



Fémur de titanosaurio. Museo Egidio Feruglio, Trelew.

Rodolfo A Coria

Museo Carmen Funes, Plaza Huincul

Leonardo SalgadoInstituto de Investigación en Paleobiología y Geología (IIPG),
Universidad Nacional de Río Negro-Conicet

La diversidad de los dinosaurios herbívoros

El registro paleontológico del actual territorio argentino es de los más abundantes del mundo: abarca la compleja sucesión de biotas desplegada por la evolución a lo largo del tiempo desde los primeros atisbos de vida en el planeta. En particular, la diversidad de dinosaurios encontrados en ese territorio es tan enorme como variada. Sus especies abarcan un lapso de la historia geológica que se extiende entre el Triásico superior, hace unos 230Ma, y el final del Cretácico, hace unos 66Ma, cuando todos los dinosaurios –con excepción del linaje que condujo a las aves actuales– desaparecieron. En lo que sigue dejaremos de lado las aves, a las que se dedica otro artículo de este número, y solo nos ocuparemos de un grupo particular de dinosaurios, los herbívoros.

Igual que los actuales, los ecosistemas de la era mesozoica estaban integrados por organismos productores y organismos

consumidores. Entre estos, los dinosaurios herbívoros exhiben mucha mayor diversidad de formas que los carnívoros. Tradicionalmente, los paleontólogos clasifican a los dinosaurios en dos grandes grupos taxonómicos, los *ornitiscuiformes* y los *sauriscuiformes*. Dividen a los segundos, a su vez, en *terópodos*, en su mayoría carnívoros, y *saurópodos*, herbívoros. Los herbívoros solo tienen en común entre ellos –aparte de muy remotos ancestros y de los caracteres que los identifican como dinosaurios– sus hábitos alimentarios. Algunos *sauriscuiformes* figuran entre los animales de mayor tamaño que hayan existido, cuya característica más saliente, su largo cuello, es una novedad evolutiva del grupo. Su también larga cola, por lo contrario, es un rasgo heredado. A comienzos del período jurásico los *saurópodos*, cuyos ancestros eran bípedos, se volvieron cuadrúpedos, si bien algunos habrían mantenido la facultad de erguirse ocasionalmente sobre sus patas traseras.

¿DE QUÉ SE TRATA?

Características, evolución y taxonomía de los dinosaurios encontrados en la actual Argentina de un nutrido y variado grupo que habría habitado todas las tierras del planeta, incluida la Antártida.

Por su parte, los ornitisquios fueron más diversos en sus diseños corporales, pues los hubo cuadrúpedos y bípedos, lo cual supone que ocuparon un espectro significativamente más amplio de nichos ecológicos que los saurópodos. Aunque se conocen ornitisquios del hemisferio norte que alcanzaron longitudes superiores a los 10m, los que habitaron en las tierras que hoy son parte de la Argentina por lo general fueron más bien pequeños, con longitudes de entre 2 y 5m. Los más conspicuos rasgos evolutivos que adquirieron incluyen un hueso sin dientes en la punta de la mandíbula, llamado el *predentario*; una articulación de la mandíbula con el cráneo ubicada por debajo de la línea de cierre u oclusión dental y, en ciertos grupos que vivieron a fin del Cretácico, como los *hadrosáuridos* y los *ceratopsios*, baterías dentales formadas por centenares de dientes de reemplazo continuo. De los ornitisquios, hasta ahora se han encontrado en la Argentina abundantes restos de *ornitópodos*, mucho más escasos de *anquilosaurios* y solo algunos de *estegosaurios*.

El período triásico (252-201Ma)

Poco se ha hallado de los ornitisquios antiguos, es decir, triásicos. En el sector de la cuenca geológica San Jorge ubicado en Santa Cruz se encontró un diente en rocas de unos 230Ma que, según algunos autores, sería de un *heterodontosáurido*, un dinosaurio con *dentición heterodonta*, es decir, formada por dientes de formas distintas. Más nutrido, en cambio, es el registro de *sauropodomorfos* triásicos. Son abundantes los más primitivos, denominados comúnmente *prosaurópodos*, entre los cuales se han identificado varios géneros: *Coloradisaurus*, *Riojasaurus*, *Leyesaurus*, *Mussaurus* y otros. Un fósil de hace unos 210Ma considerado *prosaurópodo* (*Les-*

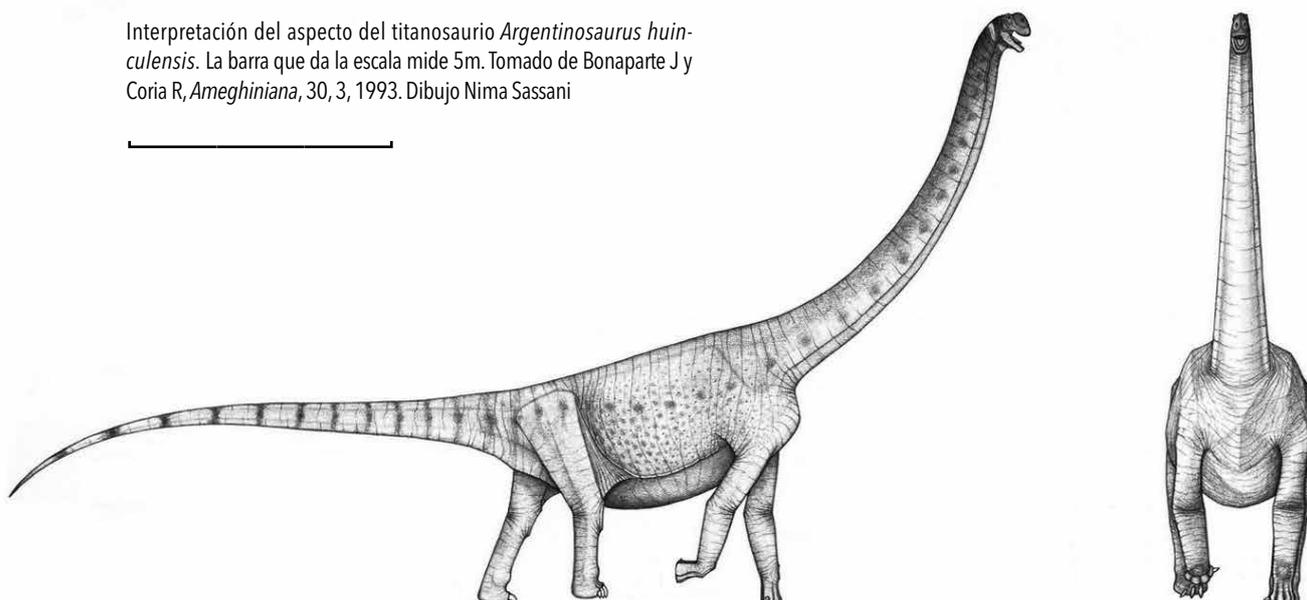
sensaurus sauropoides), encontrado en la formación geológica Los Colorados, La Rioja, y descrito por José Bonaparte en 1999, se tiende ahora a clasificar como saurópodo.

El período jurásico (201-145Ma)

En el Jurásico medio (170-165Ma) los heterodontosáuridos, que estaban presentes desde hacía unos cuantos millones de años, están representados por el género *Manidens*. Este nombre correspondía a un pequeño ornitisquio del tamaño de un perro mediano, del cual se ha encontrado en el área de Cerro Cóndor, Chubut, un esqueleto muy completo, con dentición similar a la de los heterodontosáuridos del Triásico, indicación de que la forma de morder adquirida en ese período se mantuvo en el siguiente. Del Jurásico medio, también, se han encontrado en la Patagonia fósiles de saurópodos primitivos (*Patagosaurus*, *Amygdalodon*), los cuales, sin embargo, presentan enormes diferencias de anatomía dental con los prosaurópodos del Triásico. Mientras que estos tenían por lo general dientes cónicos con bordes cortantes y pequeños denticulos, la dentición de los saurópodos está caracterizada por sus dientes amplios, con forma de pequeñas cucharas con bordes gruesos, semejantes a angostas superficies de desgaste. Esto sugiere que ambos grupos difirieron en sus dietas, ya que distintos dientes indican que no se alimentaban de las mismas plantas.

En el Jurásico superior (164-145Ma) la evolución condujo a que los saurópodos se dividieran en dos grandes grupos, los *macronarios* y los *diplodocoideos*. En territorio argentino, en especial en la Patagonia, se han encontrado los más antiguos integrantes de esos dos grupos: *Tehuelchesaurus*, que pertenece al de los macronarios, y *Brachytrachelopan*, al de los

Interpretación del aspecto del titanosaurio *Argentinosaurus huinculensis*. La barra que da la escala mide 5m. Tomado de Bonaparte J y Coria R, *Ameghiniana*, 30, 3, 1993. Dibujo Nima Sassani



diplodocoideos. El segundo es miembro de la familia de los *dicraeosáuridos*, cuyas formas corporales difieren de las típicas de los saurópodos, pues poseen cuellos cortos dotados de espinas dobles o bifurcadas que se continúan en parte del lomo, y huesos relativamente macizos, con menos cavidades internas que en el resto de los saurópodos (técnicamente, menos *neumáticos*).

En localidades de la Argentina no se han encontrado fósiles de ornitiskios que daten del Jurásico superior, lo que no significa que no los haya, pues es muy probable que los ornitópodos, que fueron ornitiskios bípedos, veloces y livianos, hayan formado parte de la biota terrestre sudamericana de esa edad.

El período cretácico (145-66Ma)

En el Cretácico la situación cambia y el registro paleontológico comienza a mostrar una mayor diversidad de todos los grupos de dinosaurios. Hasta hace pocos años, el

Cretácico inferior permaneció esquivo al conocimiento sobre la evolución de los dinosaurios que vivieron en la actual Argentina, en especial en la Patagonia, pero ahora eso es distinto. En Neuquén, en rocas de 130Ma de las formaciones Bajada Colorada y Mulichinco, equipos de paleontólogos dirigidos por uno de los autores de esta nota (Coria) y por Juan Canale están exhumando en estos momentos restos de novedosos diplodocoideos y ornitópodos. Los primeros incluyen un inesperado hallazgo asignado al género *Leinkupal*, saurópodo de la familia de los *diplodócidos*, que se suponía extinguida en el Jurásico y que se caracteriza por tener vértebras altamente neumáticas en la cola.

En los mismos niveles de la formación geológica Mulichinco dicho autor ha encontrado restos de un ornitópodo de tamaño mediano, aún en etapas preliminares de estudio. Determinadas características de la cadera y de los miembros posteriores de ese animal parecen sugerir semejanzas con ciertas formas de Europa. Por el momento ignoramos si estos ornitópodos del Cretácico inferior tuvieron parientes jurásicos en Gondwana.



Montaje de la reconstrucción realizada en 2003 del esqueleto completo de *Argentinosaurus*. El animal habría medido casi 40m de largo y unos 7m de alto, y pesado unas 60 toneladas. Museo Carmen Funes, Plaza Huinul.



Izquierda. Excavación de un dinosaurio saurópodo titanosauriforme en 2014, en rocas de formación geológica Allen, Paso Córdova, Río Negro. De izquierda a derecha, el autor Salgado a cargo de la excavación, Pablo Panices, técnico de la municipalidad de General Roca que encontró los restos, y Silvina de Valais, paleontóloga de la Universidad Nacional de Río Negro. Foto Ignacio Díaz Martínez

Derecha. Fémur de un dinosaurio saurópodo titanosauriforme colectado bajo la dirección del autor Salgado en 2014 en rocas de la formación geológica Candeleros, en Chihuidos, Neuquén. La piqueta que da la escala mide 33cm. Foto Leandro Martínez



Interpretación del aspecto que pudo haber tenido el pequeño dinosaurio ornitópodo *Anabisetia*, con unos 2m de largo, 60cm de alto y 20kg de peso. Museo Carmen Funes, Plaza Huinul.

También en Neuquén, en el área de Picún Leufú, en rocas del Cretácico inferior de hace unos 120Ma, José Bonaparte identificó hace casi treinta años uno de los saurópodos más extraños registrados, que recibió el nombre de *Amargasaurus cazau*, el primer dicraeosáurido hallado de América del Sur. Inicialmente se pensó que se trataba de una rareza, pero hoy sabemos que los dicraeosáuridos fueron más abundantes y diversos de lo que se había creído (ya mencionamos a *Brachytrachelopan*, un dicraeosáurido jurásico de Chubut). *Amargasaurus* poseía vértebras cervicales y dorsales con largas espinas dobles sobresaliendo del cuello y del lomo que podrían haber tenido utilidad defensiva, pues parece lógico que saurópodos relativamente chicos, como los dicraeosáuridos, hubiesen desarrollado alguna estructura con esa función, igualmente propia de las placas de hueso de los *Saltasaurus*.

De la misma localidad que *Amargasaurus* provienen fragmentos de un *estegosaurio*, una peculiar forma de dinosaurio ornitisquio de andar cuadrúpedo y con doble hilera de placas óseas en el lomo y en la cola, relativamente abundante en estratos jurásicos de otras regiones del planeta, pero único en los del Cretácico de Neuquén (si bien se ha hallado otros restos fósiles asignables a ese grupo en la formación geológica Bajada Colorada). Evidentemente, estos dinosaurios tuvieron una historia sudamericana hasta el momento insospechada.

Hace más de cincuenta años, un poblador rural encontró en estratos de la cuenca petrolera San Jorge, Chubut, huesos fósiles de un titanosaurio macronario que recibió el nombre de *Chubutisaurus*. Su antigüedad resultó similar a la de saurópodos excavados en la formación geológica Lohan Cura, Neuquén, por ejemplo, los del género *Ligabuesaurus*.

Los diplodocoideos del Cretácico inferior y de la parte inicial del superior corresponden a un linaje de saurópodos hasta hace pocos años muy pobremente conocido: los *rebaquisáuridos*, cuyos cráneos parecían presentar unas especializaciones que los hacían verdaderamente singulares. Ese grupo es un excelente ejemplo, por lo menos entre los saurópodos, de *evolución vicariante*, es decir de una población que se vio escindida en varias por algún proceso, en este caso, la deriva continental, a partir del cual cada una de las

Saurisquios		Ornitisquios
<i>Amargasaurus</i>	<i>Patagosaurus</i>	<i>Anabisetia</i>
<i>Amygdalodon</i>	<i>Patagotitan</i>	<i>Ankylosaurus</i>
<i>Argentinosaurus</i>	<i>Prosauropoda</i>	<i>Bonapartesaurus</i>
<i>Brachytrachelopan</i>	<i>Puertasaurus</i>	<i>Ceratopsia</i>
<i>Coloradisaurus</i>	<i>Rebbachisauridae</i>	<i>Gasparinisaura</i>
<i>Chubutisaurus</i>	<i>Riojasaurus</i>	<i>Hadrosauridae</i>
<i>Dicraeosauridae</i>	<i>Saltasaurus</i>	<i>Heterodontosauridae</i>
<i>Diplodocidae</i>	<i>Sauropoda</i>	<i>Lapampasaurus</i>
<i>Leinkupal</i>	<i>Sauropodomorpha</i>	<i>Manidens</i>
<i>Leyesaurus</i>	<i>Tehuelchesaurus</i>	<i>Notohyspilophodon</i>
<i>Ligabuesaurus</i>	<i>Titanosauria</i>	<i>Ornitopoda</i>
<i>Macronaria</i>		<i>Secernosaurus</i>
<i>Mussaurus</i>		<i>Stegosaurus</i>
<i>Notocolossus</i>		<i>Talenkauen</i>

Grupos de dinosaurios mencionados en el artículo. Los géneros están indicados en gris; otros grupos, en negro.



Interpretación del aspecto del titanosaurio *Patagotitan*. Se indica dónde habría estado el fémur desenterrado. La barra que da la escala mide unos 5m.



Fémur del titanosaurio *Patagotitan*, de unos 2,40m de largo, junto con Pablo Puerta, del Museo Paleontológico Egidio Feruglio de Trelew.

subpoblaciones separadas evolucionó en forma independiente de las demás y terminó constituyendo una nueva especie. Como se advierte que las formas africanas y sudamericanas de rebaquisáuridos son bastante similares, se puede concluir que el tiempo transcurrido desde la separación de ambos continentes no habría sido suficiente para que esos linajes divergiesen significativamente.

El registro de saurópodos del Cretácico inferior no es muy abundante, sobre todo teniendo en cuenta que esa época duró más de 40Ma. En ese lapso solo se han identificado siete especies de saurópodos, de las cuales cuatro son diplodocoideos y tres macronarios, por lo que se puede pensar que ambos grupos eran similares en abundan-

cia. Sin embargo, en la etapa inicial del Cretácico superior, hace unos 95Ma, el registro paleontológico indica que tuvo lugar un significativo recambio faunístico mundial que abarcó varios grupos de vertebrados, terrestres y marinos. En la Patagonia hubo grupos de dinosaurios que se extinguieron, como los diplodocoideos, y otros que prosperaron y se diversificaron, como los titanosaurios. Hasta ese momento, gran parte de estos tenía dientes anchos, mientras otros saurópodos, como los rebaquisáuridos, los tenían en forma de lápices o clavijas. Con la desaparición de los diplodocoideos, los titanosaurios de dientes delgados, hasta ese entonces una franca minoría, se volvieron dominantes, en tanto que los de dientes anchos prácticamente

se extinguieron. Varios investigadores sospechan que esto tuvo que ver con cambios en la flora, entre ellos Jaime Powell, de la Universidad Nacional de Tucumán, quien sugirió que la expansión de las angiospermas o plantas con flores habría afectado la evolución de los dinosaurios ornitisquios, cuyo registro en el Cretácico inferior es escaso.

Entre las numerosas especies de titanosaurios del Cretácico superior están los mayores animales terrestres de todos los tiempos, si bien cuál es el dinosaurio más grande descubierto es asunto abierto a discusión. Lo importante es el desarrollo relativo del tamaño corporal de una especie, más que las medidas de los huesos de un ejemplar. De todas formas, cuatro saurópodos encontrados en territorio argentino encabezan por el momento la lista, en un orden aún por establecer: *Argentinosaurus*, *Puertasaurus*, *Notoicosaurus* y el recientemente publicado *Patagotitan*. Los cuatro habrían sido verdaderamente enormes, con longitudes por encima de los 35m, y se contraponían con el otro extremo de la gama de titanosaurios, los 'pequeños' *Saltasaurus*, de unos 8m de longitud, con sus huesos neummatizados y sus defensas de placas óseas.

Los ornitisquios del Cretácico superior que habitaron lo que hoy es territorio argentino incluyeron linajes endémicos, con ancestros sudamericanos posiblemente jurásicos y especies de ascendencia norteamericana que habrían arribado a latitudes patagónicas por conexiones terrestres ubicadas en lo que hoy es Centroamérica y el Caribe. Entre los linajes endémicos encontramos a ornitópodos de pequeños a medianos, como *Notohypsilophodon*, *Talenkauen*, *Anabisetia* y *Gasparinisaura*, que responden a un patrón corporal generalizado: bípedos, livianos, posiblemente rápidos, y con una hilera simple de dientes en sus fauces. Entre los de ascendencia norteamericana podemos distinguir dos tipos. El primero es el de los *hadrosáuridos*, más bien pesados y cuadrúpedos, aunque a veces adoptaban un andar bípedo (técnicamente, *bípedos facultativos*). En el actual territorio argentino se han encontrado hasta hoy solo tres géneros

de hadrosáuridos: *Secernosaurus*, *Lapampasaurus* y *Bonapartesaurus*, pero en Norteamérica y Asia eran abundantes. Poseían cientos de pequeños dientes apretujados en sus fauces, lo que sugiere una alta especialización alimentaria supuestamente basada en cícadas, palmeras, etcétera. Aparentemente, las latitudes patagónicas habrían favorecido una rápida diversificación (técnicamente, una *radiación*) de estas formas, las cuales habrían convivido con ornitópodos de linajes endémicos como los *gasparinisaurios*. El segundo tipo de ornitisquios de ascendencia norteamericana es el de los *anquilosaurios*, cuadrúpedos, acorazados y pesados, de los que tenemos un registro patagónico fragmentario proveniente de rocas de 70Ma, la misma antigüedad que los hadrosáuridos. La flora del Cretácico superior de la actual Patagonia debe haber sido lo suficientemente abundante y variada para sostener la enorme presión ejercida por titanosaurios, hadrosáuridos, pequeños ornitópodos y anquilosaurios.

A modo de síntesis

Hasta donde sabemos hoy, los dinosaurios se originaron en el período triásico. Desde el inicio mismo del linaje habrían existido formas herbívoras de estos animales, como lo sugiere el hecho de que tanto los fósiles de ancestros de ellos, que llamamos *prosauropodos*, como los escasos fósiles de dinosaurios ornitisquios de ese período que se encontraron poseen claras características dentales indicativas de esa clase de alimentación.

Los dinosaurios protagonizaron una historia evolutiva compleja que acompañó los cambios geológicos y climáticos acaecidos en el planeta a lo largo de 160Ma. La investigación de esa historia y de la interacción de sus aspectos tectónicos, climáticos y biológicos está abriendo ventanas que nos ayudan a vislumbrar de dónde viene nuestro mundo actual y nos proporciona bases para intentar comprenderlo. **CH**

LECTURAS SUGERIDAS

CARBALLIDO JL y POLD, 2017, 'Patagotitan, ¿el dinosaurio más grande del mundo?', *CIENCIA HOY*, 27, 157: 19-25.

OTERO A y SALGADO L, 2015, 'El registro de *Sauropodomorpha* de la Argentina', *APA Publicación Electrónica* 15, 1: 69-89.

PASSALIA MG et al., 2017 'Cuando las primaveras empezaron a tener flores. La historia evolutiva de las angiospermas patagónicas', *CIENCIA HOY*, 26, 154: 55-61.



Rodolfo A Coria

Doctor en ciencias naturales, UNLU.
Investigador independiente del Conicet en el Museo Carmen Funes.
Profesor asociado, UNRN.



Leonardo Salgado

Doctor en ciencias naturales, UNLP.
Investigador principal del Conicet en el IIPG, UNRN.
Profesor titular, UNRN.