

Los dinosaurios nos enseñan paleobiogeografía

Dinosaurs teach us paleobiogeography

JOSÉ IGNACIO CANUDO¹ Y FIDEL TORCIDA FERNÁNDEZ-BALDOR²

¹ Grupo Aragosaurus-IUCA. Facultad de Ciencias. C/Pedro Cerbuna 12. Universidad de Zaragoza. 50009-Zaragoza. E-mail: jicanudo@unizar.es

² Museo de Dinosaurios de Salas de los Infantes y Colectivo Arqueológico y Paleontológico de Salas (CAS). Plaza Jesús Aparicio, 9, 09600-Salas de los Infantes (Burgos). E-mail: fideltorcida@hotmail.com

Resumen Los dinosaurios fueron un grupo de tetrápodos terrestres que evolucionaron y colonizaron todas las tierras emergidas durante el Mesozoico, coincidiendo con la ruptura de Pangea y la separación de dos supercontinentes, Laurasia al norte y Gondwana al sur. Estas evidencias hacen a los dinosaurios imprescindibles para resolver y plantear cuestiones paleobiogeográficas durante el Mesozoico, especialmente en el Cretácico. Un buen ejemplo es la ambigüedad paleobiogeográfica de Europa durante el Cretácico inferior. Con este término queremos visualizar la complejidad paleobiogeográfica de las asociaciones de dinosaurios en este período en Europa. Los procesos de evolución vicariante fueron importantes, pero no exclusivos en la distribución de estos tetrápodos en Europa. La evidencia de dispersión de diferentes taxones desde Gondwana a Laurasia y viceversa, así como entre diferentes partes de Laurasia con Europa indica que el modelo es más complejo. Para explicarlo hay que tener en cuenta la presencia de puentes intercontinentales de duración intermitente y relacionados con descensos bruscos del nivel de los océanos, como sucedió entre Gondwana y Laurasia en el Barremiense - Aptiense.

Palabras clave: Dinosaurios, dispersión, Europa, Mesozoico, paleobiogeografía, vicarianza.

Abstract *Dinosaurs were a group of terrestrial tetrapods that evolved and colonized all the emerged lands during the Mesozoic, coinciding with the breakdown of Pangea and the separation of two supercontinents, Laurasia to the north and Gondwana to the south. These evidences make dinosaurs essential solving and asking paleobiogeography questions during the Mesozoic, especially in the Cretaceous. A good example is the paleobiogeographic ambiguity of Europe during the Lower Cretaceous. With this term we want to visualize the paleobiogeographic complexity of the dinosaur associations in this period in Europe. The processes of vicarious evolution were important, but not exclusive in the distribution of these tetrapods in Europe. The evidence of dispersion of different taxa from Gondwana to Laurasia and vice versa, as well as between different parts of Laurasia with Europe indicates that the model is more complex. To explain it, it takes into account the presence of intercontinental bridges of intermittent duration and related to sudden drops in the level of the oceans should be taken into account, as happened between Gondwana and Laurasia in the Barremian - Aptian.*

Keywords: *Dinosaurs, dispersion, Europe, Mesozoic, paleobiogeography, vicariance.*

INTRODUCCIÓN

Los vertebrados continentales tienen una distribución que puede variar desde pequeñas áreas geográficas como una isla o un valle a todo un continente, e incluso tener una presencia global como sucede con nuestra especie. La Biogeografía es la disciplina encargada de estudiar la distribución de los organismos actuales y, por tanto, dar respuesta a las causas de su presencia o ausencia geográfica en un territorio concreto. Sin embargo, conocer las

causas de la distribución geográfica de los vertebrados terrestres en el pasado suele ser complicado, al depender de diferentes factores, entre los cuales los más habituales son el clima, la disponibilidad de recursos, las adaptaciones a ecosistemas concretos, el desplazamiento de las placas litosféricas, las barreras a la dispersión y la historia evolutiva de los organismos. Estos dos últimos factores son los más significativos cuando nos referimos a la Biogeografía del pasado que se suele conocer como Paleobiogeografía.

Un clásico ejemplo para entender el tipo de preguntas que responde la Paleobiogeografía es: ¿por qué en la actualidad solo hay mamíferos marsupiales en Australia, Madagascar y América? En este caso conocemos la respuesta, y está relacionada con los cambios de posición de estas masas continentales en los últimos millones de años. Australia, Madagascar y América están separados en la actualidad por miles de kilómetros, ocupados por los océanos Atlántico e Índico. Los tetrápodos terrestres tienen capacidad de dispersarse nadando o incluso si son de pequeño tamaño encima de troncos u otros tipos de balsas, pero este tipo de dispersión tiene sus limitaciones. Los marsupiales no pueden atravesar a nado las masas de agua que forman los océanos y, por tanto, es necesario buscar otro tipo de evidencias que expliquen esta singular distribución biogeográfica. La única manera de hacerlo es que las masas continentales que hoy son Sudamérica, Australia y Madagascar estuvieran unidas en el pasado en un gran continente (Pangea). La rotura y posterior fragmentación de Pangea hizo que los marsupiales pudieran evolucionar de manera independiente en las diferentes masas continentales que se formaron. Precisamente esta evidencia biológica fue una de las que sustentó la deriva continental, precursora de la Teoría de la Tectónica de Placas. Esta teoría integradora intenta explicar la geodinámica de la corteza terrestre en un marco de movimiento lateral (deriva) de las masas continentales. De una manera sintética se puede decir que la tectónica de placas propone que la litosfera terrestre está fragmentada en placas litosféricas que se desplazan horizontalmente sobre un manto viscoso. Para más información se puede consultar el número 27.3 de Enseñanza de las Ciencias de la Tierra, un monográfico dedicado a Tectónica de Placas.

Durante el Mesozoico el movimiento lateral de las placas produjo nuevas barreras (montañas, océanos) para animales terrestres. Estas barreras podían producir el aislamiento de sus poblaciones, poniendo en marcha uno de los principales mecanismos de la evolución como es la vicarianza. Recordar que este mecanismo evolutivo se produce cuando se aíslan geográficamente poblaciones de un mismo taxón que evolucionan de manera distinta a cada lado de la barrera, pero manteniendo la categoría taxonómica (familia, género...). También el movimiento de las placas fusionó masas continentales aisladas anteriormente durante millones de años y permitió la dispersión de vertebrados en continentes donde anteriormente no estaban registrados. Un ejemplo de unión de placas que produjo dispersión de organismos es la formación del istmo de Panamá al final del Terciario y la entrada de los mamíferos norteamericanos en Sudamérica y viceversa que trajo como consecuencia la extinción de una parte de la megafauna sudamericana en un proceso llamado el Gran Intercambio Biótico entre Norteamérica y Sudamérica (Webb, 1991).

Los dinosaurios son un grupo de gran interés para reconstruir el movimiento de las placas tectónicas durante el Mesozoico. Estos tetrápodos vivieron desde el Triásico medio hasta el final del Cretácico cuando los últimos representantes del grupo (excluyendo las aves) se extinguieron cerca o simultánea-

mente al impacto de un gran meteorito que marca el límite entre el Cretácico y el Paleógeno. Conocer la información de su distribución es especialmente interesante en los estudios paleobiogeográficos al ser tetrápodos exclusivamente terrestres y que se diversificaron durante la ruptura de Pangea en el Mesozoico. Las placas litosféricas que soportaban los continentes se fragmentaron y se reagruparon en otras nuevas durante el Mesozoico favoreciendo las dispersiones rápidas y reconocibles en el registro fósil de dinosaurios (Russell, 1993). Por tanto, la distribución y la diversidad de los dinosaurios se pueden interpretar, en parte, por los cambios en las configuraciones paleogeográficas producidas por los movimientos de las placas tectónicas.

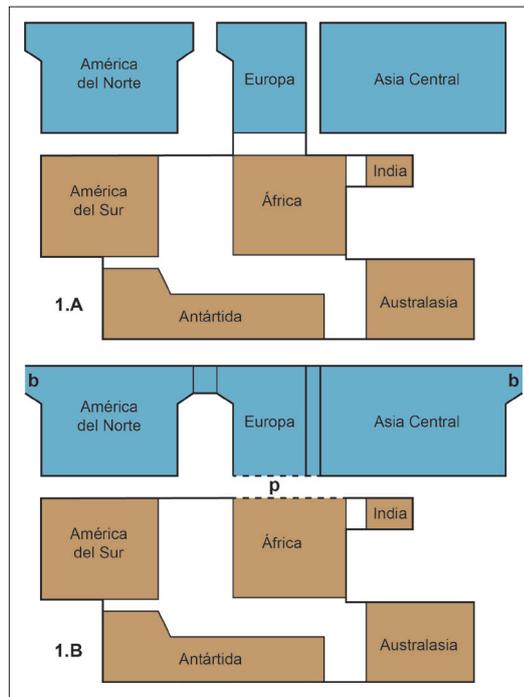
El objetivo de este trabajo es describir varios ejemplos de la importancia y las consecuencias del registro fósil de dinosaurios durante el Cretácico para responder a cuestiones paleobiogeográficas de carácter global como es el papel de la vicarianza y de la dispersión, la presencia de puentes intercontinentales entre Gondwana y Laurasia durante el Cretácico Inferior o la singularidad del registro de dinosaurios de Europa.

Los conceptos tratados en este artículo, demuestran la importancia didáctica del estudio de la Evolución Biológica, sobre todo en el currículo de cuarto de ESO y Bachillerato, y su relación con la Tectónica de Placas. Tanto es así, que autores como Sequeiros *et al.*, (1995) destacan la necesidad de explicar conjuntamente la Evolución Biológica (como paradigma unificador de las Ciencias de la Vida y de la Tierra) y la Tectónica de Placas (como paradigma unificador de las Ciencias de la Tierra) y su importancia en la secuencia de aprendizaje a utilizar con los alumnos de Secundaria para la comprender la tectónica de Placas y la Evolución.

DINOSAURIOS LAURIASIÁTICOS VERSUS GONDWÁNICOS

La fragmentación de Pangea, el supercontinente que unía todas las masas continentales del planeta, se aceleró en el Jurásico, llegando a formar dos grandes masas continentales, conocidas como Laurasia en el hemisferio norte y Gondwana en el hemisferio sur. Estos supercontinentes estaban formados por grandes y continuas extensiones de tierra emergida como en Gondwana, o estaban divididos en masas de tierra de diferentes tamaños (islas) separadas por mares como en Laurasia. Esta disposición paleogeográfica de las masas de tierra impediría teóricamente a partir del Cretácico Inferior la dispersión de los dinosaurios entre Laurasia y Gondwana y entre algunas partes de Laurasia (Fig. 1). La apertura de la parte central del Atlántico y su comunicación con el mar de Tetis produjo una significativa separación entre Norteamérica y Europa en Laurasia (Blakey, 2004). Ese aislamiento ha sido la explicación propuesta para interpretar las diferencias en las asociaciones de dinosaurios entre Laurasia y Gondwana (Russell, 1993). Con este modelo la dinámica paleogeográfica global sería la causante de la evolución vicariante de los dinosaurios en las distintas masas terrestres. Una de las consecuencias de esta pro-

Fig. 1. Diagrama esquemático que muestra las relaciones paleobiogeográficas de los dinosaurios de las masas continentales principales durante el final del Jurásico y el Cretácico Inferior. 1.A. Kimmeridgiense – Barremiense? 1.B. Barremiense superior – Albiense. p: puente intercontinental. b: istmo de Beringia. Ligeramente modificado de Russell (1993).



puesta sería el uso habitual en la literatura científica y de divulgación de términos como dinosaurios gondwánicos o laurasiáticos para caracterizar los taxones característicos de cada uno de los supercontinentes. Hay muchos ejemplos del uso de estos términos; se pueden citar los saurópodos titanosaurios o los terópodos abelisaurios como taxones típicamente gondwánicos y los ornitópodos iguanodontios o hadrosaurios como típicamente laurasiáticos. Esta caracterización tiene una gran importancia paleogeográfica, ya que la presencia ocasional de esos taxones fuera de Laurasia o Gondwana, respectivamente, solo podría explicarse por un proceso de dispersión desde su lugar de origen, a través de puentes terrestres (Sereno *et al.*, 2004) en algunas ocasiones de posición y naturaleza indeterminadas.

El registro de dinosaurios es escaso en algunas regiones e intervalos temporales, provocando que un descubrimiento fragmentario en dichas regiones se pueda identificar como un taxón enigmático o “fuera de tiempo y lugar” y producir significativos cambios en los paradigmas paleobiogeográficos. Vale la pena fijarnos en esta cuestión, ya que habitualmente estos taxones son resultado de una clasificación errónea. Nuestro conocimiento sobre el registro de los dinosaurios ha aumentado de manera exponencial en los últimos años lo que está evitando estas malas interpretaciones. Se pueden encontrar ejemplos clásicos de estos fósiles como es el terópodo *Majungatholus atopus* del Cretácico Superior de Madagascar. Los primeros y fragmentarios restos encontrados de este dinosaurio se incluyeron en Pachycephalosauria a finales de la década de 1970. Estos pequeños dinosaurios son muy característicos por presentar un cráneo engrosado, y hasta ese momento solo se habían descrito en Asia y Norteamérica (Laurasia). Su presencia en Madagascar (Gondwana) implicaba una enigmática dispersión de estos dinosaurios a los continentes del hemisferio sur por unos puentes intercontinen-

tales desconocidos. Unos años más tarde se descubrió un registro más completo de este dinosaurio, lo que permitió clasificarlo de manera correcta: *Majungatholus* (o *Majungasaurus*) es un representante de los abelisaurios, unos terópodos bien diversificados en Gondwana (Sampson *et al.*, 1998). Por tanto, no era un paquicefalosaurio emigrante de Laurasia como inicialmente se había propuesto. Este ejemplo sugiere que se debe tener un cierto escepticismo en la identificación de restos fragmentarios “fuera de tiempo y lugar” si carecen de caracteres diagnósticos, y esperar hasta un registro más completo sobre todo para realizar hipótesis paleobiogeográficas distintas de las habituales.

¿Entonces no debemos de tener en cuenta los fósiles de dinosaurio “fuera de tiempo y lugar” para la reconstrucción paleogeográfica? Una actitud demasiado inflexible puede privarnos de información paleobiogeográfica significativa. Un ejemplo de este tipo de situación lo tenemos con el holotipo del saurópodo *Luticosaurus valdensis* del Barremiense (Cretácico Inferior) de Inglaterra. Este dinosaurio está representado exclusivamente por un cuerpo vertebral caudal. Un resto demasiado fragmentario para definir un taxón de dinosaurio, pero presenta una cara articular posterior con una gran convexidad, un carácter diagnóstico de los saurópodos titanosaurios. La conclusión es clara *Luticosaurus* sería un titanosaurio. Aquí es donde comienza el lío, ya que los titanosaurios son considerados típicos saurópodos gondwánicos en el Cretácico Superior, aunque se encuentran representados en todos los continentes. Si *Luticosaurus* es un titanosaurio sería la cita más antigua de estos saurópodos y, por tanto, habría que poner el centro de origen en Laurasia. *Luticosaurus* sería laurasiático en origen. En este punto es necesario reflexionar: ¿Qué debería ser lo más significativo para definir un taxón como gondwánico o laurasiático? ¿su origen (Laurasia)? o ¿el área donde esté más diversificado el taxón (Gondwana)? La cuestión aún puede complicarse más, ya que el origen de los titanosaurios puede ser anterior a *Luticosaurus*. De hecho, algunos autores proponen a *Janenschia* del Jurásico Superior de Tanzania como el titanosaurio más antiguo. No hay consenso en este punto ya que otros autores relacionan a *Janenschia* con taxones más primitivos, distintos de titanosaurios (Mannion *et al.*, 2019). Ejemplo de cómo cada nuevo descubrimiento puede cambiar el panorama paleobiogeográfico es la reciente descripción del posible titanosaurio *Ninjatitan* del Berriasiense superior / Valaginiense de la Patagonia (Gallina *et al.*, 2021). Independientemente de la discusión sistemática, lo importante para nosotros de este punto es que posiblemente los titanosaurios tienen su origen en el Jurásico, momento en que las masas continentales seguían unidas en la Pangea (taxón pangeático). Con este escenario, las dispersiones y las extinciones locales han debido tener un papel importante en la distribución de los titanosaurios en el Cretácico Superior, y difícilmente deberíamos usar el término de fauna gondwánica para estos dinosaurios. En resumen, ¿qué conclusiones obtenemos de esta discusión? los términos dinosaurios gondwánicos y laurasiáticos habría que usarlos con cierta prudencia pues necesitamos tener un conocimiento

más profundo de la distribución de los dinosaurios por grandes áreas geográficas y edades, algo de lo que estamos lejos de conseguir a corto plazo (Fanti *et al.*, 2013).

VICARIANZA VERSUS DISPERSIÓN

En general, los dinosaurios no tienen una distribución cosmopolita, variando entre las distintas áreas. De manera general, la vicarianza ha sido un proceso habitual para explicar esta distribución diferente de los dinosaurios durante el Cretácico en los casos de la presencia de los mismos géneros o familias en formaciones de edad similar pero separadas por una importante barrera geográfica (Upchurch *et al.*, 2002). Un ejemplo documentado de vicarianza en el Cretácico Inferior son los terópodos incluidos en la familia Carcharodontosauridae. Según las modernas hipótesis filogenéticas estos terópodos tuvieron un origen pangeático en el Jurásico, pero su gran diversificación fue en el Cretácico Inferior y al comienzo del Cretácico Superior. Algunos de los taxones más significativos de este grupo son *Carcharodontosaurus* en el norte de África, *Giganotosaurus* en Sudamérica, *Acrocanthosaurus* en Norteamérica y *Concavenator* en España (Ortega *et al.*, 2010). Las hipótesis filogenéticas más habituales indican que los gigantes gondwánicos *Giganotosaurus* y *Carcharodontosaurus* están más emparentados entre sí que los laurasiáticos *Acrocanthosaurus* y *Concavenator* (Ortega *et al.*, 2010). Esto es coherente con una inicial rotura de Pangea en Laurasia y Gondwana y una evolución vicariante de los carcharodontosáuridos en cada uno de los dos megacontinentes, de manera que nos encontramos dos taxones emparentados filogenéticamente, pero distintos, en cada una de las masas terrestres.

La dispersión de los dinosaurios como la de los tetrápodos actuales estaría sujeta al clima, posición y tamaño de las barreras geográficas como masas de agua, montañas y desiertos. En los últimos años se ha realizado un esfuerzo enorme por registrar la presencia de dinosaurios en todas las latitudes y ambientes. Así, sus fósiles se han encontrado

en formaciones geológicas del Trópico, del Ártico, de la Antártida, e incluso en facies depositadas en desiertos. Esta distribución parece indicar que el clima no fue un factor limitante en los dinosaurios si lo consideramos como grupo, aunque indudablemente lo sería a nivel específico. Los dinosaurios como cualquier otro tetrápodo terrestre, se movían habitualmente por las zonas adyacentes e incluso lejanas a las que habían nacido. Se ha registrado evidencias de desplazamientos de grandes distancias en dinosaurios como saurópodos en el Jurásico Superior de Norteamérica (Fricke *et al.*, 2011). Estos desplazamientos se deberían a las mismas causas que en la actualidad: búsqueda de nuevas zonas de alimentación, migraciones estacionales, búsqueda de parejas reproductoras, etc.

El desplazamiento a lo largo de la misma masa continental debió de ser un proceso habitual en dinosaurios, de manera que llegaban a ocupar una gran parte de las masas terrestres y este desplazamiento solo era interrumpido por las barreras geográficas. Hay muchos ejemplos de dispersión en los mismos continentes, como los titanosaurios en el Cretácico Superior de Sudamérica, los iguanodontios y los espinosáuridos en el Cretácico Inferior de Europa y Asia (Norman, 1998; Malafaia *et al.*, 2020). Las evidencias de las dispersiones permiten confirmar las reconstrucciones paleogeográficas de masas terrestres obtenidas a partir de estudios geodinámicos como son la presencia de áreas terrestres unidas en el pasado y separadas en la actualidad. Los ejemplos más habituales se basan en la similitud de dinosaurios muy cercanos filogenéticamente en el Cretácico Inferior de África y Sudamérica como son los saurópodos rebaquisáuridos (Canudo *et al.*, 2018) que ilustra que estos continentes estaban unidos hasta el final del Cretácico Inferior (Fig. 2).

La dispersión de los dinosaurios estaba limitada por las masas de agua. Los océanos fueron infranqueables para estos tetrápodos, como indica la ausencia de dinosaurios adaptados a ambientes acuáticos con la única excepción de *Spinosaurus* que recientemente se ha interpretado que tendría adaptaciones a la vida acuática (Ibrahim *et al.*, 2020). La manera más habitual de explicar la disper-



Fig. 2. Distribución geográfica de los saurópodos rebaquisáuridos en el Cretácico Inferior. Los puntos rojos muestran las localizaciones donde se han descrito. El círculo muestra la posición de Iberia. Los rebaquisáuridos se han encontrado en Sudamérica (Argentina, Brasil), norte de África (Níger, Marruecos, Túnez) y Europa (España, Croacia e Inglaterra). La distribución de los rebaquisáuridos es una prueba de los puentes intercontinentales entre Laurasia y Gondwana y de que Sudamérica y África estaban unidas en el Cretácico Inferior. La base paleogeográfica es de Blackey (2004).

sión de dinosaurios a través de los océanos se suele buscar en los puentes de tierra (Serenó *et al.*, 2004). Esta estructura puede producirse cuando una masa continental colisiona con otra por el desplazamiento lateral de las placas tectónicas, pero también puede ser el resultado de bajadas bruscas del nivel del mar dejando expuestas las plataformas marinas. Este segundo escenario está bien documentado en los últimos miles de años. Durante las glaciaciones pleistocenas se produjo una importante acumulación de hielo en los polos y, como consecuencia, bruscas caídas del nivel del mar dejaron expuestas amplias áreas. Al menos durante el período del nivel bajo de agua, se dan las condiciones para la dispersión brusca de los vertebrados continentales entre masas continentales unidas por el puente. Este tipo de dispersión está bien documentada en las biotas terrestres modernas, como la sucedida con la formación del istmo de Panamá que facilitó el gran intercambio biótico de las faunas norte y sudamericanas al final del Neógeno (Webb, 1991).

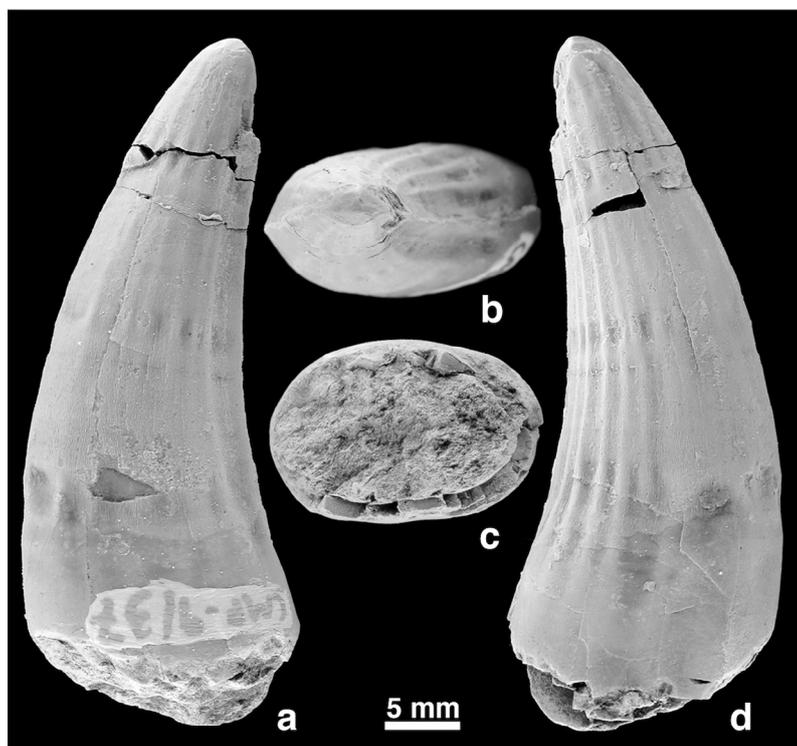
En el Cretácico están documentadas caídas bruscas del nivel del mar, aunque no relacionadas con la formación de hielo en los polos (Haq *et al.*, 2014). Se han descrito algunos puentes de tierra usados por los dinosaurios para su dispersión entre continentes. Uno de ellos es la conexión entre Norteamérica y Sudamérica al final del Cretácico, con la entrada de los hadrosaurios por primera vez en esa parte de Gondwana y la dispersión de los saurópodos titanosaurios a Norteamérica (D’Emic y Foster, 2016). La segunda es la colonización de los ceratopsios y tiranosaurios asiáticos de Norteamérica en el Cretácico Superior a través de un puente intercontinental situado en Beringia (Russell, 1993).

Existe otro tipo de dispersión algo más particular relacionada con el movimiento de las placas tectónicas. Su desplazamiento horizontal permite a los animales y plantas que se encuentren en ellas

desplazarse por los océanos como si fuera “el arca de Noé” (Jacobs *et al.*, 2011). De esta manera se ha explicado tradicionalmente la presencia de saurópodos titanosaurios en el Cretácico Superior de la India. La placa índica formó parte de Gondwana durante la mayor parte del Mesozoico; al final del Cretácico se desplazó rápidamente al norte, para colisionar con Asia al final del Cretácico o al comienzo del Terciario (Blakey, 2004). En los sedimentos continentales del final del Cretácico en la India se registran saurópodos titanosaurios. La explicación dada a esta presencia es que los titanosaurios viajaron en la placa India desde África a Asia, pudiendo colonizar el sur de Laurasia al final del Cretácico antes de la definitiva colisión con la India por medio de puentes intercontinentales. Se trata de un debate abierto.

Para decidir si la presencia de un taxón determinado de dinosaurios en un continente es resultado de la dispersión o de la vicarianza es necesario conocer la cronología de los restos fósiles lo más detalladamente posible, la historia filogenética del grupo, y utilizar un nivel de resolución adecuada para discriminar las cuestiones paleobiogeográficas. Así, la presencia de un taxón, como los espinosáuridos en el Barremiense de Europa (Alonso y Canudo, 2016) y posteriormente en el Aptiense-Albiense de África (Serenó *et al.*, 1998), no necesariamente debe explicarse por dispersión. En una explicación por vicarianza, inicialmente los espinosáuridos ocuparían un área que unía Europa y África (Fig. 3). Al separarse las poblaciones por la aparición de una barrera geográfica entre estas dos masas continentales, los espinosáuridos evolucionaron separadamente. La interpretación alternativa, por dispersión, sería pensar que ya existía una barrera geográfica que separaba Europa y África y que los espinosáuridos con el paso del tiempo (del Barremiense al Aptiense) cruzaron la barrera para dispersarse en la nueva área no colonizada (en este caso, África). En esta explicación se asume que el origen del grupo sería en Europa.

Fig. 3. Un diente del terópodo espinosáurido del Barremiense superior de Cantera Parreta Morella (Castellón). Se puede observar la ornamentación a base de crestas longitudinales característica de los dientes de estos terópodos. Ligeramente modificado de Canudo *et al.* (2008).



LA AMBIGÜEDAD PALEOBIOGEOGRÁFICA DE EUROPA

El macrocontinente Laurasia en el hemisferio norte estaba dividido en tres grandes unidades paleobiogeográficas en el Cretácico Inferior: Norteamérica, Europa y Asia Central (Russell, 1993). Estas unidades no eran masas terrestres continuas, sino que estaban compuestas por placas tectónicas de pequeño tamaño. El efecto combinado del movimiento de estas placas y las fluctuaciones del nivel del mar del Cretácico Inferior (Skelton *et al.*, 2003) hizo que se formaran nuevas zonas costeras o de mares poco profundos usadas por los dinosaurios para desplazarse entre estas tres grandes unidades. La situación de Europa cerca de Asia, Norteamérica y África ha hecho que se hayan propuesto eventos de dispersión de dinosaurios entre todas estas masas terrestres durante el Cretácico Inferior. La propuesta de “Biogeographic ambiguity of Europe” (Russell, 1993) define bien esta situación. Hay un cierto consenso en considerar que existieron dife-

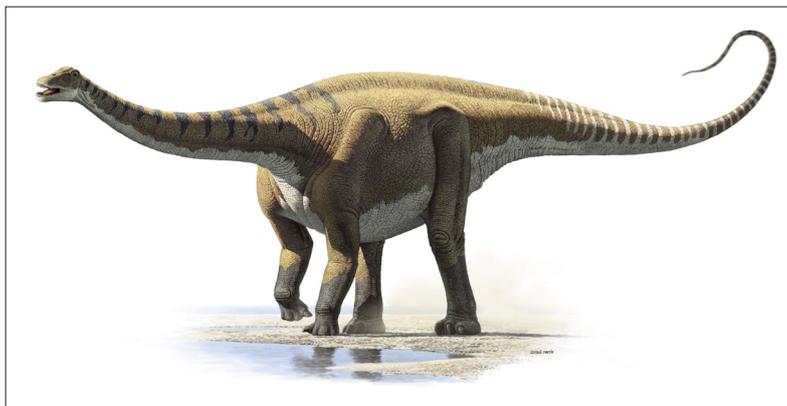
rentes eventos de dispersión de los dinosaurios y de otros vertebrados entre las diferentes masas continentales que formaban Laurasia durante el Cretácico Inferior; por ejemplo, se han citado conexiones entre Europa y Norteamérica (Russell, 1993; Pereda-Suberbiola, 1994). Más discutida es la conexión de Europa con Asia Central, ya que geológicamente no está bien documentada; sin embargo, la presencia de taxones de dinosaurios con afinidades asiáticas en Europa y viceversa indica que esa conexión existió (Norman, 1998; Canudo *et al.*, 2002), al menos en algunos momentos. También hay eventos de dispersión desde Gondwana como los saurópodos rebaquisáuridos (Torcida Fernández-Baldor *et al.*, 2011) que desarrollamos en el apartado siguiente. Las islas europeas además albergarían faunas endémicas de dinosaurios y en otros casos vicariantes. En el insuficiente estado actual de conocimiento de las faunas de dinosaurios europeos al comienzo del Cretácico resulta complicado diferenciar las faunas autóctonas con las migrantes de otros continentes. Solo apuntar que hay algunos clados de saurópodos y ornitópodos que podrían tener un origen europeo. Todo ello hace que las asociaciones de dinosaurios del Cretácico Inferior de Europa sean un verdadero rompecabezas paleobiogeográfico que necesita ser estudiado, completado e interpretado.

¿HABÍA UN PUENTE INTERCONTINENTAL EN IBERIA DURANTE EL CRETÁCICO INFERIOR?

El saurópodo de la Sierra de la Demanda (Burgos)

El muchas veces propuesto puente intercontinental entre Gondwana y Laurasia situado al sur de Iberia nos puede servir de ejemplo para conocer la complejidad en la identificación de estas estructuras geológicas. En términos paleobiogeográficos la fauna del Cretácico Inferior europeo, en general, y de la Península Ibérica, en particular, es singular y compleja. Esto lo demuestra la presencia de elementos comunes con el norte de África como, por ejemplo, los terópodos espinosáuridos, ornitópodos iguanodontios o saurópodos rebaquisáuridos. La distribución en el Cretácico Inferior de estos dinosaurios se podría explicar por evolución vicariante, pero es más coherente que sean resultado de dispersiones como se va a discutir. Sin duda, el rebaquisáurido *Demandasaurus* procedente del Barremiense superior-Aptiense inferior (Cretácico inferior) de Burgos (Torcida Fernández-Baldor *et al.*, 2011) es un taxón clave para entender el evento de dispersión (Fig. 4).

Los rebaquisáuridos forman un grupo de saurópodos (cuadrúpedos, gran tamaño, cuello y cola largas) que tienen una significativa diversificación en la parte más moderna del Cretácico Inferior y en la base del Cretácico Superior de Gondwana (África y Sudamérica). De hecho, la distribución ha sido usada para demostrar la conexión entre estos dos continentes. Por su abundancia en Gondwana se los ha considerado gondwánicos, a pesar que su origen es claramente pangeático, al ser un taxón de *Diplodocoidea* más primitivo que *Diplodocus* (Wilson, 2002), que tiene su distribución en el Jurásico Superior. Por tanto, los rebaquisáuridos tuvieron su primera aparición en el Jurásico Medio o anteriormen-



te, cuando aún no estaban diferenciados Laurasia y Gondwana. La presencia en Iberia podría explicarse por vicarianza; sin embargo se considera como un ejemplo de dispersión de Gondwana a Laurasia. Vamos a entender la propuesta de esta hipótesis. Los saurópodos constituyen uno de los grupos de los que más ha aumentado su conocimiento en el final del Jurásico y el Cretácico Inferior de España (Royo-Torres *et al.*, 2009; Torcida Fernández-Baldor *et al.*, 2011; Pérez-Pueyo *et al.*, 2019) con la descripción de muchos taxones (*Aragosaurus*, *Turiasaurus*, *Galvesaurus*, *Tastavinsaurus*, etc.) pero ninguno de ellos se puede incluir en Rebbachisauridae. Por tanto, se puede asumir que hasta el final del Barremiense no había rebaquisáuridos en la Península Ibérica. Esta ausencia prebarremiense parece decantar la brusca presencia de los rebaquisáuridos en el Barremiense de la Península Ibérica por un evento de dispersión por medio de un puente intercontinental desde Gondwana en el Cretácico inferior (Pereda Suberbiola *et al.*, 2003; Torcida Fernández-Baldor *et al.*, 2011).

Los espinosáuridos

Otro ejemplo usado habitualmente en paleobiogeografía del Cretácico Inferior son los espinosáuridos. Se trata de dinosaurios terópodos con unas adaptaciones únicas en el cráneo y en sus dientes, lo que les hace fácilmente identificables, aunque únicamente se recuperen dientes aislados. Esta facilidad en la identificación podría ser una de las razones de su aparente abundancia en el registro fósil. La diversificación de los espinosáuridos se produjo en el Cretácico inferior donde son abundantes tanto en Gondwana como en Laurasia, especialmente en el norte de África y en el sur de Europa (Serenó *et al.*, 1998; Malafaia *et al.*, 2020). Este singular registro en el Cretácico Inferior ha hecho que se considere la distribución de los espinosáuridos como una prueba de la conexión entre Gondwana y Laurasia (Canudo *et al.*, 2008 y referencias).

Las propuestas filogenéticas sitúan el origen de los espinosáuridos al comienzo del Jurásico, antes de la rotura de Pangea. Esto podría significar que la distribución de estos terópodos en el Cretácico Inferior se podría explicar como vicarianza, sin necesidad de proponer puentes intercontinentales. Esta explicación general no tiene en cuenta dos importantes evidencias: por una parte, en Europa no se encuentran fósiles de espinosáuridos en el Jurásico Superior, ni en la parte baja del Cretácico Inferior;

Fig. 4. Reconstrucción del saurópodo rebaquisáurido *Demandasaurus* del Barremiense superior – Aptiense inferior de Salas de los Infantes (Burgos). *Demandasaurus* está filogenéticamente cercano a *Nigersaurus* del norte de África; se trata de la mejor evidencia de un puente intercontinental en el sur de Europa en el Barremiense superior – Aptiense inferior. El dibujo es de Raúl Martín para el CAS.

en segundo lugar los espinosáuridos del norte de África son morfológicamente y evolutivamente cercanos a los europeos (Sereni *et al.*, 1998; Canudo *et al.*, 2008). La manera más parsimoniosa de explicarlo es que posteriormente a la rotura de Pangea, a partir del Barremiense, pudo haber uno o varios episodios de dispersión de estos terópodos desde Europa al norte de África y viceversa. Este proceso pudo favorecerse por el descubrimiento reciente de que al menos algunas especies de espinosáuridos tenían adaptaciones al medio acuático (Ibrahim *et al.*, 2020).

¿Dónde estaba el puente intercontinental?

Europa en el Cretácico inferior estaba dividido en una serie de islas, de las cuales Iberia estaría en la posición más cercana a Gondwana. La similitud de las faunas de dinosaurios en el Cretácico Inferior europeo demuestra que existía un intercambio fluido de estos animales entre estas islas, bien en momentos de bajada del mar con formación de puentes terrestres o bien que fueran alcanzadas fácilmente por natación. Otra cuestión diferente es trasladar esta misma situación al sur de Iberia donde tradicionalmente se situaba una conexión entre Laurasia y Gondwana que sería la puerta de entrada de Laurasia para los dinosaurios gondwánicos y viceversa (Canudo *et al.*, 2009). Sin embargo, no parece que los actuales datos geológicos avalen esta hipótesis. A partir del final del Jurásico Inferior se inicia la formación de un profundo surco sedimentario relleno de sedimentación marina profunda. A pesar de que Iberia es la masa continental de Laurasia más cercana a Gondwana durante el comienzo del Cretácico la separación podría ser de varios cientos de kilómetros de océano abierto y profundo, no habiendo evidencias geológicas de puentes intercontinentales. La similitud de faunas de algunos tipos de dinosaurios entre Europa y el norte de África parece indicar que habría corredores de tierra o, al menos, deberían existir islas relativamente cercanas para que los organismos pudieran desplazarse entre ellas. Por tanto, queda descartada la vía de Iberia de disper-

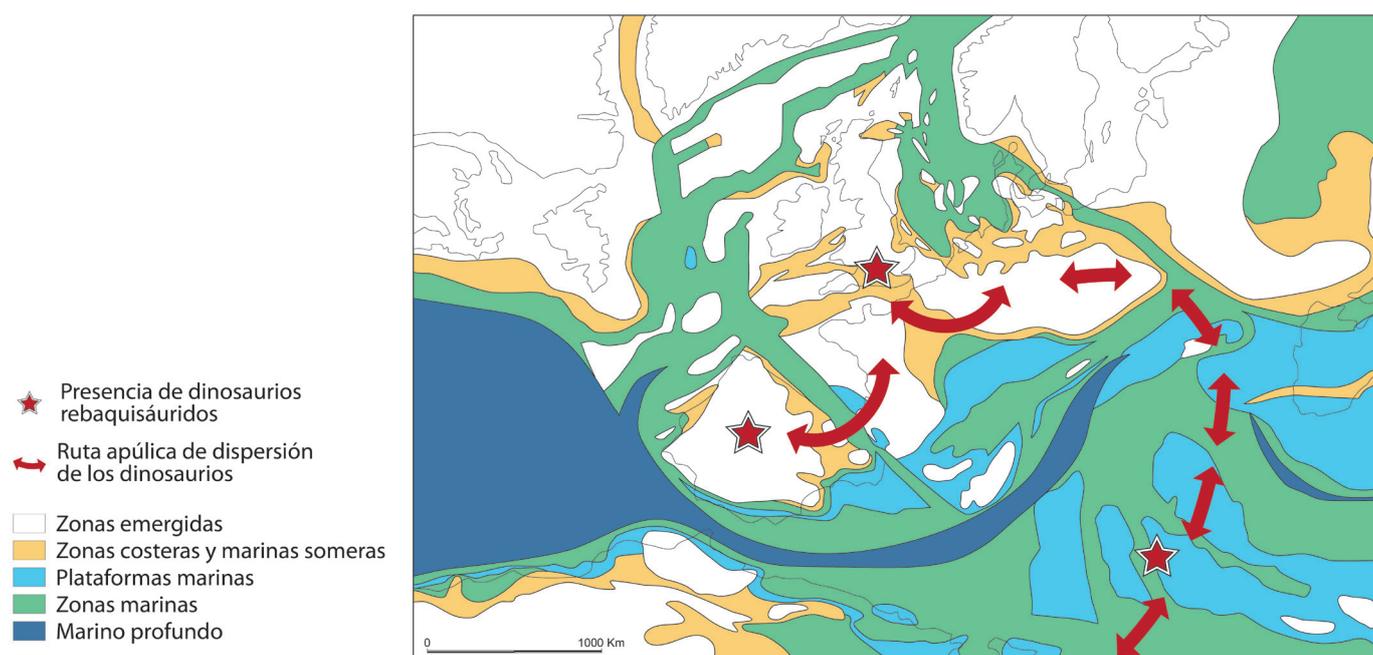
sión entre Laurasia y Gondwana, y hay que buscarla en otro lugar.

El área mediterránea ha sido una región de intensa deformación geológica con sucesión de momentos de distensión y de colisión; como consecuencia, partes de corteza africana (Gondwana) se han desprendido y desplazado hacia el norte hasta colisionar con Laurasia. Además, esta actividad geodinámica, en un contexto general de formación de corteza oceánica, produjo arcos volcánicos o plataformas someras en algunas áreas de la región mediterránea (Skelton *et al.*, 2003). Uno de estos fragmentos fue la microplaca de Apulia (Italia, Croacia) en la que, del Cretácico Inferior, abundan facies de plataformas carbonatadas someras con episodios de emersión y con la suficiente continuidad temporal para ser lugares de paso para los organismos continentales como demuestra el descubrimiento de icnitas de dinosaurios (Bosellini, 2002). En este contexto, la presencia de dinosaurios gondwánicos en Europa se puede explicar por el desplazamiento de la placa Apúlica hacia el norte, de manera que los dinosaurios serían viajeros biogeográficos desde África a Europa. Sin embargo, este modelo solo resolvería la presencia de taxones “gondwánicos” en Europa como son los rebaquisáuridos, pero no la presencia de los taxones “laurasiáticos” en África. Para dar solución habría que considerar la presencia de un verdadero puente intercontinental (coincidiendo con una significativa bajada del nivel del mar (Canudo *et al.*, 2009 y referencias).

¿Cuál es la edad del puente intercontinental?

Las asociaciones faunísticas en los dinosaurios de Gondwana occidental e Iberia anteriores al Barremiense superior pueden explicarse como el resultado de la evolución vicariante, endemismos y extinciones regionales teniendo en cuenta el marco filogenético de los dinosaurios y, por tanto, no es necesaria la presencia de un puente intercontinental para explicar estas asociaciones. Sin embargo, a partir de la mitad del Cretácico Inferior (final del Barremiense e inicio del Aptiense) hay cambios sus-

Fig. 5. Propuesta para la dispersión de dinosaurios gondwánicos como espinosáuridos y rebaquisáuridos en Europa y viceversa por la Ruta Apúlica durante el Barremiense superior – Aptiense inferior (Cretácico Inferior). El mapa paleogeográfico está modificado de Dercourt *et al.* (2000).



tanciales e intercambio de las faunas de dinosaurios norteafricanos y europeas en general e ibéricas, en particular (Canudo *et al.*, 2009). Ejemplos de estos cambios son: los saurópodos rebaquisáuridos que se encuentran en el Aptiense de Níger y en el Barremiense superior - Aptiense inferior de España (Torcida Fernández-Baldor *et al.*, 2011); los terópodos espinosáuridos que se encuentran en el Barremiense de Iberia (Malafaia *et al.*, 2020) y en el Barremiense-Cenomaniense de África (Serenio *et al.*, 1998); el enigmático rhabdodóntido de Vegagete (Burgos), un taxón sin describir con muchas afinidades gondwánicas (Dieudonné *et al.*, 2016). Por tanto, hay suficiente documentación para afirmar que la conexión por medio de un puente intercontinental por la vía Apulia comenzó en el Barremiense y que en el Barremiense superior estaría plenamente activa permitiendo una comunicación habitual de las faunas de dinosaurios de Laurasia y Gondwana en la parte más moderna del Cretácico Inferior (Fig. 5).

CONCLUSIONES Y CONSIDERACIONES FINALES

Diversos autores han puesto de manifiesto la fuerte presencia que tienen en la enseñanza actual de las Ciencias de la Tierra los paradigmas sobre la evolución de la Vida y la Tectónica de placas (Sequeiros *et al.*, 1995; Sequeiros y Anguita 2003). De hecho, Alfred Wegener, para sustentar su hipótesis de la Deriva Continental propuso cuatro evidencias: geológicas (petrológicas y formaciones geológicas), paleogeográficas (coincidencia plataformas continentales), biogeográficas (presencia de fósiles en distintos continentes) y paleoclimáticas (variaciones del clima a lo largo del tiempo geológico). Por tanto, la Tectónica de Placas es un paradigma vertebrador de múltiples saberes sobre la dinámica del planeta y de sus interacciones con los ecosistemas vivientes. (Sequeiros *et al.*, 1995). Los estudios paleogeobiográficos, y en particular los basados en los dinosaurios ibéricos, por su proximidad al alumnado y por el interés que despierta su mundo, pueden ser una herramienta muy útil en Geología y Biología, sobre todo en cuatro cursos de la ESO y el Bachillerato.

Los dinosaurios fueron un grupo de tetrápodos terrestres que evolucionaron y colonizaron todas las tierras emergidas durante el Mesozoico, coincidiendo con la rotura de Pangea y la separación de dos supercontinentes, Laurasia al norte y Gondwana al sur. Estas evidencias convierten a los dinosaurios en unas magníficas herramientas para resolver cuestiones paleogeográficas durante el Mesozoico. Un buen ejemplo de una de estas cuestiones es explicar la paleogeografía del sur de Europa y norte de África durante el Cretácico Inferior a partir de la ambigüedad paleobiogeográfica de la fauna de dinosaurios de Europa de este periodo temporal. Con este término se quiere visualizar la complejidad de las asociaciones de dinosaurios del Cretácico Inferior. La disposición y evolución de las masas terrestres que proponen los modelos geodinámicos solo permitiría una evolución vicariante, de manera que nos encontramos dos taxones distintos de dinosaurios emparentados filogenéticamente, pero cada uno en una masa terrestre distinta. Sin embargo, la existencia

de pruebas de dispersión de diferentes taxones de dinosaurios desde Gondwana u otras partes de Laurasia a Europa y viceversa son claras evidencias de la presencia de puentes intercontinentales. Se trata de la única manera de explicar estos eventos de dispersión sin reconocimiento en los tradicionales mapas paleogeográficos. Este tipo de evidencias es la aportación de los dinosaurios para la reconstrucción paleobiogeográfica que, en los últimos años, ha permitido un refinamiento de los mapas del Mesozoico.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecemos la amable invitación para publicar este trabajo en la revista de la AEPECT por parte de Andrés Santos. Este trabajo forma parte del proyecto CGL2017-85038-P del Ministerio de Economía y Competitividad-ERDF, así como de los Grupos consolidados del Gobierno de Aragón (“Grupo de Referencia Aragosaurus: reconstrucciones paleoambientales y recursos geológicos”). Agradecemos a los Doctores Bernat Vila y Carlos de Santisteban las aportaciones realizadas, que han mejorado este trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

- Alonso, A. y Canudo, J.I. (2016). On the spinosaurid theropod of Blesa Formation from the Early Barremian (Early Cretaceous, Spain). *Historical Biology*, 28.6, 823–834.
- Blakey, R. (2004). Global Plate Tectonics and Paleogeography <http://jan.ucc.nau.edu/~rcb7/120moll.jpg>
- Bosellini, A. (2002). Dinosaurs “re-write” the geodynamics of the Eastern Mediterranean and the paleogeography of the Apulia Platform. *Earth Science Review*, 59, 211–234.
- Canudo, J.I., Barco, J.L., Pereda-Suberbiola, X., Ruiz-Omeñaca, J.I., Salgado, L., Torcida Fernández-Baldor, F. y Gasulla, J.M. (2009). What Iberian dinosaurs reveal about the bridge said to exist between Gondwana and Laurasia in the Early Cretaceous. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 180.1, 5–11.
- Canudo, J.I., Carballido, J., Garrido, A. y Salgado, L. (2018). A new rebbachisaurid sauropod from the Lower Cretaceous (Aptian-Albian) of the Rayoso Formation (Neuquén, Argentina). *Acta Palaeontologica Polonica*, 63.4, 679–691.
- Canudo, J.I., Gasulla, J.M., Gómez-Fernández, D., Ortega, F., Sanz, J.L. y Yagüe, P. (2008). Primera evidencia de dientes aislados atribuidos a Spinosauridae (Theropoda) en el Aptiano inferior (Cretácico Inferior) de Europa: Formación Arcillas de Morella (España). *Ameghiniana*, 45.4, 649–652.
- Canudo, J.I., Ruiz-Omeñaca, J.I., Barco, J.L. y Royo-Torres, R. (2002). ¿Saurópodos asiáticos en el Barremiense inferior (Cretácico Inferior) de España? *Ameghiniana*, 39.4, 443–452.
- D’Emic, M. D. y Foster, J.R. (2016). The oldest Cretaceous North American sauropod dinosaur. *Historical Biology*, 28.4, 470–478.
- Dercourt, J., Gaetani, M., Vrielynck, B., Barrier, B., Bijouval, B., Brunet, M.F., Cadet, J.P. y Sandulescu, M. (eds.) (2000). *Atlas Peri-Tethys, Palaeobiogeographical maps*. CCGM/CGMW, Paris, 269 pp. + 24 mapas.
- Dieudonné, P.E., Tortosa, T., Torcida-Baldor, F., Canudo, J.I. y Díaz-Martínez, I. (2016). An Unexpected Early Rhabdodontid from Europe (Lower Cretaceous of Salas de

- los Infantes, Burgos Province, Spain) and a Re-Examination of Basal Iguanodontian Relationships. *PlosOne*, 11.6, e0156251.
- Fanti, F., Cau, A., Hassine, M. y Contessi, M. (2013). A new sauropod dinosaur from the Early Cretaceous of Tunisia with extreme avian-like pneumatization. *Nature Communications*, 4, 2080.
- Fricke, H.C., Henceroth, J. y Hoerner, M.E. (2011). Lowland-upland migration of sauropod dinosaurs during the Late Jurassic epoch. *Nature*, 480, 513–515.
- Gallina, P.A., Canale, J.I. y Carballido, J.L. (2021). The earliest known titanosaur sauropod dinosaur. *Ameghiniana*, 58.1, 35–51.
- Haq, B.U. (2014). Cretaceous eustasy revisited. *Global and Planetary Change*, 113, 44–58.
- Ibrahim, N., Maganuco, S., Dal Sasso, C. et al. (2020). Tail-propelled aquatic locomotion in a theropod dinosaur. *Nature*, 581, 67–70.
- Jacobs, J.L., Strganac, C. y Scotese, C. (2011). Plate Motions, Gondwana Dinosaurs, Noah's Arks, Beached Viking Funeral Ships, Ghost Ships, and Landspans. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 8.1, 3–22.
- Malafaia, E., Gasulla, J.M., Escaso, F., Narvaéz, I. y Ortega, F. (2020). An update of the spinosaurid (Dinosauria: Theropoda) fossil record from the Lower Cretaceous of the Iberian Peninsula: distribution, diversity, and evolutionary history. *Journal of Iberian Geology*, 46, 431–444.
- Mannion, P.D., Upchurch, P., Schwarz, D. y 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.
- Norman D.B. (1998). On Asian ornithomids (Dinosauria: Ornithischia). 3. A new species of iguanodontid dinosaur. *Zoological Journal Linnean Society*, 122, 291–348.
- Ortega, F., Escaso, F. y Sanz, J.L. (2010). A bizarre, humped Carcharodontosauria (Theropoda) from the Lower Cretaceous of Spain. *Nature*, 467, 203–206.
- Pereda-Suberbiola, J. (1994). *Polacanthus* (Ornithischia, Ankylosauria), a transatlantic armoured dinosaur from the Early Cretaceous of Europe and North America. *Palaeontographica. Abteilung A: Palaeozoologie-Stratigraphie*, 232.4-6, 133–159.
- Pereda Suberbiola, X., Torcida, F., Izquierdo, L.A., Huerta, P., Montero, D. y Pérez, G. (2003). First rebbachisaurid dinosaur (Sauropoda, Diplodocoidea) from the early Cretaceous of Spain: palaeobiogeographical implications. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 174.5, 471–479.
- Pérez-Pueyo, M., Moreno-Azanza, M., Barco, J.L. y Canudo, J.I. (2019). New contributions to the phylogenetic position of the sauropod *Galvesaurus herreroi* from the Tithonian (Jurassic) of Spain (Teruel). *Boletín Geológico y Minero*, 130.3, 375–392.
- Royo-Torres, R., Cobos, A., Luque, L., Aberasturi, A., Espílez, E., Fierro, I., González, A., Mampel, L. y Alcalá, L. (2009). High European sauropod dinosaur diversity during Jurassic-Cretaceous transition in Rio de la Plana (Teruel, Spain). *Palaeontology*, 5.2, 1009–1027.
- Russell D.A. (1993). The role of Central Asia in dinosaurian biogeography. *Canadian Journal of Earth Science*, 30, 2002–2012.
- Sampson, S.D., Witmer, L.M., Forster, C.A., Krause, D.W., O'Connor, P. M., Dodson, P. y Ravoavy, F. (1998). Predatory Dinosaur Remains from Madagascar: Implications for the Cretaceous Biogeography of Gondwana. *Science*, 280, 1048–1051.
- Sequeiros, L. y Anguita, F. (2003). Nuevos saberes y nuevos paradigmas en Geología: historia de las nuevas propuestas en las Ciencias de la Tierra en España entre 1978 y 2003. *LLull*, 26, 279–307.
- Sequeiros, L., García de la Torre, E. y Pedrinaci, E. (1995). Tectónica de placas y evolución biológica: Construcción de un paradigma e implicaciones didácticas. *Enseñanza de las Ciencias de la Tierra*, 3.1, 14–22.
- Sereno, P.C., Beck, A.L., Dutheil, D.B., Gado, B., Larson, C.E. et al. (1998). A long-snouted predatory dinosaur from Africa and the evolution of spinosaurids. *Science*, 282, 1298–1302.
- Sereno P.C., Wilson, J. y Conrad, J. (2004). New dinosaurs link southern landmasses in the Mid-Cretaceous. *Proceedings Royal Society of London, B*, 271, 1325–1330.
- Skelton, P.W., Spicer, R.A., Kelley, S.P. y Gilmour I. (2003). *The Cretaceous world*. Cambridge University Press, Cambridge, 360 pp.
- 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 Paleontologica Polonica*, 56.3, 535–552.
- Webb, S.D. (1991). Ecogeography and the Great American Biotic Interchange. *Paleobiology*, 17.3, 226–280.
- Upchurch, P., Hunn, C.A. y Norman, D.B. (2002). Analysis of dinosaurian biogeography: evidence for the existence of vicariance and dispersal patterns caused by geological events. *Proceedings of the Royal Society of London. Biological Sciences*, 269, 613–621.
- Wilson, J.A. (2002). Sauropod dinosaur phylogeny: critique and cladistic analysis. *Zoological Journal Linnean Society*, 136.2, 215–275. ■

Este artículo fue recibido el día 15 de enero y aceptado definitivamente para su publicación el 20 de febrero de 2021.