

Aspectos históricos, evolutivos e paleobiológicos dos titanossauros

Historical, evolutionary and paleobiological aspects of titanosaurs

Julian Cristian Gonçalves da Silva Junior^{1*}

¹Laboratório de Paleontologia de Ribeirão Preto, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo, Av. Bandeirantes, 3900, 14040-901, Ribeirão Preto, São Paulo, Brasil.

*Contato: juliancristiangoncalves@gmail.com

Resumo. Os titanossauros representam o grupo com o maior número de espécies conhecidas entre os saurópodes e também o grupo de dinossauros mais diverso do Cretáceo brasileiro. A grande diversidade atingida pelos titanossauros se deve a diversas adaptações e estratégias evolutivas. Nesta revisão, serão abordadas informações a respeito da história, evolução e também sobre a paleobiologia destes animais congregando as pesquisas mais atuais e relevantes, a fim de fornecer uma base para futuros estudos.

Palavras-chave. *Titanossauros; Saurópodes; Cretáceo do Brasil; Paleontologia.*

Abstract. Titanosaurs represent the group with the largest number of species within sauropods and also the most diverse group of dinosaurs from the Brazilian Cretaceous. The high diversity reached by titanosaurs is due to several adaptations and evolutionary strategies. On this review, it will be addressed information regarding history, evolution and also paleobiology of these animals, congregating the most recent and relevant research, aiming to provide a basis for future researches.

Keywords. *Titanosaurs; Sauropods; Brazilian Cretaceous; Paleontology.*

Recebido: 26out19

Aceito: 08set20

Publicado: 17nov20

Editorado por

Ana Botallo

Diagramado por

Karen S. Toledo

Introdução

Os saurópodes foram os maiores vertebrados terrestres de todos os tempos, possuindo um plano corpóreo único, com cabeça pequena, cauda e pescoço longos e postura quadrúpede. O primeiro saurópode foi descrito pelo naturalista inglês Richard Owen (1804-1892) e nomeado *Cetiosaurus* em 1841. Porém, o termo saurópode só foi cunhado pelo paleontólogo americano Othniel Charles Marsh (1831-1899) em 1878, e, na época, este grupo continha somente o recém descoberto *Camarasaurus* (Cope, 1877). Desde então, muitas novas espécies de Saurópodes foram descritas para todos os continentes, inclusive para a Antártica (Cerdeira et al., 2012). Dependendo da definição e do grau de inclusão filogenética utilizada, esses animais aparecem no registro fóssil no fim do Triássico ou no começo do Jurássico (McPhee e Choiniere, 2017), persistindo até o fim do Cretáceo e atingindo seu pico de diversidade entre o Neojurássico e o Eocretáceo (McIntosh, 1990; Upchurch et al., 2004).

Dentre as diversas linhagens de saurópodes já registradas, uma delas se destaca por seu grande número de espécies: os titanossauros. A primeira espécie de titanossauro, *Titanosaurus indicus*, foi descrita pelo inglês Richard Lydekker (1849-1915) com base em duas vértebras caudais e um fêmur encontrados em rochas do Cretáceo da Índia Central. Devido ao mau estado de preservação de seus fósseis, não foram encontradas características diagnósticas e atualmente essa espécie é considerada inválida (Salgado, 2003; Wilson e Upchurch, 2003). Supõe-se que os titanossauros surgiram no período Jurássico e atingi-

ram uma distribuição cosmopolita no final do Mesozóico (Wilson, 2006).

Os titanossauros se distinguem de outros saurópodes por diversas características anatômicas, entre elas: textura espongiiforme dos ossos pré-sacrais, costelas dorsais com cavidades pneumáticas e vértebras caudais procelicas (e.g., Wilson e Sereno, 1998; Wilson, 2006, D'emic, 2012) (Fig. 1).

Diversidade e história evolutiva

Os titanossauros formam o clado de saurópode de maior diversidade e mais ampla distribuição geográfica, com cerca de 70 espécies descritas em todo o mundo (de Jesus Faria et al., 2015; González Riga et al., 2018; González Riga et al., 2019; Mannion et al., 2019). No registro fóssil do Cretáceo do Brasil, eles representam o clado de dinossauros com a maior riqueza taxonômica (Kellner e Azevedo, 1999; Novas, 2009; Bittencourt e Langer, 2011; Carvalho et al., 2017; Ghilard et al., 2016; Bandeira et al., 2018). O primeiro titanossauro brasileiro, "*Antarctosaurus brasiliensis*", foi descrito por Arid e Vizotto (1971), encontrado em rochas do Cretáceo na região de São José do Rio Preto, São Paulo. A espécie, porém, foi considerada inválida por seu mau estado de preservação (Powell, 2003; Santucci e Bertini, 2006). Desde então, diversas outras espécies já foram descritas para o território brasileiro (Tabela 1).

O grande número de espécies, somado a uma combinação de características altamente derivadas e um pós-crânio generalizado tem gerado controvérsias entre

sistematas envolvidos nos estudos filogenéticos com titanossauros (Salgado, 2003; D'emic 2012; Mannion et al., 2019; González Riga et al., 2019). Com isso, diversas hipóteses filogenéticas altamente conflitantes entre si surgiram nos últimos anos. Embora hajam discrepâncias, existe um certo consenso em alguns aspectos das relações evolutivas desse clado. Os titanossauros estão incluídos em um clado maior definido como Titanosauriformes (e.g. Mannion et

al., 2013; Poropat et al., 2016; Royo-Torres et al., 2017; González Riga et al., 2018) (figura 2), onde também estão presentes os Brachiosauridae, com uma distribuição geográfica quase cosmopolita, porém com um número reduzido de espécies, e os Euhelopodidae, restritos ao continente asiático (Gorscak e O'connor, 2016; Poropat et al., 2016).

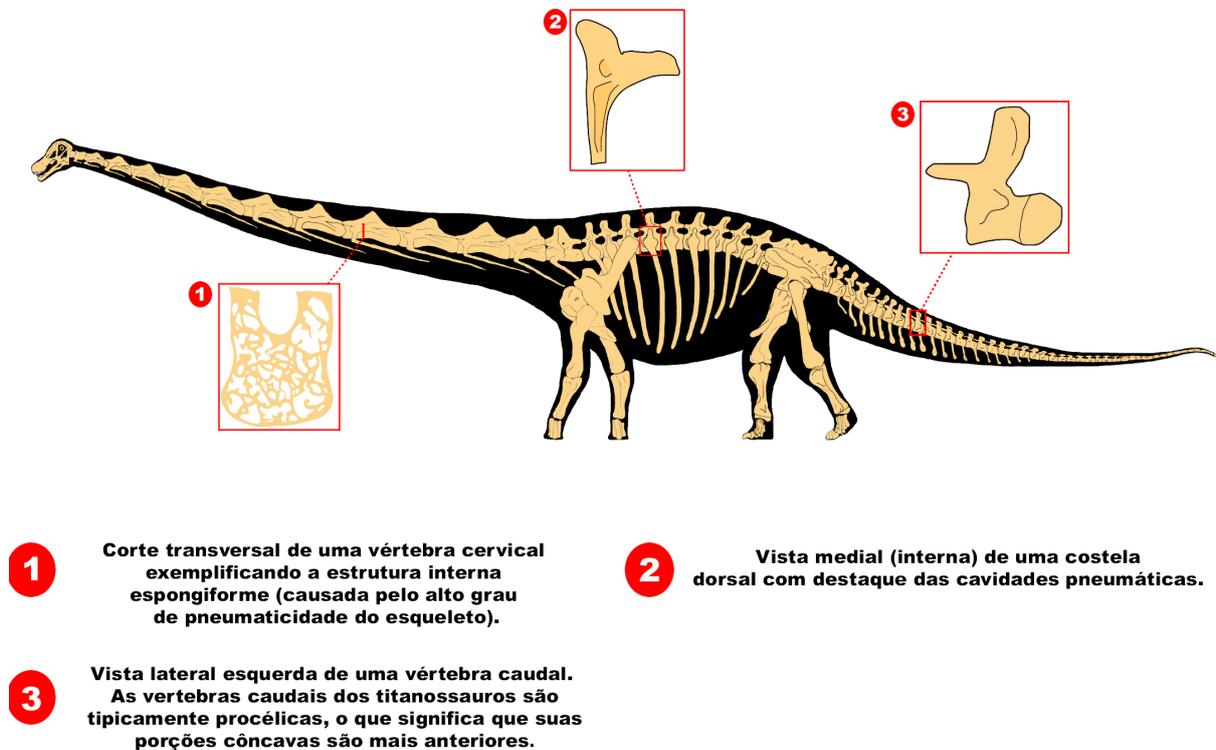


Figura 1. Esquema anatômico exemplificando características de titanossauros (Esqueleto modificado de Lacovara et al., 2014). (1) Corte transversal de uma vértebra cervical (modificado de Wedel et al., 2000); (2) Vista medial de uma costela dorsal e (3) vista lateral esquerda de uma vértebra caudal.

Tabela 1. Lista de espécies de titanossauros do Brasil.

Espécie	Descrição	Localidade	Contexto Geológico
<i>Adamantisaurus mezzalirai</i>	Santucci e Bertini, 2006	Flórida Paulista, São Paulo	Formação Adamantina, Campaniano-Maastrichtiano (Cretáceo Superior), Bacia Bauru
<i>Aeolossaurus maximus</i>	Santucci e Arruda-Campos, 2011	Monte Alto, São Paulo	Formação Adamantina, Campaniano-Maastrichtiano (Cretáceo Superior), Bacia Bauru
<i>Austroposeidon magnificus</i>	Bandeira et al., 2016	Presidente Prudente, São Paulo	Formação Presidente Prudente, Campaniano-Maastrichtiano (Cretáceo Superior), Bacia Bauru
<i>Baurutitan britoi</i>	Kellner et al., 2005	Uberaba, Minas Gerais	Formação Marília, Maastrichtiano (Cretáceo Superior), Bacia Bauru
<i>Brasilotitan nemophagus</i>	Machado et al., 2013	Presidente Prudente, São Paulo	Formação Adamantina, Campaniano-Maastrichtiano (Cretáceo Superior), Bacia Bauru
<i>Gondwanatitan faustoi</i>	Kellner e Azevedo, 1999	Álvares Machado, São Paulo	Formação Adamantina (Cretáceo Superior), Campaniano-Maastrichtiano, Bacia Bauru
<i>Maxakalisaurus topai</i>	Kellner et al., 2006	Prata, Minas Gerais	Formação Adamantina, Campaniano-Maastrichtiano (Cretáceo Superior), Bacia Bauru
<i>Tapuiasaurus macedoi</i>	Zaher et al., 2011	Coração de Jesus, Minas Gerais	Formação Quiricó, Aptiano (Cretáceo Inferior), Bacia Sanfranciscana
<i>Trigonosaurus pricei</i>	Campos et al., 2005	Uberaba, Minas Gerais	Formação Marília, Maastrichtiano (Cretáceo Superior), Bacia Bauru
<i>Triunfosaurus leonardii</i>	Carvalho et al., 2017	Triunfo, Paraíba	Formação Rio Piranhas, Berriasiano-Hauteriviano (Cretáceo Inferior), Bacia Triunfo
<i>Uberabatitan ribeiroi</i>	Salgado e Carvalho, 2008	Uberaba, Minas Gerais	Formação Marília, Maastrichtiano (Cretáceo Superior), Bacia Bauru

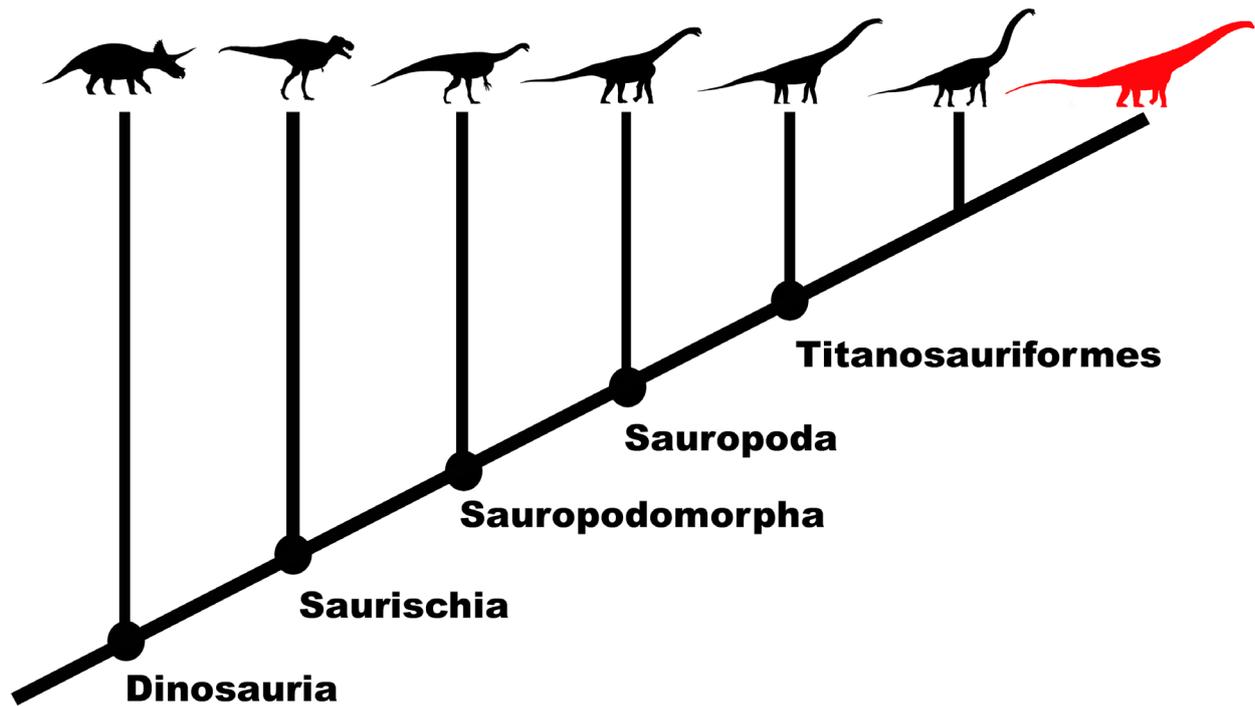


Figura 2. Relações filogenéticas simplificada de Dinosauria (*sensu* Seely, 1887) destacando a linhagem dos titanossauros (em vermelho).

As relações evolutivas das espécies brasileiras são igualmente conflitantes. Com exceção da única espécie, *Tapuiasaurus macedoi* (Zaher et al., 2011), que possui material craniano completo, todos os outros titanossauros brasileiros ou não possuem nenhum material craniano, ou possuem elementos fragmentados (i.e. *Maxakalisaurus topai*, pré-maxila (Kellner et al., 2006) dentário (França et al., 2016) e *Brasilotitan*, dentário (Machado et al., 2013), fato que dificulta a alocação destas espécies em algum estudo filogenético. Até a data, um único estudo filogenético abrangendo em conjunto grande número de espécies brasileiras foi conduzido (Bandeira et al., 2016), porém, um consenso sobre a resolução das inter-relações entre elas parece não estar próximo.

Paleobiologia

Pneumatização

A linhagem dos dinossauros saurópodes é dotada de um complexo sistema de sacos aéreos similar ao encontrado nas aves atuais. Essa extensa pneumatização é originada por uma rede de divertículos, extensões do sistema pulmonar, que se expandem pelo esqueleto destes animais (Wedel, 2003). O fato dos saurópodes possuírem esqueletos pneumáticos possivelmente estaria relacionado com a redução de sua massa total e poderia ter contribuído para a linhagem atingir grandes tamanhos (Wedel, 2009). Durante o crescimento, esse sistema pneumático se tornava cada vez mais desenvolvido, possivelmente por conta da expansão dos divertículos dos sacos aéreos abdominais; essa mudança, ao mesmo tempo que reduzia o peso do esqueleto (e.g. Wedel et al., 2000; Wedel, 2003b; Wedel, 2009; Salgado et al., 2006), aumentava a disposição de oxigênio em resposta ao aumento das taxas metabó-

licas desencadeadas pelo crescimento (Silva Junior et al., 2017).

Uma das linhagens dentro dos titanossauros, os Saltasauridae (Bonaparte e Powell, 1980) representam o exemplo extremo de pneumatização em saurópodes. Eram animais de pequeno porte (7m-12m) nos quais os sacos aéreos invadiam a região da cintura escapular, e até mesmo porção da cauda (Powell, 2003; Cerda et al., 2012; Zurriaguz e Cerda, 2017). O fato de uma das menores linhagens de saurópodes ser a mais pneumática, pode ser contra intuitivo, levando em conta a possível relação entre pneumatização e gigantismo nestes animais (e.g., Mazetta et al., 2004; Stein et al., 2010), o que faz com que este assunto ainda seja amplamente discutido entre os pesquisadores.

Gigantismo

Nos últimos anos, diversos titanossauros de grandes proporções foram descritos, principalmente para o Cretáceo da Argentina (e.g. Novas et al., 2005; Calvo et al., 2007; Lacovara et al., 2014; Carballido et al., 2017), dentre estes, a espécie *Argentinosaurus huinculensis* (Bonaparte e Coria, 1993) destaca-se, atingindo cerca de 30 metros de comprimento e pesando cerca de 72 toneladas (Mazetta et al., 2004) (Figura 3). No Brasil, existem pelo menos dois registros de saurópodes de grande porte, *Austropodeidon magnificus* (Bandeira et al., 2016) e *Uberabatitan ribeiroi* (Silva Junior et al., 2019), animais que atingiam mais de 25 metros de comprimento.

Os titanossauros não foram os únicos saurópodes a atingir tamanhos colossais, pois existem registros de espécies do clado Diplodocidae pesando mais de 40 toneladas (Paul, 2016; Paul, 2019). Uma das linhagens do grupo dos titanossauros que se destacam são os Lognkosauria,

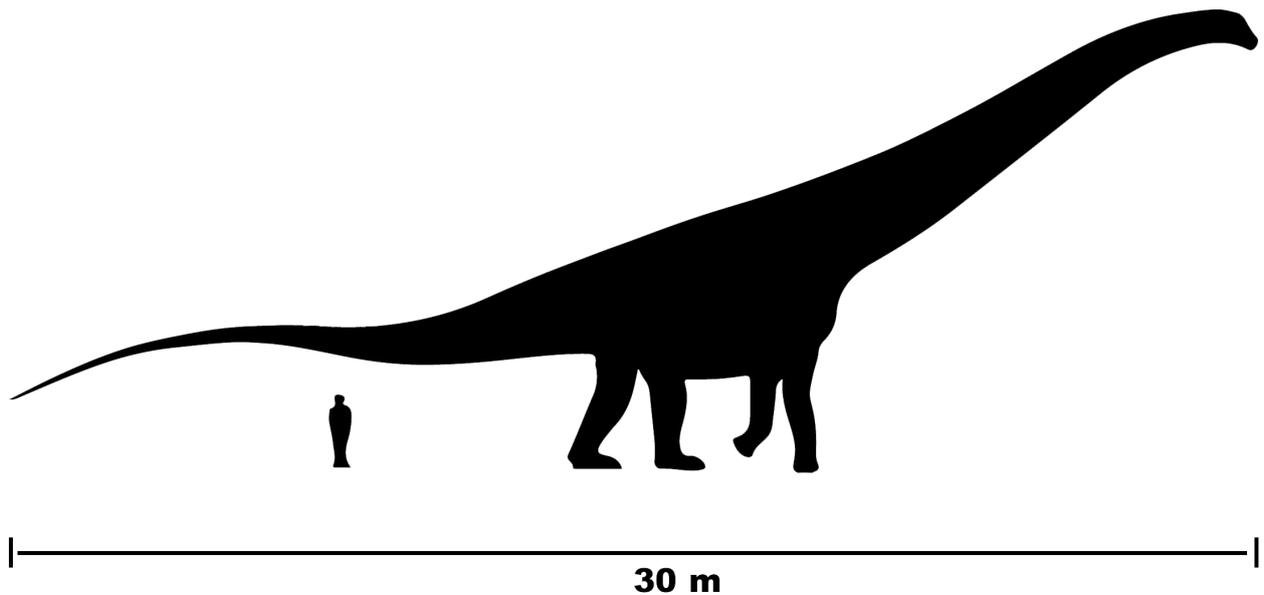


Figura 3. Representação de um espécime gigante de titanossauro (modificado de Mazzeta et al., 2004).

um grupo sul-americano, que representa a radiação dos maiores animais terrestres de todos os tempos (Carballido et al., 2017).

Os grandes tamanhos corpóreos adquiridos por estes animais, possuíam vantagens e desvantagens: ao mesmo tempo que seriam menos vulneráveis à predadores e mudanças climáticas, demandariam mais recursos para se manterem em homeostase e um maior tempo para o desenvolvimento até atingirem a idade adulta/reprodutiva (*sensu* Hone e Benton, 2005).

A aquisição do gigantismo pelos saurópodes possivelmente foi devido a presença de seu complexo sistema pneumático (Wedel, 2003b) e também graças aos seus longos pescoços, que lhes davam grande mobilidade para se alimentarem, alcançando desde a vegetação rasteira até a presente no dossel (Sander et al., 2011; Taylor et al., 2011).

Osteodermos

Outra característica exclusiva dos titanossauros é a presença de osteodermos (Bonaparte e Coria, 1980; D'Emic et al., 2009). Osteodermos são estruturas mineralizadas incrustadas na derme (Romer, 1956). Apesar de diversos registros da associação de restos fossilíferos de titanossauros junto com osteodermos, não se sabe bem como essas estruturas eram distribuídas nos corpos destes animais, nem mesmo se estariam presentes em todas as espécies do grupo (*sensu* Vidal et al., 2017). Em relação a função, diversas hipóteses já foram levantadas, como a de que serviriam para a proteção, termorregulação ou até mesmo para *display* sexual e reconhecimento intraespecífico (Salgado, 2003b; Marinho, 2007; Cerda e Powell, 2010; Curry Rogers et al., 2011; Marinho e Iori, 2011). Atualmente, a hipótese mais aceita em relação à função dessas estruturas nos titanossauros é de que serviria como reserva de cálcio, sendo este mineral usado para repor aquele perdido durante o crescimento ou oviposição (Marinho, 2007; Curry Rogers et al., 2011; Cerda et al., 2015; Vidal et al., 2017).

Nidificação

Os primeiros ovos de dinossauros que se tem registro foram encontrados na região sudeste da França em 1859 pelo padre naturalista romano Jean-Jacques Pouech (1814 – 1892). Na época, Pouech acreditou que se tratava de ovos de aves gigantes (Le Loeuff, 1991). Dez anos depois, o geólogo francês Philippe Matheron (1807 – 1899) encontrou ovos associados a restos de um animal, que na época acreditou ser de um crocodilo gigante, na região sul da França (Depéret, 1900). Somente no começo do século 20, os achados de Pouech e Matheron foram corretamente identificados como ovos de saurópodes, mais especificamente de titanossauros (Joleaud, 1924; Buffetaut e Le Loeuff; 1994).

No Brasil, os primeiros ovos de dinossauros foram encontrados na região de Uberaba, Minas Gerais, pelo paleontólogo brasileiro Llewellyn Ivor Price (1905 – 1980) em 1951. Estes achados, em conjunto com posteriores ocorrências da mesma região, foram identificados como ovos de titanossauros (Magalhães Ribeiro, 2002; Grellet-Tiner e Zaher, 2008). Mesmo que o registro de ovos fósseis no Brasil seja limitado, achados em outras regiões do mundo (e.g., Auca Mahuevo, Chiappe et al., 1998; sítio Sanagasta, Grellet-Tinner e Fiorelli, 2010) permitiram que alguns aspectos da biologia reprodutiva destes animais fossem conhecidos.

Durante a estação reprodutiva, as fêmeas se agregavam para botar seus ovos em uma mesma região (Chiappe et al., 2005). Esses ovos eram colocados em buracos e tapados, ou então, colocados sobre o solo e cobertos por sedimento (Hechenleitner et al., 2015). Porém, ninhadas encontradas em diferentes paleoambientes ao redor do mundo mostram que estes animais eram extremamente versáteis e possuíam diferentes estratégias reprodutivas (*sensu* García et al., 2015).

Considerações finais

Os titanossauros fazem parte do clado de sauró-

podem mais diversos e representam a maior diversidade de dinossauros do Cretáceo brasileiro. Nesta revisão foram explorados alguns aspectos envolvendo a biologia destes animais, mostrando que: (i) os titanossauros estão incluídos em um clado maior dentro de Sauropoda, denominado Titanosauriformes, e embora existam diversas hipóteses filogenéticas para este grupo, suas relações evolutivas, incluindo aqui os animais brasileiros, ainda são bastante debatidas; (ii) os saurópodes possuíam um sistema de pneumatização similar ao encontrado nas aves modernas e que era especialmente mais desenvolvido em alguns titanossauros derivados; (iii) ainda que várias linhagens de saurópodes tenham atingido tamanhos gigantes, o grupo dos titanossauros se destaca nesse quesito, sendo os maiores animais terrestres de todos os tempos; (iv) algumas espécies de titanossauros apresentavam osteodermos que possivelmente serviam como reservas de cálcio para que, ao crescerem ou se reproduzirem, pudessem repor esse mineral; (v) os titanossauros apresentavam mais de uma estratégia para oviposição, sendo a principal delas enterrar ou cobrir seus ovos.

Agradecimentos

Agradeço as dicas e sugestões feitas por Tatiane Barbosa Martins, Silvio Yuji Onary Alves e aos dois revisores anônimos. Esta pesquisa foi realizada durante meu doutorado, financiado pela FAPESP, processo: 2018/21094-7.

Referências

- Arid FM., Vizotto, LD. 1971. *Antarctosaurus brasiliensis*, um novo saurópode do Cretáceo Superior do sul do Brasil. In Congresso Brasileiro de Geologia 25: 297-305.
- Bandeira KL, Simbras FM, Machado EB, Almeida Campos D, Oliveira GR, Kellner A W. 2016. A new giant Titanosauria (Dinosauria: Sauropoda) from the Late Cretaceous Bauru Group, Brazil. *PloS one*, 11, e0163373.
- Bandeira KL, Brum AS, Pêgas RV, Cidade GM, Holgado B, Cidade A, de Souza RG. 2018. The Baurusuchidae vs Theropoda record in the Bauru Group (Upper Cretaceous, Brazil): a taphonomic perspective. *Journal of Iberian Geology*, 44(1), 25-54.
- Bittencourt JS, Langer MC. 2011. Mesozoic dinosaurs from Brazil and their biogeographic implications. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 83: 23-60.
- Bonaparte JF, Powell JE. 1980. A continental assemblage of tetrapods from the Upper Cretaceous beds of El Brete, northwestern Argentina (Sauropoda-Coelurosauria-Carnosauria-Aves).
- Bonaparte JF, Coria RA. 1993. Un nuevo y gigantesco saurópodo titanosaurio de la Formación Río Limay (Albiano-Cenomaniano) de la Provincia del Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, 30: 271-282.
- Buffetaut E, Le Loeuff J. 1994. The discovery of dinosaur eggshells in nineteenth-century France. Carpenter K, Hirsch KF, Horner J (Eds.), *Dinosaur eggs and babies*. Cambridge University Press, Nueva York, 31-34.
- Calvo JO, Porfiri JD, González-Riga BJ, Kellner AW. 2007. A new Cretaceous terrestrial ecosystem from Gondwana with the description of a new sauropod dinosaur. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 79: 529-541.
- Campos DDA., Kellner AW, Bertini RJ., Santucci RM. 2005. On a titanosaurid (Dinosauria, Sauropoda) vertebral column from the Bauru group, Late Cretaceous of Brazil. *Arquivos do Museu Nacional*, 63: 565-593.
- Carballido JL, Pol D, Otero A, Cerda IA, Salgado L, Garrido AC, Krause JM. 2017. A new giant titanosaur sheds light on body mass evolution among sauropod dinosaurs. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 284(1860), 20171219.
- Carvalho IS, Salgado L, Lindoso RM, Araújo-Júnior HI, Nogueira FCC, Soares JA. 2017. A new basal titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Lower Cretaceous of Brazil. *Journal of South American Earth Sciences*, 75: 74-84.
- Cerda IA, Powell JE. 2010. Dermal armor histology of *Saltasaurus loricatus*, an Upper Cretaceous sauropod dinosaur from Northwest Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica*, 55: 389-399.
- Cerda IA, Salgado L, Powell JE. 2012. Extreme postcranial pneumaticity in sauropod dinosaurs from South America. *Paläontologische Zeitschrift*, 86: 441-449.
- Cerda IA, García RA, Powell JE, Lopez O. 2015. Morphology, microanatomy, and histology of titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) osteoderms from the Upper Cretaceous of Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35, e905791.
- Chiappe LM, Coria RA, Dingus L, Jackson F, Chinsamy A, Fox M. 1998. Sauropod dinosaur embryos from the Late Cretaceous of Patagonia. *Nature*, 396(6708), 258-261.
- Chiappe LM, Jackson F, Coria RA, Dingus L. 2005. Nesting titanosaurs from Auca Mahuevo and adjacent sites. *The sauropods*. University of California Press, Berkeley, 285-302.
- Cope, ED. 1877. On a gigantic saurian from the Dakota epoch of Colorado.
- Curry Rogers KA, D'Emic M, Rogers R, Vickaryous M, Cagan A. 2011. Sauropod dinosaur osteoderms from the Late Cretaceous of Madagascar. *Nature communications*, 2, 564.
- D'Emic MD. 2011. Early evolution of titanosauriform sauropod dinosaurs: taxonomic revision, phylogeny, and paleobiogeography. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 31. 95-95.
- D'Emic MD, Wilson JA, Chatterjee S. 2009. The titanosaur (Dinosauria: Sauropoda) osteoderm record: review and first definitive specimen from India. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 29: 165-177.
- Deperét C. 1900. Notice biographique sur Philippe Matheron (1807-1899). *Bulletin de la Société Géologique de France* 28: 511-26.
- França MA, Júlio CDA, Riff D, Hsiou ASO, Langer MC. 2016. New lower jaw and teeth referred to *Maxakalisaurus topai* (Titanosauria: Aeolosaurini) and their implications for the phylogeny of titanosaurid sauropods.

- PeerJ, 4, e2054.
- de Jesus Faria CC, Riga BG, Candeiro CR, Marinho T, David LO, Simbras FM, Castanho Rb, Muniz FP, Pereira PVLG. 2015. Cretaceous sauropod diversity and taxonomic succession in South America. *Journal of South American Earth Sciences*, 61: 154-163.
- García RA, Salgado L, Fernández MS, Cerda IA, Carabajal AP, Otero A, Fiorelli LE. 2015. Paleobiology of titanosaurs: reproduction, development, histology, pneumaticity, locomotion and neuroanatomy from the South American fossil record. *Ameghiniana*, 52: 29-69.
- Ghilardi AM, Aureliano T, Duque RR, Fernandes MA, Barreto AM, Chinsamy A. 2016. A new titanosaur from the Lower Cretaceous of Brazil. *Cretaceous Research*, 67, 16-24.
- González Riga BJ, Mannion PD, Poropat SF, Ortiz David LD, Coria JP. 2018. Osteology of the Late Cretaceous Argentinean sauropod dinosaur *Mendozasaurus neguyelap*: implications for basal titanosaur relationships. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 184: 136-181.
- González Riga B, Lamanna MC, Otero A, David LDO, Kellner AW, Ibiricu LM. 2019. An overview of the appendicular skeletal anatomy of South American titanosaurian sauropods, with definition of a newly recognized clade. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 91.
- Gorscak E, O'Connor PM. 2016. Time-calibrated models support congruency between Cretaceous continental rifting and titanosaurian evolutionary history. *Biology Letters*, 12: 20151047.
- Grellet-Tinner G, Zaher H. 2007. Taxonomic identification of the Megaloolithid egg and eggshells from the Cretaceous Bauru Basin (Minas Gerais, Brazil): comparison with the Auca Mahuevo (Argentina) Titanosaurid eggs. *Papéis Avulsos de Zoologia*, 47: 105-112.
- Grellet-Tinner G, Fiorelli LE. 2010. A new Argentinean nesting site showing neosauropod dinosaur reproduction in a Cretaceous hydrothermal environment. *Nature Communications*, 1(1), 1-8.
- Hechenleitner EM, Grellet-Tinner G, Fiorelli LE. 2015. What do giant titanosaur dinosaurs and modern Australasian megapodes have in common?. *PeerJ*, 3, e1341.
- Hone DW, Benton MJ. (2005). The evolution of large size: how does Cope's Rule work? *Trends in Ecology & Evolution*, 20: 4-6.
- Joleaud L. 1924. Oeufs de dinosauriens et d'oiseaux paleognathes fossiles. *La Feuille des Naturalistes* 3: 44-8.
- Kellner AW, Azevedo SD. 1999. A new sauropod dinosaur (Titanosauria) from the Late Cretaceous of Brazil. *National Science Museum Monographs*, 15: 111-142.
- Kellner AWA, Campos DDA, Trotta MN. 2005. Description of a titanosaurid caudal series from the Bauru Group, Late Cretaceous of Brazil. *Arquivos do Museu Nacional*, 63: 529-564.
- Kellner AW, Campos DA, Azevedo SAK, Trotta MNF, Henriques DDR, Craik MMT, Silva HP. 2006. On a new titanosaur sauropod from the Bauru Group, Late Cretaceous of Brazil. *UFRJ*.
- Lacovara KJ, Lamanna MC, Ibiricu LM, Poole JC, Schroeter ER, Ullmann PV, Egerton VM. 2014. A gigantic, exceptionally complete titanosaurian sauropod dinosaur from southern Patagonia, Argentina. *Scientific Reports*, 4, 6196.
- Le Loeuff J. 1992. L'Abbé Pouech et les dinosaures du Plantaurel. In *Colloque Jean-Jacques Pouech* (pp. 23-30).
- Lydekker, R. 1877. Notices of new and other Vertebrata from Indian Tertiary and Secondary rocks. *Records of the Geological Survey of India*, 10: 30-43
- Machado EB, Avilla LS, Nava WR, Campos DA, Kellner AW. 2013. A new titanosaur sauropod from the Late Cretaceous of Brazil. *Zootaxa*, 3701: 301-321.
- Magalhães Ribeiro CM. 2002. Ovo e fragmentos de cascas de ovos de dinossauros, provenientes de região de Peirópolis, Uberaba, Minas Gerais. *Arquivos do Museu Nacional*, 60: 223-228.
- McIntosh JS. 1990. Sauropoda. 345-401 in DB Weishampel, P. Dodson, and H. Osmólska, eds. *The Dinosauria*.
- Mannion PD, Upchurch P, Barnes RN., Mateus O. 2013. Osteology of the Late Jurassic Portuguese sauropod dinosaur *Lusotitan atalaiensis* (Macronaria) and the evolutionary history of basal titanosauriforms. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 168: 98-206.
- Mannion PD, Upchurch P, Schwarz D, Wings O. 2019. Taxonomic affinities of the putative titanosaurs from the Late Jurassic Tendaguru Formation of Tanzania: phylogenetic and biogeographic implications for eusauropod dinosaur evolution. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 185(3), 784-909.
- Marinho TS. 2007. Functional aspects of titanosaur osteoderms. *Nature Precedings*, 1-1.
- Marinho TS, Iori FV. 2011. A large titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) osteoderm with possible bite marks from Ibirá, São Paulo state, Brazil. *Paleontologia: Cenários de Vida*, 4: 369-379.
- Marsh OC. 1881. Principal characters of American Jurassic dinosaurs, part V. *American Journal of Science*, 125: 417-423.
- Mazzetta GV, Christiansen P, Fariña RA. 2004. Giants and bizarres: body size of some southern South American Cretaceous dinosaurs. *Historical Biology*, 16: 71-83.
- McPhee BW, Choiniere JN. 2017. The osteology of *Pulanesaura eocollum*: implications for the inclusivity of Sauropoda (Dinosauria). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 182: 830-861.
- Novas FE. 2009. *The age of dinosaurs in South America*. Indiana University Press.
- Novas FE, Salgado L., Calvo J, Agnolin F. 2005. Giant titanosaur (Dinosauria, Sauropoda) from the Late Cretaceous of Patagonia. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales Nueva Serie*, 7: 31-36.
- Owen R. 1841. A description of a portion of the skeleton of the *Cetiosaurus*, a gigantic extinct saurian reptile occurring in the oolitic formations of different portions of England. *Proceedings of the Geological Society of London*, 80: 457-462.

- Paul GS. 2016. The Princeton field guide to dinosaurs. Princeton University Press.
- Paul GS. 2019. Determining the largest known land animal: a critical comparison of differing methods for restoring the volume and mass of extinct animals. *Annals of Carnegie Museum*, 85(4), 335-358.
- Poropat SF, Mannion PD, Upchurch P, Hocknull SA, Kear BP, Kundrát M, Elliott DA. 2016. New Australian sauropods shed light on Cretaceous dinosaur palaeobiogeography. *Scientific reports*, 6, 34467.
- Pouech JJ. 1859. Mémoire sur les terrains tertiaires de l'Ariège, rapportés à une coupe transversale menée de Fossat à Aillères, passant par le Mas d'Azil, et projetée sur le méridien de ce lieu. *Bulletin de la Société géologique de France*, 16, 381-411.
- Powell JE. 2003. Revision of South American titanosaurid dinosaurs: palaeobiological, palaeobiogeographical and phylogenetic aspects. Queen Victoria Museum and Art Gallery.
- Price LI. 1951. Ovo de dinossauro na formação Bauru, do estado de Minas Gerais. *Notas Preliminares da Divisão de Geologia de Mineralogia*, 53: 1-7.
- Romer AS. 1956. *Osteology of the Reptiles*.
- Royo-Torres R, Fuentes C, Mejjide M, Mejjide-Fuentes F, Mejjide-Fuentes M. 2017. A new Brachiosauridae sauropod dinosaur from the Lower Cretaceous of Europe (Soria province, Spain). *Cretaceous Research*, 80: 38-55.
- Salgado, L. 2003. Should we abandon the name Titanosauridae? Some comments on the taxonomy of titanosaurian sauropods (Dinosauria). *Revista Española de Paleontología*, 18: 15-21.
- Salgado, L. 2003b. Considerations on the bony plates assigned to titanosaurs (Dinosauria, Sauropoda). *Ameghiniana*, 40: 441-456.
- Salgado L, Apesteguía S, Heredia SE. 2005. A new specimen of *Neuquensaurus australis*, a Late Cretaceous saltasaurine titanosaur from north Patagonia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 25: 623-634.
- Salgado L, Carvalho, IS. 2008. *Uberabatitan ribeiroi*, a new titanosaur from the Marília formation (Bauru group, Upper Cretaceous), Minas Gerais, Brazil. *Paleontology*, 51: 881-901.
- Sander PM, Christian A, Clauss M, Fechner R, Gee CT, Griebeler EM, Preuschoft H. 2011. Biology of the sauropod dinosaurs: the evolution of gigantism. *Biological Reviews*, 86: 117-155.
- Santucci RM, Arruda-Campos AD. 2011. A new sauropod (Macronaria, Titanosauria) from the Adamantina Formation, Bauru Group, Upper Cretaceous of Brazil and the phylogenetic relationships of Aeolosaurini. *Zootaxa*, 3085: 1-33.
- Santucci RM., Bertini, RJ. 2006. A new titanosaur from western São Paulo State, Upper Cretaceous Bauru Group, south-east Brazil. *Paleontology*, 49: 59-66.
- Silva Junior, JCG, Martinelli AG, Ribeiro LC, Marinho TS. 2017. Description of a juvenile titanosaurian dinosaur from the Upper Cretaceous of Brazil. *Cretaceous Research*, 76: 19-27.
- Silva Junior JCS, Marinho TS, Martinelli AG, Langer, MC. (2019). Osteology and systematics of *Uberabatitan ribeiroi* (Dinosauria; Sauropoda): a Late Cretaceous titanosaur from Minas Gerais, Brazil. *Zootaxa*, 4577: 401-438.
- Stein K, Csiki Z, Rogers KC, Weishampel DB, Redelstorff R, Carballido JL, Sander P M. 2010. Small body size and extreme cortical bone remodeling indicate phyletic dwarfism in *Magyarosaurus dacus* (Sauropoda: Titanosauria). *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(20), 9258-9263.
- Taylor MP, Hone DW, Wedel MJ, Naish D. 2011. The long necks of sauropods did not evolve primarily through sexual selection. *Journal of Zoology*, 285: 150-161.
- Upchurch, P. 1995. The evolutionary history of sauropod dinosaurs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 349: 365-390.
- Upchurch P, Barrett PM, Dodson P, Weishampel DB, Osmólska H. 2004. The dinosauria. The sauropods, 259-354.
- Vidal D, Ortega F, Gascó F, Serrano-Martínez A, Sanz JL. 2017. The internal anatomy of titanosaur osteoderms from the Upper Cretaceous of Spain is compatible with a role in oogenesis. *Scientific reports*, 7, 42035.
- Wedel MJ. 2003. The evolution of vertebral pneumaticity in sauropod dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 23: 344-357.
- Wedel MJ. 2003b. Vertebral pneumaticity, air sacs, and the physiology of sauropod dinosaurs. *Paleobiology*, 29: 243-255.
- Wedel MJ, Cifelli RL, Sanders RK. 2000. Osteology, paleobiology, and relationships of the sauropod dinosaur *Sauroposeidon*. *Acta Palaeontologica Polonica*, 45: 343-388.
- Wedel, MJ. 2009. Evidence for bird-like air sacs in saurischian dinosaurs. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 311: 611-628.
- Wilson, JA. 2006. An overview of titanosaur evolution and phylogeny. *Actas de las III Jornadas sobre Dinosaurios y su Entorno*. Burgos: Salas de los Infantes, 169, e190.
- Wilson JA, Sereno PC. 1998. Early evolution and higher-level phylogeny of sauropod dinosaurs. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 18: 1-79
- Wilson JA, Upchurch P. 2003. A revision of *Titanosaurus Lydekker* (Dinosauria-Sauropoda), the first dinosaur genus with a 'Gondwanan' distribution. *Journal of Systematic Paleontology*, 1(3), 125-160.
- Zaher H, Pol D, Carvalho, AB, Nascimento PM, Riccomini C, Larson P, Almeida Campos, D. 2011. A complete skull of an Early Cretaceous sauropod and the evolution of advanced titanosaurians. *PLoS One*, 6, e16663.
- Zurriaguz VL, Cerda IA. 2017. Caudal pneumaticity in derived titanosaurs (Dinosauria: Sauropoda). *Cretaceous Research*, 73: 14-24.