

Rebbachisauridae de Laurasia

FIDEL TORCIDA FERNÁNDEZ-BALDOR¹, JOSÉ IGNACIO CANUDO²

RESUMEN

Rebbachisauridae es un grupo de saurópodos diplodocoideos desarrollado entre el Jurásico inferior y el Cretácico superior. Es un linaje fantasma durante el Jurásico, con un registro fósil exclusivamente Cretácico. Los rebaquisáuridos abundaron en Gondwana, mayoritariamente en América del Sur y en África. Hay descritas dieciocho especies válidas de rebaquisáuridos, dos de ellas europeas. La reciente descripción de dos rebaquisáuridos (*Xenoposeidon* y *Maraapunisaurus*), podría alterar nuestro conocimiento sobre el origen y la dispersión del grupo, pero hay dudas sobre la posición sistemática de estos dos taxones. El registro de rebaquisáuridos laurasiáticos consta de *Demandasaurus darwini* y restos aislados en las islas británicas. La semejanza de los especímenes británicos con *Demandasaurus* podría ser resultado de un evento de dispersión de África a Europa, de hecho, *Demandasaurus* representa una evidencia de migración entre esos dos continentes durante el Barremiense.

Palabras clave: *Sauropoda*, *Paleobiogeografía*, *Dispersión*, *Barremiense*.

Rebbachisauridae is a group of diplodocoid sauropods that evolved between the Lower Jurassic and Upper Cretaceous. It is a ghost lineage during the Jurassic, with a fossil record exclusively from the Cretaceous. Rebbachisaurids were abundant in Gondwana, primarily in South America and Africa. Eighteen valid species of rebbachisaurids have been described, two of them European. The recent description of two rebbachisaurids (Xenoposeidon and Maraapunisaurus) could alter our understanding about the group's origin and dispersal, but there is some doubts about the systematic position of these two taxa. The record of Laurasian rebbachisaurids consists of Demandasaurus darwini and isolated remains from the British Isles. The similarity of the British specimens to Demandasaurus could be the result of a dispersal event from Africa to Europe; in fact, Demandasaurus represents evidence of migration between those two continents during the Barremian.

Key words: Sauropoda, Paleobiogeography, Dispersion, Barremian.

¹ Museo de Dinosaurios de Salas de los Infantes y Colectivo Arqueológico y Paleontológico Salense (CAS), Plaza Jesús Aparicio 9, 09600 Salas de los Infantes, Burgos, España. fideltorcida@gmail.com. Autor de correspondencia.

² Aragosaurus-IUCA, Paleontología, Facultad de Ciencias, Universidad de Zaragoza, 50009 Zaragoza, España. jcanudo@unizar.es

DOI: <https://doi.org/10.66737/ier-pub.1.6>

1. LOS DINOSAURIOS DE LA TRIBU DE KEBBASH

Diplodocoidea es un clado de neosaurópodos con una distribución pangeática, desde el Jurásico inferior al Cretácico superior (Fig. 1). Una radiación de este clado en el Jurásico inferior (Xu *et al.*, 2018) originó Flagellicaudata (Diplodocidae + Dicraeosauridae), que incluye a los diplodocoideos relacionados más estrechamente con *Rebbachisaurus* que con *Diplodocus* y *Dicraeosaurus* (Serenio *et al.*, 1999; Upchurch *et al.*, 2004). Flagellicaudata alcanzó su mayor diversidad durante el Jurásico superior, pero sufrieron una extinción significativa en el tránsito con el Cretácico. Solo hay registro de dos flagellicaudatos en el Cretácico inferior de América del Sur: *Amargasaurus* y *Leinkupal* (Salgado y Bonaparte, 1991; Gallina *et al.*, 2014).

Rebbachisauridae toma el nombre del taxón *Rebbachisaurus*, descrito por Lavocat (1954) a partir de varios fósiles hallados en Gara Sbaa, sureste de Marruecos; su etimología se refiere al territorio de Aït Rebbach o “de la gente de Rebbach”. En realidad, esta última palabra parece ser una traslación fonética al francés del término nativo “Kebbash” o “Kebbache”, que es el nombre de una tribu seminómada de la zona (Wilson y Allain, 2015). Por lo tanto, el nombre de Rebbachisauridae, en base al artículo de Lavocat (1954) tiene el significado de “reptiles del territorio de la tribu de Kebbash”.

Rebbachisauridae es el grupo hermano de Flagellicaudata que, por los datos filogenéticos de los que se dispone, tendría su primera aparición en el Jurásico medio (Fanti *et al.*, 2015) o incluso un poco antes, en

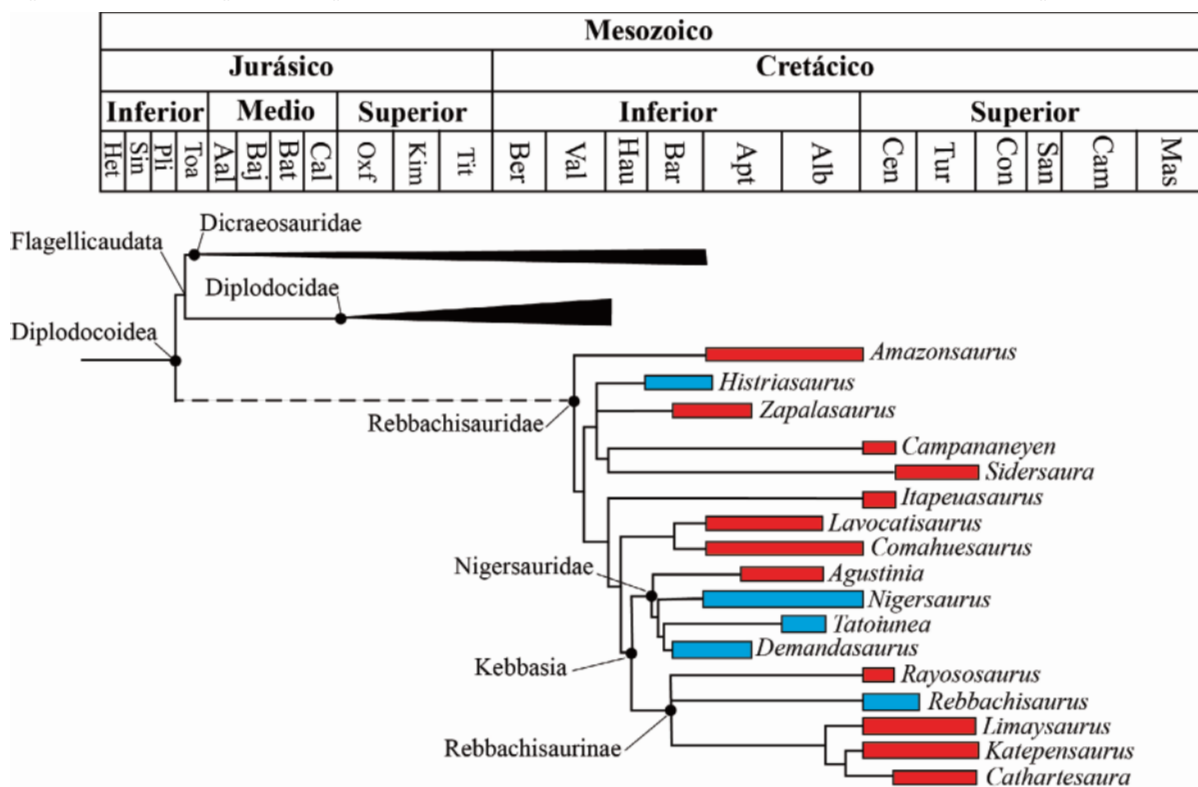


Figura 1. Árbol filogenético calibrado de Diplodocoidea y Rebbachisauridae. Modificado de Lerzo *et al.* (2024b).

el Jurásico inferior, al haber restos de dicraeosáuridos en el Jurásico medio de Asia (Xu *et al.*, 2018). Los rebaquisáuridos se diversificaron hacia el final del Cretácico inferior, siendo los únicos diplodocoideos que vivieron durante el Cretácico superior, extinguiéndose en el Turoniense (Wilson y Allain, 2015; Salgado *et al.*, 2022). El género *Histriasaurus*, del Hauteriviense superior-Barremiense inferior de Croacia, sería el registro más antiguo de Rebbachisauridae (Dalla Vecchia, 1998, 2005), y los más modernos corresponden al Cenomaniense-Turoniense de Argentina (Salgado *et al.*, 2022; Lerzo *et al.*, 2024a, Tabla 1). La ausencia de registro fósil de rebaquisáuridos en el Jurásico medio y superior y el comienzo del Cretácico indica que este clado es, por el momento, un linaje fantasma durante una parte importante de su historia, que abarcaría aproximadamente 20 millones de años (Wilson y Allain, 2015; Xu *et al.*, 2018; Whitlock y Wilson Mantilla, 2020; Salgado *et al.*, 2022) o llegar hasta un máximo de 42 millones de años (Lerzo *et al.*, 2024b).

Recientemente se han descrito como posibles rebaquisáuridos dos nuevos taxones en base a material muy fragmentario o que se ha extraviado: *Maraapunisaurus*, del Jurásico superior de Norteamérica, y *Xenoposeidon*, del Berriasiense de las islas británicas (Taylor, 2018; Carpenter, 2018); sobre ambos taxones hay dudas sobre su validez, como tratamos más adelante. Si finalmente se demuestra que estos dos taxones son rebaquisáuridos, habría que considerarlos como piezas fundamentales para tratar sobre el origen y la paleobiogeografía del grupo.

Hasta el momento se han descrito 21 especies de rebaquisáuridos (Tabla 1). Durante el Cretácico inferior los rebaquisáuridos se distribuyen por Laurasia y Gondwana, pero en el Cretácico superior solo tienen

Taxón	Localización	Formación	Edad	Referencia
<i>Sidersaura marae</i>	Argentina	Huincul	Cenomaniense sup.- Turoniense	Lerzo <i>et al.</i> , 2024a
<i>Katpensaurus goicoecheai</i>	Argentina	Bajo Barreal	Cenomaniense- Turoniense	Ibiricu <i>et al.</i> , 2013, 2015
<i>Cathartesaura anaerobica</i>	Argentina	Huincul (inferior)	Cenomaniense- Turoniense	Gallina y Apesteguía, 2005
<i>Cienciargentina sanchezi</i>	Argentina	Huincul (inferior)	Cenomaniense Sup.	Simón y Salgado, 2025
<i>Limaysaurus tessonei</i>	Argentina	Candeleros superior y Huincul inferior	Cenomaniense Cenomaniense- Turoniense	Calvo y Salgado, 1995 Gallina y Apesteguía, 2005
<i>Rayososaurus agrioensis</i>	Argentina	Candeleros	Cenomaniense	Bonaparte, 1996, 1997; Carballido <i>et al.</i> , 2010.
<i>Itapeuasaurus cajapioensis</i>	Brasil	Alcántara	Cenomaniense	Lindoso <i>et al.</i> , 2019

Tabla 1. Registro fósil de Rebbachisauridae: edad y localización geográfica.

Taxón	Localización	Formación	Edad	Referencia
<i>Nopcsaspondylus alarconensis</i>	Argentina	Candeleros inferior	¿Cenomaniense?	Nopcsa, 1902; Calvo y Salgado, 1995; Apesteguía, 2007.
<i>Campananeyen fragilissimus</i>	Argentina	Candeleros	Cenomaniense inferior	Lerzo <i>et al.</i> , 2024b
<i>Rebbachisaurus garasbae</i>	Marruecos	Kem Kem inferior	Infra Cenomaniense	Lavocat, 1954; Russell, 1996 Wilson y Allain, 2015
<i>Agustinia ligabuei</i>	Argentina	Lohan Cura	Albiense inferior	Bonaparte, 1999, Bellardini <i>et al.</i> , 2022
<i>Tataouinea hannibalis</i>	Túnez	Ain el Guettar	Albiense inferior	Fanti <i>et al.</i> , 2013, 2015
<i>Amazonsaurus maranbensis</i>	Brasil	Itapecuru	Aptiense-Albiense	Carvalho <i>et al.</i> , 2003
<i>Comabuesaurus windbauseri</i>	Argentina	Lohan Cura	Aptiense-Albiense	Salgado <i>et al.</i> , 2004; Carballido <i>et al.</i> , 2012
<i>Lavocatisaurus agrioensis</i>	Argentina	Rayoso	Aptiense-Albiense	Salgado <i>et al.</i> , 2012; Canudo <i>et al.</i> , 2018.
<i>Nigersaurus taqueti</i>	Níger	Elrhaz	Aptiense-Albiense	Sereno <i>et al.</i> , 1999, 2007
<i>Zapalasaurus bonapartei</i>	Argentina	La Amarga	Barremiense superior- Aptiense inferior	Salgado <i>et al.</i> , 2006
<i>Demandasaurus darwini</i>	España	Castrillo de la Reina	Barremiense superior- Aptiense inferior	Torcida Fernández-Baldor <i>et al.</i> , 2011; Torcida Fernández-Baldor, 2012
<i>Histriasaurus boscarollii</i>	Croacia	Bale / Valle	Hauteriviense superior - Barremiense	Dalla Vecchia, 1998, 1999, 2005
<i>Xenoposeidon proneneukos</i>	Inglaterra	Ashdown	Berriasiense inferior	Taylor y Naish, 2007; Taylor (2018).
<i>Maraapunisaurus fragillimus</i>	EE.UU.	Morrison	Kimmeridgiense- Titoniense	Cope, 1878; Carpenter, 2018.

representación en Gondwana (Lavocat, 1954; Bellardini *et al.*, 2022). Este patrón de distribución geográfica parece indicar que la crisis de biodiversidad de los dinosaurios documentada en el hemisferio norte (Upchurch *et al.*, 2004), no se habría dado de manera significativa en los diplodocoideos de América del Sur.

Los rebaquisáuridos presentan características conocidas en los saurópodos como son su cuadrupedia, patas columnares, cola y cuello –no siempre- de gran longitud, y tamaños y masas elevadas. Se han recuperado pocos cráneos completos o semicompletos de rebaquisáuridos (Calvo y Salgado, 1995; Sereno *et al.*, 2007; Canudo *et al.*, 2018). Sus cráneos presentan una gran especialización, con huesos de una delgadez extrema y una gran fenestra anteorbital (Sereno *et al.*, 2007). Las propuestas filogenéticas han permitido reconocer diversas sinapomorfías en Rebbachisauridae (Wilson, 2002; Salgado *et al.*, 2004; Carballido *et al.*, 2012; Wilson y Allain, 2015; Canudo *et al.*, 2018; Lerzo *et al.*, 2024 a,b), Fig. 2.

- 1- El orbital presenta un margen ventral redondeado.
- 2- El proceso posterior de postorbital está ausente.
- 3- El frontal está alargado anteroposteriormente, aproximadamente el doble de su anchura.
- 4- Fenestra supratemporal: reducida o ausente.
- 5- Los dientes presentan surcos longitudinales en vista lingual.
- 6- Las vértebras cervicales posteriores presentan una lámina accesoria lateral bien desarrollada, que conecta las láminas postzigodiapofisial y la espinoprezigapofisial.
- 7- Las vértebras dorsales presentan una lámina espinodiapofisial “festoneada”.
- 8- El proceso transversal de las vértebras dorsales está inclinado dorsalmente más de 30° respecto a la horizontal.
- 9- La lámina espinodiapofisial está dividida cerca de la postzigapófisis en las vértebras dorsales posteriores.
- 10- Las espinas neurales de las vértebras dorsales posteriores son cuatro veces más alargadas que la longitud de su centro vertebral.
- 11- La sección de las espinas neurales de las vértebras dorsales posteriores y caudales anteriores tienen forma de “pétalo”.
- 12- Las vértebras caudales anteriores carecen de cresta hiposfénica.
- 13- Las espinas neurales de las vértebras caudales anteriores presentan un borde lateral inicialmente aplanado, pero distalmente engrosado y con un extremo globoso.
- 14- Las vértebras caudales medias tienen las prezigapófisis orientadas anterodorsalmente.
- 15- Las vértebras caudales anteriores y medias presentan sus superficies ventral y lateral aplanadas.
- 16- Las vértebras caudales medias presentan centros triangulares, de base ancha.
- 17- La hoja escapular tiene forma de raqueta o pala.
- 18- El extremo de la escápula está expandido dorsoventralmente, en forma de raqueta.
- 19- El proceso acromial de la escápula tiene forma de gancho.
- 20- La sección transversal de la zona media de la diáfisis es circular en el húmero.

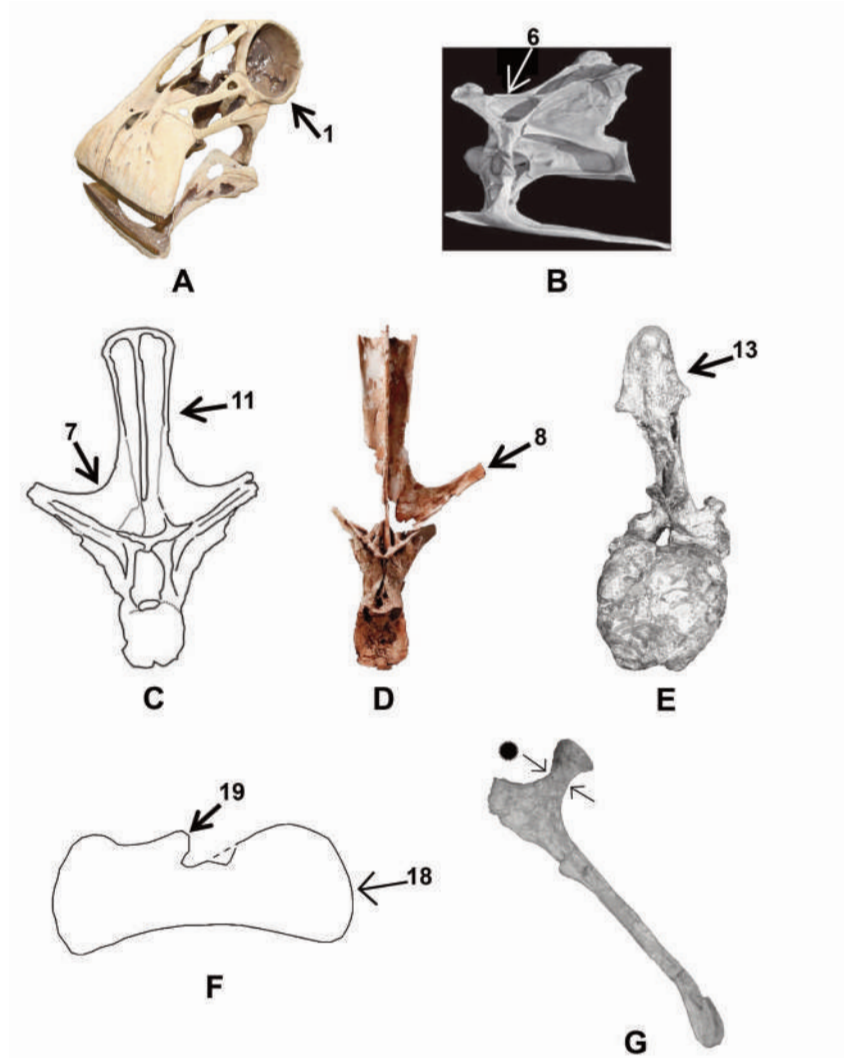


Figura 2. Sinapomorfías de Rebbachisauridae, numeradas en referencia a la descripción en el texto. A- Modificado de <https://www.deviantart.com/lexlothor/art/Nigersaurus-taqueti-Skull-cast-Stock-774085620>. B- Modificado de Sereno *et al.* (2007). C, E y G- Modificado de Torcida Fernández-Baldor, 2012. D- Modificado de Carpenter (2018). F- Modificado de Mannion (2009). Círculo negro en G: constricción en la rama ilíaca del isquion.

21- El ilion tiene desarrollo de neumatización “camerada”.

22- El asta del isquion es plana, girada casi 90° respecto a la expansión isquiática proximal.

La escápula de los rebaquisáuridos es uno de los huesos más diagnóstico de este grupo. Presenta una gran expansión dorsoventral de la hoja escapular que comienza muy cerca del proceso acromial; la forma general de las escápulas del grupo, con las dos expansiones proximal y distal, es de “paleta” o “raqueta” en vista lateral (Lavocat, 1954; Calvo y Salgado, 1995; Wilson, 2002; Upchurch *et al.*, 2004), Fig. 2F. Mannion (2009) propuso para caracterizar esta sinapomorfía de Rebbachisauridae: el punto más alto en el margen

dorsal de la hoja escapular es igual o mayor que el del margen dorsal de la lámina proximal. Este autor también señala el interés para análisis filogenéticos que tendrían otros caracteres de la escápula del grupo, uno el referido al proceso acromial, con una forma de “gancho” variable entre los taxones del grupo (Lavocat, 1954; Calvo y Salgado, 1995; Bonaparte, 1996; Gallina y Apesteguía, 2005; Mannion, 2009).

El isquion de los rebaquisáuridos posee también un aspecto característico por su asta alargada y estrecha (Fig. 2G), que proporciona una apariencia de esbeltez (Calvo y Salgado, 1995; Salgado *et al.*, 2006; Torcida Fernández-Baldor *et al.*, 2011), solo comparable a los isquiones del diplodocoideo basal *Haplocanthosaurus* (Hatcher, 1903; Tschopp *et al.*, 2015) y los flagellicaudatos como *Lingwulong* y *Diplodocus* (Hatcher, 1901; Xu *et al.*, 2018). Además, la rama ilíaca de los rebaquisáuridos presenta una fuerte constricción o “cuello”, formando parte de un margen acetabular amplio y muy cóncavo (Calvo y Salgado, 1995; Salgado *et al.*, 2006; Torcida Fernández-Baldor *et al.*, 2011), (Fig. 2G, marcado con un círculo negro).

2. LOS REBAQUISÁURIDOS DEL HEMISFERIO NORTE

Hasta finales del siglo XX los rebaquisáuridos se habían encontrado exclusivamente en los continentes del hemisferio sur o Gondwana, con presencia en África -de donde inicialmente se describió el taxón -*Rebbachisaurus*- que da nombre al grupo-, y en América del Sur, con varios taxones que ya entonces documentaban la importancia de Argentina en el registro de este grupo. El registro de Rebbachisauridae comprendía un intervalo temporal desde el final del Cretácico inferior al Turoniense (Cretácico superior). Sin embargo, el descubrimiento de rebaquisáuridos en sedimentos del Cretácico inferior de Europa, *Histriasaurus* en Croacia (Dalla Vecchia, 1998, 1999) y *Demandasaurus* en España (Pereda Suberbiola *et al.*, 2003; Torcida Fernández-Baldor *et al.*, 2011), supuso un cambio importante en la visión general que se tenía del grupo hasta el momento y obligó a buscar nuevas interpretaciones sobre el origen y la paleobiogeografía del grupo.

Histriasaurus boscarollii solo está representado por una vértebra dorsal incompleta (Fig. 3A), (Dalla Vecchia, 1998, 1999, 2005), datada en el Hauteriviense superior-Barremiense inferior de la península de Istria (Croacia). En base a su carácter fragmentario, Upchurch *et al.* (2004) la consideraron *nomen dubium*, pero una revisión diagnóstica de Apesteguía (2007) apoyó la validez del taxón, en base a caracteres sinapomórficos presentes en Rebbachisauridae. Las afinidades de *Histriasaurus* no están claras, pero varias propuestas filogenéticas lo identifican como un rebaquisáurido basal, más primitivo que *Rebbachisaurus* (Torcida Fernández-Baldor *et al.*, 2011; Fanti *et al.*, 2015; Wilson y Allain, 2015; Canudo *et al.*, 2018; Bellardini *et al.*, 2022). Podría considerarse el taxón inequívocamente rebaquisáurido más antiguo que se conoce.

La situación geográfica actual (Croacia) en Europa del yacimiento de procedencia de *Histriasaurus* sugería, en un primer momento, ampliar la distribución geográfica del grupo a Laurasia. Sin embargo, *Histriasaurus* se localiza en la plataforma carbonatada Apúlica, perteneciente a la microplaca de Adria, de origen gondwánico, que se separó de África experimentando un proceso de deriva hacia el norte (Polcyn *et al.*, 1999; Hay *et al.*, 1999; Bosellini, 2002; Geerbrant y Rage, 2006), por lo que *Histriasaurus* es un taxón gondwánico (Torcida Fernández-Baldor *et al.*, 2011), aunque se haya encontrado en rocas situadas actualmente en Croacia.

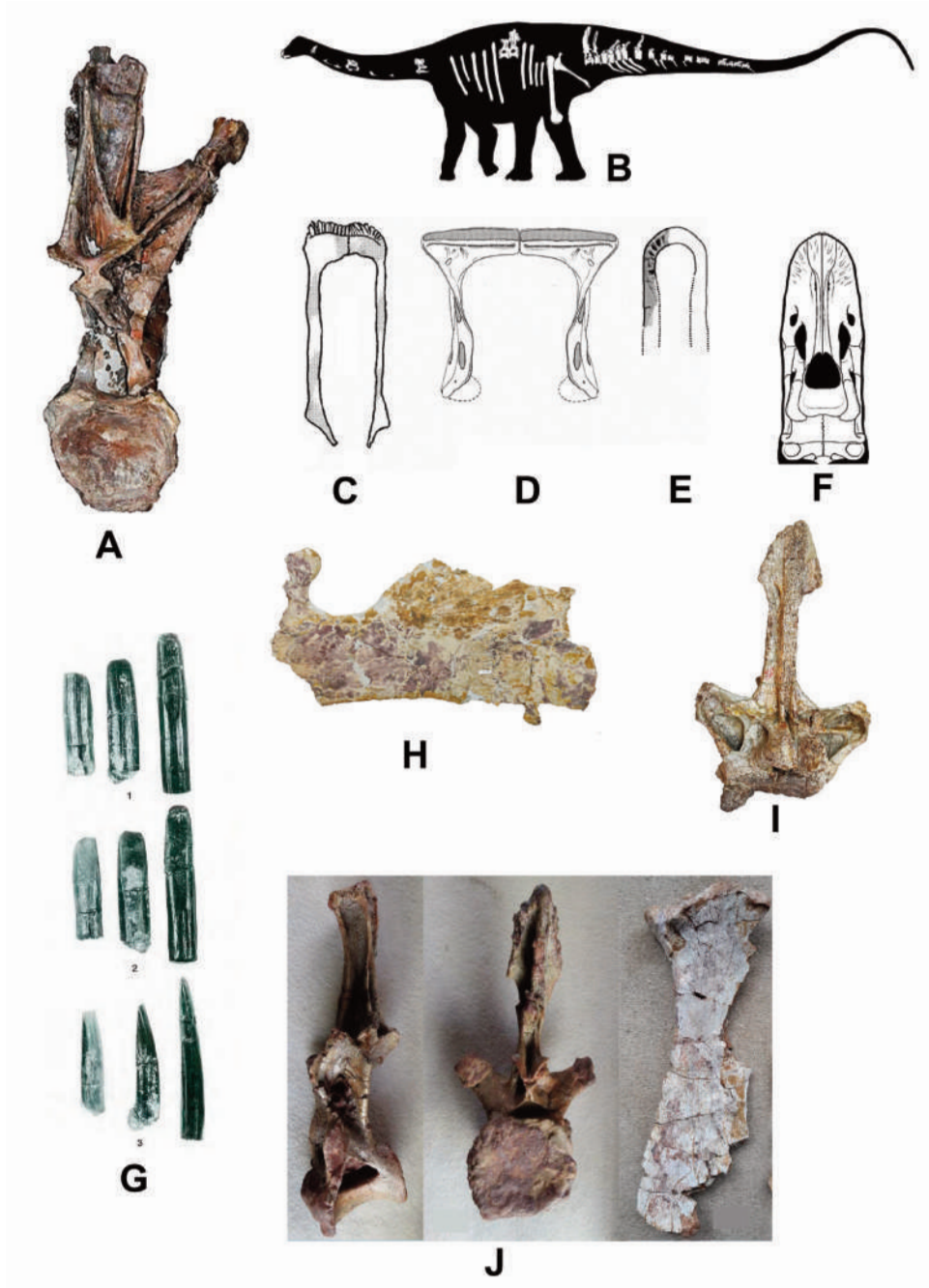


Figura 3. Rebaquisáuridos de Europa. A- *Histiriasaurus*, modificado de https://en.wikipedia.org/wiki/Histiriasaurus#/media/File:Histiriasaurus_vertebra.png. B- *Demandsaurus*, silueta corporal con los principales huesos hallados; tomado de Torcida Fernández-Baldor, 2012. C, D, E y F- Dentarios de diplodocoideos en vista dorsal, tomados de Torcida Fernández-Baldor, 2012; C- *Diplodocus*; D- *Nigersaurus*; E- *Demandsaurus* (reconstrucción); F- Individuo juvenil de *Diplodocus*. G- Dientes de rebaquisáuridos indet. de la Isla de Wight; modificado de Naish y Martill (2001). H, I y J- Rebbachisauridae indet., procedentes de la Isla de Wight, modificados de Larkin *et al.* (2019); H- escápula; I- vértebra caudal; J- de izquierda a derecha: vértebra dorsal, vértebra caudal y escápula.

Demandasaurus darwini es el primer taxón laurasiático descrito de Rebbachisauridae (Pereda *et al.*, 2003; Torcida Fernández-Baldor *et al.*, 2011). Procede del yacimiento Tenadas de los Vallejos II, cercano a Ahedo de la Sierra (Burgos), en capas de la Fm. Castrillo de la Reina, Barremiense superior-Aptiense inferior (Clemente y Pérez-Arlucea, 1993; Martín-Closas y Alonso Millán, 1998). Como resultado de prospecciones y tres campañas de excavaciones (años 2002-2004) se recuperó un esqueleto parcial de este taxón, que comprende huesos craneales, dientes, vértebras y costillas cervicales, vértebras y costillas dorsales, vértebras caudales y arcos hemales, los dos isquiones y el fémur izquierdo (Fig. 3B).

Varios análisis filogenéticos caracterizan a *Demandasaurus* como Nigersaurinae (Whitlock, 2011; Torcida Fernández-Baldor, 2012; Carballido *et al.*, 2012; Ibiricu *et al.*, 2015; Lerzo *et al.*, 2024b), con dos sinapomorfías: lámina epipofisial-prezigapofisial en vértebras cervicales; espinas neurales caudales con un proceso lateral triangular (Whitlock, 2011). Otras propuestas establecen un clado más inclusivo, Rebbachisaurinae, que integraría a *Demandasaurus* con *Katepensaurus*, *Nigersaurus*, *Tatouinea* y *Rebbachisaurus* (Wilson y Allain, 2015; Fanti *et al.*, 2015; Canudo *et al.*, 2018; Bellardini *et al.*, 2022), con un carácter sinapomórfico: fosa profunda centroprezigapofisial en las vértebras dorsales medias y posteriores (Canudo *et al.*, 2018).

La caracterización de *Demandasaurus* como taxón se basa en nueve autapomorfías (Torcida Fernández-Baldor *et al.*, 2011), y se apoya también en un conjunto de 54 sinapomorfías diagnosticadas en el análisis filogenético de Torcida Fernández-Baldor (2012). Además, *Demandasaurus* posee algunos caracteres craneales que lo diferencian del resto de diplodocoideos, incluidos rebaquisáuridos: la posesión de un dentario con contorno anterior en forma de “U”, a diferencia de la forma rectangular de los diplodocoideos; pocos dientes dispuestos en la rama alveolar o anterior y en la parte anterior de la rama mandibular o lateral (Fig. 3, C,D,E,F). Whitlock *et al.* (2010) describen el dentario de un individuo juvenil de *Diplodocus*, cuyo contorno anterior tiene forma de “U” y sus dientes se disponen en el extremo anterior y en la rama mandibular, caracteres semejantes a los de *Demandasaurus* (Fig. 3F). Lo mismo ocurre en individuos juveniles de *Nigersaurus* (J.L. Carballido com. pers., 2010), por lo que este carácter en los individuos adultos de *Demandasaurus* se puede haber mantenido por un proceso pedomórfico (Torcida Fernández-Baldor, 2012). Asimismo, *Demandasaurus* comparte con *Nigersaurus* (Sereny y Wilson, 2005) la falta de un reborde saliente en la parte anteroventral del dentario, a modo de “mentón”, estructura que sí presentan los diplodocoideos.

De la isla de Wight (Inglaterra) proceden varios fósiles atribuidos a rebaquisáuridos, todos ellos de la Fm. Wessex, Barremiense (Cretácico inferior). La primera referencia se reduce a una ilustración de tres dientes (Fig. 3G) que Naish y Martill (2001, Lámina 36, Figs. 1-3) identifican como saurópodos indeterminados. Posteriormente Sereny y Wilson (2005) señalan su gran semejanza con los dientes de *Nigersaurus* y los refieren a Rebbachisauridae; finalmente Upchurch *et al.* (2011) los identifican como Rebbachisauridae indet., en base a sus coronas esbeltas de tipo “lápiz”, de sección subcircular y faceta doble de desgaste con un ángulo alto respecto al eje ápico basal de la corona.

Mannion (2009) y Mannion *et al.* (2011) describen en otras localidades de la isla de Wight (Inglaterra), nuevos restos vertebrales y apendiculares de rebaquisáuridos. Los fósiles se localizan en Brighstone Bay, dentro de la Fm Wessex, Barremiense (Cretácico inferior). Mannion (2009) describe MIWG 6544, una escápula derecha que no conserva gran parte de la lámina proximal y parte del extremo distal (Fig. 3H);

posee caracteres descritos en Rebbachisauridae, como la gran expansión dorsoventral de la hoja escapular y el proceso acromial con forma de “gancho”. Esta escápula presenta una gran similitud con *Nigersaurus*, del que le diferenciaría una menor expansión ventral del extremo distal (Mannion, 2009). Posteriormente Mannion *et al.* (2011) estudiaron una vértebra caudal anterior, identificada como MIWG 5384, de la que se conserva la parte superior del centro vertebral y el arco neural completo (Fig. 3D). Esta vértebra comparte varios caracteres con las vértebras caudales de *Demandasaurus* (Mannion *et al.*, 2011; Torcida Fernández-Baldor, 2012):

- Lámina CPRL (centroprezigapofisial) bifurcada y dejando una somera fosa debajo de cada prezigapófisis; la rama medial de cada CPRL se une a su contraria, formando una protuberancia. Mannion *et al.* (2011) señalan este carácter como una posible sinapomorfía para MIWG 6544 y *Demandasaurus*.
- Presencia de una cresta hiposfenal o hiposfeno laminar.
- Láminas diapofisiales prominentes.
- Procesos transversos con cavidades neumáticas profundas y que contienen varias láminas en su interior.
- Margen lateral de la espina neural formada por la lámina SPDL (espinodiapofisial).
- Presencia de un proceso subtriangular en los márgenes laterales del extremo superior de la espina neural.

Por otra parte, Mannion *et al.* (2011) apuntan algunos caracteres que diferenciarían las vértebras caudales anteriores de MIWG 6544 y *Demandasaurus*, que discutimos a continuación:

- La orientación de la espina neural es dorsal y ligeramente posterior en MIWG 6544, mientras que en *Demandasaurus* sería marcadamente posterodorsal. Sin embargo, en las vértebras caudales anteriores de *Demandasaurus* hay orientaciones diversas, según su posición en la serie (Torcida Fernández-Baldor, 2012): dorsal con cambio a orientación posterior en la mitad superior de la espina neural en las dos vértebras caudales 1ª y 2ª; de las vértebras 3ª y 5ª no se conserva el arco neural; en las vértebras 4ª y 6ª marcadamente posterodorsal; en la vértebra ¿7ª, 8ª? ligeramente posterior en la primera mitad de la espina neural, pasando a dorsal en la mitad superior. En resumen, la orientación de la espina neural varía a lo largo de la serie vertebral caudal. MIWG 6544 es una vértebra incompleta de la que se desconoce su localización exacta en la serie vertebral; no consideramos que sea muy fiable realizar una comparación de un carácter entre dos especímenes sin disponer de un contexto anatómico general.
- En MIWG 6544 la SPDL se expande hacia lateral en la base de la espina neural para formar el borde dorsal del proceso transversal, mientras que en *Demandasaurus* la SPDL se expandiría en la mitad de la espina neural. En las vértebras caudales más anteriores de *Demandasaurus* la SPDL se expande en una zona relativamente alejada del centro vertebral, pero en las vértebras caudales 5ª y 6ª se presenta en una zona más inferior, al nivel de las postzigapófisis, o incluso por debajo en la caudal ¿7 /8ª? (Torcida Fernández-Baldor, 2012). Una vez más, falta información sobre la anatomía de la serie caudal de MIWG 6544 para poder establecer diferencias fiables con *Demandasaurus* respecto a la morfología de la lámina SPDL.

- En MIWG 6544, la SPOL-f (fosa espinopostzigapofisial) se divide por una cresta muy leve, que hacia la mitad de la espina neural conecta las láminas SPOL y SPDL, y que no estaría presente en *Demandasaurus*. En la vértebra caudal anterior MDS-RVII, 603 de *Demandasaurus*, la SPOL-f también se subdivide por una lámina que puede interpretarse como una SPOL lateral que a su vez se conecta con otra lámina inferior a ella, quizás homóloga a SPDL. En otras vértebras caudales anteriores de *Demandasaurus* la lámina lateral, SPDL, recibe crestas que se sitúan en la SPOL-f, desde la estructura postespinal (Torcida Fernández-Baldor, 2012). En *Cathartesaura* se puede observar una corta lámina que se origina en la lámina lateral (SPOL lat. + SPDL) de la espina neural y se dirige hacia la lámina preespinal (Gallina y Apesteguía, 2005, Fig. 3A). En resumen, la presencia de laminillas o crestas secundarias poco marcadas pueden aparecer en las espinas neurales de rebaquisáuridos como resultado del desarrollo de la neumaticidad, pero su valor diagnóstico quizás no sea significativo (Mannion *et al.*, 2011).

Las semejanzas entre las vértebras caudales de *Demandasaurus* y MIWG 6544 son varias, algunas se consideran únicas para los dos especímenes, y las diferencias entre ambos son poco diagnósticas. De nuestro análisis podemos deducir que MIWG 6544 podría atribuirse a *Demandasaurus sp.*, una propuesta más parsimoniosa que la conclusión de Mannion *et al.* (2011) sobre la potencial identidad del fósil inglés como un nuevo taxón de Rebbachisauridae, que se basaría en un solo e incompleto elemento anatómico.

En Inglaterra hay un mayor registro de rebaquisáuridos, en colecciones privadas, que ha sido documentado por Larkin *et al.* (2019). El material procede de la Fm Wessex (Barremiense) de la isla de Wight, por lo que son de la misma edad que los fósiles estudiados por Mannion (2009) y Mannion *et al.* (2011). Larkin *et al.* (2019) citan y documentan gráficamente vértebras cervicales, dorsales y caudales, huesos pectorales y pélvicos, apendiculares y costillas de Rebbachisauridae indet., (Fig. 3J) con caracteres semejantes a nigersaurinos o rebaquisaurinos (Whitlock, 2011; Wilson y Allain, 2015).

Otros autores han descrito posibles rebaquisáuridos en Laurasia, de validez dudosa. Taylor y Naish (2007) describen NHMUK R2095, una vértebra dorsal posterior de la que solo se conserva parte del centro vertebral y la parte basal del arco neural. La proponen como el holotipo de la nueva especie *Xenoposeidon proneneucos* (Fig. 4A). La vértebra procede de la Fm Ashdown, Berriasiense-Valanginiense del sur de Inglaterra. Posteriormente, Taylor (2018) reinterpreta el fósil como un rebaquisáurido por sus semejanzas con *R. garasbae*, basándose fundamentalmente en el trabajo de Wilson y Allain (2015): disposición de láminas vertebrales en la cara lateral de la zona inferior del arco neural formando una “M” al haber intersección de la lámina CPRL lateral con la ACPL, y de las láminas CPOL con PCDL, así como un punto de arranque común de la CPRL lateral con la CPOL (Taylor, 2018, Figs. 4, 6B); parapófisis situada en un nivel dorsal a las prezigapófisis. *Xenoposeidon* posee cinco autapomorfías, dos de ellas muy llamativas en contraste con el resto de saurópodos: arco neural con una marcada inclinación anterodorsal desde el borde posterior de la cara articular posterior; el arco neural ocupa toda la superficie dorsal del centro vertebral (Taylor, 2018, Fig. 3). Por otra parte, los dos taxones difieren en más caracteres: *Rebbachisaurus* posee un centro vertebral con margen ventral muy cóncavo, la cara articular posterior tiene un borde saliente muy marcado y la forma del contorno de esta cara es diferente al de *Xenoposeidon*. La posición de la parapófisis dorsal a las prezigapófisis también se da en *Nigersaurus* y *Demandasaurus* (Serenio *et al.*, 2007; Torcida

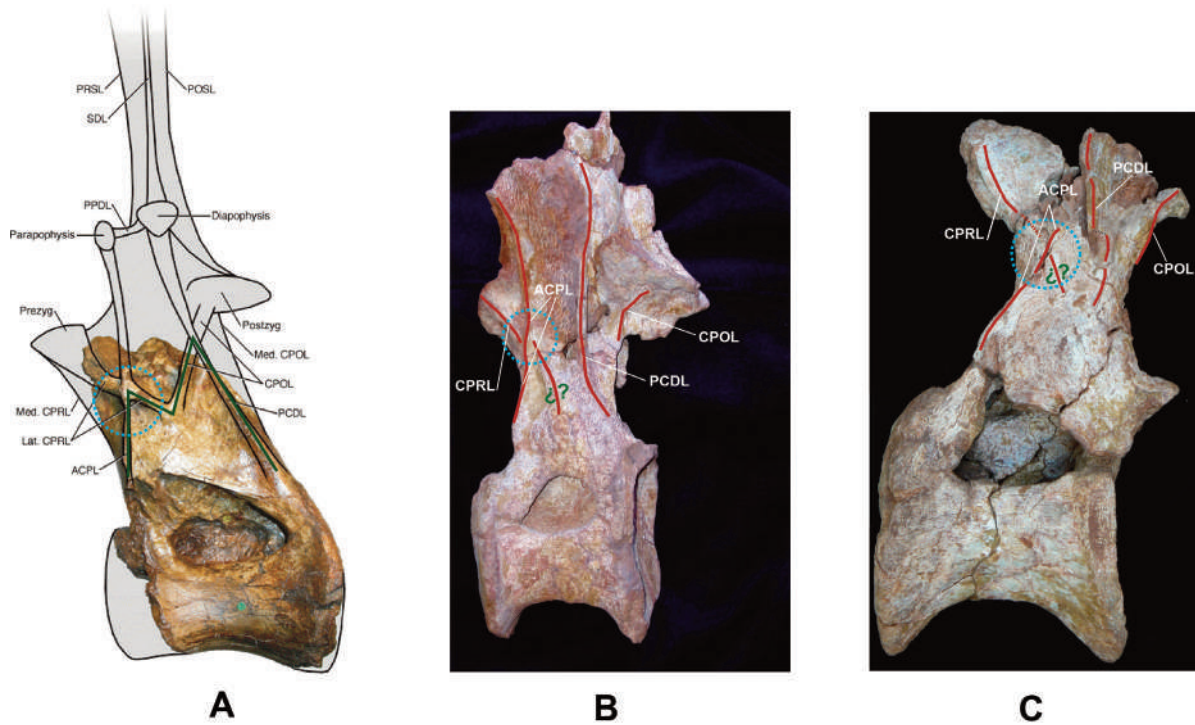


Figura 4. Comparación entre algunas láminas óseas en las vértebras dorsales de *Xenoposeidon* y *Demandsaurus*. A- *Xenoposeidon*, modificado de Taylor (2018). B- MDS-RVII,798: vértebra dorsal de *Demandsaurus*. C- MDS-RVII,242: vértebra dorsal de *Demandsaurus*. B y C en vista lateral derecha revertida. Láminas remarcadas en negro y rojo: ACPL, Centroparapofisial anterior; CPOL, Centropostzigapofisial; CPRL, Centroprezigapofisial; PCDL, Centrodiapofisial posterior. Círculo de rayas discontinuas en azul: zona donde se cruzarían las láminas ACPL y CPRL; interrogantes: posible CPRL o bifurcación basal de la ACPL.

Fernández-Baldor *et al.*, 2011) y las láminas CPRL lateral y ACPL también podrían cruzarse en las vértebras dorsales conservadas de *Demandsaurus*, o bien podría interpretarse que la lámina ACPL está bifurcada en su parte ventral (Fig. 4 B,C). Quizás hasta ahora no se haya descrito y discutido la topología de las láminas vertebrales de saurópodos considerando la posibilidad de intersección de dos láminas, pero sí se han elaborado otras interpretaciones como bifurcación de una sola lámina o unión de dos láminas en una sola (Torcida Fernández-Baldor, 2012).

Taylor y Naish (2007) identificaron *Xenoposeidon* como un neosaurópodo, Upchurch *et al.* (2011) propusieron que sería un sonfospondilio basal, y Mannion *et al.* (2013) lo consideran como un macronario basal. Estas atribuciones dispares son el reflejo de la anatomía tan singular de la vértebra dorsal que es el holotipo de *Xenoposeidon*, y que dificulta su clasificación dentro de los grupos de saurópodos conocidos. D’Emic (2012) argumentó que este taxón carecía de caracteres diagnósticos, sugiriendo que era *nomen dubium*. Taylor (2018) lo considera válido, pero no realiza un nuevo análisis filogenético de *Xenoposeidon* en el que se integre la nueva interpretación de la topología de láminas vertebrales, Todas estas consideraciones recalcan las dificultades para conseguir una buena identificación de NHMUK R2095, principalmente por el carácter fragmentario de fósil que es el holotipo de *Xenoposeidon*, y por la ausencia de más hallazgos semejantes en el registro de rebaquisáuridos, lo que nos obliga a ser prudentes con su caracterización como un rebaquisáurido.

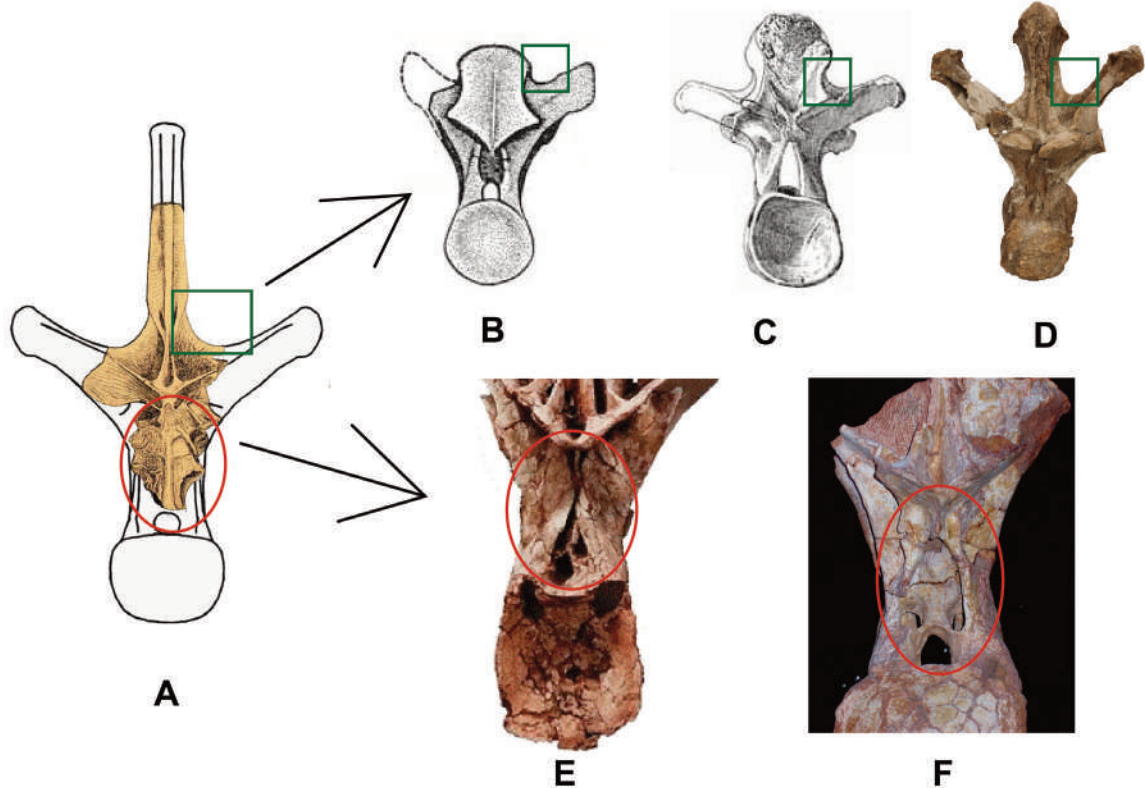


Figura 5. AMNH FR 5777, vértebra dorsal de *Maarapinasaurus*, comparada con las de otros saurópodos, en vista posterior. A- Reconstrucción de la vértebra AMNH FR 5777, modificado de Carpenter (2018). B- *Saltasaurus*, modificado de Salgado (2003). C- *Camarasaurus supremus*, modificado de Wedel y Taylor (2013). D- *Haplocantbosaurus* sp., modificado de Boisvert *et al.* (2024). E- *Rebbachisaurus garasbae*, modificado de Carpenter (2018). F- *Demandasaurus*. Cuadrado verde: apariencia festoneada de la SPDL. Elipse roja: aspecto en vista posterior de cámaras neumáticas (fosa centropostzigapofisial) entre el canal neural y las postzigapofisis.

AMNH FR 5777 es parte de una vértebra dorsal, compuesta de un arco neural incompleto conservado desde su base, dorsal al canal neural, hasta al menos la mitad de la espina neural, procedente de la Fm. Morrison de Colorado (EEUU), de edad Jurásico superior, Fig. 5A. El fósil, de un gran tamaño, sirvió para definir la especie *Amphicoelias fragillimus* (Cope, 1878) y fue objeto de algunas publicaciones en las que se figuró solo una vista posterior, antes de que se perdiera o se descompusiera por problemas de conservación (Carpenter, 2006). Recientemente, Carpenter (2018) ha revisado la información disponible de AMNH FR 577, recopilando datos referidos a su descubrimiento, estado de conservación y depósito en el American Museum de Nueva York. En su trabajo describe la anatomía del fósil para realizar una reconstrucción hipotética que basa fundamentalmente en el parecido que, según su argumentación, existe entre AMNH FR 577 y los rebaquisáuridos. Este autor propone como un nuevo género de Rebbachisauridae, *Maraapunisaurus fragillimus* para AMNH FR 577. Como caracteres diagnósticos de Rebbachisauridae, Carpenter (2018) indica el desarrollo de la lámina SPDL “festoneada” y la posesión de una espina neural neumática. Asimismo, Carpenter (2018) interpreta distintas estructuras dibujadas por Cope (1878) como láminas, fosas, forámenes y cámaras neumáticas que se asemejarían a las que poseen varios

rebaquisáuridos, fundamentalmente *Rebbachisaurus*, *Katepensaurus*, *Comabuesaurus*, *Histriasaurus* y *Demandasaurus*.

Algunas de sus interpretaciones anatómicas pueden ser discutibles, como la identificación de la lámina SPDL festoneada; esa lámina está muy incompleta en *Maraapunisaurus*, de modo que la reconstrucción que hace de ella Carpenter (2018) es especulativa. En ese sentido, puede compararse con otras vértebras dorsales de saurópodos, en los que el perfil de esa lámina, si solo la vemos parcialmente, puede parecerse mucho al de la SPDL festoneada de los rebaquisáuridos (Fig 5 B,C,D). Otro carácter interpretado por Carpenter (2018) es la existencia de cámaras neumáticas que en vista posterior se disponen dorsolateralmente a donde se localizaría el canal neural (fosa centroposzigapofisial, Wilson 2011), y que poseen *Rebbachisaurus* y *Demandasaurus* (Fig. 5 E,F), (pero no *Comabuesaurus*, en contra de lo que afirma Carpenter, 2018), en los que dichas cámaras tienen una profundidad considerable, algo que no se aprecia y resulta difícil de deducir del dibujo de Cope (1878). Además, este último autor afirma que esa zona está seriamente dañada en el fósil AMNH FR 577.

Este ejemplo debe considerarse en el debate sobre si un estudio como el realizado por Carpenter (2018) sobre una ilustración incompleta de un fósil que actualmente no puede localizarse ni observar directamente en él sus caracteres anatómicos, puede proporcionar conclusiones bien fundamentadas. De hecho, las consecuencias de considerar *Maraapunisaurus* como un rebaquisáurido, suponen plantearse una modificación importante de lo que hasta hoy conocemos de Rebbachisauridae. Si fuera el ejemplar más antiguo que conociéramos de este clado, reforzaría la hipótesis de la división en el Jurásico medio de Diplodocoidea en Flagellicaudata y Rebbachisauridae (Serenó *et al.*, 2007; Wilson y Allain, 2015) y un posible origen del clado en el Jurásico inferior (Xu *et al.*, 2018). Pero también tendría implicaciones paleobiogeográficas, pues Carpenter (2018) sugiere un origen del clado en América del norte -de donde es originario *Maraapunisaurus*- con emigración posterior a Europa, seguido del paso a África y llegada finalmente a América del sur. Esto cuestiona las hipótesis actuales que proponen un origen en América del sur para extenderse posteriormente a África y Europa (Torcida Fernández-Baldor *et al.*, 2011; Fanti *et al.*, 2015). Un tipo de afirmación de tal impacto debería estar fundamentada en evidencias más sólidas; como en el propio estudio se reconoce (Carpenter, 2018), la Recomendación 73B del ICZN (<https://code.iczn.org/?frame=1>) sugiere designar holotipos a partir de especímenes estudiados por el autor, y no los que se puedan conocer a partir de descripciones o ilustraciones de la literatura científica. En este tipo de casos, la imposibilidad de refutar, falsar o reproducir las hipótesis que se desarrollan sin posibilidad de una corroboración experimental, al no disponer del fósil objeto de análisis, es un motivo para plantear dudas razonables sobre las conclusiones de dichos estudios.

3. PALEOBIOGEOGRAFIA: LOS EMIGRANTES DEL CRETÁCICO

Los rebaquisáuridos son un grupo de dinosaurios con una anatomía bien diferenciada, lo que facilita su identificación sin ambigüedades. Esta precisión sistemática los hace muy útiles en el reconocimiento de las relaciones paleobiogeográficas durante el Cretácico entre las diferentes masas terrestres. Los

rebaquisáuridos se diversificaron en la parte final del Cretácico inferior y en la parte baja del Cretácico superior, intervalo con un registro fósil abundante (Calvo y Salgado 1995; Salgado *et al.*, 2004; Gallina y Apesteguía 2005; Sereno *et al.* 2007; Carballido *et al.*, 2010; Wilson y Allain, 2015; Bellardini *et al.*, 2022). Rebbachisauridae tiene un claro registro fósil en Gondwana a partir del Hauteriviense superior, con presencia en África y Sudamérica (Dalla Vecchia, 1998; Salgado *et al.*, 2006) (Fig. 6). Esta distribución geográfica ha servido para demostrar la conexión terrestre entre África y Sudamérica durante el Cretácico inferior, que se mantendría hasta la apertura definitiva del Atlántico Sur, al final del Cretácico inferior.

El registro abundante de taxones de este clado en Gondwana, junto a su ausencia hasta finales del siglo XX en Laurasia, favoreció la interpretación de estos saurópodos como gondwánicos. Sin embargo, debe considerarse como hipótesis más sólida la de un origen pangeático de Rebbachisauridae, pues son diplodocoideos más basales que *Diplodocus* (Calvo y Salgado, 1995; Sereno *et al.*, 2007), procedente del Jurásico superior de Norteamérica. Sereno *et al.* (2007), Whitlock (2011), Torcida Fernández-Baldor (2012) y Fanti *et al.* (2015) desarrollan análisis filogenéticos que documentan una radiación del clado desde el Berriasiense o Valanginiense al Barremiense, es decir, posterior a la radiación de su grupo hermano Flagellicaudata en el Jurásico medio (Sereno *et al.*, 1999, 2007; Whitlock, 2011). Estos trabajos sugieren que los rebaquisáuridos aparecerían cuando no se había producido la diferenciación entre Laurasia y Gondwana, aunque no tenemos evidencias definitivas en el registro fósil de tal hecho, pero no puede descartarse que los representantes basales de ese clado se hallen en el futuro en sedimentos jurásicos de cualquiera de las tierras emergidas (Canudo y Salgado, 2003).

En Sudamérica hay un registro amplio de Rebbachisauridae, con presencia desde el Cretácico inferior hasta la parte inferior-media del Cretácico superior (Calvo y Salgado, 1995; Gallina y Apesteguía, 2005; Salgado *et al.*, 2006; Apesteguía, 2007; Ibiricu *et al.*, 2013; Lerzo *et al.*, 2024b). El rebaquisáurido de mayor antigüedad de Sudamérica es *Zapalasauros* (Salgado *et al.*, 2006), del Barremiense-Aptiense de Neuquén (Argentina). La mayor diversidad de taxones de esta familia se han encontrado en el Aptiense-Cenomaniense (Bonaparte, 1996; Bellardini *et al.*, 2022). En el norte de África también se ha documentado una diversificación alta del grupo en el mismo periodo que Sudamérica (Lavocat, 1954, Sereno *et al.*, 2007; Fanti *et al.* 2013).

En Laurasia, el registro de Rebbachisauridae abarca desde el Barremiense al Aptiense. Solo se ha descrito *Demandasaurus*, en el Barremiense superior -Aptiense de España. La aparente ausencia de representantes de este grupo en Laurasia durante la parte alta del Cretácico inferior podría ser explicada por procesos de extinción regional (Canudo y Salgado, 2003). Sin embargo, el mayor interés de los rebaquisáuridos laurasiáticos reside en la información que aportan sobre sus movimientos de dispersión y direcciones de la misma. El ejemplo de *Demandasaurus* es muy ilustrativo en este debate, al ser un proceso de dispersión de Gondwana a Laurasia. El registro ibérico de saurópodos de finales del Jurásico y taxones diferentes: *Aragosaurus*, *Turiasaurus*, *Galvesaurus*, *Tastavinsaurus*, *Soriatitan*, *Europatitan*, *Garumbatitan* (Sanz *et al.*, 1987; Barco *et al.*, 2005; Royo-Torres *et al.*, 2006; Canudo *et al.*, 2008; Torcida Fernández-Baldor *et al.*, 2017; Royo-Torres *et al.*, 2017; Mocho *et al.*, 2023). Sin embargo, ninguno de estos taxones se incluye en Rebbachisauridae, por tanto, representantes de este clado no parece que estuvieran presentes en Iberia hasta el Barremiense final.

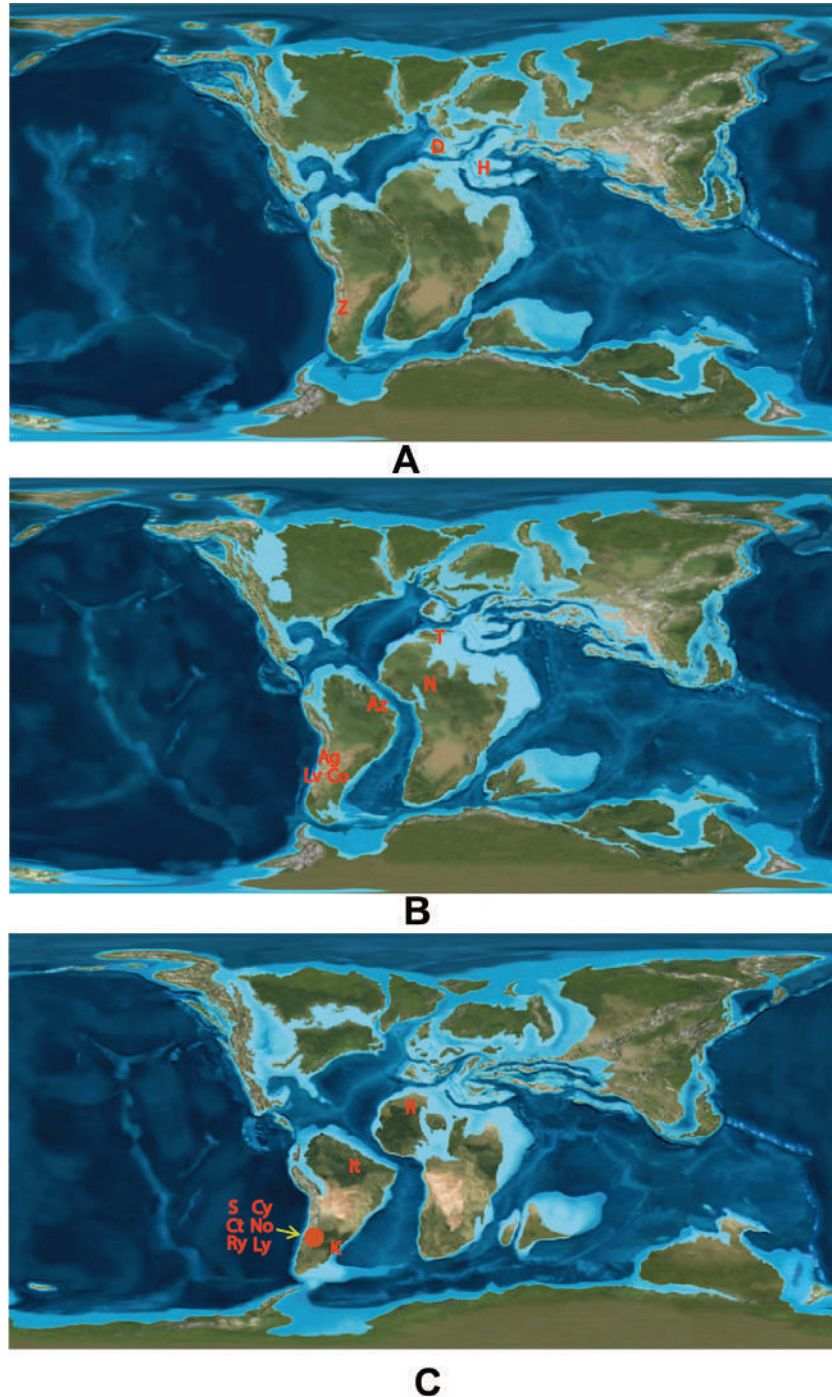


Figura 6. Distribución paleobiogeográfica de Rebbachisauridae. A- Taxones del Hauteriviense-Aptiense inferior: H-*Histriasaurus*; D-*Demandasaurus*; Z-*Zapalasauros*. B- Taxones del Aptiense-Albiense: Az-*Amazonsaurus*; Co-*Comabuesaurus*; Lv-*Lavocatisaurus*; N-*Nigersaurus*; Ag-*Agustinia*; T-*Tataouinea*. C- Taxones del Cenomaniense- Turonienense: Cy-*Campananeyen*; No-*Nopcsaspondylus*; It-*Itapeuasaurus*; Ry-*Rayososaurus*; Ly-*Limaysaurus*; Ct-*Catbartesaura*; K-*Katepensaurus*; S-*Sidersaura*. Mapas paleogeográficos tomados de Ron Blakey (<http://jan.ucc.nau.edu/~rcb7/>).

Demandasaurus tiene una relación filogenética estrecha con tres taxones gondwánicos, *Rebbachisaurus*, *Nigersaurus* y *Tataouinea* (Whitlock, 2011; Torcida Fernández-Baldor, 2012; Carballido *et al.*, 2012; Ibiricu *et al.*, 2015; Wilson y Allain, 2015; Fanti *et al.*, 2015). Los cuatro taxones se agrupan en Nigersaurinae / Rebbachisaurinae, lo que refuerza la hipótesis de un origen africano de *Demandasaurus* o de sus ancestros cercanos. Llegarían a Iberia por un proceso de dispersión, lo que habría sido posible con la existencia de un puente intercontinental entre África y Europa durante el Cretácico inferior (Pereda Suberbiola *et al.*, 2003). La vicarianza sería otro proceso que podría explicar la presencia de *Demandasaurus* en Laurasia, pero es descartable porque se habrían generado taxones con diferencias anatómicas muy marcadas; además, los rebaquisáuridos hallados en Inglaterra (Mannion, 2009; Mannion *et al.*, 2011; Larkin *et al.*, 2019) son de edad Barremiense, por lo que un evento de dispersión de esa edad desde África es una explicación más parsimoniosa para esta distribución paleobiogeográfica. Por último, esta hipótesis es acorde con las edades de *Demandasaurus* y *Nigersaurus*, la ausencia de rebaquisáuridos en Laurasia en edades anteriores y la presencia repentina de los rebaquisáuridos europeos en el Barremiense (Torcida Fernández-Baldor, 2012).

Pereda Suberbiola *et al.* (2003) y Torcida Fernández-Baldor *et al.* (2011) proponen que el episodio de dispersión del norte de África a Europa ocurriría por la existencia de un puente intercontinental – que asocian a la “ruta Apúlica”- entre ambos continentes en el Cretácico temprano, que permitiría la dispersión a partir del Barremiense (Fig. 7). Durante el Cretácico temprano, la parte del Tetis situada entre el océano Atlántico central y el océano Índico formaba una cuenca estrecha y sinuosa; esta región de “Tetis mediterráneo” estuvo sometida a una deformación geológica intensa que ocasionó intervalos continuados de distensión (*rifting*) y colisiones, supeditados a la rotación de la placa africana y al proceso de apertura del océano Atlántico (Dercourt *et al.*, 1986; 2000; Stampfli y Hochard, 2009). Como resultado de esta actividad geotectónica, se desprendieron fragmentos de la corteza africana como microcontinentes o microplacas que se desplazaron hacia el norte y colisionaron con Laurasia; asimismo, englobado en un proceso de formación de corteza oceánica, se originaron arcos volcánicos o plataformas someras en varias zonas del Tetis mediterráneo (Skelton *et al.*, 2003). Uno de estos fragmentos fue la microplaca de Apulia, que se estructuraba como una plataforma carbonatada unida directamente a la “espuela cirenaica” de África en el Jurásico y en el Cretácico inferior (Bosellini, 2002; Stampfli y Hochard, 2009). Apulia se separó de África al final del Cretácico inferior (Bosellini, 2002), pero antes de esa separación física, se producirían intercambios periódicos de fauna de dinosaurios entre África y Apulia, lo que además se facilitaría por episodios repetidos de exposición subaérea registrados en el Cretácico inferior, también documentados con yacimientos de icnitas de dinosaurios (Raspini, 1998; Polcyn *et al.*, 1999; Bosellini, 2002).

De acuerdo con el escenario descrito, el desplazamiento de la placa Apúlica hacia el norte explicaría de modo satisfactorio la presencia de dinosaurios gondwánicos en Europa, que serían unos “viajeros biogeográficos” desde el norte de África a Europa. Canudo *et al.* (2009) señalan que a partir de la mitad del Cretácico inferior (final del Barremiense e inicio del Aptiense) hay cambios importantes e intercambio de la fauna de dinosaurios norteafricanos y europeos -entre estos, con ejemplos evidentes en Iberia-, y que afectan a saurópodos rebaquisáuridos, terópodos espinosáuridos y ornitópodos. Estos datos sostienen las hipótesis de que la conexión entre África y Europa por medio del puente intercontinental basado en la vía de Apulia, comenzaría en el Barremiense, aunque en el Barremiense tardío la frecuencia de los

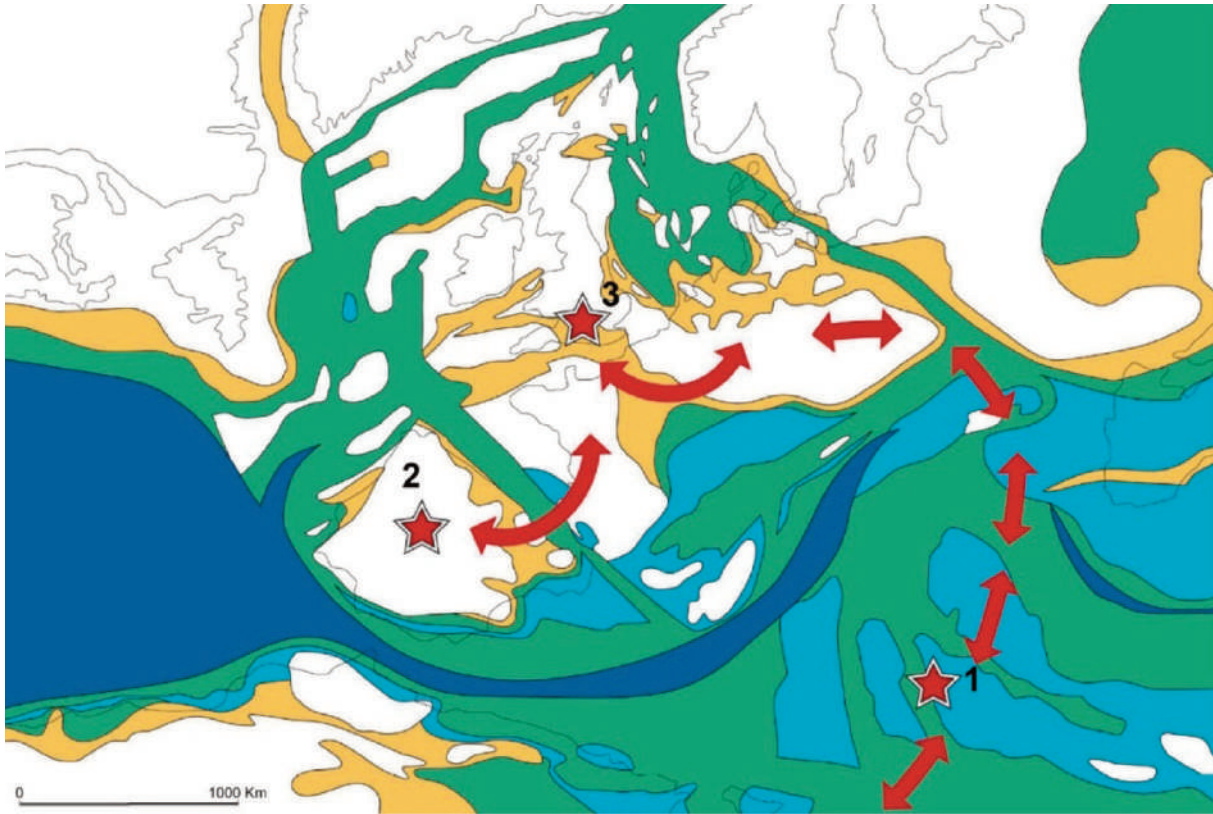


Figura 7. Modelo de dispersión de dinosaurios entre África y Europa durante el Barremiense inferior-Aptiense inferior. Localización de rebaquisáuridos: 1- *Histriasaurus*; 2- *Demandasaurus*; 3- Rebaquisáuridos indet. de las islas británicas. Mapa paleogeográfico modificado de Canudo y Torcida Fernández-Baldor (2021).

intercambios faunísticos fue mayor, tal como evidencian las diferencias entre las faunas de ambos continentes previas a esa edad (Canudo *et al.*, 2009).

Un trabajo reciente analiza la historia paleogeográfica de Rebbachisauridae, con propuestas de puntos de origen del grupo y de eventos de diversificación y dispersión (Fanti *et al.*, 2015). Estos autores desarrollan un detallado estudio paleobiogeográfico en el que concluyen que Sudamérica sería el área donde se originó Rebbachisauridae durante el Jurásico medio, donde se produjo una rápida diversificación en el intervalo Berriasiense-Barremiense. En detalle, América del Sur sería el área exclusiva de la evolución de Limaysaurinae, y el área originaria y de diversificación inicial de Rebbachisaurinae. Desde América del Sur a África y Europa se producirían dos eventos de dispersión independientes: un primero en torno al Valanginiense-Hauteriviense, entre 135 y 130 m.a. que originaría el linaje gondwánico en el que se incluye *Histriasaurus*, y un segundo evento relacionado con los rebaquisaurinos de dispersión a Europa entre el Hauteriviense y Barremiense, 130-127 M. a., que apoyaría la hipótesis descrita anteriormente sobre el origen de *Demandasaurus* a partir de un proceso de dispersión desde África (Fig. 7).

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- APESTEGUÍA, S. (2007). The sauropod diversity of the La Amarga Formation (Barremian), Neuquén (Argentina). *Gondwana Research*, 12, 533-546.
- BARCO, J.I., CANUDO, J.I., CUENCA-BESCÓS, G. y RUÍZ-OMEÑACA, J.I. (2005). Un nuevo dinosaurio saurópodo, *Galvesaurus herrerói* gen. nov., sp. nov., del tránsito Jurásico-Cretácico en Galve (Teruel, NE de España). *Naturaleza Aragonesa*, 15, 4-17.
- BELLARDINI, F., CORIA, R. A., WINDHOLZ, G. J., MARTINELLI, A. G. y BAIANO, M. A. (2022). Revisiting the Early Cretaceous sauropod *Agustinia ligabuei* (Dinosauria: Diplodocoidea) from southern Neuquén Basin (Patagonia, Argentina), with implications on the early evolution of rebbachisaurids. *Historical Biology*, 1-27.
- BOISVERT, C., CURTICE, B., WEDEL, M. y WILHITE, R. (2004). Description of a new specimen of *Haplocantbosaurus* from the Dry Mesa Dinosaur Quarry. *The Anatomical Record*, 307, 3782-3800. DOI: 10.1002/ar.25520
- BONAPARTE, J.F. (1996). Cretaceous tetrapods of Argentina. *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen*, (A), 30, 73-130.
- BONAPARTE, J.F. (1997). *Rayososaurus agrioensis* Bonaparte 1995. *Ameghiniana*, 34, 116.
- BONAPARTE, J.F. (1999). Evolución de las vértebras presacras en Sauropodomorpha. *Ameghiniana*, 36 (2), 115-187.
- BOSELLINI, A. (2002). Dinosaurs “re-write” the geodynamic of the Eastern Mediterranean and the paleogeography of the Apulia Platform. *Earth-Science Reviews*, 59, 211-234.
- CALVO, J. O. y SALGADO, L. (1995). *Rebbachisaurus tessonei* sp. nov. A new Sauropoda from the Albian Cenomanian of Argentina; new evidence on the origin of the Diplodocidae. *Gaia*, 11, 13-33.
- 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, 5-11.
- CANUDO, J. I., CARBALLIDO, J. L., GARRIDO, A. y SALGADO, L. (2018). A new rebbachisaurid sauropod from the Aptian-Albian, Lower Cretaceous Rayoso Formation, Neuquén, Argentina. *Acta Palaeontologica Polonica*, 63 (4), 679-691.
- CANUDO, J.I., ROYO-TORRES, R. y CUENCA-BESCÓS, G. (2008). A new sauropod: *Tastavinsaurus sanzi* gen. et sp. nov. From the Early Cretaceous (Aptian) of Spain. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 28 (3), 712-731.
- CANUDO, J.I. y SALGADO, L. (2003). Los dinosaurios del Neocomiense (Cretácico inferior) de la Península Ibérica y Gondwana occidental: implicaciones paleobiogeográficas. En (ed.) Félix Pérez-Lorente: *Dinosaurios y otros reptiles mesozoicos de España*. Instituto de Estudios Riojanos, Ciencias de la Tierra, 26, 251-268.
- CANUDO, J.I. y TORCIDA FERNÁNDEZ-BALDOR, F. (2021). Los dinosaurios nos enseñan paleobiogeografía. *Enseñanza de las Ciencias de la Tierra*, 29.1, 18-26. ISSN: 1132-9157.
- CARBALLIDO, J.L., GARRIDO, A.C., CANUDO, J.I. y SALGADO, L. (2010). Redescription of *Rayososaurus agrioensis* Bonaparte (Dinosauria, Diplodocoidea), a rebbachisaurid of the early Upper Cretaceous of Neuquén. *Geobios*, 43 (5), 493-502.
- CARBALLIDO, J. L., SALGADO, L., POL, D., CANUDO, J. I., y GARRIDO, A. C. (2012). A new basal rebbachisaurid (Sauropoda, Diplodocoidea) from the Early Cretaceous of the Neuquén Basin; evolution and biogeography of the group. *Historical Biology*, 24 (6), 631-654.

- CARPENTER, K., (2006). Assessing dinosaur faunal turnover in the Cedar Mountain Formation (Lower Cretaceous) of eastern Utah, USA. *Ninth International Symposium on Mesozoic terrestrial ecosystems and biota, Abstract and Proceedings Volume*, 21–25.
- CARPENTER, K. (2018). *Maraapunisaurus fragillimus*, n. g. (formerly *Amphicoelias fragillimus*), a basal rebbachisaurid from the Morrison Formation (Upper Jurassic) of Colorado. *Geology of the Intermountain West*, 5, 227–244.
- CARVALHO, I. S., DOS SANTOS AVILLA, L., y SALGADO, L. (2003). *Amazonsaurus maranbensis* gen. and sp. nov. (Sauropoda, Diplodocoidea) from the Lower Cretaceous (Aptian-Albian) of Brazil. *Cretaceous Research*, 24 (6), 697–713.
- CLEMENTE, P. y PÉREZ ARLUCEA, M. (1993). Depositional architecture of the Cuerda del Pozo Formation, Lower Cretaceous of extensional Cameros Basin, North Central Spain. *Journal of Sedimentology and Petrology*, 63 (3), 427–452.
- COPE, E.D. (1878). A new species of *Amphicoelias*. *American Naturalist*, (12), 563–565.
- DALLA VECCHIA, F. (1998). Remains of Sauropoda (Reptilia, Saurischia) in the Lower Cretaceous Upper Hauterivian/Lower Barremian) limestones of SW Istria (Croatia). *Geologia Croatica*, 51 (2), 105–134.
- DALLA VECCHIA, F. M. (1999). Atlas of the sauropod bones from the Upper Hauterivian–Lower Barremian of Bale/Valle (SW Istria, Croatia). *Natura Nascosta*, 18, 6–41.
- DALLA VECCHIA, F. M. (2005). Between Gondwana and Laurasia: Cretaceous Sauropods in an intraoceanic carbonate platform. En: V. Tidwell y K. Carpenter, eds.: *Thunder-Lizards. The Sauropodomorph Dinosaurs*. Indiana University Press, 395–429.
- D'EMIC, M.D. (2012). The early evolution of titanosauriform sauropod dinosaurs. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 166 (3), 624–671
- DERCOURT, J., GAETANI, M., VRIELYNCK, B., BARRIERE, E., BIJU-DUVAL, B., BRUNET, M.F., CADET, J.P., CRASQUIN, S. y SANDULESCU, M.E. (2000). *Atlas Peri-Tethys, Palaeogeographical Maps*. CCGM/CGMW, 269 pp.
- DERCOURT, J., ZONENSHAIN, L.P., RICOU, L.E., KAZMIN, V.G., LE PICHON, A., KNIPPER, A.L., GRANDJACQUET, C., SBORTSHKOV, I.M., GEYSAANT, J., LEPVRIER, C., PECHERSKY, D.H., BOULIN, J., SIBUET, J.C., SAVOSTIN, A., SOROKHTIN, O., WESTPHAL, M., BAZHENOV, L., LAUER, J.P. y BIJU-DUVAL, B. (1986). Geological evolution of the Tethys belt from the Atlantic to the Pamirs since the Lias. *Tectonophysics*, 123, 241–315.
- FANTI, F., CAU, A., CANTELLI, L., HASSINE, M. y AUDITORE, M. (2015). New information on *Tataouinea hannibalis* from the Early Cretaceous of Tunisia and implications for the tempo and mode of rebbachisaurid sauropod evolution. *PLoS One*, 10 (4), e012347
- 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 (1), 1–7.
- GALLINA, P.A. y APESTEGUÍA, S. (2005). *Cathartesaura anaerobica* gen. et sp. nov., a new rebbachisaurid (Dinosauria, Sauropoda) from the Huincul Formation (Upper Cretaceous), Río Negro, Argentina. *Revista Museo Argentino de Ciencias Naturales, nueva serie*, 7 (2), 153–166.
- GALLINA, P.A., APESTEGUIA, S., HALUZA, A. y CANALE, J.I. (2014). A diplodocid sauropod survivor from the Early Cretaceous of South America. *PLoS One* 2014; 9: e97128
- GHEERBRANT, E. y RAGE, J.C. (2006). Paleobiogeography of Africa: How distinct from Gondwana and Laurasia? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 241, 224–246.

- HATCHER, J.B. (1901). *Diplodocus* (Marsh): its osteology, taxonomy, and probable habits, with a restoration of the skeleton. *Memoirs of the Carnegie Museum*, 1 (1), 1-63.
- HATCHER, J.B. (1903). Osteology of *Haplocanthosaurus* with description of a new species, and remarks on the probable habits of the Sauropoda, and the age and origin of the *Atlantosaurus beds*. *Memoirs of the Carnegie Museum*, 2 (1), 1-72.
- HAY, W.H., DE CONTO, R.M., WOLD, C.N., WILSON, K.M., VOIGT, S., SCHULZ, M., ROSSBY WOLD, A., DULLO, W.C., RONO, A.B., BALUKHOVSKY, A.N. y SÖDING, E. (1999). Alternative global Cretaceous paleogeography. *Geological Society of America. Special Paper*, 332, 1-47.
- IBIRICU, L. M., CASAL, G. A., MARTÍNEZ, R. D., LAMANNA, M. C., LUNA, M. y SALGADO, L. (2013). *Katpensaurus goicoecheai*, gen. et sp. nov., a Late Cretaceous rebbachisaurid (Sauropoda, Diplodocoidea) from central Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 33 (6), 1351-1366.
- IBIRICU, L. M., CASAL, G. A., MARTÍNEZ, R. D., LAMANNA, M. C., LUNA, M., y SALGADO, L. (2015). New material of *Katpensaurus goicoecheai* (Sauropoda: Diplodocoidea) and its significance for the morphology and evolution of Rebbachisauridae. *Ameghiniana*, 52 (4), 430-446.
- LARKIN, N., GREEN, M., LOMAX, D., COCKS, A. y SCHOUTEN, R. (2019). A complete record of Early Cretaceous (late Barremian – early Aptian) Rebbachisaur (Sauropoda, Rebbachisauridae) remains found on the Isle of Wight, UK, including unpublished material. *The Annual Symposium of Vertebrate Palaeontology and Comparative Anatomy 2019*, Posters, Isle of Whigt.
- LAVOCAT, R. (1954). Sur les dinosauriens du continental intercalaire des Kem-Kem de la Daoura. *Comptes Rendus 19^o International Geological Congress*, (65-68). Paris, France.
- LERZO, L. N., GALLINA, P. A., CANALE, J. I., OTERO, A., CARBALLIDO, J. L., APESTEGUÍA, S. y MAKOVICKY, P. J. (2024a). The last of the oldies: a basal rebbachisaurid (Sauropoda, Diplodocoidea) from the early Late Cretaceous (Cenomanian–Turonian) of Patagonia, Argentina. *Historical Biology*, 1-26.
- LERZO, L.N., TORCIDA FERNÁNDEZ-BALDOR, F., CANALE, J.I., WHITLOCK, J.A., OTERO, A. y GALLINA, P.A. (2024b): They all floated in the Cretaceous: new rebbachisaurid (Sauropoda, Diplodocoidea) with a highly pneumatized skeleton from the Upper Cretaceous (lower Cenomanian) of Patagonia, Argentina. *Historical Biology*, 1-14.
- LINDOSO, R.M., MEDEIROS, M.A.A., DE SOUZA CARVALHO, I., PEREIRA, A.A. *et al.* (2019). A new rebbachisaurid (Sauropoda: Diplodocoidea) from the middle Cretaceous of northern Brazil. *Cretaceous Research*, 104:104191.
- MANNION, P.D. (2009). A rebbachisaurid sauropod from the Lower Cretaceous of the Isle of Wight, England. *Cretaceous Research*, 30 (3), 521-526.
- MANNION, P. D., UPCHURCH, P. y HUTT, S. (2011). New rebbachisaurid (Dinosauria: Sauropoda) material from the Wessex Formation (Barremian, Early Cretaceous), Isle of Wight, United Kingdom. *Cretaceous Research*, 32 (6), 774-780.
- MARTÍN-CLOSAS, C. y ALONSO MILLÁN, A. (1998). Estratigrafía y bioestratigrafía (Charophyta) del Cretácico inferior en el sector occidental de la Cuenca de Cameros (Cordillera Ibérica). *Revista de la Sociedad Geológica de España*, 11, 253-270.
- MOCHO, P., ESCASO, F., GASULLA, J.M., GALOBART, A., POZA, B., SANTOS-CUBEDO, A., SANZ, J.L. y ORTEGA, F. (2023). New sauropod dinosaur from the Lower Cretaceous of Morella (Spain) provides new insights on the evolutionary history of Iberian somphospondylan titanosauriforms. *Zoological Journal of the Linnean Society*, (201,1), 214-268,
- NAISH, D. y MARTILL, D.M. (2001). Saurischian dinosaurs I: sauropods; in: D.M. Martill and D. Naish (eds.), *Dinosaurs of the Isle of Wight*. Palaeontological Association, London, 185-211

- NOPCSA, F. (1902). Notizen über Cretacischen Dinosaurier. Pt. 3. Wirbel eines südamerikanischen Sauropoden. *Sitzungsber Berlin Akademie der Wesenschaften*, Bd, 111, 108-114.
- PEREDA SUBERBIOLA, J., 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.
- POLCYN M.J., TCHERNOV, E. y JACOBS, L.L. (1999). The Cretaceous biogeography of the eastern mediterranean with a description of a new basal mosasaurid from Ein y Abrud, Israel. En Y. Tomida, T. H. Rich, y P. Vickers-Rich, eds.: *Proceedings of the Second Gondwanan Dinosaur Symposium*. National Science Museum Monographs, 15, 259-290.
- RASPINI, A. (1998). Microfacies analysis of shallow water carbonates and evidence of hierarchically organized cycles: Aptian of Monte Tobenna, southern Apennines, Italy. *Cretaceous Research*, 19, 197-223.
- ROYO-TORRES, R., COBOS, A. y ALCALÁ, L. (2006). A Giant European Dinosaur and a New Sauropod Clade. *Science*, 314,1925-1927.
- ROYO-TORRES, R., FUENTES, C., MEIJIDE, F. y MEIJIDE, M. (2017). A new Brachiosauridae Sauropod dinosaur from the lower Cretaceous of Europe (Soria Province, Spain). *Cretaceous Research*, 80, 38–55.
- RUSSELL, D.A. (1996). Isolated dinosaur bones from the Middle Cretaceous of the Tafilalt, Morocco. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, 4e sér., 18, Section C, (2-3), 349-402.
- SALGADO, L. (2003). Los saurópodos de Patagonia: sistemática, evolución y paleobiología. En: Colectivo Arqueológico y Paleontológico de Salas (eds.): *Actas de las II Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno*, 139-168.
- SALGADO, L. y BONAPARTE, J.F. (1991). Un nuevo saurópodo Dicraeosauridae, *Amargasaurus cazauí* gen. et sp. nov., de la Formación La Amarga, Neocomiano de la provincia del Neuquén, Argentina. *Ameghiniana*, 28, 333–346.
- SALGADO, L., CANUDO, J.I., GARRIDO, A.C. y CARBALLIDO, J.L. (2012). Evidence of gregariousness in rebbachisaurids (Dinosauria, Sauropoda, Diplodocoidea) from the Early Cretaceous of Neuquén (Rayoso Formation), Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 32, 603–613.
- SALGADO, L., CARVALHO DE SOUZA, I. y GARRIDO, A. C. (2006). *Zapalasaurus bonapartei*, un nuevo dinosaurio saurópodo de la Formación La Amarga (Cretácico inferior), noroeste de Patagonia, Provincia de Neuquén, Argentina. *Geobios*, 39 (5), 695–707.
- SALGADO, L., GALLINA, P. A., IERZO, L. N. y CANUDO, J. I. (2022). Highly Specialized Diplodocoids: The Rebbachisauridae. En: A. Otero, J.L. Carballido y D. Pol, eds.: *South American Sauropodomorph Dinosaurs*. Springer, 165-208.
- SALGADO, L., GARRIDO, A., COCCA, S. y COCCA, J.R. (2004). Lower Cretaceous rebbachisaurid sauropods from Cerro Aguada del León (Lohan Cura Formation), Neuquén Province, Northwestern Patagonia, Argentina. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 24 (4), 903-912.
- SANZ, J.L., BUSCALIONI, A.D., CASANOVAS, M.L. y SANTAFÉ, J.V. (1987). Dinosaurios del Cretácico inferior de Galve (Teruel, España). *Estudios geológicos, vol. extr. Galve - Tremp*, 45-64.
- SERENO, P. C., BECK, A. L., DUTHEIL, D. B., LARSSON, H. C. E., LYON, *et al.* (1999). Cretaceous Sauropods from the Sahara and the Uneven Rate of Skeletal Evolution among Dinosaurs. *Science*, 286 (5443), 1342–1347.
- SERENO, P.C. y WILSON, J.A. (2005). Structure and evolution of a sauropod tooth battery. En: K. A. Curry Rogers y J. A. Wilson, eds.: *The Sauropods: Evolution and Paleobiology*. University of California Press, 157-177.
- SERENO, P.C., WILSON, J.A., WITMER, L.M., WHITLOCK, J.A., MAGA, A., *et al.* (2007). Structural Extremes in a Cretaceous Dinosaur. *PLoS ONE* 2 (11): e1230.

- SKELTON, P.W., SPICER, R.A., KELLEY, S.P. y GILMOUR, I. (2003). *The Cretaceous world*. Ed. Cambridge University Press, Cambridge, 360 pp.
- SIMÓN, M.E. y SALGADO, L. (2025). New rebbachisaurid (Dinosauria, Sauropoda) from the Huincul Formation (upper Cenomanian-Turonian) of Villa El Chocón (Neuquén Province, Argentina). *Cretaceous Research*, 173 (2025) 106137.
- STAMPFLI G.M. y HOCHARD C. (2009). Plate tectonics of the Alpine realm. En Murphy, Keppie y Hynes, eds.: *Ancient orogens and Modern Analogues*. Geological Society London, Special Publications, 327, 89-111.
- TAYLOR, M. P. (2018). *Xenoposeidon* is the earliest known rebbachisaurid sauropod dinosaur. *PeerJ*, 6, e5212.
- TAYLOR, M.P. y NAISH, D. (2007). An unusual new neosauropod dinosaur from the lower Cretaceous Hastings beds group of East Sussex, England. *Palaeontology*, 50 (6), 1547–1564.
- TORCIDA FERNÁNDEZ-BALDOR, F. (2012). *Sistemática, filogenia y análisis paleobiogeográfico de Demandsaurus darwini (Sauropoda, Rebbachisauridae) del Barremiense superior-Aptiense de Burgos (España)*. Tesis doctoral Universidad de Zaragoza, 392 p.
- TORCIDA FERNÁNDEZ-BALDOR, F., CANUDO, J.I., HUERTA, P., MONTERO, D., PEREDA SUBERBIOLA, X. y SALGADO, L. (2011). *Demandsaurus darwini*, a new rebbachisaurid sauropod from the Early Cretaceous of the Iberian Peninsula. *Acta Palaeontologica Polonica*, 56, 535–552, doi:10.4202/app.2010.0003
- TORCIDA FERNANDEZ-BALDOR, F., CANUDO, J.I., HUERTA, P., MORENO, M. y MONTERO, D. (2017). *Europatitan eastwoodi*, a new sauropod from the Lower Cretaceous of Iberia in the initial radiation of somphospondylans in Laurasia. *PeerJ* 2017; 5:e3409.
- TSCHOPP, E., MATEUS, O. y BENSON, R.B.J. (2015). A specimen-level phylogenetic analysis and taxonomic revision of Diplodocidae (Dinosauria, Sauropoda). *PeerJ* 3:e857; DOI 10.7717/peerj.857
- UPCHURCH, P., BARRETT, P. M. y DODSON, P. (2004). Sauropoda. In: D. B. Weishampel, P. Dodson y H. Osmólska, eds.: *The Dinosauria*, Second Edition, University of California Press, 295–322.
- UPCHURCH, P., MANNION, P.D. y BARRETT, P.M. (2011). Sauropod dinosaurs. En D. J. Batten, ed., *English Wealden fossils*. The Palaeontological Association, 476-525.
- WEDEL, M. Y TAYLOR, M.P. (2013). Neural Spine Bifurcation in Sauropod Dinosaurs of the Morrison Formation: Ontogenetic and Phylogenetic Implications. *PalArch's Journal of Vertebrate Palaeontology*, 10 (1), 1-34. ISSN 1567-2158.
- WHITLOCK, J. A. (2011). A phylogenetic analysis of Diplodocoidea (Saurischia: Sauropoda). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 161 (4), 872–915.
- WHITLOCK, J. A. y WILSON MANTILLA, J. A. (2020). The Late Jurassic sauropod dinosaur '*Morosaurus*' *agilis* Marsh, 1889 reexamined and reinterpreted as a dicraeosaurid. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 40 (27): e1780600.
- WHITLOCK, J.A., WILSON, J.A. y LAMANNA, M.C. (2010). Description of a nearly complete juvenile skull of *Diplodocus* (Sauropoda: Diplodocoidea) from the Late Jurassic of North America. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 30 (2), 442-457. e1780600.
- WILSON, J.A. 2002. Sauropod dinosaur phylogeny: critique and cladistic analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 13, 215–275.
- WILSON, J.A. y ALLAIN, R. (2015). Osteology of *Rebbachisaurus garasbae* Lavocat, 1954, a diplodocoid (Dinosauria, Sauropoda) from the early Late Cretaceous-aged Kem Kem beds of southeastern Morocco. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 35 (4), e1000701.

- WILSON, J.A., D'EMIC, M.D., IKEJIRI, T., MOACDIEH, E.M. y WHITLOCK, J.A. (2011) A Nomenclature for Vertebral Fossae in Sauropods and Other Saurischian Dinosaurs. *PLoS ONE* 6 (2): e17114. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017114>.
- XU, X., UPCHURCH, P., MANNION, P. D., BARRETT, P. M., REGALADO-FERNÁNDEZ, O. R., MO, J., MA, J., y LIU, H. (2018). A new Middle Jurassic diplodocoid suggests an earlier dispersal and diversification of sauropod dinosaurs. *Nature communications*, 9 (1), 2700.