios tradicionales) son reconocidos popularmente por su gran tamaño. Fueron grandes y grandiosos (una de las acepciones del término griego *δεινός*, *deinos*); no todos, por supuesto, pero sin duda su *gran masa corporal* (que es la expresión científicamente relevante del término *grande*) es uno de sus rasgos más destacados, si no el más, desde que fueron reconocidos como grupo, hace más de 180 años.

Entre los distintos subgrupos que conforman Dinosauria, los Sauropoda, los herbívoros cuadrúpedos de cuello largo, son los que alcanzaron mayores masas corporales (Figura 1). En esta conferencia me enfocaré

en ellos, si bien hubo formas gigantes (aunque no extremadamente gigantes) en los demás subgrupos de dinosaurios, como los Ornithischia, con especies que superaron las 13 tns de masa corporal, que es más de lo que alcanzaron los mayores Theropoda, pero la mitad de lo que se estima para un saurópodo mediano (Paul, 2024).

Los saurópodos de mayor masa corporal se hallaron en *Patagonia*, topónimo cuyo origen se asocia a lo gigantesco. Patagonia es la tierra de los *patagones* mencionados en las crónicas de Antonio Pigafetta (1480–1534), acompañante de Fernão de Magalhães (*circa* 1480–1521) en su atribulado viaje alrededor del mundo, los cuales eran mostrados como gigantes. Pigafetta habría tomado el término *patagones* del romance español *Primaleón de Grecia*, de 1512, donde se describe a una criatura, *Patagon*, que no era particularmente gigante (Ryan, 2004).

Los primeros restos hallados en Patagonia de un saurópodo gigante, entre los que destacan dos fémures de más de 2,30 m de longitud, fueron la base para la fundación de *Antarctosaurus giganteus* (Huene, 1929), un taxón cuya validez todavía hoy se discute. Los mismos fueron extraídos de la Formación Plottier (Cretácico Superior) en la localidad de Aguada del Caño (hoy Provincia del Neuquén, Argentina) por Ernesto Bachmann (1894–1970), un colaborador local del Museo de La Plata (La Plata, capital de la provincia de Buenos Aires, Argentina), y enviados a esa institución en la década de 1920. Unos años antes, en 1912, se había montado en el museo platense una réplica de yeso del saurópodo del Jurásico estadounidense *Diplodocus carnegii* que el magnate Andrew Carnegie (1835–1919) había regalado al país (no solo a Argentina, sino a otros como Francia, Alemania, Rusia, Austria y España) con el propósito de mostrar al mundo el potencial industrial norteamericano (Podgorny y Plöger, 1999; Otero y Gasparini, 2014). Al director del museo platense, Luis María Torres (1878–1937), o a algún funcionario del museo con la venia de Torres, se le ocurrió exhibir los enormes fémures patagónicos, disponiéndolos a ambos lados de los fémures del gigante de yeso norteamericano, que eran casi un 40% más cortos, con la obvia intención

de dejarle claro a los visitantes (y a todo el mundo) que en Argentina los hubo más grandes.

Por supuesto, saurópodos gigantes no hubo solo en Patagonia. En el Cretácico Superior de América del Norte (Fowler y Sullivan, 2011) y en el Jurásico Medio a Superior de China (Wings *et al.*, 2011) hay evidencias de saurópodos de un tamaño corporal comparable. También en la actual Europa hubo saurópodos colosales. En Teruel, *Turiasaurus riodevensis* (Jurásico Superior), con 45 toneladas, es el dinosaurio de mayor masa corporal registrado en el continente (Royo-Torres *et al.*, 2006; Agustí *et al.*, 2024), y en La Rioja, las huellas del yacimiento de Soto de Cameros (Cretácico Inferior) revelan la existencia de saurópodos de hasta 5 m a la altura del acetábulo (Requeta Loza *et al.*, 2022).

2. MAXIMUS IN MAGNIS

¿Qué son los saurópodos? Para un biólogo evolucionista, responder a esta pregunta implica dar una *definición filogenética* del grupo. Como hay más de una, tomaré la de Adam Yates de 2007, que establece que los saurópodos son el grupo monofilético (o clado) más amplio o inclusivo que contiene a *Saltasaurus* (un género del Cretácico del norte de Argentina) pero no a *Melanorosaurus* (del Triásico de Sudáfrica) (Yates, 2007). Los grupos monofiléticos poseen sinapomorfías, es decir, rasgos novedosos surgidos en su ancestro común más reciente (y primer representante del grupo), y que se hallan presentes en sus demás miembros. Los saurópodos, tomando la definición de Yates y, de acuerdo con el reciente análisis filogenético de Kevin Gómez, becario postdoctoral del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de Argentina, y colaboradores, se caracterizan por poseer un número significativo de sinapomorfías: dientes con esmalte extenso y toscamente arrugado; altura de los arcos neurales dorsales igual o mayor que la altura del centro; vértebras dorsales medias y posteriores con lámina espinopostzigapofisal lateral; vértebras dorsales posteriores con lámina espinoprezigapofisal; vértebras dorsales posteriores con lámina espinopostzigapofisal; vértebras dorsales posteriores con canal neural en forma de hendidura; vértebras caudales posteriores con centros cilíndricos; relación longitud de la escápula/anchura mínima de la hoja de 5,5 o más; proceso ascendente del astrágalo que se extiende hasta el margen posterior; y reborde ventrolateral en la superficie plantar del metatarsiano II bien desarrollado, extendiéndose más lateralmente que el reborde ventromedial que se extiende medialmente (Gómez *et al.*, 2024).

En realidad, los saurópodos se reconocen, no tanto por sus sinapomorfías (que, como puede verse, son bastante sutiles para quien no es especialista) sino sobre todo por su plan corporal, entendiendo por *plan corporal* una asociación particular de rasgos arquitecturales y estructurales homólogos que caracteriza a los clados de niveles superiores de la jerarquía taxonómica (fila o clases) (Arthur, 1997; Salgado y Arcucci, 2016, p. 231).

Martin Sander, de la Universidad de Bonn (Alemania), y colaboradores, describen el plan corporal saurópodo de la siguiente forma: cabeza muy pequeña en un cuello muy largo (producto del incremento del número de vértebras y del alargamiento de las vértebras individuales que forman el cuello) y una cola larga; cuadrúpedos, graviportales, con enormes extremidades columnares que sostienen el cuerpo;



2

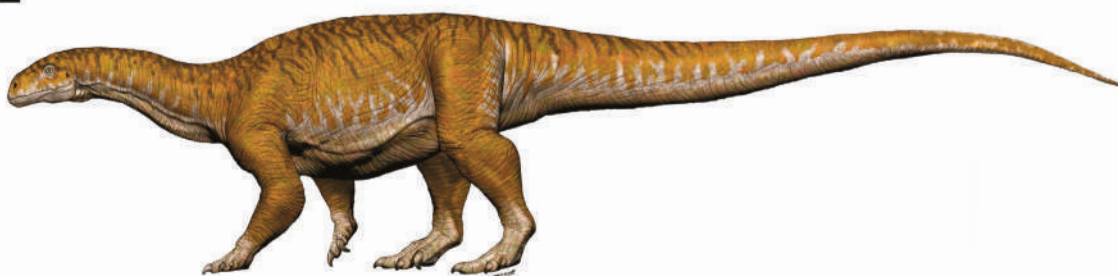


Figura 2. 1, Excavación del saurópodo lessemsáurido *Ingentia prima*, San Juan, 2015; 2, reconstrucción artística de Jorge González. Foto gentileza Cecilia Apaldetti.

metacarpo semicircular vertical, pie semidigitígrado, dedos cortos, tronco corto y profundo, etc. (Sander *et al.*, 2011). El consenso en rechazar definiciones de Sauropoda más amplias que la de Yates (como la de Paul Sereno de 1998, que establece que saurópodos son todos los sauropodomorfos filogenéticamente más próximos a *Saltasaurus* que a *Plateosaurus*, del Triásico de Europa) se justifica plenamente a partir de la conveniencia, en aras de una mayor prolijidad conceptual, de hacer coincidir, lo más posible, el contenido taxonómico del grupo (conocido o potencial, dado por la definición) con lo que se entiende es su plan corporal.

Por supuesto, ese plan corporal no surgió de repente, sino que evolucionó en forma gradual e incluso no 100% pareja. Por caso, los lessemsáuridos, definidos como el grupo formado por el ancestro común más

reciente de *Lessemsaurus sauropoides* (del Triásico del norte de Argentina) y *Antetonitrus ingenipes* (del Jurásico de Sudáfrica) y todos sus descendientes, que son saurópodos de acuerdo con la definición de Yates y las hipótesis filogenéticas más recientes, eran cuadrúpedos graviportales, aunque sus miembros no eran completamente columnares (Apaldetti y Martínez, 2022) (Figura 2).

Sin duda, el plan corporal saurópodo desafía el principio del actualismo (aquel que establece que el *presente* es la clave para comprender el *pasado*), herramienta indispensable a la hora de inferir la biología de animales extintos. En efecto: no hay en el presente nada que se parezca a un saurópodo; no hay un animal clave que nos permita formarnos una idea de cómo eran y cómo vivían estos seres grandiosos del pasado.

Al menos no un único animal, ya que los saurópodos parecen mostrar una mezcla de varios, algunos vivientes y otros extintos. Como cierre de su clásico *Sauropods: habits and habitats* de 1975, y cediendo un poco a la exageración, Walter Coombs, del Western New England College (Massachusetts, Estados Unidos), apuntó lo siguiente: “Los saurópodos son básicamente animales alienígenas... ¿Qué se puede decir de los hábitos de un animal con nariz de macrauchenia, cuello de jirafa, miembros de elefante, patas de calicoterio, pulmones de pájaro y cola de lagarto?” (Coombs, 1975, p. 29).

Sander y colaboradores (2011) suman un rasgo fisiológico de esa quimera biológica que es un saurópodo a los rasgos mencionados por Coombs, y es que no hay correlatos actuales de un endotermo (un animal que mantenga su cuerpo a una temperatura favorable a partir del calor generado metabólicamente) que no mastique el alimento o que no posea un aparato de molienda gástrica (Sander, al igual que otros sauropodólogos, es un defensor de la *sangre caliente* de este grupo de reptiles extintos).

Si bien la *graviportalidad* (el *gran porte*, no exactamente el *gigantismo*) forma parte del plan corporal saurópodo, hubo formas pequeñas (tratándose de saurópodos) que conservaron el plan corporal básico. Vayan como ejemplo el camarasauromorfo basal *Europasaurus* (del Jurásico Superior de Alemania) y el titanosaurio *Magyarosaurus* (del Cretácico Superior de Hungría), ambos de aproximadamente 1 tn de masa corporal: menos que un hipopótamo común (Carballido y Sander, 2014; Stein *et al.*, 2010).

Los estudios sobre el gigantismo en saurópodos abarcan principalmente dos procesos bio-históricos, en principio distintos. Uno que se ubica en el origen del grupo, que acompañó la conformación de su plan corporal y que involucra aquellas modificaciones estructurales y funcionales que habrían permitido el (o sido consecuencia del) incremento de tamaño corporal, y otro (u otros, en realidad, porque parece claro que no es uno solo) que se ubica dentro de Neosauropoda (definidos por Sereno, 1998, como el grupo que reúne a todos los descendientes del ancestro común de *Saltasaurus* y *Diplodocus*), y que condujo al surgimiento de formas por encima de las 50 tns, *sin modificaciones fundamentales en el plan corporal saurópodo*. En mi opinión, este segundo proceso ha recibido menos atención que el primero, o al menos no ha sido abordado con la misma profundidad. De todas formas, hay dos preguntas comunes a ambos procesos, que son las que estructuran esta conferencia. La primera, ¿cuál pudo ser el beneficio (o la ventaja adaptativa) del incremento de tamaño corporal? (la *causa remota* de Edward Poulton, aquella que explica el por qué); la segunda, ¿mediante qué vías pudo darse ese aumento de tamaño? (la *causa próxima* de Poulton, la que explica el cómo) (Caponi, 2014).

Martin Sander, quien posiblemente es la persona que más ha estudiado estos temas, reunió los resultados de sus investigaciones en dos artículos extensos: uno en colaboración y otro como único autor (Sander *et al.*, 2011; Sander, 2013). En ellos desarrolla un modelo (ECM, por sus siglas en inglés, *Evolutionary Cascade*

Model) que aplica sobre todo al proceso bio-histórico n.º 1. Los lineamientos generales del ECM son planteados en su trabajo colaborativo de 2011, pero el modelo es formalizado en 2013, y refinado y complejizado con la incorporación de subcascadas y nuevos rasgos (como la postura erguida).

El ECM plantea que hubo razones intrínsecas para que los saurópodos alcanzaran el tamaño que alcanzaron; *condiciones de posibilidad* presentes en el plan corporal ancestral (el de los sauropodomorfos basales o “de ramificación temprana”), dadas por una combinación de rasgos plesiomórficos y apomórficos. El ECM ordena secuencialmente esos rasgos (en secuencias lógicas, no necesariamente temporales) a lo largo de cinco cascadas evolutivas interrelacionadas, y que confluyen en una masa corporal elevada. Las cinco cascadas incluidas por Sander en su ECM son: “Cabeza y cuello”, “Reproducción”, “Alimentación”, “Pulmón de estilo aviar” y “Metabolismo”. Dentro de cada cascada, cada rasgo se presenta como condición necesaria para alcanzar el siguiente.

Entre los rasgos *plesiomórficos* (que Sander ocasionalmente menciona como resultado de una “herencia filogenética”), está la no masticación del alimento, que habría permitido mantener una cabeza pequeña, que a su vez habría permitido el alargamiento del cuello. (Esta secuencia de rasgos forma parte de una de sus cascadas: “Cabeza y cuello”, Sander, 2013, fig. 6.) El cuello largo habría permitido cubrir una envoltura alimentaria mucho más grande y acceder a la comida que estaba fuera del alcance de otros herbívoros, y a la vez aumentar la relación superficie corporal/volumen corporal para eliminar el exceso de calor corporal, un problema severo en todos los animales grandes con una tasa metabólica basal (TMB) alta.

Otro rasgo plesiomórfico crucial fue la conservación de la reproducción ovípara. Este aspecto, sumado al hecho de tener muchas crías pequeñas (con una gran diferencia de tamaño con respecto a los adultos), habría resultado (en secuencia lógica) en una tasa de recuperación poblacional más alta que la de los megamamíferos herbívoros. (Esta secuencia de rasgos forma parte de otra de sus cascadas, “Reproducción”, Sander, 2013, fig. 4.)

Entre los rasgos *apomórficos* se encuentra la neumatización del esqueleto a partir de un sistema respiratorio tipo aviar (posiblemente adquirido en la base de Saurischia), el cual resultó clave para aligerar el peso corporal (por la sustitución de médula ósea por aire, más que por la eliminación de tejido óseo), para eliminar el exceso de calor corporal y para superar el problema del espacio muerto en la larga tráquea de los saurópodos, permitiendo aumentar el consumo de oxígeno al doble por unidad de aire respirado (en comparación con el pulmón de los mamíferos), y garantizando el crecimiento rápido de las fases iniciales de crecimiento. (Esta secuencia de rasgos forma parte de su cascada: “Pulmón de estilo aviar”, Sander, 2013, fig. 7.)

Esta combinación de rasgos plesio y apomórficos fue la condición de posibilidad para que los saurópodos dieran el salto hacia el gigantismo; el prerequisite para que esas cascadas hacia el gigantismo efectivamente se inicien. Pero una posibilidad no es una certeza, por lo que aún debe explicarse por qué, en definitiva, los saurópodos se hicieron gigantes (el *porqué* de Poulton).

Y aquí vuelvo a aquellas dos preguntas que planteé al comienzo. La primera, ¿cuál pudo ser el beneficio, la ventaja adaptativa del incremento de tamaño? (esta pregunta cierra la explicación del *porqué*), y la segunda, ¿mediante qué vías pudo darse ese incremento?

3. POR QUÉ, EN DEFINITIVA, Y CÓMO

Empecemos con la primera pregunta. Las ventajas y desventajas adaptativas de una gran masa corporal Sander y colaboradores las toman de Hone y Benton (2005). Entre las primeras están: una mayor defensa contra la depredación (quizás la más importante para un herbívoro como un saurópodo); una mayor variedad de alimentos aceptables; un mayor éxito en el apareamiento; un mayor éxito en la competencia intra e interespecífica; una longevidad prolongada; (para las formas ectotérmicas que dependen de fuentes de calor externas para la obtención del calor) el potencial de inercia térmica (a mayor volumen, más cuesta enfriar un cuerpo); y la supervivencia en épocas de escasez y resistencia a las variaciones climáticas y a los extremos. Jordi Agustí, de la Universidad de Valencia, y colaboradores, suman otra, aplicable a formas extremadamente grandes como *Turiasaurus*: la de ampliar el área vital y la capacidad para recorrer grandes distancias (Agustí *et al.*, 2024).

Entre las desventajas están una mayor vulnerabilidad a la depredación (no es un error: frente a los depredadores, el tamaño es una ventaja y una desventaja a la vez); un aumento del tiempo de desarrollo (tanto pre como postnatal); un aumento de la demanda de recursos; un tiempo de generación más largo que da lugar a una tasa de evolución más lenta, lo que a su vez reduce la capacidad de adaptación; y una menor abundancia (es decir, un pequeño acervo genético, lo que también reduce la capacidad de adaptación).

Ventajas vs desventajas. Evidentemente, en el balance pesaron más las ventajas, por el hecho de que los saurópodos (como grupo, y algunos de ellos en forma extrema) *efectivamente* incrementaron su tamaño.

Pasando a la segunda pregunta. El marco teórico tradicional de la biología evolutiva pone en el centro la *composición genética* de los organismos: es la composición genética de los organismos *lo que cambia* en la evolución. En este sentido, el incremento de tamaño en el transcurso de la evolución (de los sauropodomorfos o de cualquier otro grupo de organismos) podría entenderse como parte de un cambio en esa composición genética. En los últimos 50 años, se ha consolidado un nuevo marco teórico que vuelve a poner en el centro al *desarrollo u ontogenia*. (Vuelve a poner, porque en realidad el nuevo marco retoma conceptos desarrollados en el siglo XIX). Este nuevo *contexto conceptual*, como lo llama Wallace Arthur, de la Universidad de Galway (Irlanda) (Arthur, 1997), permite dar cuenta de la evolución del tamaño corporal de las especies desde otra perspectiva.

Así, en el transcurso de la evolución, el desarrollo puede acelerarse o lentificarse, prolongarse o acortarse, posponerse o anticiparse. Estos procesos, llamados *heterocrónicos* en la literatura evolutiva, pueden involucrar la forma y/o el tamaño, total o parcialmente. En cuanto a la forma, si el desarrollo se acelera o prolonga, el descendiente adulto mostrará una forma *sobredesarrollada* (o *hipermadura*) con respecto al ancestro adulto (resultando en *peramorfosis*, en la jerga heterocrónica), dada la naturaleza canalizadora del desarrollo. Lo mismo con respecto al acortamiento o la lentificación: los descendientes adultos mostrarán una forma *subdesarrollada* (o *juvenilizada*), una que recuerda a los juveniles de los ancestros (resultando en *pedomorfosis*). En cuanto al tamaño, en el primer caso el descendiente habrá incrementado *peramórficamente* su tamaño; en el segundo, lo habrá reducido *pedomórficamente* en el caso del acortamiento, mientras que en el caso de la lentificación no es tan claro el resultado.

Desde la perspectiva del desarrollo, es posible concebir cambios profundos en la forma o el tamaño corporal a partir de cambios relativamente pequeños en el genoma, por ejemplo, mutaciones en genes que regulan la expresión de otros genes y que inciden en el desarrollo. Algunos autores como Kenneth McNamara, de la Universidad de Western Australia, hablan directamente de genes *heterocrónicos* para referirse a esta clase particular de genes *reguladores*, aunque no todos han adoptado esa denominación (Salgado y Arcucci, 2016, p. 236). Así, el aumento/disminución filogenética del tamaño corporal es un proceso relativamente simple, si nos atenemos al *cómo*.

4. ¿SAURÓPODOS HETEROCRÓNICOS?

Los primeros en postular la intervención de un mecanismo heterocrónico en la evolución de los saurópodos fueron José Bonaparte, del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” de Buenos Aires (Argentina), y Martín Vince, del Instituto “Miguel Lillo” de Tucumán (Argentina). A partir de semejanzas observadas entre el cráneo juvenil de *Mussaurus* (un sauropodomorfo basal del Triásico de Patagonia) y el cráneo adulto de ciertos saurópodos adultos, como *Camarasaurus*, del Jurásico Superior de América del Norte, plantearon que los saurópodos habrían surgido evolutivamente por neotenia, es decir, por lentificación del desarrollo de un sauropodomorfo basal hipotético (Bonaparte y Vince, 1979).

Más hacia acá en el tiempo, Ken McNamara y John Long, este último de la Universidad de Flinders (Australia), reunieron ejemplos de heterocronías en saurópodos, tanto de peramorfosis (e.g., aumento del tamaño corporal, alargamiento del maxilar) como de pedomorfosis (e.g., disminución del tamaño corporal, en algunos casos) (McNamara y Long, 2012).

Un aspecto asociado al aumento de tamaño corporal de los saurópodos que ha sido abordado desde la perspectiva de la heterocronía es el de su postura cuadrúpeda. Robert Reisz, de la Universidad de Toronto (Canadá), y colaboradores, sobre la base de evidencia observada en embriones y adultos de *Massospondylus*, propusieron, en 2005, que el cuadrupedismo de los saurópodos era pedomórfico; que habría evolucionado por retención filogenética del estado embrionario observado en *Massospondylus* (Reisz *et al.*, 2005). Sin embargo, Alejandro Otero, de la Universidad Nacional de La Plata (Argentina), y colaboradores, sobre la base de evidencia observada en *Mussaurus*, plantearon un escenario más complejo, atribuyendo un rol destacado a la reducción proporcional de la cabeza y el cuello y al crecimiento de la cola en la adquisición ontogenética del bipedismo (Otero *et al.*, 2019).

De todas formas, Otero y John Hutchinson, del Royal Veterinary College de Hatfield (Reino Unido), y uno de los coautores del artículo de 2019 encabezado por Otero, introducen la heterocronía en la base de Sauropoda. Concretamente, plantean un *pedomorfoclino* (o gradiente pedomórfico) para massópodos (un grupo más amplio que Sauropoda, que reúne a *Massospondylus* y a los Sauropodiformes) con respecto a la postura y la locomoción, de bípedo a cuadrúpedo, posiblemente atravesando una fase de bípedo facultativo (Otero y Hutchinson, 2022).

5. HETEROCRONÍA Y TAMAÑO CORPORAL

Long y McNamara defienden la idea de que el gran tamaño corporal de los dinosaurios es peramórfico, y que el tamaño corporal muy grande alcanzado por algunos de ellos es el resultado de la combinación de aceleración e *hipermorfosis* (Long y McNamara, 1997; McNamara y Long, 2012).

En principio, el o los procesos heterocrónicos detrás de ese incremento filogenético de tamaño corporal deben ser consistentes con lo que muestra la osteohistología. De hecho, es la paleosteohistología la herramienta propicia que nos permite discriminar si el crecimiento del descendiente se encuentra acelerado o lentificado, prolongado o acortado con respecto al del ancestro.

Sander estableció que los sauropodomorfos exhiben dos patrones básicos de crecimiento. En sauropodomorfos basales se habría dado un crecimiento cíclico (en principio anual) y comparativamente lento, sobre la base de la presencia, en toda la corteza ósea, de líneas de crecimiento detenido (*lags* por su sigla en inglés, *lines of arrested growth*), y el predominio de hueso fibroso paralelo entre sucesivas *lags* (Sander *et al.*, 2004, 2011). Por el contrario, en formas más derivadas (es decir, en Sauropoda), que muestran mayormente tejido óseo fibrolamelar ininterrumpido y profusamente vascularizado, se habría dado un crecimiento rápido y sostenido durante la mayor parte de su ontogenia, que se habría vuelto cíclico en etapas tardías (presumiblemente, cuando era alcanzada la madurez reproductiva). Esto último es inferido a partir de lo que se observa sobre todo en huesos apendiculares (Sander *et al.*, 2004, 2011).

De lo anterior, Sander concluye que la eliminación o supresión de ese crecimiento cíclico tardío fue clave para alcanzar grandes tamaños. Sin embargo, estudios recientes realizados sobre los lessemsáuridos, los primeros sauropodomorfos en alcanzar las 10 tns (recordemos, son saurópodos de acuerdo con la definición de Yates y los modelos filogenéticos actuales), revelan que el panorama es más complejo. En efecto, estos animales muestran numerosas *lags*, al igual que los sauropodomorfos basales (de menor tamaño corporal), pero entre sucesivas *lags* se observa un tejido óseo que es indicativo de un crecimiento inusualmente acelerado. Es más: para Cecilia Apaldetti, de la Universidad Nacional de San Juan (Argentina), y colaboradores, los lessemsáuridos exhiben las tasas de aposición ósea más altas entre los saurópodos (20 y 37 μm por día en el fémur de *Lessemsaurus*, y 19,1 μm por día en el húmero de *Ingentia*) (Apaldetti *et al.*, 2018). Nacho Cerda, de la Universidad Nacional de Río Negro (Argentina), y uno de los coautores del artículo encabezado por Apaldetti, refiere que, en otros saurópodos, las tasas de aposición nunca alcanzan más de 12 μm por día (Cerda, 2022). (Esas tasas de aposición fueron obtenidas dividiendo el espesor de un ciclo de crecimiento por el número de días al año, utilizando el valor de 365 días al año).

En el caso de los lessemsáuridos (como *Ingentia*, de la provincia de San Juan, Figura 2), es probable que el mecanismo heterocrónico responsable de su incremento en tamaño corporal haya sido la *aceleración secuencial*. La *heterocronía secuencial* ha sido definida por McKinney y McNamara (1991, p. 391) como un cambio que afecta en la misma forma un número de eventos o estadios ontogenéticos secuenciales. En el caso de los saurópodos lessemsáuridos, puede pensarse en una aceleración dentro de cada estadio o ciclo, no aceleración de la secuencia, ya que los ciclos siguen siendo anuales (supuestamente).

El de los saurópodos lessemsáuridos fue un ensayo temprano e independiente hacia el gigantismo, ensayo que se inscribe en el “tercer pulso” de incremento corporal de Otero y de Fabrègues (2022) correspondiente al Noriano medio-tardío, que se dio en distintos continentes, y que fue compartido con otros sauropodomorfos, como *Plateosaurus* en Europa, y *Coloradisaurus* y *Riojasaurus* en América del Sur. (El “primer pulso” corresponde al Carniano, y el “segundo” al Noriano temprano, Otero y de Fabrègues, 2022, p. 78). Luego de este primer ensayo tuvo lugar el salto definitivo, aquel que, según Sander, involucró a las formas derivadas de Sauropodomorpha.

Con respecto a los mecanismos heterocrónicos implicados en este último y decisivo proceso, Otero y Hutchinson (2022, p. 459) se inclinan por la *neotenia*. Concretamente, sugieren que una tasa de crecimiento acelerada en las etapas iniciales de la ontogenia, combinada con una *desaceleración* (filogenética) *de la tasa de cambio morfológico*, pudieron ser los factores que enmarcaron el patrón de neotenia que, en última instancia, dio pie al gigantismo definitivo de los saurópodos.

Otra forma de verlo sería considerar un *postdesplazamiento* del cese de la etapa de crecimiento acelerado inicial. El postdesplazamiento es un proceso pedomórfico, como la neotenia, y que al igual que esta última puede conducir a descendientes de un mayor tamaño corporal. De todas formas, Otero y Hutchinson (op. cit.) concluyen que solo postergando la madurez sexual no alcanza, o al menos echan dudas sobre eso.

6. RÉCORDS PATAGÓNICOS

El segundo proceso que mencioné al comienzo de la conferencia, el del *escalamiento* del gigantismo en Neosauropoda (específicamente, dentro de Titanosauria), aún no ha sido estudiado desde el punto de vista heterocrónico, y tampoco hay estudios comparativos que incluyan a las formas de mayor masa corporal (e.g., que compare el gigantismo dentro y fuera de Lognkosauria, ver más abajo).

A continuación, se indican las especies involucradas en este proceso. Se incluyen aquellas que caen en la categoría *Giant Body Size* de Bernardo González Riga, de la Universidad Nacional de Cuyo (Argentina), y colaboradores (González Riga *et al.*, 2022), y se incorpora *Bustingorrytitan shiva*, publicado con posterioridad a 2022. Las masas corporales son tomadas de Otero y Hutchinson (2022, Tabla I), excepto las de *Antarctosaurus giganteus*, *Puertasaurus reuili*, *Patagotitan mayorum* y *Notocolossus gonzalezparejasi*. No se mencionan los distintos métodos utilizados para el cálculo de la masa corporal, así como tampoco los márgenes de error, en aquellos casos en que fueron estimados. Tampoco se discuten las bondades de cada uno de esos métodos (ver Carballido *et al.*, 2017, Materiales Suplementarios Electrónicos). La lista de taxones es la que sigue, por orden alfabético, y el mapa de distribución de los hallazgos es mostrado en la Figura 3.

1. *Antarctosaurus giganteus*. Holotipo: MLP 26-316 (Museo de La Plata, Argentina), costillas, vértebra caudal, fragmentos de huesos largos, dos fémures, ambos pubis incompletos. Procedencia geográfica y estratigráfica: China Muerta, Neuquén. Formación Plottier, Coniaciano. Masa corporal: 69 tns (Mazzetta *et al.*, 2004) (Excavación a cargo de Ernesto Bachmann).



Figura 3. Mapa de la Patagonia argentina (incluyendo el sur de la provincia de Mendoza, que políticamente no forma parte de la región patagónica) con la ubicación aproximada de los sitios de extracción de los materiales tipo de los saurópodos gigantes mencionados en la conferencia: 1, *Antarctosaurus giganteus*; 2, *Argentinosaurus huinculensis*; 3, *Bustingorrytitan shiva*; 4, *Dreadnoughtus schrani*; 5, *Futalognkosaurus dukei*; 6, *Notocolossus gonzalezparejasi*; 7, *Patagotitan mayorum*; y 8, *Puertasaurus reuili*.



Figura 4: Excavación del holotipo de *Argentinosaurus huinculensis*, Plaza Huincul, enero de 1989. 1, vista general de la excavación; 2, de izquierda a derecha, José Bonaparte, Raúl Vacca (tapado parcialmente), Martín Vince (de jeans), Jorge Calvo (en cuclillas), y Leonardo Salgado; 3, traslado de una de las vértebras dorsales al museo. A la derecha, observando, Martín Vince. Fotos gentileza Rodolfo Coria.

2. *Argentinosaurus huinculensis* (Figura 4). Holotipo: MCF-PVPH-1 (Museo “Carmen Funes”, paleovertebrados Plaza Huincul, Neuquén, Argentina), seis vértebras dorsales incompletas, parte de un sacro, costillas, una fíbula. Procedencia geográfica y estratigráfica: Plaza Huincul, Neuquén. Formación Huincul, Cenomaniano-Turoniano (Bonaparte y Coria, 1993). Masa corporal: 70–94,8 tns (Excavación a cargo de José Bonaparte, del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, y continuada por Rodolfo Coria, del Museo “Carmen Funes” de Plaza Huincul).

3. *Bustingorrytitan shiva* (Figura 5). Holotipo: MMCH-Pv 59/1–40 (Museo Paleontológico Municipal de Villa El Chocón “Ernesto Bachmann”, Neuquén, Argentina), esqueleto parcial. Procedencia geográfica y estratigráfica: Villa El Chocón, Neuquén. Formación Huincul, Cenomaniano-Turoniano (Simón y Salgado, 2023). Masa corporal: 67,2 tns (Excavación a cargo de María Edith Simón, como parte del museo choconense).



Figura 5. Excavación de *Bustingorrytitán sbiva*, Neuquén, 2001. De ropas claras, Edith Simón, junto a colaboradores y técnicos del Museo “Ernesto Bachmann” de Villa El Chocón, Neuquén.

estratigráfica: Cerro Guillermo, Mendoza (González Riga *et al.*, 2016). Masa corporal: 60,4 tns (Excavación a cargo de Bernardo González Riga, de la Universidad Nacional de Cuyo).

7. *Patagotitan mayorum* (Figura 9). Holotipo: MPEF-PV 3400 (Museo Paleontológico “Egidio Feruglio”, Chubut, Argentina), esqueleto parcial. Procedencia geográfica y estratigráfica: La Flecha, Chubut. Formación Cerro Barcino, Albiano tardío (Carballido *et al.*, 2017). Masa corporal: 52–57 tns (Otero y Hutchinson, 2022)



Figura 6: Excavación de *Dreadnoughtus schrani*, Santa Cruz, 2005. De sombrero marrón, Ken Lacovara. Foto gentileza Lucio Ibiricu.

4. *Dreadnoughtus schrani* (Figura 6). Holotipo: MPM-PV 1156 (Museo Regional “Padre Manuel Jesús Molina”, Santa Cruz, Argentina). Procedencia geográfica y estratigráfica: Cerro Fortaleza, Santa Cruz. Formación Cerro Fortaleza, Campaniano (Lacovara *et al.*, 2014). Masa corporal: 26,9–59,4 tns (Excavación a cargo de Ken Lacovara, de la Universidad de Rowan).

5. *Futalognkosaurus dukei* (Figura 7). Holotipo: MUCPv 323 (Museo de la Universidad Nacional del Comahue, Neuquén, Argentina), esqueleto parcial. Procedencia geográfica y estratigráfica: Los Barreales, Neuquén. Formación Portezuelo, Turoniano-Coniaciano (Calvo *et al.*, 2007). Masa corporal: 38,1 tns (Excavación a cargo de Jorge Calvo, de la Universidad Nacional del Comahue).

6. *Notocolossus gonzalezparejasi* (Figura 8). Holotipo: UNCuyo-LD 301 (Universidad Nacional de Cuyo, Laboratorio de Dinosaurios, Mendoza, Argentina), esqueleto parcial. Procedencia geográfica y

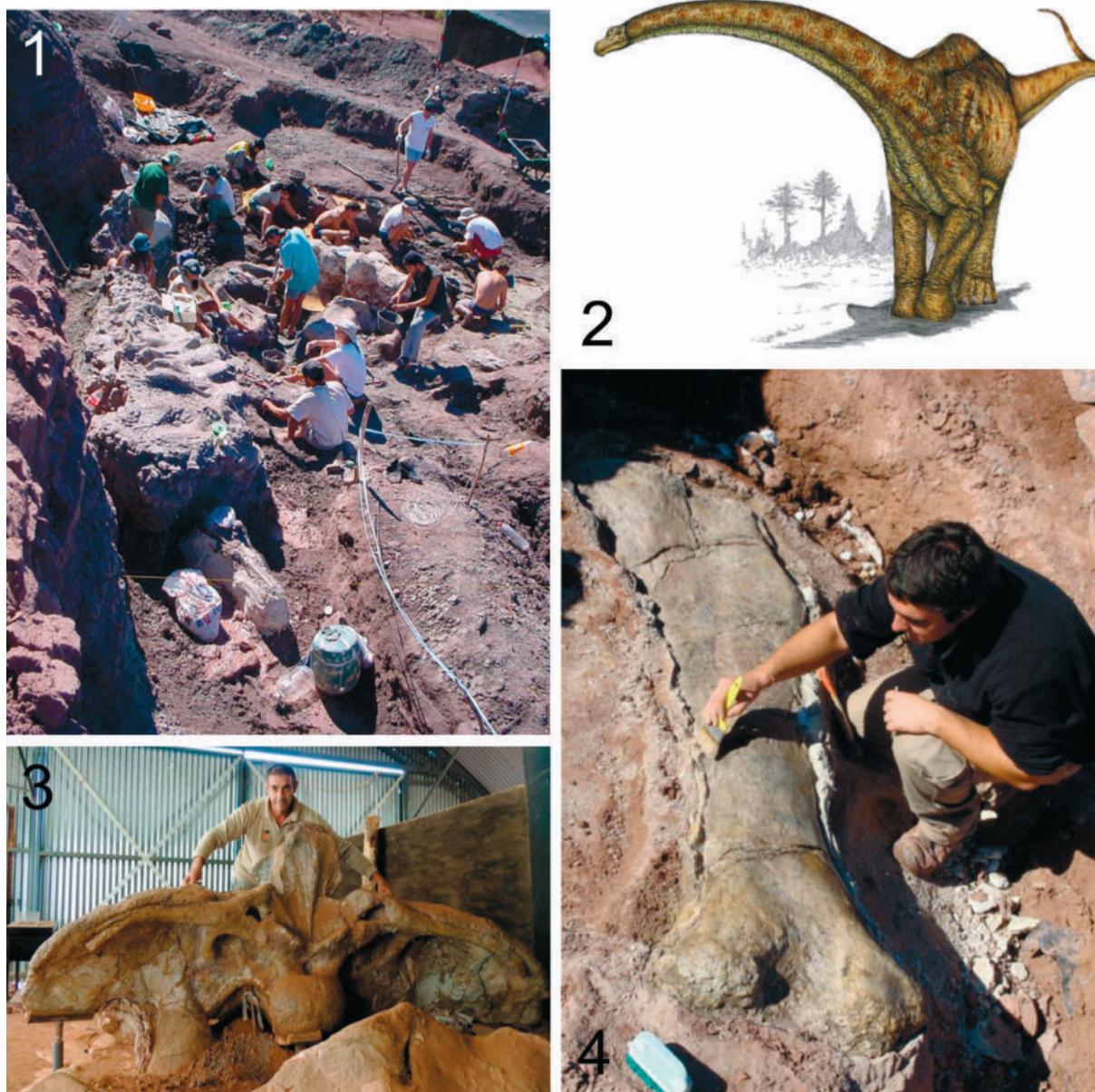


Figura 7. 1, Vista general de la excavación del holotipo de *Futalognkosaurus dukei*, Neuquén, ¿2002?; 2, reconstrucción artística de Lucas Fiorelli; 3, Jorge Calvo, junto al sacro y pelvis en vista anterior; 4, fémur de 1,98 m hallado en el mismo sitio que el material tipo, unos años más tarde. Si bien el material nunca fue incorporado al holotipo de *Futalognkosaurus dukei*, presumiblemente pertenece al mismo espécimen. Fotos gentileza Juan Mansilla.

o 69 tns (Carballido *et al.*, 2017) (Excavación a cargo de José Luis Carballido, del Museo Paleontológico “Egidio Feruglio” de Trelew, Chubut).

8. *Puertasaurus reuili* (Figura 10). Holotipo: MPM 10002 (Museo Regional “Padre Manuel Jesús Molina”, Santa Cruz, Argentina), cuatro vértebras (dos presacras y dos caudales fragmentarias) desarticuladas.



Figura 8. Excavación del holotipo de *Notocolossus gonzalezparejasi*, Mendoza, 2009. 1, Bernardo González Riga midiendo uno de los extremos del húmero; 2, vista general de la excavación; 3, Bernardo junto al “bochón” conteniendo la vértebra dorsal anterior. Fotos gentileza Bernardo González Riga.



Figura 9: 1, Primera excavación de *Patagotitan mayorum*, enero de 2013, Chubut (de izquierda a derecha José Luis Carballido, Leonardo Salgado y Nacho Cerda); 2, Alejandro Otero junto al fémur (izquierdo) más largo hallado en el yacimiento La Flecha, MPEF PV 3399/44, correspondiente a uno de los paratipos, con 2,38 m, recolectado en 2013; 3, vista general de la excavación de los seis especímenes, holotipo y paratipos, año 2015. Fotos gentileza José Luis Carballido.



Figura 10: 1, Vista general del yacimiento de *Puertasaurus reutili*, Santa Cruz, 2001. Una de las vértebras, a la izquierda, Juan I. Canale, hoy en el Museo “Ernesto Bachmann” de Villa El Chocón; a la derecha, Fernando Novas; 2, Pablo Puerta (hoy en el Museo “Egidio Feruglio” de Trelew, Chubut), “embochonando” una de las vértebras; 3, transporte de los materiales; 4, reconstrucción artística de Gabriel Lío. Fotos gentileza Fernando Novas.

Procedencia geográfica y estratigráfica: Cerro Los Hornos, Santa Cruz. Formación Cerro Fortaleza, Campaniano (Novas *et al.*, 2005). Masa corporal: \approx *Argentinosaurus*. (Excavación a cargo de Fernando Novas, del Laboratorio de Anatomía Comparada y Evolución de los vertebrados, del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires).

Con respecto a los mecanismos evolutivos que impulsaron el gigantismo récord de estos saurópodos patagónicos, solo pueden hacerse conjeturas. Como comenté, John Long y Ken McNamara defienden que la causa heterocrónica del gran tamaño corporal es una combinación de aceleración e hipermorfofosis, al menos en grandes terópodos (Long y McNamara, 1997). Otero y Hutchinson (2022, p. 458) coinciden en que la aceleración sola no alcanza a explicar el gran tamaño corporal de los saurópodos. Citando a Sander *et al.* (2004), refieren que la aceleración no siempre resulta en un incremento en tamaño corporal, y que las formas aceleradas pueden ser incluso más chicas. Por esta razón, como vimos, se inclinan por la neotenia.

La pregunta a responder aquí es ¿qué llevó a algunos saurópodos a superar las 50 tns? O preguntado de otro modo, ¿qué pudo haber aventajado a un saurópodo de 50 tns sobre uno de 30 o 40? Algo crucial a la hora de abordar estas preguntas es conocer si el gigantismo extremo de los saurópodos que integran la lista de arriba es *heredado*, o si el mismo evolucionó separadamente en cada uno de ellos bajo condiciones ecológicas similares (ya comenté que posiblemente este proceso ocurrió más de una vez). Dicho de otro modo, es crucial conocer cuál es la *señal filogenética* de ese gigantismo extremo, entendiendo por señal filogenética la tendencia de organismos relacionados evolutivamente a parecerse entre sí (Blomberg *et al.*, 2003). Si la señal filogenética es fuerte, entonces, el gigantismo extremo habría sido resiliente a las variaciones ecológicas a lo largo del Cretácico Tardío: la tendencia a parecerse de esos saurópodos se habría impuesto a las circunstancias ecológicas.

Los saurópodos gigantes de la lista anterior pertenecen al clado de los Titanosauria (definidos filogenéticamente como todos los descendientes del ancestro común de *Andesaurus delgadoi* y *Saltasaurus loricatus*, Carballido *et al.*, 2022). Dentro de Titanosauria, José Luis Carballido y colaboradores, en el artículo original de *Patagotitan mayorum*, obtienen que todos los gigantes excepto *Notocolossus* y *Dreadnoughtus* “caen” en Lognkosauria (definidos por Carballido *et al.*, 2022 como el grupo que reúne al ancestro común de *Futalognkosaurus dukei* y *Mendozasaurus neguyelap* y a todos sus descendientes) (Carballido *et al.*, 2017). Simón y Salgado (2023), por su parte, ubican a *Notocolossus* dentro de Lognkosauria, pero dejan afuera a *Dreadnoughtus* y *Bustingorrytitan*. Por último, Otero y Hutchinson (2022, p. 464) reconocen que ocurrió un importante aumento (una triplicación) de la masa corporal en la base del clado conformado por *Notocolossus* y Lognkosauria, con respecto a la mayoría de los nodos dentro de Titanosauria.

De lo anterior, resulta claro que los Lognkosauria son un grupo de titanosaurios particularmente grandes, intrínsecamente grandes, y que el gigantismo extremo de algunos de ellos (porque no todos fueron extremadamente gigantes; por caso, *Mendozasaurus*, del Cretácico Superior de Mendoza (Argentina), uno de los taxones *especificadores* del grupo, registra unas 16 o 17 tns, Paul, 2010) puede explicarse en parte por *herencia filogenética*: por el solo hecho de ser lognkosaurios.

7. ¿POR QUÉ EN PATAGONIA?

Hay aquí dos posibilidades: o bien existe un *sesgo tafonómico* (por alguna razón, no se han preservado saurópodos gigantes fuera de Patagonia), o bien las condiciones ecológicas en el Cretácico fuera de Patagonia fueron restrictivas o no estimulantes (debido, por ejemplo, a la ausencia de grandes predadores). A favor de la primera posibilidad está el hecho mencionado de que existen evidencias de saurópodos de tamaños corporales comparables al menos en América del Norte y China. Con respecto a la segunda, hay que decir que en Patagonia se registran los Theropoda de mayor masa corporal registrados a la fecha: los carcarodontosáuridos (con un récord de 6,4 tns en *Giganotosaurus*, Campione *et al.*, 2014). *Tyrannotitan* (5,6 tns, Campione *et al.*, 2014) y *Mapusaurus* (4,3 tns, Campione *et al.*, 2014) fueron hallados en los mismos niveles que *Patagotitan* por un lado (Formación Cerro Barcino), y *Argentinosaurus* y *Bustingorrytitan* por el otro (Formación Huinul). En el Cretácico Superior de América del Sur, con posterioridad a la extinción de los carcarodontosáuridos, hay registros de abelisáuridos de gran porte, como *Pycnonemosaurus*, del Cretácico Superior de Brasil, con casi 9 m de longitud (Grillo y Delcourt, 2017), aunque todavía no se han hallado saurópodos gigantes en Brasil, ni terópodos gigantes en Santa Cruz, provincia argentina de donde proviene *Dreadnoughtus*. Estos grandes depredadores (si verdaderamente lo fueron, porque pudieron ser preferentemente carroñeros) bien pudieron impulsar a esos saurópodos a alcanzar sus enormes tamaños (y su ausencia, eventualmente, desestimular su desarrollo). De hecho, Sander piensa que las presiones de predación ejercidas por los terópodos habrían sido muy altas, sobre todo en etapas ontogenéticas tempranas, antes de que los saurópodos superaran en masa corporal a los terópodos más grandes (Sander, 2013). Junto a sus colaboradores, Sander propone que el máximo tamaño corporal alcanzado por los saurópodos tuvo menos que ver con razones intrínsecas (i.e., constricciones mecánicas) que extrínsecas; concretamente, propone que fueron los terópodos los que chocaron con una limitación propia de su *bauplan* bípedo y con la disponibilidad de presas (Sander *et al.*, 2011); habría sido esa circunstancia la que detuvo la carrera armamentística entre terópodos predadores y saurópodos presas. De cualquier forma, el límite superior para los organismos terrestres debido a las fuerzas gravitacionales sería de al menos 75 tns (Günther *et al.*, 2002), lo que no está muy lejos de los máximos valores alcanzados por los saurópodos.

8. CIERRE FILOSÓFICO

Las respuestas a las preguntas que nos hacemos sobre los grandiosos saurópodos patagónicos contribuyen a mejorar nuestro conocimiento sobre la vida en el pasado. Sin embargo, como vimos a lo largo de esta conferencia, esas respuestas siguen lejos de ser definitivas (en ciencia ninguna lo es), y es de esperar que los próximos años nos traigan nuevas preguntas, a la luz de los nuevos hallazgos que seguramente se producirán, en Patagonia y en otras partes del mundo.

¿Por qué nos fascinan tanto los dinosaurios y en qué medida su gran tamaño contribuye a esa fascinación? Hace unos años, el paleontólogo y divulgador José Luis Sanz, de la Universidad Autónoma de Madrid,

expresó que los dinosaurios nos fascinan porque dominaron la Tierra antes que nosotros (Parque de las Ciencias, 2012). Me permito agregar a la respuesta de Pepelu que el tamaño grande no es insignificante en esa noción (ilusoria, por cierto) de supremacía especista, ya que los peces también dominaron la Tierra en algún momento de su historia y no nos generan lo que los dinosaurios. Hoy, a los *Homo sapiens* (al menos a los de Occidente, y ciertamente solo a los machos/varones), sin ser los homínidos de mayor tamaño corporal ni tampoco los de mayor volumen cerebral, nos sigue fascinando el tamaño, la cantidad, como causa o signo de superioridad ontológica (más grande = superior = mejor).

9. AGRADECIMIENTOS

Doy las gracias a Fernando Novas (Laboratorio de Anatomía y Evolución de los Vertebrados, Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Buenos Aires, Argentina), Rodolfo Coria (Museo “Carmen Funes” de Plaza Huincul, Neuquén, Argentina), Cecilia Apaldetti (Universidad Nacional de San Juan, Argentina), María Edith Simón (Neuquén, Argentina), Juan Canale (Museo Paleontológico de Villa El Chocón “Ernesto Bachmann”, Neuquén, Argentina), Lucio Ibiricu (Instituto Patagónico de Geología y Paleontología, Chubut, Argentina), Bernardo González Riga (Universidad Nacional de Cuyo, Mendoza, Argentina) y Juan Mansilla (Proyecto Dino, Universidad Nacional del Comahue, Neuquén, Argentina), por el aporte de material fotográfico y documental de los hallazgos de saurópodos gigantes. A Alejandro Otero (Universidad Nacional de La Plata, Argentina), por la lectura crítica del manuscrito. A los paleoartistas Jorge González (Jujuy, Argentina), Lucas Fiorelli (Centro Regional de Investigaciones Científicas y Transferencia Tecnológica de La Rioja, Argentina) y Gabriel Lío (Buenos Aires, Argentina), por las reconstrucciones artísticas de distintos saurópodos.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGUSTÍ, J., ALCALÁ, L. y SANTOS-CUBEDO, A. (2024). Did large foraging migrations favor the enormous body size of giant sauropods? The case of *Turiasaurus*. *Spanish Journal of Palaeontology*, 39 <https://doi.org/10.7203/sjp.28176>
- APALDETTI, C., MARTÍNEZ, R.N., CERDA, I.A., POL, D., y ALCOBER, O. (2018). An early trend towards gigantism in Triassic sauropodomorph dinosaurs. *Nature Ecology & Evolution*, 2, 1227–1232. <https://doi.org/10.1038/s41559-018-0599-y>
- APALDETTI, C. y MARTÍNEZ, R.N. (2022). South American Non-Gravisaurian sauropodiformes and the Early Trend towards gigantism. En: *South American Sauropodomorph Dinosaurs. Record, Diversity and Evolution*. (Otero, A., Carballido, J.L., Pol, D., eds.). Springer, Cham, 93–130.
- ARTHUR, W. (1997). *The origin of animal body plans. A study in evolutionary developmental biology*. Cambridge: UNIVERSITY PRESS.
- BLOMBERG, S.P., GARLAND, T.JR. y IVES, A.R. (2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*, 57, 717–745.

- CALVO, J.O., PORFIRI, J.D., GONZÁLEZ RIGA, B.J., KELLNER, A.W.A. (2007). A new Cretaceous terrestrial ecosystem from Gondwana with the description of a new sauropod dinosaur. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 79, 529–541.
- CAMPIONE, N.E., EVANS, D.C., BROWN, C.M. y CARRANO, M.T. (2014). Body mass estimation in non-avian bipeds using a theoretical conversion to quadruped stylopodial proportions. *Methods in Ecology and Evolution*, 5, 913–923.
- CAPONI, G. (2014). Contribución a una historia de la distinción próximo-remoto. *Revista Brasileira de História da Ciência*, 7(1), 16–31.
- CARBALLIDO, J.L. y SANDER, M. (2014). Postcranial axial skeleton of *Europasaurus holgeri* (Dinosauria, Sauropoda) from the Upper Jurassic of Germany: implications for sauropod ontogeny and phylogenetic relationships of basal Macronaria. *Journal of Systematic Palaeontology*, 12(3), 335–387, DOI: 10.1080/14772019.2013.764935.
- CARBALLIDO, J.L., POL, D., OTERO, A., CERDA, I.A., SALGADO, L., GARRIDO, A.C., RAMEZANI, J., CÚNEO, N.R. y KRAUSE, M.J. (2017). An assemblage of giant dinosaurs from the mid-Cretaceous of Patagonia. *Proceedings of the Royal Society B*, 284:20171219. <https://doi.org/10.1098/rspb.2017.1219>
- CARBALLIDO, J.L., OTERO, A., MANNION, P.D., SALGADO, L. y PÉREZ MORENO, A. (2022). Titanosauria: a critical reappraisal of its systematics and the relevance of the *South American Record*. En: *South American Sauropodomorph Dinosaurs. Record, Diversity and Evolution*. (Otero, A., Carballido, J.L., Pol, D., eds.). Springer, Cham, 269–298.
- COOMBS, W.P. (1975). Sauropod habits and habitats. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 17, 1–33. [https://doi.org/10.1016/0031-0182\(75\)90027-9](https://doi.org/10.1016/0031-0182(75)90027-9), p. 2.
- FOWLER, D.W. y SULLIVAN, R.M. (2011). The first Giant titanosaurian sauropod from the Upper Cretaceous of North America. *Acta Palaeontologica Polonica*, 56, 685–690.
- GÓMEZ, K.L., CARBALLIDO, J.L. y POL, D. (2024). Cranial anatomy of *Bagualia alba* (Dinosauria, Eusauropoda) from the Early Jurassic of Patagonia and the implications for sauropod cranial evolution. *Journal of Systematic Palaeontology*, 22, 1, 2400471, DOI: 10.1080/14772019.2024.2400471.
- GONZÁLEZ RIGA, B.J., CASAL, G., FIORILLO, A.R. y ORTÍZ, L. (2022). Taphonomy: Overview and New Perspectives related to the Paleobiology of Giants. En: *South American Sauropodomorph Dinosaurs. Record, Diversity and Evolution*. (Otero, A., Carballido, J.L., Pol, D., eds.). Springer, Cham, 541–582.
- GRILLO, O.N. y DELCOURT, R. (2017). Allometry and body length of abelisauroid theropods: *Pycnonemosaurus nevesi* is the new king. *Cretaceous Research*, 69, 71–89.
- GÜNTHER, B., MORGADO, E., KIRSCH, K. y GUNGA, H.-C. (2002). Gravitational tolerance and size of *Brachiosaurus brancai*. *Mitteilungen aus dem Museum für Naturkunde in Berlin, Geowissenschaftliche Reihe*, 5, 265–269.
- HONE, D.W.E. y BENTON, M.J. (2005). The evolution of large size: how does Cope's Rule work? *Trends in Ecology and Evolution*, 20, 4–6.
- LACOVARA, K., LAMANNA, M., IBIRICU, L., POOLE, J.C., SCHROETER, E.R., ULLMANN, P.V., VOEGELE, K.K., BOLES, Z.M., CARTER, A.M., FOWLER, E.K., EGERTON, V.M., MOYER, A.E., COUGHENOUR, C.L., SCHEIN, J.P., HARRIS, J.D., MARTÍNEZ, R.D. y NOVAS, F.E. (2014). A Gigantic, Exceptionally Complete Titanosaurian Sauropod Dinosaur from Southern Patagonia, Argentina. *Scientific Reports*, 4, 6196 (2014). <https://doi.org/10.1038/srep06196>
- LANGER, M.C., EZCURRA, M.D., BITTENCOURT, J.S. y NOVAS, F.E. (2010). The origin and early evolution of dinosaurs. *Biological Reviews*, 84, 1–56.

- LONG, J.A. y MCNAMARA, K.J. (1997). Heterochrony: the key to dinosaur Evolution. En: *Dinofest International*. (Wolberg, D.I., Stump, E., Rosenberg, C.D, eds.). *Academy of Natural Sciences*, Philadelphia, 113–123
- MAZZETTA, G.V., CHRISTIANSEN, P. y FARIÑA, R.A. (2004). Giants and bizarres: body size of some southern South American Cretaceous dinosaurs. *Historical Biology*, 2004, 1–13.
- MCKINNEY, M.L. y MCNAMARA, K.J. (1991). *Heterochrony: The Evolution of Ontogeny*. Plenum Publishing Corporation. Nueva York. 437p.
- MCNAMARA, K.J. y LONG, J. (2012). Heterochrony and dinosaur evolution. En: *The Complete Dinosaur* 2nd Edition. (Farlow, J., ed.). *Indiana University Press*, Bloomington, 761–784.
- OTERO, A. y DE FABRÈGUES, C.P. (2022). Non-sauropodiform Plateosaurians: Milestones trough the “Prosauropod” Bauplan. En: *South American Sauropodomorph Dinosaurs. Record, Diversity and Evolution*. (Otero, A., Carballido, J.L., Pol, D., eds.). Springer, Cham, 51–92.
- OTERO, A. y GASPARINI, Z. (2014). The History of the cast skeleton of *Diplodocus carnegii* Hatcher 1901, at the Museo de La Plata, Argentina. *Annals of Carnegie Museum*, 82(3), 291–304.
- OTERO, A. y HUTCHINSON, J.R. (2022). Body Size Evolution and locomotion in Sauropodomorpha: what the South American record tells us. En: *South American Sauropodomorph Dinosaurs. Record, Diversity and Evolution*. (Otero, A., Carballido, J.L., Pol, D., eds.). Springer, Cham, 443–472.
- OTERO, A., CUFF, A.R., ALLEN, V., SUMNER-ROONEY, L., POL, D. y HUTCHINSON, J.R. (2019). Ontogenetic changes in the body plan of the sauropodomorph dinosaur *Mussaurus patagonicus* reveal shifts of locomotor stance during growth. *Scientific Reports*, 9, 7614. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-44037-1>
- Parque de las Ciencias, 2012. <https://www.parqueciencias.com/sala-de-prensa/los-dinosaurios-nos-fascinan-porque-dominaron-la-tierra-antes-que-nosotros/#:~:text=%E2%80%9Clos%20dinosaurios%20nos%20fascinan%20porque%20representan%20el%20linaje%20de%20animales,la%20Tierra%20antes%20que%20nosotros%E2%80%9D>.
- PAUL, G.S. (2010). *The Princeton Field Guide to Dinosaurs*. Primera Edición. Princeton University Press.
- PAUL, G.S. (2024). *The Princeton Field Guide to Dinosaurs*. Tercera Edición. Princeton University Press.
- PODGORNY, I. y PLÖGER, T.(1999). El largo viaje al Plata del *Diplodocus carnegii*. *Ciencia Hoy*, 9(51), 50–55.
- RYAN, C. (2004). European Travel Writings and the Patagonian giants. How Patagonia got its name — among other things. *Lawrence Today Magazine*. Otoño de 2004. <https://web.archive.org/web/20051109185210/http://www.lawrence.edu/news/pubs/lt/fall04/giants.shtml>
- REISZ, R.R., SCOTT, D., SUES, H.D., EVANS, D.C. y RAATH, M.A. (2005). Embryos of an early prosauropod dinosaur and their evolutionary significance. *Science*, 309, 761–764.
- REQUETA LOZA, E., COLINA AGUIRRE, A., FERNÁNDEZ ORTEGA, A., PEREDA OLASOLO, J.C., y PÉREZ-LORENTE, F. (2022). Huellas saurópodas colosales en el Cretácico Inferior de la Cuenca de Cameros. Soto en Cameros (La Rioja). *Zubía*, 40, 59–76.
- ROYO-TORRES, R., COBOS, A., y ALCALÁ, L. (2006). A Giant European Dinosaur and a New Sauropod Clade. *Science*, 314, 1925–1927.
- SANDER, P.M. (2013). An Evolutionary Cascade Model for Sauropod Dinosaur Gigantism - Overview, Update and Tests. *PLoS ONE*, 8(10), e78573. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0078573>.
- SANDER, P.M., KLEIN, N., BUFFETAUT, E., CUNY, G., SUTEETHORN, V. y LE LOEUFF, J.(2004). Adaptative radiation in sauropod dinosaurs: bone histology indicates rapid evolution of giant body size through acceleration. *Organisms Diversity & Evolution*, 4,165–173.

- SANDER, P.M., CHRISTIAN, A., CLAUSS, M., FECHNER, R., GEE, C.T., GRIEBELER, E.-M., GUNGA, H.-C., HUMMEL, J., MALLISON, H., PERRY, S.F., PREUSCHOFT, H., RAUHUT, O.W.M., REMES, K., TÜTKEN, T., WINGS, O. y WITZEL, W. (2011). Biology of the sauropod dinosaurs: the evolution of gigantism. *Biological Reviews*, 86, 117–155.
- SERENO, P.C. (1998). A rationale for phylogenetic definitions, with application to the higher-level taxonomy of Dinosauria. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 210 (1), 41–83.
- SIMÓN, M.E. y SALGADO, L. (2023). A new gigantic titanosaurian sauropod from the early Late Cretaceous of Patagonia (Neuquén Province, Argentina). *Acta Palaeontologica Polonica*, 68(4), 719–735.
- STEIN, K., CSIKI, Z., CURRY ROGERS, K., WEISHAMPEL, D.B., REDELSTORFF, R., CARBALLIDO, J.L. y SANDER, M. (2010). Small body size and extreme cortical bone remodeling indicate phyletic dwarfism in *Magyarosaurus dacus* (Sauropoda: Titanosauria). *Proceedings of the National Academy of Sciences of The United States of America*, 107, 20, 5-2010; 9258-9263.
- WINGS, O., SCHWARZ-WINGS, D. y FOWLER, D.W. (2011). New sauropod material from the Late Jurassic part of the Shishugou Formation (Junggar Basin, Xinjiang, NW China). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie*, 262, 129–150; Stuttgart.
- YATES, A.M. (2007). The first complete skull of the Triassic dinosaur *Melanorosaurus* Haughton (Sauropodomorpha: Anchisauria). *Special Papers in Palaeontology*, 77, 9–55.
- YATES, A.M., BONNAN, M.F., NEVELING, J., CHINSAMY, A. y BLACKBEARD, M.G. (2009). A new transitional Sauropodomorph dinosaur from the Early Jurassic of South Africa and the evolution of sauropod feeding and quadrupedalism. *Proceedings of the Royal Society B*, 277, 787–794.

