

DINOSAURIOS DE LA PATAGONIA: DESCUBRIMIENTOS, ACTIVIDADES Y PERSPECTIVAS

Palabras clave: Paleontología Mesozoico Dinosaurios Patagonia.
Key words: Paleontology Mesozoic Dinosaurs Patagonia.

Desde hace más de cien años y por distintas razones, los dinosaurios suscitan un gran interés por parte no solo de los especialistas en paleontología sino del público en general. La Patagonia posee un registro de dinosaurios muy diverso, el cual comprende casi la totalidad de la historia evolutiva del grupo, desde el Triásico hasta el Cretácico, momento en el que casi todos los dinosaurios desaparecen de la faz del planeta. En este trabajo se repasa el registro de los dinosaurios patagónicos, destacándose las principales líneas de investigación y los temas en que más ha avanzado el conocimiento en los últimos años, a la vez que se señalan las perspectivas a futuro de la dinosaurología argentina.

Fernando Emilio Novas¹ y Leonardo Salgado²

¹ Laboratorio de Anatomía Comparada y Evolución de los Vertebrados (LACEV). Museo Argentino de Ciencias Naturales. CONICET.

² Instituto de Investigación en Paleobiología y Geología. Universidad Nacional de Río Negro, CONICET.

E-mail: fernovas@yahoo.com.ar

For more than a hundred years and for different reasons, dinosaurs have aroused great interest not only from specialists in paleontology but also from the general public. Patagonia has a very diverse dinosaur record, which comprises almost the entire evolutionary history of the group, from the Triassic to the Cretaceous, when almost all dinosaurs disappear from the face of the planet. This paper reviews the record of Patagonian dinosaurs, highlighting the main lines of research and topics in which knowledge has advanced the most in recent years, while pointing out the future prospects of Argentine dinosaurology.

La Patagonia es famosa a nivel mundial por su enorme riqueza paleontológica, la cual comenzó a ser develada cuando Charles Darwin colectó, en 1833, restos de mamíferos extinguidos en las costas de lo que hoy es la provincia de Santa Cruz. De allí en más, una vasta variedad de organismos fosilizados fueron descubiertos en rocas de diversas edades, desde invertebrados del Cámbrico, con una antigüedad de más de 520 millones de años, hasta girones de cuero con pelos pertenecientes a perezosos gigantes de 10.000 años de antigüedad, incluyendo también ostras del tamaño de un plato que poblaron los mares cálidos que cubrieron gran parte de la Patagonia 30 millones de años atrás.

Inspirados por Darwin, los naturalistas del Museo de La Plata Francisco Pascasio Moreno (1852-

1919) y los hermanos Florentino (1853-1911) y Carlos Ameghino (1865-1935), hicieron formidables hallazgos de faunas de mamíferos completamente nuevas, fundamentalmente en rocas del Cenozoico, las cuales comprenden los últimos 66 millones de años de la historia del planeta. La paleontología no era, en la Argentina del siglo XIX, una ciencia más, sino la ciencia que cultivaron nuestros primeros científicos. La ciencia nació en nuestro país al calor del entusiasmo generado por la irrupción del darwinismo en todo el mundo, fundamentalmente de la mano de los hermanos Ameghino.

Las exploraciones llevadas a cabo a partir de 1890 en los territorios de Neuquén, Río Negro, Chubut y Santa Cruz develaron la existencia de restos pertenecientes a animales que superaban holgadamente el tamaño de otros fósiles descubiertos

hasta ese entonces: se trataba de restos de dinosaurios, cuyos huesos enormes y pesados fueron trasladados a los centros científicos de La Plata y Buenos Aires. Sin ser un especialista en dinosaurios, Florentino Ameghino fue quien puso nombre a los primeros dinosaurios de América del Sur, realizando importantes estudios que permitieron revelar un potencial que 150 años después se vería plenamente confirmado (Coria y Salgado, 2000).

Los primeros fósiles de dinosaurios patagónicos en ser conocidos y estudiados proceden de los yacimientos cretácicos de Neuquén y Río Negro (Salgado, 2007). Esto no es casual, ya que las exposiciones de rocas cretácicas son las que predominan en el norte de Patagonia, región por la que entraron las tropas de Julio A. Roca a fines de la década de 1870. En tiempos de Ameghino

y de Moreno los fósiles hallados en Patagonia eran trasladados a los centros de investigación de Buenos Aires y La Plata. Esta situación comenzó a cambiar recién a partir de 1940 con la creación de los primeros museos locales por parte de personas radicadas en Patagonia y apasionadas por coleccionar piezas históricas y prehistóricas. Un pionero en tal sentido fue Rodolfo Casamiquela (1932-2008), oriundo de Ingeniero Jacobacci, provincia de Río Negro, quien junto con su tío Jorge Gerhold crearon en 1944 el Museo de Ciencias Naturales que lleva el nombre de este último, y que atesora restos fósiles de esa región de la provincia.

En este desarrollo histórico de la paleontología de dinosaurios en Patagonia se destacan dos profesionales de enorme prestigio, el ya mencionado Rodolfo Casamiquela y el brillante investigador José F. Bonaparte (1928-2020). Ambos dejaron formidables obras descriptivas e interpretativas, como así también numerosos discípulos entre los que nos encontramos varios de los que actualmente nos dedicamos a cultivar esta ciencia. Casamiquela descubrió e interpretó los primeros restos de hadrosaurios conocidos para el hemisferio sur, postulando conexiones paleobiogeográficas entre ambas Américas para fines del Cretácico. A comienzos de la década de 1960 fue también protagonista de dos notables hallazgos en la provincia de Santa Cruz: en la Estancia El Tranquilo desenterró varios esqueletos de dinosaurios herbívoros emparentados con el sauropodomorfo *Plateosaurus* del Triásico europeo, y en cercanías del Bosque Petrificado de Jaramillo detectó la presencia de decenas de huellas de edad jurásica, pertenecientes a pequeños dinosaurios y mamíferos. Bonaparte, en tanto, causó una verdadera revolución mediante sus expediciones a diversas provincias argentinas, tanto

de Patagonia como del oeste y del norte. Se lo ha denominado, y con razón, el “Maestro del Mesozoico”, habiendo sido él quien diera a conocer una larga lista de especies correspondientes a linajes tan dispares como anfibios, arcosaurios primitivos, dinosaurios, aves, sinápsidos basales, mamíferos, pterosaurios, etc., los cuales formaron parte de sucesivas faunas de vertebrados a lo largo de la toda la Era Mesozoica. Bonaparte brindó en sus publicaciones una visión integradora de la evolución de los vertebrados en el supercontinente de Gondwana. A mediados de la década de 1970 inició trabajos de exploración en la zona de Paso de Indios, en el centro de Chubut, descubriendo el fabuloso yacimiento de Cerro Cóndor, que resguarda dinosaurios jurásicos emblemáticos como *Patagosaurus* y *Piatnitzkysaurus*. En el curso de la década de 1980 trabajó intensamente en diversas áreas patagónicas, incluyendo Bajada del Diablo (Chubut), de donde extrajo el increíble esqueleto de *Carnotaurus*; en la localidad de La Amarga (Neuquén), donde junto con su equipo descubrieron al saurópodo espinoso *Amargasaurus*; y en Los Alamitos (Río Negro), de donde desenterraron numerosos especímenes del dinosaurio hadrosaurio “*Kritosaurus australis*”. Lo formidable de su tarea exploratoria es que en las últimas dos localidades también descubrió abundantes restos de mamíferos cretácicos, completando un vacío de millones de años de la historia evolutiva de estos animales, y cuyo descubrimiento causó el asombro de afamados paleontólogos, como el estadounidense George G. Simpson (1902-1984) y la polaca Zofía Kielan Jaworowska (1925-2015). Así como Florentino Ameghino fue el gran constructor de la secuencia de faunas mamalianas del Cenozoico sudamericano, Bonaparte lo fue para la Era Mesozoica.

La tarea que llevaron adelante en Patagonia, Casamiquela primero y Bonaparte después, no debe ocultar la actividad de museos locales, cuya creación se debió puramente al enorme entusiasmo de algunos aficionados por los fósiles, cuya actividad desembocó en hallazgos de relevancia científica. Tal es el caso del carnívoro *Abelisaurus comahuensis*, cuyo cráneo fuera hallado por el Prof. Roberto Abel, fundador del Museo Carlos Ameghino de Cipolletti (Río Negro), y del *Austroraptor cabazai* cuyo hallazgo se produjo a instancias de la invitación que Héctor Cabaza, fundador del Museo Paleontológico de Lamarque (Río Negro), nos hiciera para explorar zonas fosilíferas de la provincia. También es digno decir que estos aficionados por los fósiles se anticiparon al surgimiento de centros universitarios vinculados a la temática. El crecimiento de la actividad profesional en las universidades tomó mayor ritmo a mediados de la década de 1980 con la conformación de grupos de trabajo en la Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco (Comodoro Rivadavia, Chubut), la Universidad Nacional del Comahue (en Neuquén), y más recientemente en la Universidad Nacional de Río Negro (en General Roca, Río Negro).

Entre los museos patagónicos que hoy brillan por sus colecciones de dinosaurios contamos al Museo Carmen Funes (Plaza Huinca, Neuquén), el Museo Ernesto Bachmann (El Chocón, Neuquén), el Museo Prof. Dr. Juan Olsacher (Zapala, Neuquén), el Museo Argentino Urquiza (Rincón de los Sauces, Neuquén), el Museo Carlos Ameghino (Cipolletti, Río Negro), el Museo Egidio Feruglio (Trelew, Chubut), el Museo Paleontológico de Lamarque, el Museo Padre Molina (Río Gallegos, Santa Cruz), y más recientemente, el llamado “Proyecto Dino”, cuyas instalaciones se encuentran a orillas

del Lago Barreales, en cercanías de Añelo (provincia de Neuquén).

Con el aumento de las actividades exploratorias, las respectivas provincias patagónicas comenzaron a desarrollar normas para la protección de sus respectivos patrimonios paleontológicos, y las secretarías de cultura comenzaron a participar activamente del control de la actividad de los paleontólogos profesionales. En suma, la interrelación entre investigadores y pobladores locales, enmarcada dentro de las leyes que cada provincia impone al momento de resguardar su patrimonio fosilífero, han producido contundentes beneficios al conocimiento y desarrollo de la paleontología de dinosaurios.

■ ¿QUÉ SON LOS DINOSAURIOS?

Los dinosaurios son reptiles que dominaron el medio terrestre durante gran parte de la Era Mesozoica, la llamada "Edad de Oro de los Reptiles". Los dinosaurios más antiguos conocidos proceden de capas triásicas de Argentina y Brasil, con una antigüedad aproximada en 238 millones de años. El ancestro común de todos los dinosaurios era una criatura pequeña, insectívora, capaz de desplazarse velozmente entre la vegetación, cuyas patas esbeltas recuerdan más a las de una ave actual que a las de un cocodrilo o lagartija. Los dinosaurios tenían patas que se ubicaban verticalmente por debajo del cuerpo y solo apoyaban los dedos en el suelo (eran digitígrados). Por su postura erguida no reptaban, sino que su panza se ubicaba lejos del suelo. Con estos datos anatómicos en mente, podemos descartar de la lista de dinosaurianos a los reptiles vivientes (cocodrilos, tortugas y lagartos), como así también a numerosos grupos de reptiles mesozoicos cuyas patas se habían transformado en aletas: es decir, no son dinosaurios los plesiosaurios, los mosasau-

rios ni los ictiosaurios, todos ellos adaptados al medio acuático. Los dinosaurios podrían haber chapoteado o nadado en el agua, pero sus patas revelan que estaban íntimamente ligados al medio terrestre.

Hay algunos mitos importantes acerca de los dinosaurios que merecen ser aclarados. El primero tiene que ver con su nombre, "terrible reptil", en alusión al gran tamaño corporal. Si bien es cierto que muchos de ellos fueron descomunales (y por lo cual la Patagonia es merecedora del título de "tierra de gigantes"), otros no tuvieron nada de "terribles" sino que hubo una notable diversidad de dinosaurios pequeños, algunos no más grandes que una paloma, como por ejemplo el dinosaurio insectívoro *Ligabueino*, hallado en Neuquén (Bonaparte, 1996).

Desde hace unos cincuenta años, se incluye dentro de los dinosaurios a las aves, por lo que técnicamente las aves son dinosaurios, desechando así otro de los mitos acerca de la evolución de los dinosaurios, el mito de que todos se extinguieron sin dejar descendientes. Claramente no fue así. Algunos viven hoy y los llamamos aves. A partir de la inclusión de las aves en los dinosaurios, comenzó a hablarse de "dinosaurios no avianos" para hacer referencia a los tradicionales dinosaurios.

Por supuesto, la inclusión de las aves dentro del grupo de los dinosaurios no es antojadiza. Un número importante de características osteológicas evolutivamente significativas son compartidas entre las aves y los dinosaurios no avianos en cada hueso del esqueleto. Aun cuando muchas de estas características fueron reconocidas ya en el siglo XIX, la relación entre aves y dinosaurios fue debatida hasta bien entrado el siglo XX. De cualquier forma, la inclusión de las aves dentro del grupo se debió no tanto a una profundización del

conocimiento anatómico del grupo sino a un cambio en los criterios con que se construyen las clasificaciones biológicas: nos referimos al cladismo o sistemática filogenética, que sistematiza las relaciones de parentesco entre los organismos de acuerdo con los caracteres derivados, es decir, las "novedades evolutivas" compartidas entre especies, y no en la semejanza global entre taxones.

En la actualidad, la Patagonia posee un registro muy completo de la historia de los dinosaurios, incluyendo representantes de unos 190 millones de años, como el *Mussaurus* de principios del Jurásico, hasta aquellos que, como el "*Kritosaurus australis*", estuvieron muy próximos a la extinción masiva de fines del período Cretácico, acontecida hace aproximadamente 66 millones de años. Los hallazgos efectuados en las provincias de La Pampa, Rio Negro, Neuquén, Chubut y Santa Cruz suman, hasta la fecha, unas 110 especies, pertenecientes a tres agrupaciones principales: los **terópodos**, bípedos y mayoritariamente carnívoros, desde formas pequeñas hasta enormes como el *Giganotosaurus*; los **sauropodomorfos**, de cuello largo, predominantemente cuadrúpedos y muchos de ellos gigantescos, como el *Argentinosaurus*; y los **ornitiskios**, con muy variados tipos adaptativos, siendo los documentados en Patagonia aquellos con hocicos achatados similares a los de un pato, los hadrosaurios, y otros con corazas y cuadrúpedos, los anquilosaurios. El registro de dinosaurios patagónicos abarca desde dientes sueltos y fragmentos de huesos, hasta ejemplares muy completos que preservan gran parte de sus esqueletos y cráneos, e incluso impresiones de la piel, tal como ocurre con *Carnotaurus*. Si bien el registro más destacado es el osteológico (que conforma la fuente más importante de datos anatómicos a la hora de establecer relaciones de parentesco

entre los dinosaurios), también es importante el paleoicnológico, es decir el estudio de sus rastros, sean estos las huellas que sus pies imprimieron en barro o arena húmeda, las marcas que sus dientes dejaron en huesos de sus presas, y las nidadas que los dinosaurios construyeron para reproducirse y criar a su prole. Es decir, las trazas fósiles dan cuenta de ciertos aspectos de los seres extinguidos que no pueden ser abordados únicamente a partir de los huesos. Por ejemplo, el estudio de las huellas de los pies permite dilucidar el tejido blando y almohadillas desarrolladas por debajo a los dedos; también pueden reconstruirse los movimientos que cada dedo seguía cuando daban un paso, calcular la velocidad aproximada de desplazamiento, e indagar si el autor de las huellas era solitario o bien formaba parte de una manada. Los estudios sobre el comportamiento de los dinosaurios, en especial aquel de la nidificación y la crianza, ha tenido un importante desarrollo en los últimos años, y los fósiles descubiertos en la localidad neuquina de Auca Mahuida conforman un caso de estudio de trascendencia internacional (Chiappe y Coria, 2005). Los hallazgos en este sitio fosilífero de la provincia de Neuquén consisten en hectáreas repletas de nidos, cada uno de ellos preservando numerosos huevos esféricos en cuyo interior algunos poseen esqueletos de embriones (Chiappe *et al.*, 2001).

A continuación haremos una breve reseña del registro patagónico de dinosaurios, el cual abarca los períodos Jurásico y Cretácico.

DINOSAURIOS JURÁSICOS

El período Jurásico se extendió desde 201 a 145 millones de años, y representa un momento clave en la historia geológica del planeta. La Pangea de inicios del Triásico co-

menzó a desmembrarse durante el transcurso del Jurásico, delineándose los supercontinentes de Gondwana (al sur) y Laurasia (al norte), impactando en la diferenciación cada vez mayor de sus faunas.

En lo que respecta a los primeros hallazgos de dinosaurios jurásicos, los mismos fueron colectados en Chubut en la década de 1940 y estudiados por el célebre naturalista Ángel Cabrera, del Museo de La Plata. No obstante, el mayor impulso se produjo en la década de 1970, con las ya citadas expediciones de José Bonaparte a Cerro Cóndor. Además, cabe aclarar que los hallazgos de Casamiquela de dinosaurios saurópodomorfos similares a *Plateosaurus* (hoy conocidos con el nombre de *Mussaurus*) no corresponden al Triásico como durante mucho tiempo se supuso, sino a comienzos de Jurásico, tal como fue aclarado por estudios realizados por Diego Pol y su equipo del Museo Egidio Feruglio de Trelew. Este grupo de investigadores ha dado importantes pasos en el conocimiento de las faunas jurásicas de dinosaurios, ampliando el registro fosilífero, a la par que han reconocido faunas de diferentes edades. Si bien el registro más completo de dinosaurios jurásicos está en Chubut, otras regiones de Patagonia están aportando información sumamente novedosa. Tal es el caso de la Formación Los Molles, del Jurásico Medio, aflorante en el centro de la provincia de Neuquén, donde fuera descubierto el ornitíscuo *Isaberrysaura mollensis*, representado por un cráneo casi completo, parte de su esqueleto postcraneano y restos del contenido estomacal (Fig.1). Este dinosaurio herbívoro pertenece al grupo los estegosaurios, los cuales vivieron su apogeo en el Jurásico, y representa el registro más antiguo para este linaje a nivel mundial (Salgado *et al.*, 2017). Aparte de eso, *Isaberrysaura* brinda un conocimiento,

pocas veces disponible, sobre de la dieta que estos dinosaurios tuvieron, incluyendo semillas de cicadales.

El trabajo que desde 2010 se ha venido realizando al otro lado de la cordillera, en los Andes Patagónicos del sur de Chile, ha producido sorprendentes hallazgos de nuevos dinosaurios jurásicos como el enigmático *Chilesaurus diegosuarezi*, junto con restos de uno de los primeros diplodócidos documentados en el hemisferio sur (Novas *et al.*, 2015; Salgado *et al.*, 2015; Fig. 2).

La secuencia temporal de las unidades sedimentarias patagónicas portadoras de restos de dinosaurios, desde la más vieja a la más joven, sería: del Jurásico Inferior de Santa Cruz, la **Formación Laguna Colorada** (con restos de *Mussaurus* y pequeños ornitíscuos heterodontosáuridos); del Jurásico Medio de Chubut la **Formación Cañadón Asfalto**, de la que se conocen *Piatnitzkysaurus*, *Condorraptor* y *Eoabelisaurus* entre los terópodos (Bonaparte, 1979; Rauhut, 2005; Pol y Rauhut, 2012), y *Volkheimeria*, *Patagosaurus* y *Bagualia*, entre los saurópodos primitivos (Bonaparte, 1979; Pol *et al.*, 2020), y *Manidens* entre los heterodontosauridos (Pol *et al.*, 2011, 2020); y del Jurásico Superior la **Formación Cañadón Calcáreo**, que ha brindado a los terópodos *Pandoravenator* y *Asfaltovenator* (Rauhut y Pol, 2019), el macronario *Tehuelchesaurus* y el diplodocoideo *Brachytrachelopan*; (Vickers-Rich *et al.*, 1999; Rauhut *et al.*, 2005).

Entre los aspectos más destacables de la paleontología de dinosaurios del Jurásico de Patagonia se halla el de documentar la temprana evolución hacia el gigantismo, una de las características más notorias de la evolución de este grupo de reptiles. Hacia el Jurásico Superior, ya se registran los primeros restos



Figura 1: Cráneo de *Isaberrysaura*, depositado en el Museo de Ciencias Naturales Prof. Dr. Juan Olsacher de Zapala (Neuquén). Escala: 10 cm.

de los dos grandes grupos en que se dividen los saurópodos modernos o neosaurópodos: los macronarios, con *Tehuelchesaurus benitezii* (Vickers-Rich et al., 1999) y diplococoides, con *Brachytrachelopan mesai* (Rauhut et al., 2005). Este último dinosaurio formó parte de una radiación adaptativa de saurópodos de cuello corto, los dicraeosáuridos, lo que supone preferencias ecológicas muy diferentes de los restantes saurópodos, caracterizados por sus cuellos sumamente alargados. Los dicraeosáuridos tuvieron una distribución gondwánica, y aquellos de Patagonia lucen semejantes a los ya citados ornitiskios estegosaurios.

Mientras los saurópodos fueron los herbívoros dominantes y de gran tamaño (por ejemplo, *Patagosaurus*, cuyo esqueleto fue montado en el MACN por José Bonaparte en 1983, mide unos 14 metros de largo), los herbívoros hasta ahora documentados en capas jurásicas de Patagonia son de tamaños modestos: *Isaberrysaura* medía unos 5 metros de largo, y el heterodontosáurido *Manidens* no superaba los 70 cm.

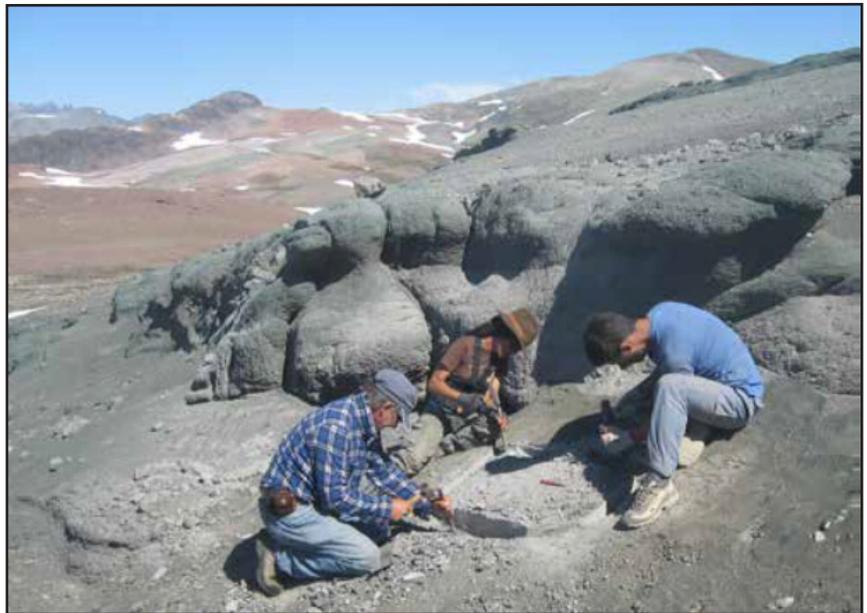


Figura 2: Extracción de esqueleto de *Chilesaurus diegosuarezi*, Andes Patagónicas, Aysén, Chile. De izquierda a derecha: Manuel Suárez, Marcela Milani y Nicolás Chimento.

CRETÁCICO

Es el periodo del Mesozoico mejor representado en Patagonia, y las rocas portadoras de dinosaurios aso-

man en las cuencas Neuquina (que abarca las provincias de Mendoza, La Pampa, Río Negro y Neuquén), San Jorge (extendida por el centro y este de Chubut y NE de Santa Cruz),

y Austral o Magallánica (desarrollada en el sector sur de Santa Cruz, Tierra del Fuego y sur de Chile).

Los registros de dinosaurios correspondientes al inicio del Cretácico son aquellos de las formaciones Bajada Colorada, Mulichinco y La Amarga, en la provincia de Neuquén. Un poco más conocidas son las faunas dinosaurianas del Cretácico "Medio" (denominación informal que abarca rocas depositadas entre los 125 a 93 ma), y son aquellas de Chubut y Neuquén con restos de terópodos gigantes (los carcarodontosauridos como *Giganotosaurus*, *Mapusaurus* y *Tyrannotitan*) y corpulentos saurópodos como los rebbaquisáuridos *Zapalasaurus*, *Lavocatisaurus*, *Comahuesaurus*, *Rayosaurus* y *Limaysaurus*. Pero sin dudas los registros más abundantes son los del Cretácico Superior, con niveles rocosos ampliamente expuestos en todas las provincias patagónicas.

Las unidades rocosas del Cretácico Superior (es decir, acumuladas en el lapso entre los 90 a los 70 millones de años) que poseen abundante material paleontológico son aquellas de la Cuenca Neuquina, y entre las más destacadas figuran las siguientes formaciones (de la más antigua a la más reciente):

- **Formación Candeleros**, de la que se conocen numerosas huellas de una gran variedad de dinosaurios visibles a orillas del Embalse Exequiel Ramos Mexía, en cercanías de la Villa El Chocón (provincias de Neuquén y Río Negro), como así también esqueletos muy bien preservados de dinosaurios de formas del tamaño de un pavo, como el *Buitreraptor* de aspecto aviano, hasta gigantes como *Giganotosaurus* (Fig. 3), y una interesante diversidad de saurópodos, algunos de los cuales, actualmente en proceso de estudio,

verdaderamente gigantes (Otero *et al.*, 2021; Fig.4). Importantes yacimientos existentes en Planicie de Rentería, al sur de El Chocón, han sido intensamente trabajados por Sebastián Apesteguía y colaboradores de la Fundación Azara, produciendo importantes hallazgos de dinosaurios, mamíferos y pequeños reptiles.

- **Formación Huincul**, cuyos niveles han brindado los restos del enorme saurópodo *Argentinosaurus* (Bonaparte y Coria, 1991) y del terópodo *Mapusaurus* (Coria y Currie, 2006) así como el extraño *Gualicho* (Apesteguía *et al.*, 2016) con brazos extremadamente reducidos y que recuerdan superficialmente a los de *Tyrannosaurus*.



Figura 3: Rodolfo Coria, excavación del terópodo *Giganotosaurus carolinii*. Villa El Chocón (Neuquén). Foto: Leonardo Salgado.

- **Formación Cerro Lisandro**, que ha aportado restos muy bien preservados del ornitisquio *Anabiseitia* (Coria y Calvo, 2002).
- **Formación Portezuelo**, que ha brindado terópodos como *Megaraptor* (Novas, 1998), *Patagonykus* (Novas y Molnar, 1996), *Neuquenraptor* (Novas y Pol, 2005) y *Unenlagia* (Novas y Puerta, 1997), y el saurópodo gigante *Futalognkosaurus* (Calvo et al., 2007c). Los hallazgos que hicimos en niveles de esta formación, en la propia Sierra del Portezuelo (Fig.5), al oeste de Cutral Co, fueron seguidos por notables descubrimientos a orillas de Lago Barreales por parte de Jorge Calvo y su equipo de Proyecto Dino.



Figura 4: Excavación de un enorme saurópodo en la Formación Candeleros en la provincia de Neuquén. Fotos Alberto Garrido.

- **Formación Sierra Barrosa**, de la que se han recuperado varios dinosaurios, entre ellos un ornitópodo *Macrogyphosaurus gondwanicus* (Calvo et al., 2007a); un terópodo *Megaraptoridae*, *Murusraptor barrosaensis* (Coria y Currie, 2016), y un titanosaurio, *Kajjutitan maui* (Filippi et al. 2019), todos en la provincia de Neuquén.
- **Formación Plottier**, que ha aportado numerosos restos de saurópodos en el norte de la provincia de Neuquén, como *Muyelensaurus pecheni* (Calvo et al., 2007b) y *Petrobrasaurus puestohernandezii* (Filippi et al., 2011) (Fig.6).



Figura 5: Sierra del Portezuelo, Neuquén, en donde se descubrieron los terópodos *Patagonykus puertai*, *Unenlagia comahuensis*, *Neuquenraptor argentinus* y *Megaraptor namunhuiquii*. Foto: Fernando E. Novas.

- **Formación Bajo de la Carpa**, con afloramientos en la misma ciudad de Neuquén, posee una rica fauna de dinosaurios, incluyendo entre los más notorios a *Alvarezsaurus*, *Velocisaurus* y *Patagopteryx* descritos originalmente por Bonaparte a principios de la década del 90 (Bonaparte, 1991), y más recientemente los notables hallazgos efectuados por Leonardo Filippi y equipo en

Rincón de los Sauces, norte de Neuquén, incluyendo a los terópodos *Llukalkan* (Gianechini et al., 2020), *Viavenator* (Filippi et

al., 2016), el ornitisquio *Mahuidacursor* (Cruzado-Caballero et al., 2019), y el saurópodo *Bonitasaura* este último en la provin-

cia de Río Negro, descubierto y estudiado por Sebastián Apeste-guía y su equipo de la Fundación Azara (Apeste-guía, 2004; Gallina y Apeste-guía, 2011, 2015).

- **Formación Anacleto**, de esta unidad proceden los terópodos *Abelisaurus* (Bonaparte y Novas, 1985) y *Aucasaurus* (Coria et al., 2002), el diminuto ornitisquio *Gasparinisaura* (Coria y Salgado, 1996) y saurópodos de gran valor histórico como *Laplatasaurus*, *Antarctosaurus*, y *Neuquensaurus*, originalmente descritos por Richard Lydekker a fines del siglo XIX y por Friedrich von Huene en las primeras décadas del siglo XX (Salgado y Bonaparte, 2007).

- **Formación Allen**: esta unidad, ampliamente expuesta en los bajos de Santa Rosa y Trapalcó, Salitral Moreno y Ojo de Agua, en Río Negro, posee abundante material fósil, incluyendo los restos de los terópodos *Austroraptor cabazai* (Novas et al., 2008; Fig.7) y *Bonapartenykus* (Agnolín et al., 2012) los saurópodos *Bonatitan* (Martinelli y Forasiepi, 2004) y *Aeolosaurus* (Powell, 1987) y del hadrosaurio *Bonapartesaurus* (Cruzado-Caballero y Powell, 2017).

Existen muchas más formaciones aflorantes en otras regiones de Patagonia, que tienen edades similares a las arriba enumeradas para la Cuenca Neuquina. Por ejemplo, en el centro de Chubut se exponen niveles de la Formación Cerro Barcino (con una antigüedad aproximada en 100 a 90 ma), que fueron intensamente explorados por personal del Museo Egidio Feruglio de Trelew, produciendo los ejemplares del terópodo *Tyrannotitan* (Novas et al., 2005) y del saurópodo *Patagotitan* (Carballido et al., 2017) uno de los dinosaurios más gigantescos, con



Figura 6: Excavación del saurópodo *Petrobrasaurus puestohernandezii*, Rincón de los Sauces, Neuquén. Foto: José I. Canudo.

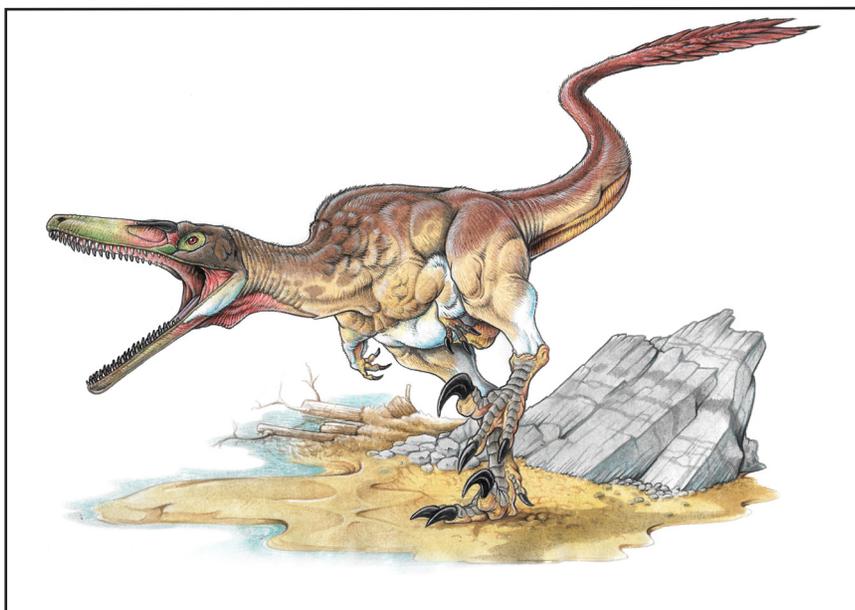


Figura 7: *Austroraptor cabazai* – Ilustración Gabriel Lio

una longitud de más de 30 m (Fig.8). De este último se han recuperado varios especímenes en un mismo lugar pero correspondientes a distintos eventos de enterramiento, lo que hace pensar en un sitio especial

en el que, por alguna razón desconocida, los dinosaurios morían con mayor frecuencia que en otros sitios.

Por su parte, en el centro-sur de Chubut asoman las formacio-

nes Bajo Barreal (aproximadamente 90ma) y Lago Colhué Huapi (aproximadamente 70ma) que vienen siendo activamente trabajadas por Rubén Martínez y su equipo de la Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco (Comodoro Rivadavia); mientras que en el SW de Santa Cruz, en los alrededores de los lagos Viedma y Argentino, existen extensos afloramientos de las formaciones Cerro Fortaleza y Chorriño, de las que se conocen numerosas especies de dinosaurios, como *Puertasaurus* (Novas et al., 2005), *Orkoraptor* (Novas et al., 2008b), *Talenkauen* (Novas et al., 2004), *Nulloitan* e *Isasicursor* (Novas et al., 2019) que hemos descubierto en sucesivas expediciones realizadas desde 1999 (Fig.9).

La información que brindan todas estas formaciones geológicas permite reconocer tendencias evolutivas dentro de cada clado a lo largo del Cretácico, así como reemplazos faunísticos y extinciones.

En primer lugar se aprecia que durante el Cretácico Temprano los saurópodos continuaron desempeñando un rol preponderante como herbívoros, con relativamente pocos cambios a nivel de los clados involu-



Figura 8: El geólogo Alberto Garrido del Museo Olsacher de Zapala (derecha), tomando notas de los huesos apendiculares de *Patagotitan mayorum* (Chubut). Foto: José L. Carballido.



Figura 9: Equipo del LACEV arrastrando un bochón conteniendo esqueleto y cráneo de un segundo espécimen del ornitisquio *Talenkauen santacruensis* – Costa sur del Lago Viedma, Provincia de Santa Cruz. Foto: Fernando E. Novas.

crados, los cuales se originaron durante el Jurásico. Recién a mediados del Cretácico se produjeron cambios más profundos, caracterizados por una extinción generalizada de ciertos grupos (dicraeosáuridos y rebbaquisáuridos) y la diversificación de otros (titanosaurios). Estos cambios faunísticos no se aprecian únicamente entre los saurópodos, sino que se reproducen en otros grupos, como los carcarodontosáuridos, que fueron abundantes entre unos 120 a 90 ma y cumplieron el rol de superpredadores en las faunas patagónicas. Sin embargo, una mayor diversidad se documenta en otros linajes de carnívoros, como los abelísáuridos y unenlágidos, de tamaños más modestos que los enormes carcarodontosáuridos. El registro fósil indica que luego de la extinción de estos últimos, comienza a verificarse un aumento de tamaño corporal por parte de otro linaje de carnívoros, ya presentes en el Cretácico Temprano: los megarraptors. También se verifica un incremento del tamaño corporal en el grupo de los unenlágidos, que para fines del Cretácico alcanzan unos 5 metros de longitud, como es el caso del *Austroraptor*.

Es interesante notar que los saurópodos gigantes se registran a lo largo de todo el Cretácico: en el Cretácico Temprano tardío de Chubut (*Patagotitan mayorum*), en el Cretácico Tardío temprano-medio de Neuquén (*Argentinosaurus huinculensis*, *Futalongkosaurus dukei*) y en el Cretácico más tardío de Santa Cruz (*Dreadnoughtus schrani*, *Nulloitan glaciaria*, *Puertasaurus reuili*).

Por su parte, el registro de dinosaurios ornitisquios muestra la presencia de estegosaurios durante el Cretácico Temprano, extinguiéndose después, entrando en escena los anquilosaurios (que perduran hasta el cierre de Cretácico), y fun-

damentalmente de ornitópodos (formas predominantemente bípedas y corredoras), los cuales forman parte de una radiación gondwánica, los Elasmaria, grupo que agrupa a varias especies patagónicas como *Talenkauen* (Fig. 10), *Macrogyphosaurus*, *Isasicursor*, *Mahuidacursor*, *Notohypsilophodon* y *Anabisetia*. Estos ornitópodos alcanzaban 4 metros de largo, pero las huellas conservadas en niveles de la Formación Candeleros, expuestas a orillas del

Lago Ezequiel Ramos Mexía, revelan que unos 100 millones de años atrás existían formas de ornitópodos corpulentos, no registradas aún por material óseo o por dientes. Los elasmarianos llegaron hasta fines del Cretácico, aunque los ornitisquios numéricamente dominantes para el Cretácico más tardío fueron los hadrosaurios, o dinosaurios pico de pato. Podemos decir que estos herbívoros irrumpen en el registro patagónico en formaciones que ron-



Figura 10: *Talenkauen santacruzensis* (segundo espécimen conocido) – Cráneo y cuello en proceso de preparación por técnicos del LACEV. Foto: Fernando E. Novas.

dan los 70 millones de años, estando representado por varias especies (por ejemplo, *Bonapartesaurus*, "*Kritosaurus*", *Lapampasaurus*) sugiriendo una radiación rápida en territorio sudamericano, para desaparecer unos 4 millones de años más tarde, en el límite KT, conjuntamente con los restantes dinosaurios no avianos.

■ TEMAS DE INVESTIGACION

Se enumeran a continuación áreas de estudio en las cuales los paleontólogos argentinos están aportando información para analizar problemáticas que atañen a la evolución del grupo como un todo.

1. EVOLUCIÓN EN AISLAMIENTO

José Bonaparte fue el primero en postular que las faunas de vertebrados mesozoicos de Gondwana evolucionaron aisladamente desde mediados del Jurásico hasta fines del Cretácico, produciendo varios linajes endémicos. Esta propuesta, vigente para muchos grupos de vertebrados, produjo un cambio radical en la comprensión de la historia paleobiogeográfica de los distintos grupos de tetrápodos patagónicos mesozoicos, entre ellos, cocodrilos, tortugas, mamíferos, y por supuesto dinosaurios, clásicamente considerados como relictos de agrupaciones que descollaron en el Hemisferio Norte (fundamentalmente América del Norte).

La hipótesis de Bonaparte –en cuanto a que el aislamiento habría comenzado ya hacia mediados del Jurásico– ha ganado mayor sustento con el hallazgo del *Chilesaurus*, junto con el de otras extrañas criaturas jurásicas de la Patagonia argentina, como el saurópodo jorobado *Brachytrachelopan* y el pequeño terópodo monodáctilo *Sarmientichnus*, sugieren que la Patagonia estuvo habitada por estirpes de dinosaurios

morfológicamente muy diferentes de los hallados en otras regiones del mundo (Novas, 2019). El hecho de que los continentes estuvieran dispuestos unos cerca de otros durante el Jurásico no significa indefectiblemente que las faunas de dinosaurios hayan estado uniformemente distribuidas por toda la faz del planeta.

En la actualidad, nueva evidencia complejiza la temprana visión de Bonaparte, por ejemplo, el hallazgo en Europa de formas de abelongo gondwánico, como el del saurópodo rebbaquisáurido *Demandasaurus* (Torcida *et al.*, 2011).

2. RELACIONES FILOGENÉTICAS

Los hallazgos de dinosaurios efectuados en Patagonia han modificado y ampliado nuestra concepción del gran árbol de la evolución de los dinosaurios como un todo. Las hipótesis que se proponen tienen, muchas de ellas, alcance global, puesto que se refieren a linajes que han prosperado fundamentalmente en Laurasia.

Entre los grupos de saurópodomorfos de reciente reconocimiento –y que han impactado fuertemente en el conocimiento filogenético del grupo– mencionaremos dos. En primer lugar, los **rebbaquisáuridos**, un grupo de saurópodos diplodocoideos con distribución fundamentalmente gondwánica, en los cuales se reconocen transformaciones evolutivas extremas, sobre todo craneanas (fenestras craneanas amplias, baterías dentales complejas, etc.). En segundo lugar, los **futalognsaurios**, titanosaurios eminentemente patagónicos caracterizados por su enorme tamaño (por encima de las 50 toneladas de masa corporal). Entre estos últimos se encuentran, además de *Futalognosaurus* (descubierto por Jorge Calvo y su equipo en Lago Barreales), tres de los dinosaurios de

mayor tamaño que han pisado la Tierra: *Argentinosaurus*, *Puertasaurus*, y *Patagotitan* (Carballido *et al.*, 2017).

Entre los dinosaurios terópodos que más han aportado al conocimiento de las relaciones evolutivas del grupo están los carnívoros **megaraptores** (Fig.11), considerados por especialistas norteamericanos como sobrevivientes cretácicos de agrupaciones arcaicas, mientras que varios de los paleontólogos argentinos los consideramos parientes lejanos de tiranosaurios (Novas *et al.*, 2013). Esta última interpretación ha ganado sustento en los últimos años a medida que se fueron sumando especímenes más completos (especialmente aquellos colectados por Jorge Calvo y Juan Porfiri a orillas del Lago Barreales, y por Rodolfo Coria y Phillip Currie en Sierra Barrosa), los cuales preservan gran parte del cráneo y pelvis y develan rasgos notablemente similares con los tiranosáuridos laurásicos.

Otro hallazgo de enorme trascendencia en las discusiones de las relaciones de parentesco entre los tres principales clados dinosaurianos (es decir, Theropoda, Sauropodomorpha y Ornithischia) ha sido el de *Chilesaurus diegosuarezi*, que descubrimos en 2010 y fue merecedor de la tapa de la prestigiosa revista *Nature*, en 2015. *Chilesaurus* vino a "patear el tablero" de la evolución de los dinosaurios, ya que reúne rasgos de los tres linajes dinosaurianos antes enumerados: dientes y pies de saurópodomorfo, cuello y brazos de terópodo, y cadera de ornitiscuio (Novas *et al.*, 2015; Fig.12). Nuestro análisis filogenético consistió en integrar centenares de caracteres de numerosos taxones dinosaurianos, mostrando al *Chilesaurus* como parte de un grupo de terópodos llamados Tetanurae (entre cuyas formas mejor conocidas se cuentan los alosaurios, los tiranosaurios, los ovirap-



Figura 11: *Megaraptor namunhuaiquii* – Esqueleto montado en el LACEV. De der a izq.: Germán Stoll, Gonzalo Muñoz, Ricardo Stoll, Marcelo Isasi y Francisco de Cianni.



Figura 12: Montaje del esqueleto de ejemplar adulto de *Chilesaurus diegosuarezi* en el LACEV.

torosaurios, los velociraptores y las aves). Sin embargo, creemos necesario ahondar esta cuestión ya que el enigma filogenético alrededor del *Chilesaurus* está lejos de resolverse.

También dentro de grupo de los terópodos encontramos al *Unenlagia comahuensis*, descubierto en la Formación Portezuelo (Cretácico Superior) de las cercanías de Plaza Huincul, Neuquén. Hasta que este dinosaurio, del tamaño de un ñandú, fue descrito en 1997, todo lo que se sabía acerca de los antepasados de las aves y de sus más inmediatos parientes (entre los que se incluyen a los velociraptores) provenía enteramente del Hemisferio Norte. De Europa se conocía al *Archaeopteryx* jurásico, el ave más antigua conocida; de América del Norte el *Deinonychus* cretácico, que le sirvió al paleontólogo John Ostrom para sustentar, de forma magistral, su hipótesis de la relación dinosaurios-aves en base a las extraordinarias similitudes entre este dinosaurio y el *Archaeopteryx* europeo. El hallazgo del *Unenlagia*, seguido por el de *Neuquenraptor*, *Buitreraptor*, *Pamparaptor* y *Austroraptor*, vino a confirmar que formas muy afines a los dromaeosáuridos también estuvieron presentes en el hemisferio austral, además de mostrar que las formas patagónicas poseen rasgos más similares al *Archaeopteryx* que el *Deinonychus* y el *Velociraptor* (Novas et al., 2020).

3. POSTURA Y TIPO DE DESPLAZAMIENTO DE CRIAS

El registro de series de crecimiento más o menos completas es un hecho extremadamente infrecuente en paleontología de vertebrados. Afortunadamente, en Patagonia contamos con un registro ontogenéticamente diverso del sauropodomorfo basal del Jurásico Temprano de Santa Cruz *Mussaurus patagonicus* (des-

de huevos sin eclosionar y pequeños bebes, hasta ejemplares adultos) lo que ha permitido llevar adelante estudios pocas veces realizados en dinosaurios. Uno de reciente publicación, a cargo de Alejandro Otero y colaboradores, muestra que las crías de este dinosaurio eran cuadrúpedas, siendo bípedas las formas adultas (Otero et al., 2019). De forma significativa, los estadios ontogenéticos tempranos de *Mussaurus patagonicus* se asemejan a una condición que, en formas más derivadas como los saurópodos, es constante a lo largo de su vida. De esta forma, este trabajo abre nuevos caminos para comprender los procesos implicados en la evolución de los grandes sauropodomorfos del Jurásico y Cretácico, los cuales habrían involucrado cambios en el ritmo del desarrollo, postura de los miembros y formas de desplazamiento.

4. CO-EVOLUCIÓN PLANTAS/DINOSAURIOS.

Los trabajos de Diego Pol y sus colegas del MEF han producido un consistente avance en la comprensión de la evolución de los dinosaurios saurópodos en un contexto de cambios geológicos y florísticos durante el Jurásico Medio. Estos investigadores mostraron que el dominio de los saurópodos verdaderos se estableció con posterioridad a un importante evento de actividad magmática que afectó amplias regiones del sur de Gondwana entre 180–184 ma, y que coincidió con severas perturbaciones climáticas y un drástico decrecimiento de la diversidad florística, involucrando el surgimiento de coníferas con hojas en forma de escamas diminutas. Pol y su equipo identificaron que dichas modificaciones en la flora y fauna patagónicas ocurrieron en un contexto de modificaciones ambientales a escala global, las cuales documentan la extinción de diversos organismos

durante el llamado “calentamiento global del Toarciario”.

Estudios como este son muy importantes, ya que permiten dar cuenta de la estrecha relación que existe entre la evolución de los distintos organismos, en este caso de las plantas y los herbívoros. En el caso estudiado por los investigadores de Chubut, un cambio en las condiciones ambientales habría generado un recambio tanto las floras como de sus consumidores, en particular los sauropodomorfos.

5. GIGANTISMO

¿Por qué algunos grupos de dinosaurios se volvieron tan grandes? Éste es un problema complejo y seguramente multicausal. La gran disponibilidad de recursos es sin duda una condición necesaria para adquirir tamaños enormes, pero no suficiente. Después de todo, no todos los linajes de dinosaurios que formaron parte de ecosistemas ricos en recursos, evolucionaron hacia formas gigantescas. Seguramente en la adquisición del gigantismo de los sauropodomorfos tuvo que ver la existencia de una combinación única de adaptaciones anatómicas, entre las que sobresalía la presencia de un cuello largo, lo que a su vez fue posible por la presencia de una cabeza pequeña, heredada de sus ancestros (Sander et al., 2011). Los cuellos largos permitieron a estos herbívoros cubrir un mayor rango de superficie vegetada con un mínimo coste energético, a la vez que les permitió disipar más eficientemente el calor metabólico generado internamente, un problema que poseen todo los grandes animales endotérmicos.

Pero, ¿por qué los dinosaurios saurópodos fueron más grandes en la Patagonia que en el resto del mundo? Hay que destacar que no

todos los saurópodos que vivieron en Patagonia fueron de gran tamaño, y que no todos los grandes saurópodos vivieron en Patagonia, pero llama la atención que la mayoría de los saurópodos registrados a la fecha por encima de 50 toneladas de masa corporal hayan vivido en lo que hoy es la Patagonia argentina. En esto seguramente tuvo que ver el hecho de que, a diferencia de lo que muestra el registro en otros continentes, en América del Sur, particularmente en Patagonia, los saurópodos poseen una presencia más o menos continua a lo largo del Cretácico. En otros continentes, por ejemplo en América del Norte, el registro del grupo es más discontinuo, con varias extinciones locales y reintroducciones vía dispersión. Probablemente los saurópodos (los cuales como grupo nunca se extinguieron localmente en América del Sur) dispusieron en esta parte del mundo de las condiciones ecológicas necesarias y, sobre todo, del suficiente tiempo geológico para alcanzar esos enormes tamaños.

Durante el Albiano-Cenomaniano, esto es, a finales del Cretácico Temprano y principios del Tardío, esto es entre unos 100 a 90 millones de años, tanto África como América del Sur (apenas separadas por un angosto proto-Atlántico) estuvieron pobladas por dinosaurios y otras criaturas de tamaños descomunales, quizás las más grandes entre los vertebrados terrestres. Entre los saurópodos contamos a *Argentinosaurus* (Fig.13) y *Patagotitan*, mientras que entre los terópodos se destacaron *Spinosaurus* (en África) y los carcarodontosaurios *Carcharodontosaurus* (en África), *Giganotosaurus*, *Tyrannotitan*, *Mapusaurus* y *Taurovenator* (Fig.14). También fueron descomunales los cocodrilos, como el *Sarcosuchus*, por el momento solo hallado en el continente africano. Se especulan las razones por las que varios

grupos distintos de reptiles alcanzaron esos tamaños en ese momento de la historia, pero se sospecha que las condiciones ambientales habrían

jugado un papel preponderante, tomando a las elevadas temperaturas de esta etapa del Cretácico como una de los factores más importantes.



Figura 13: *Argentinosaurus huinculensis*, uno de los dinosaurios más gigantescos, hallado en niveles de la Formación Huincul, Neuquén, y estudiado por José Bonaparte y Rodolfo Coria.

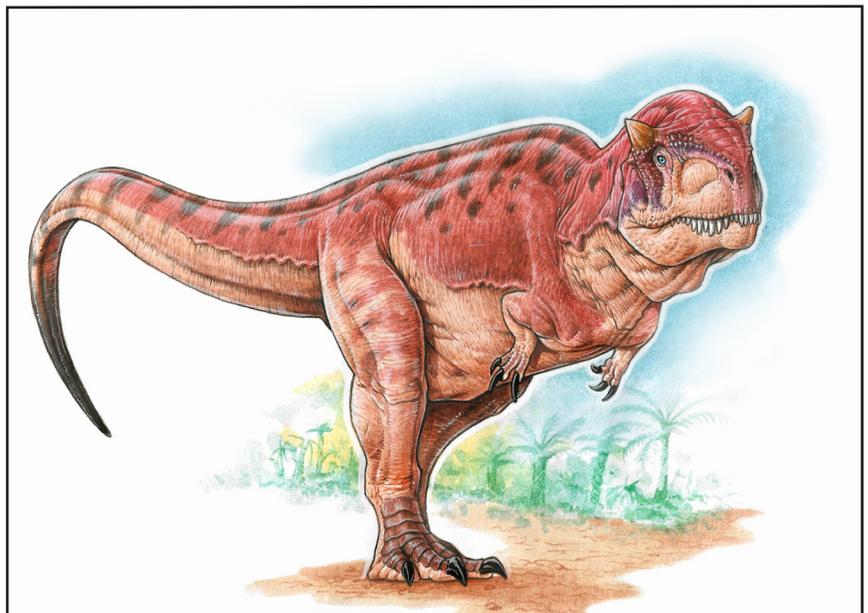


Figura 14: *Taurovenator*, terópodo carcarodontosaurido descubierto en niveles de la Formación Candeleros, provincia de Río Negro, en excavaciones efectuadas por el LACEV. Ilustración Gabriel Lio.

Como dijimos, no todos los dinosaurios que habitaron en Patagonia en el Cretácico fueron gigantes. También hay registros de grupos de un tamaño más modesto, de 9 o 10 metros de longitud, como los dicraeosáuridos y los saltasaurinos. De forma significativa, estos saurópodos son los únicos que cuentan con estructuras que podrían interpretarse como defensivas, tales como largas espinas neurales cervicales, en el caso de los dicraeosáuridos, como *Amargasaurus* (Salgado y Bonaparte, 1991) o *Pilmatueia* (Coria et al., 2019), y placas óseas dispuestas sobre el lomo, en el caso de los saltasaurinos (Powell, 2003). Así como surge la pregunta “¿por qué fueron tan gigantes?” para este caso deberíamos preguntarnos: ¿por qué los dicraeosáuridos redujeron su tamaño corporal? Para desilusión del lector, no tenemos respuestas satisfactorias a estos interrogantes, y creemos que las mismas están lejos de obtenerse.

6. EXTINCCIONES

El frondoso árbol de la evolución de los dinosaurios revela que hubo numerosas ramificaciones (clados) que aparecieron, prosperaron, dominaron numéricamente, se diversificaron taxonómicamente, y finalmente desaparecieron en diferentes momentos del transcurso de la Era Mesozoica. Es decir que, desde sus orígenes hace 240 millones años, hasta la gran extinción de finales del Cretácico, hace 66 millones de años, se produjeron numerosas extinciones que barrieron parte de los linajes dinosaurianos. En otros términos, no hubo una, sino varias, extinciones que afectaron la diversidad dinosauriana a lo largo de esos 174 millones de años. El problema es que nuestro conocimiento sobre estos patrones de extinciones menores —es decir aquellas que fueron previas a la más famosa y letal del lí-

mite entre el Cretácico y el Terciario (límite KT)— es mucho más restringido aún. Entre las extinciones que se han podido detectar estudiando el registro fósil patagónico, está aquella ocurrida entre 100 a 90 millones de años, la cual habría tenido un alcance global. Como resultado de la misma, se extinguieron distintos grupos de reptiles continentales, entre ellos varios grupos de dinosaurios. Lo hicieron todos los saurópodos diplodocoideos —representados en ese momento por los rebbaquisáuridos— y algunos linajes de titanosaurios basales y, entre los terópodos, los carcarodontosáuridos y los espinosáuridos (estos últimos sin registros en Patagonia) (Coria y Salgado, 2005; Novas, 2009). Igualmente, lo conocido acerca de estas extinciones dista mucho de ser completo, entre otras razones porque los fósiles de dinosaurios patagónicos correspondientes a los primeros 10 millones de años del Cretácico (Berriasiano–Valanginiano) recién están comenzando a conocerse (formaciones Mulichinco y Bajada Colorada, en Neuquén). Por los datos que contamos, en esta primera etapa del Cretácico abundaban, entre los diplodocoideos, los dicraeosáuridos (*Amargasaurus*, *Pilmatueia*, *Bajadasaurus*) (Salgado y Bonaparte, 1991; Coria et al., 2019; Gallina et al., 2019) con representantes ya en el Jurásico Tardío (*Brachytrachelopan*), y diplodócidos (*Leinkupal*) (Gallina et al., 2014).

El panorama no es mejor para el final del Cretácico, es decir para el límite KT. Los fósiles que dan cuenta de los últimos 5 millones de años de historia de los dinosaurios corresponden al Maastrichtiano (entre 72 y 66 ma), cuyos sedimentos están ampliamente expuestos en varias regiones de Patagonia. Las rocas que atesoran restos de los últimos dinosaurios patagónicos corresponden a las formaciones Allen, Los Alamitos

y Coli Toro (en Río Negro y Neuquén), La Colonia y Lago Colhué Huapi (en el centro y sur de Chubut), y Chorrillo (en el SW de Santa Cruz, al sur de El Calafate, y su equivalente Dorotea, en el sur de Chile). Los dinosaurios registrados corresponden a diversos grupos, especialmente titanosaurios saltasaurinos y aeolosaurinos, terópodos abelisáuridos, megaraptóridos y unenlaginos, y ornitisquios anquilosaurios y (predominantemente) hadrosaurios. Sin embargo, los restos de dinosaurios de todas estas unidades portadoras provienen, mayoritariamente, de sus respectivos niveles inferiores, de modo tal que no contamos aún con restos de dinosaurios de fines del Maastrichtiano, es decir inmediatamente próximos a 66 millones de años. La razón es que las formaciones antes enumeradas son reemplazadas hacia arriba por niveles rocosos de origen marino, depositadas en aguas poco profundas entre finales del Maastrichtiano y principios del Terciario. Es decir, en Patagonia, los niveles correspondientes al límite KT han aportado restos de reptiles marinos (fundamentalmente plesiosaurios, mosasaurios y tortugas acuáticas; ver Gasparini, 2016), pero no dinosaurios. Esto conforma una notable diferencia con otras regiones del mundo (América del Norte, por ejemplo) en las cuales el límite KT se encuentra en rocas de origen continental, y con restos de dinosaurios de 66 millones de años. Es probable que el avance del mar sobre vastas áreas del territorio sudamericano haya reducido considerablemente los hábitats propicios para la vida de diversos vertebrados terrestres, incluidos los dinosaurios, y que ésta haya sido el desencadenante de su extinción a nivel regional (Novas et al., 2019). Un problema por resolver es por qué desaparecieron los plesiosaurios y mosasaurios, considerando que las condiciones de ambiente marino persistieron

con posterioridad al límite KT. El estudio de la desaparición de los dinosaurios en América del Sur recién comienza, y nuevas exploraciones y estudios pueden aportar datos valiosos que ayuden a resolver este enigma.

7. ORIGEN DE LAS AVES Y EL VUELO ALETEADO

La hipótesis de que las aves son descendientes directos de dinosaurios terópodos, con aspecto similar a un *Velociraptor*, es aceptada unánimemente entre los especialistas en el tema. Existen, no obstante, importantes discrepancias en cuanto a las relaciones de parentesco entre las diferentes especies que integran el clado Paraves, que agrupa a las

aves y sus más inmediatos parientes (troodontidos, dromaeosáuridos y unenlágidos). Al no ser claras las relaciones que existen entre ellos, se complica identificar cuál fue la secuencia de adquisición de los caracteres avianos, y surgen problemas al momento de discernir si la capacidad para el vuelo fue adquirida una sola vez, o si por el contrario ocurrió en repetidas oportunidades en la evolución de los paravianos (Agnolín *et al.*, 2019). Además de estos aspectos, de índole filogenética, hay temas de anatomía básica que todavía no están lo suficientemente claros, como por ejemplo la postura que los brazos (o, si se quiere, protoalas) tenían con respecto al resto del cuerpo. ¿Salían hacia afuera, como ocurre con las aves voladoras vivien-

tes? ¿O por el contrario los brazos pendían debajo del tórax, de modo más similar a un dinosaurio clásico? Y si salían hacia afuera, al modo aviano ¿se movían hacia arriba y abajo, como en aves voladoras, o por el contrario el batido de las alas era hacia adelante y atrás, como ocurre en aves no-voladoras como el avestruz y ñandú? Es que los formidables especímenes que disponemos de *Archaeopteryx*, *Anchiornis*, *Micro-raptor* y tantos otros ejemplares de paravianos procedentes de Liaoning (China), a pesar de contar con todos sus huesos rodeados por impresiones de plumas y lucir maravillosos a primera vista, están aplastados en lajas y preservados en dos dimensiones, oscureciendo la forma en que cada uno de los huesos del brazo

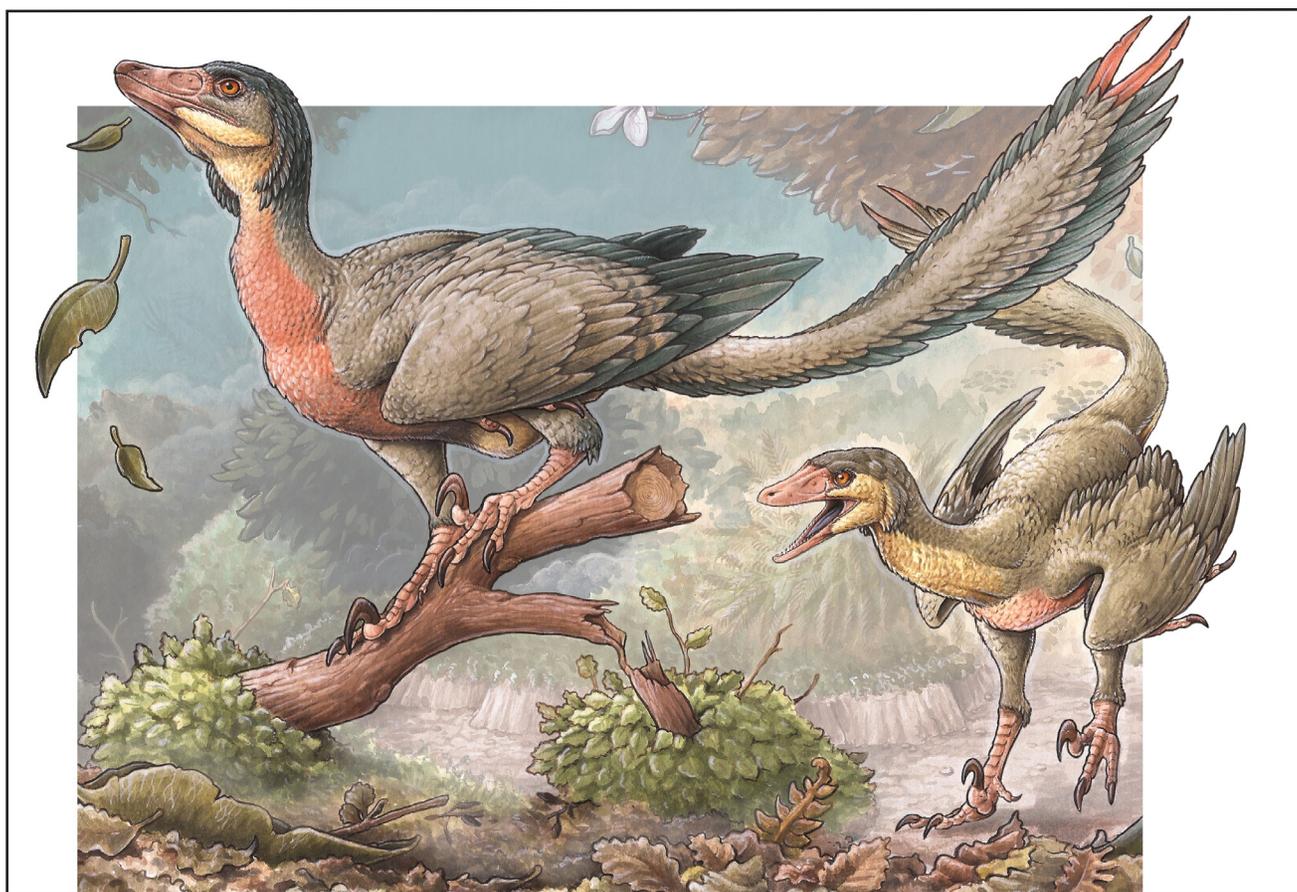


Figura 15: *Overoraptor chimentoi*, terópodo paraviano, cercanamente emparentado con las aves, descubierto en niveles de la Formación Candeleros, provincia de Río Negro, en excavaciones efectuadas por el LACEV. Ilustración Gabriel Lio.

articulaban entre sí y con la cintura escapular. Es aquí donde adquieren relieve los fósiles de paravianos patagónicos, tales como *Overoraptor* (Figura 15) y *Buitreraptor*, cuyos huesos se preservan en tres dimensiones y a partir de lo cual podemos lograr reconstrucciones más fiables de la posición de los huesos, y –lo que es más importante– la postura y rango de movimientos que habrían tenido (Novas *et al.*, 2019). La experimentación con aves vivientes, tanto voladoras (la gallina, por ejemplo) como no-voladoras (el ñandú), permite plantear alternativas interpretativas y señalar que el problema a resolver (es decir, la adquisición del vuelo aleteado) es más complejo de lo esperado.

8. ESTRATIGRAFÍA Y EDAD DE LAS UNIDADES FORMACIONALES PORTADORAS DE DINOSAURIOS

Así como es importante ampliar el conocimiento osteológico, histológico, muscular, neurovascular, y comportamental de los dinosaurios, también resulta indispensable conocer las edades y la naturaleza sedimentológica de las formaciones portadoras de las faunas de dinosaurios, con el propósito de precisar la secuencia de acontecimientos geológicos, climáticos y ambientales que enmarcaron la evolución de los dinosaurios. En años recientes se han aclarado considerablemente la secuencia estratigráfica y reconocimiento de nuevas unidades formacionales en las cuencas Neuquina (Garrido, 2010), San Jorge (Casal *et al.* 2016.) Cuenca Austral (Moyano Paz *et al.*, en prensa). Resulta imprescindible profundizar la interacción entre geólogos (especialmente aquellos familiarizados con el contenido fosilífero) y paleontólogos especializados en dinosaurios, ya que este trabajo multidisciplinario, en el que también intervengan paleobotánicos paleoinvertebradólogos,

podrán llegar a dilucidarse aspectos complejos de la evolución de los ecosistemas mesozoicos, de los que los dinosaurios formaron parte.

■ PERSPECTIVAS

Desde que José Bonaparte diera un fuerte impulso al estudio de los dinosaurios patagónicos en los años ochenta a esta parte, se han sucedido numerosos y notables descubrimientos, los cuales han permitido completar y modificar el conocimiento del grupo que se tenía por esos años. Se han generado nuevas líneas de investigación a partir de la utilización de nuevas tecnologías, abriendo nuevas perspectivas de conocimiento, disponibles hasta hace solo unas pocas décadas. La paleoosteohistología de dinosaurios, iniciada en nuestro país por Ignacio Cerda (Museo de Cipolletti y Universidad Nacional de Río Negro), y la paleoneurología, impulsada por Ariana Paulina Carabajal del Instituto de Investigaciones en Biodiversidad y Medioambiente (INIBIOMA) y el Museo Paleontológico de Bariloche, se han consolidado en los últimos años, generando un cuerpo de conocimientos que ya cuenta con un número creciente de jóvenes becarios e investigadores.

Hay que decir también que la paleontología de dinosaurios, como la ciencia en general, las cuales son parte de la actividad económica y social del país, no han estado ajenas a los vaivenes económicos, sociales y políticos. En este sentido, la normalización en el sistema de otorgamiento de becas doctorales y el sistema de ingresos a la carrera del investigador y personal de apoyo al CONICET, así como la creación de nuevas universidades e instituciones científicas, ha generado, en los últimos 20 años, un clima más favorable para el desarrollo de la disciplina que el que existía en los años 80 y 90.

Hoy conocemos mucho acerca de los dinosaurios patagónicos. Hemos ampliado nuestros conocimientos sobre su anatomía y biología, y hemos ido llenando las partes faltantes de su frondoso gran árbol filogenético. No obstante, aún estamos muy lejos de conocer la totalidad de formas dinosaurianas que evolucionaron a lo largo de casi 175 millones de años en nuestro planeta. La paleontología es, sin dudas, una ciencia con un promisorio futuro, basado en los nuevos hallazgos que nadie imagina, y que solo surgirán mediante renovadas exploraciones a estos inmensos yacimientos patagónicos.

■ BIBLIOGRAFÍA

- Agnolin, F. L., Powell, J.E., Novas, F.E. y Kundrát, M. 2012. New alvarezsaurid (Dinosauria, Theropoda) from uppermost Cretaceous of north-western Patagonia with associated eggs». *Cretaceous Research* 35: 33–56
- Agnolin, F. L., Motta, M. J., Brisson Egli, F., Lo Coco, G. y Novas, F. E. 2019. Paravian Phylogeny and the Dinosaur-Bird Transition: An Overview. *Frontiers in Earth Science*, 6(252), doi: 10.3389/feart.2018.00252.
- Apestequía, S. 2004. *Bonitasaura salgadoi* gen. et sp. nov.: a beaked sauropod from the Late Cretaceous of Patagonia. *Naturwissenschaften* 91: 493–497.
- Apestequía S., Smith N. D., Juárez Valieri, R. D. y Makovicky P. J. 2016. An Unusual New Theropod with a Didactyl Manus from the Upper Cretaceous of Patagonia, Argentina». *PLoS ONE* 11 (7): e0157793. doi:10.1371/journal.pone.0157793

- Bonaparte, J. F. 1979. Dinosaurs: A Jurassic Assemblage from Patagonia. *Science* 205: 1377–1379.
- Bonaparte, J. F. 1991. The fossil vertebrates of the Rio Colorado Formation, of the city of Neuquén and surroundings, Upper Cretaceous, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia e Instituto Nacional de las Ciencias Naturales"*. Paleontología 4 p. 17–123.
- Bonaparte, J. F. 1996. Cretaceous Tetrapods of Argentina. *Muenchner Geowissenschaftliche Abhandlungen* 30A: 73–130.
- Bonaparte, J. F. y Coria, R. A. 1993. Un nuevo y gigantesco saurópodo titanosaurio de la Formación Río Limay (Albiano-Cenomaniano) de la Provincia del Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 30 (3): 271–282.
- Bonaparte, J. F. y Novas, F. E. 1985. *Abelisaurus comahuensis*, n. g., n. sp., Carnosauria del Cretácico Tardío de Patagonia. *Ameghiniana* 21: 259–265.
- Calvo, J. O., Porfiri, J. D. y Novas, F. E. 2007b. Discovery of a new ornithomimid dinosaur from the Portezuelo Formation (Upper Cretaceous), Neuquén, Patagonia, Argentina. *Arquivos do Museu Nacional* 65: 471–483.
- Calvo, J. O., González Riga, B. J. y Porfiri, J. D. 2007c. A new titanosaur sauropod from the Late Cretaceous of Neuquén, Patagonia, Argentina. *Arquivos do Museu Nacional, Rio do Janeiro*, 65(4): 485–504.
- Calvo, J. O., Porfiri, J. D., González-Riga, B. J., y Kellner, A. W. 2007a. A new Cretaceous terrestrial ecosystem from Gondwana with the description of a new sauropod dinosaur. *Anais Academia Brasileira Ciencia* 79(3): 529–41.
- Carballido, J. L., Pol, D., Otero, A., Cerda, I. A., Salgado, L., Garrido, A. C., Ramezani, J., **Cúneo, R. N.**, Krause, M. 2017. A new giant titanosaur sheds light on body size evolution among sauropod dinosaurs. *Proceedings of the Royal Society B*. 284: 20171219.
- Casal, G., Martínez, D., Luna, C. M. e Ibiricu, L. M. 2016. Ordenamiento y caracterización faunística del Cretácico superior del Grupo Chubut, Cuenca del Golfo San Jorge, Argentina. *Revista Brasileira de Paleontologia* 19(1): 53–70.
- Chiappe, L. M. y Coria, R. A. 2005. Auca Mahuevo, un extraordinario sitio de nidificación de dinosaurios saurópodos del Cretácico Tardío, Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 41(4): 591–596.
- Chiappe, L. M., Salgado, L. y Coria, R. A. 2001. Embryonic skulls of Titanosaur sauropod dinosaurs. *Science* 293: 2444–2446.
- Coria, R. A. y Calvo, J. O. 2002. A new iguanodontian ornithomimid from Neuquen Basin, Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22(3): 503–509
- Coria, R. A. y Currie, P. 2006. A new carcharodontosaurid (Dinosauria, Theropoda) from the Upper Cretaceous of Argentina. *Geodiversitas* 28 (1): 71–118.
- Coria, R. A., Chiappe, L. M. y Dingus, L. 2002. A new close relative of *Carnotaurus sastrei* **Bonaparte 1985** (Theropoda: Abelisauridae) from the Late Cretaceous of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 22 (2): 460–465.
- Coria, R. A. y Salgado, L. 2000. Los Dinosaurios de Ameghino. En Vizcaíno, S. (Ed.) *Obra de los Hermanos Ameghino*. Publicación Especial Universidad Nacional de Luján. Pp.43–49.
- Coria, R. A. y Salgado, L. 2005. Mid-Cretaceous turnover of sauropod communities: evidence from the Neuquén Basin. Pp. 317–327 en: Veiga, G. Spalletti, L., J. A. Howell y E. Schwartz (eds.), *The Neuquén Basin: A Case Study in Sequence Stratigraphy and Basin Dynamics*. Special Publications of the Geological Society 252.
- Coria, R. A. y Currie, P. J. 2016. A New Megaraptoran Dinosaur (Dinosauria, Theropoda, Megaraptoridae) from the Late Cretaceous of Patagonia. *PLoS ONE* 11(7): e0157973. doi:10.1371/journal.pone.0157973.
- Coria, R. A., y L. Salgado. 1996. A basal iguanodontian (Ornithischia: Ornithomimidae) from the Late Cretaceous of South America". *Journal of Vertebrate Paleontology* 16: 445–457.
- Coria, R. A., Windholz, G. J., Ortega, F. y Currie, P.J. 2019. A new dicraeosaurid sauropod from the Lower Cretaceous (Mulichinco Formation, Valanginian, Neuquén Basin) of Argentina, Cretaceous Research, Volume 93: 33–48.
- Cruzado-Caballero, P. y Powell, J.E. 2017. *Bonapartesaurus riogregensis*, a new hadrosaurine dinosaur from South America: implications for phylogenetic and biogeographic relations with North America. *Journal of Vertebrate Paleontology*. DOI:

- 10.1080/02724634.2017.1289381.
- Cruzado-Caballero, P., Gasca, J. M., Filippi, L. S., Cerda, I. A. y Garrido, A. C. 2019. A new ornithomimid dinosaur from the Santonian of Northern Patagonia (Rincón de los Sauces, Argentina), *Cretaceous Research* 98: 211–229,
- Filippi, L., Salgado, L. y Garrido, A. C. 2019. A new giant basal titanosaur sauropod in the Upper Cretaceous (Coniacian) of the Neuquén Basin, Argentina. *Cretaceous Research* 100: 61–81.
- Garrido, A. C. 2010. Estratigrafía del Grupo Neuquén, Cretácico Superior de la Cuenca Neuquina (Argentina): nueva propuesta de ordenamiento litoestratigráfico. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "B. Rivadavia"*, 12(2):121–177.
- Filippi, L. S., Méndez, A. H., Juárez Valieri, R. D. y Garrido, A. C. 2016. A new brachyosternid with hypertrophied axial structures reveals an unexpected radiation of latest Cretaceous abelisauroids. *Cretaceous Research* 61: 209–219.
- Filippi, L. S., Canudo, J. I., Salgado, L., Garrido, A. C., García, R. A., Cerda, I., y Otero, A. 2011. A new sauropod titanosaur from the Plottier Formation (Upper Cretaceous) of Patagonia. *Geologica Acta* 9 (1): 1–12.
- Gallina, P. A. y Apesteguía, S. 2011. Cranial anatomy and phylogenetic position of the titanosaurian sauropod *Bonitasaura salgadoi*. *Acta Palaeontologica Polonica* 56 (1): 45–60.
- Gallina, P. A. y Apesteguía, S. 2015. Postcranial anatomy of *Bonitasaura salgadoi* (Sauropoda, Titanosauria) from the Late Cretaceous of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology*. <http://dx.doi.org/10.1080/02724634.2014.924957>
- Gallina, P. A., Apesteguía, S., Haluza, A.; Canale, J. I. 2014. A Diplodocid Sauropod Survivor from the Early Cretaceous of South America. *PLoS ONE* 9 (5): e97128.
- Gallina, P. A., Apesteguía, S., Canale, J. I. et al. A new long-spined dinosaur from Patagonia sheds light on sauropod defense system. *Scientific Reports* 9, 1392 (2019). <https://doi.org/10.1038/s41598-018-37943-3>.
- Gasparini, Z. B. 2016. Buscando Reptiles Meso-Cenozoicos desde el Caribe a la Antártida. *Ciencia e investigación - Reseñas* 4: 32–46.
- Gianechini, F. A., Méndez, A. H., Filippi, L. S., Paulina-Carabajal, A., Juárez-Valieri, R. D., y Garrido, A. C. 2020. A new furileusaurian abelisaurid from La Invernada (Upper Cretaceous, Santonian, Bajo de la Carpa Formation), northern Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology* 40:6, DOI: [10.1080/02724634.2020.1877151](https://doi.org/10.1080/02724634.2020.1877151).
- Martinelli, A. G. y Forasiepi, A. M. 2004. Late Cretaceous vertebrates from Bajo de Santa Rosa (Allen Formation), Rio Negro province, Argentina, with the description of a new sauropod dinosaur (Titanosauridae). *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales, nueva serie*, 6, 2, 257–305.
- Novas, F. E. 1998. *Megaraptor namunhuaiquii*, gen. et sp. nov., a large-clawed, Late Cretaceous theropod from Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18 (1): 4–9
- Novas, F. E. and Molnar, R. E. (eds.) 1996. Alvarezsauridae, Cretaceous basal birds from Patagonia and Mongolia. *Proceedings of the Gondwanan Dinosaur Symposium*, Brisbane. *Memoirs of the Queensland Museum* 39(3):iv + 489–731; 675–702.
- Novas, F. E. y Pol, D. 2005. New evidence on deinonychosaurian dinosaurs from the Late Cretaceous of Patagonia. *Nature* 433: 858–861.
- Novas, F. E. y Puerta, P. F. 1997. New evidence concerning avian origins from the Late Cretaceous of Patagonia. *Nature* 387: 390–2.
- Novas, F. E.; Cambiaso, A. V. y Ambrosio, A. 2004. A new basal iguanodontian (Dinosauria, Ornithischia) from the Upper Cretaceous of Patagonia. *Ameghiniana*. 41 (1): 75–82.
- Novas, F.E., Salgado, L., Calvo, J. O. y Agnolin, F. 2005. Giant titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Late Cretaceous of Patagonia. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 7(1): 37–41.
- Novas F. E., De Valais S., y Vickers-Rich P. y Rich T. 2005. A large Cretaceous theropod from Patagonia, Argentina, and the evolution of carcharodontosaurids. *Naturwissenschaften* 92: 226–230.
- Novas, F. E., Pol, D., Canale, J. I., Porfiri, J. D. y Calvo, J. O. 2008. A bizarre Cretaceous theropod dinosaur from Patagonia and the evolution of Gondwanan dromaeosaurids. *Proc. R. Soc. B*

- doi:10.1098/rspb.2008.1554.
- Novas, F. E., Ezcurra, M. D., y Lecuona, A. 2008b. *Orkoraptor burkei* nov. gen. et sp., a large theropod from the Maastrichtian Pari Aike Formation, Southern Patagonia, Argentina. *Cretaceous Research*, doi [10.1016/j.cretres.2008.01.001](https://doi.org/10.1016/j.cretres.2008.01.001)
- Novas, F. E. 2009. The Age of Dinosaurs in South America. Indiana University Press, Bloomington, Indiana, 450 pp.
- Novas, F. E. 2018. *Chilesaurus diegосуarezi*, un rompecabezas evolutivo. "Los Dinosaurios y su Tiempo". *Ciencia Hoy* vol. 27 número 159
- Novas, F. E., Agnolin, F., Brissón Egli, F., y Lo Coco, G. E. 2020. Chapter 14. Pectoral Girdle Morphology in Early-Diverging Paravians and Living Ratites: Implications for the Origin of Flight. Pp. 345–353. In: Pittman, M. & Xu, X. (eds.). Pennaraptoran theropod dinosaurs past progress and new frontiers. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 440: 1–353.
- Novas, F., Agnolín, F., Ezcurra, M., Porfiri, J. y Canale, J. 2013. Evolution of the carnivorous dinosaurs during the Cretaceous: The evidence from Patagonia. *Cretaceous Research* 45: 174–215.
- Novas, F. E., Agnolin, F. L., Motta, M. J. y Brisson Egli, F. 2021. Osteology of *Unenlagia comahuensis* (Theropoda, Paraves, Unenlagiidae) from the Late Cretaceous of Patagonia. *The Anatomical Record*, DOI: [10.1002/ar.24641](https://doi.org/10.1002/ar.24641).
- Novas, F., Agnolín, F., Rozadilla, S., Aranciaga-Rolando, A., Brisson-Egli, F., Motta, M., Cerroni, M., Ezcurra, M., Martinelli, A., D'Angelo, J., Álvarez-Herrera, G., Gentil, A., Bogan, S., Chimento, N., García Marsá, J., Lo Coco, G., Miquel, S., Brito, F., Vera, E., Pérez Loinaze, V., Fernández, M. y Salgado, L. 2019. Paleontological discoveries in the Chorrillo Formation (upper Campanian-lower Maastrichtian, Upper Cretaceous), Santa Cruz Province, Patagonia, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* 21(2): 217–293.
- Otero, A., Carballido, J. L., Salgado, L., Canudo, J. I., y Garrido, A. C. 2021. Report of a giant titanosaur sauropod from the Upper Cretaceous of Neuquén Province, Argentina. *Cretaceous Research* 122:104754, 11pp.
- 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* (2019) 9:7614 | <https://doi.org/10.1038/s41598-019-44037-1>.
- Pol, D. y Rauhut, O. W. M. 2012. A Middle Jurassic abelisaurid from Patagonia and the early diversification of theropod dinosaurs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279 (1741): 3170–3175.
- Pol, D., Ramezani, J., Gómez, K., Carballido, J. L., Carabajal, A. P., Rauhut, O. W. M., Escapa, I. H. y Cúneo, N. R. 2020 Extinction of herbivorous dinosaurs linked to Early Jurassic global warming event. *Proc. R. Soc. B* 287: 20202310. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2020.2310>.
- Pol, D., Ramezani, J.; Gómez, K., Carballido, J. L., Paulina Carabajal, A., Rauhut, O. W. M., Escapa, I. H., Cúneo, N. R. 2020. Extinction of herbivorous dinosaurs linked to Early Jurassic global warming event. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 287 (1939): Article ID 20202310. doi:10.1098/rspb.2020.2310
- Pol, D., Rauhut, O. W. M. y Beccerra, M. 2011. A Middle Jurassic heterodontosaurid dinosaur from Patagonia and the evolution of heterodontosaurids. *Naturwissenschaften* 98 (5): 369–379.
- Powell, J. E. 1987. The Late Cretaceous fauna of Los Alamitos, Patagonia, Argentina. Part VI. The titanosaurids. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"* 3: 147–153.

- Powell, J. E. 2003. Revisión of South American titanosaurid dinosaurs: palaeobiological, palaeobiogeographical and phylogenetic aspects. *Records of the Queen Victoria Museum* 111: 1–173.
- Rauhut, O. W.M. 2005. Osteology and relationships of a new theropod dinosaur from the Middle Jurassic of Patagonia. *Palaeontology* 48(1): 87–110.
- Rauhut O. W. M., Remes K., Fechner R., Cladera G. y Puerta P. 2005. Discovery of a short-necked sauropod dinosaur from the Late Jurassic period of Patagonia. *Nature* 435:670–672.
- Rauhut, O. W. M., Pol, D. Probable basal allosauroid from the early Middle Jurassic Cañadón Asfalto Formation of Argentina highlights phylogenetic uncertainty in tetanuran theropod dinosaurs. *Sci Rep* 9, 18826 (2019). <https://doi.org/10.1038/s41598-019-53672-7>.
- Salgado, L. 2007. Patagonia and the study of its Mesozoic reptiles. Pp. 1–28. *En* Gasparini, Z., L. Salgado y R.A. Coria (Eds.). *Patagonian Mesozoic Reptiles*. Indiana University Press. Bloomington, Estados Unidos.
- Salgado, L. y Bonaparte, J. F. 1991. Un nuevo saurópodo Dicraeosauridae *Amargasaurus cazau* gen. et sp. nov. de la Formación La Amarga, Neocomiano de la provincia del Neuquén, Argentina. *Ameghiniana* 28 (3–4): 333–346. Buenos Aires.
- Salgado, L. y Bonaparte, J. F. 2007. Sauropodomorpha. Pp. 188–228. *En* Gasparini, Z., L. Salgado, y R. A. Coria (Eds.). *Patagonian Mesozoic Reptiles*. Indiana University Press. Bloomington, Estados Unidos.
- Salgado, L., Canudo, J. I., Garrido, A. C., Moreno-Azanza, M., Martínez, L. C. A., Coria, R. A., y Gasca, J. M. 2017. A new primitive Neornithischia dinosaur from the Jurassic of Patagonia with gut contents. *Scientific Reports* 7:42778/DOI:10.1038/srep42778.
- Salgado, L., Novas, F. E., Suárez, M., De la Cruz, R., Isasi, M., Rubilar-Rogers, D. y Vargas, A. 2015. Late Jurassic sauropods in Chilean Patagonia. *Ameghiniana* 52(4): 418–429.
- 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, U. 2011. Biology of the sauropod dinosaurs: the evolution of gigantism. *Biol. Rev.* 85: 117–155.
- Torcida Fernández-Baldor, F., Canudo, J.I., Huerta, P., Montero, D., Pereda-Suberbiola, X. y Salgado, L. 2011. *Demandasaurus darwini*, a new rebbachisaurid sauropod from the Early Cretaceous of the Iberian Peninsula. *Acta Palaeontologica Polonica* 56(3): 535–552.
- Vickers-Rich, P., Rich-Thomas, H., Giménez, O., Cuneo, R., Puerta, P. y Vacca, R. 1999. A new Sauropod dinosaur from Chubut Province, Argentina. *Proceedings of the Second Gondwanan Dinosaur Symposium*. National Science Museum Monographs, Eds. Y. Tomida, T. H. Rich & P. Vickers-Rich, Eds. Y. Tomida, T.H. Rich & P. Vickers-Rich, 15, 61–84.