

# FAUNAS DE RÉPTEIS DO JURÁSSICO SUPERIOR DE PORTUGAL

## Sobre las faunas de reptiles del Jurásico Superior de Portugal

## About reptil faunas from the Upper Jurassic of Portugal

Francisco Ortega<sup>1,2</sup>, Elisabete Malafaia<sup>2,3,4</sup>, Fernando Escaso<sup>2,5,6</sup>, Adán Pérez García<sup>2,5,7</sup> & Pedro Dantas<sup>2,3,4</sup>

<sup>1</sup>Grupo de Biología, Departamento de Física Matemática y de Fluidos, Facultad de Ciencias, UNED. Senda del Rey 9, 28040 Madrid. España. email: forttega@gmail.com.

<sup>2</sup>Laboratório de Paleontologia e Paleoecologia da ALT-Sociedade de História Natural. Apart. 25, 2564-909, Torres Vedras, Portugal

<sup>3</sup>Laboratório de História Natural da Batalha. Batalha, Portugal.

<sup>4</sup>Museu Nacional de História Natural (Universidade de Lisboa). Lisboa, Portugal.

<sup>5</sup>Unidad de Paleontología. Universidad Autónoma de Madrid. Madrid, España.

<sup>6</sup>Museo de las Ciencias de Castilla-La Mancha. Plaza de la Merced, 1, 16001 Cuenca.

<sup>7</sup>Departamento de Paleontología. Facultad de Ciencias Geológicas. Universidad Complutense de Madrid. Madrid, España.

### RESUMO

As primeiras faunas com dinossáurios bem representadas na Península Ibérica correspondem ao Kimmeridgiano-Titoniano da Bacia Lusitânica, na zona centro-ocidental portuguesa. Nestes níveis foram reconhecidos mais de trinta táxons de tetrápodes que incluem anfíbios, mamíferos primitivos, tartarugas, neodiápsidos basais coristoderos, lepidossauromorfos, crocodilomorfos, pterossáurios e dinossáurios. Entre esta fauna, os dinossáurios são o grupo melhor conhecido e mais abundantemente representado.

A presença de formas estreitamente relacionadas com faunas sincrónicas no registo norte-americano, em simultâneo com formas endémicas e outras partilhadas pelo registo europeu, situam a Península Ibérica como um interessante cenário biogeográfico, cuja interpretação, apesar do importante aumento de informação que se tem produzido nos últimos anos, está ainda muito dependente da interpretação das relações de parentesco de muitos dos táxons representados.

**Palavras chave:** Tetrápodes, Jurássico Superior, Portugal

### RESUMEN

Las primeras faunas con dinosaurios bien representadas en la Península Ibérica corresponden al Kimmeridgiense-Titónico de la Cuenca Lusitánica, en el área Centro-Occidental portuguesa. En estos niveles se han reconocido más de treinta taxones de tetrápodos que abarcan anfíbios, mamíferos tempranos, tortugas, neodiápsidos basales coristoderos, lepidosauromorfos, crocodilomorfos, pterosaurios y dinosaurios. Entre ellos, los dinosaurios son el grupo mejor conocido y el más abundantemente representado.

La presencia de formas cercanamente emparentadas con faunas sincrónicas en el registro norteamericano, junto a formas endémicas y otras compartidas por el registro europeo sitúa a la Península Ibérica como un interesante escenario biogeográfico, cuya interpretación, a pesar del importante incremento de la información que se ha producido en los últimos años, es aún muy dependiente de la interpretación de las relaciones de parentesco de muchos de los taxones representados.

**Palabras clave:** Tetrápodos, Jurásico Superior, Portugal

## ABSTRACT

The first dinosaur fauna well-represented in the Iberian Peninsula belong to Kimmeridgian-Tithonian of the Lusitanian Basin in west-central Portugal. In these levels have been recognized more than thirty species of tetrapods that include amphibians, early mammals, turtles, basal neodiapsids Choristodera, lepidosauromorphs, crocodylomorphs, pterosaurs and dinosaurs. Among them, the dinosaurs are the best known and most widely represented.

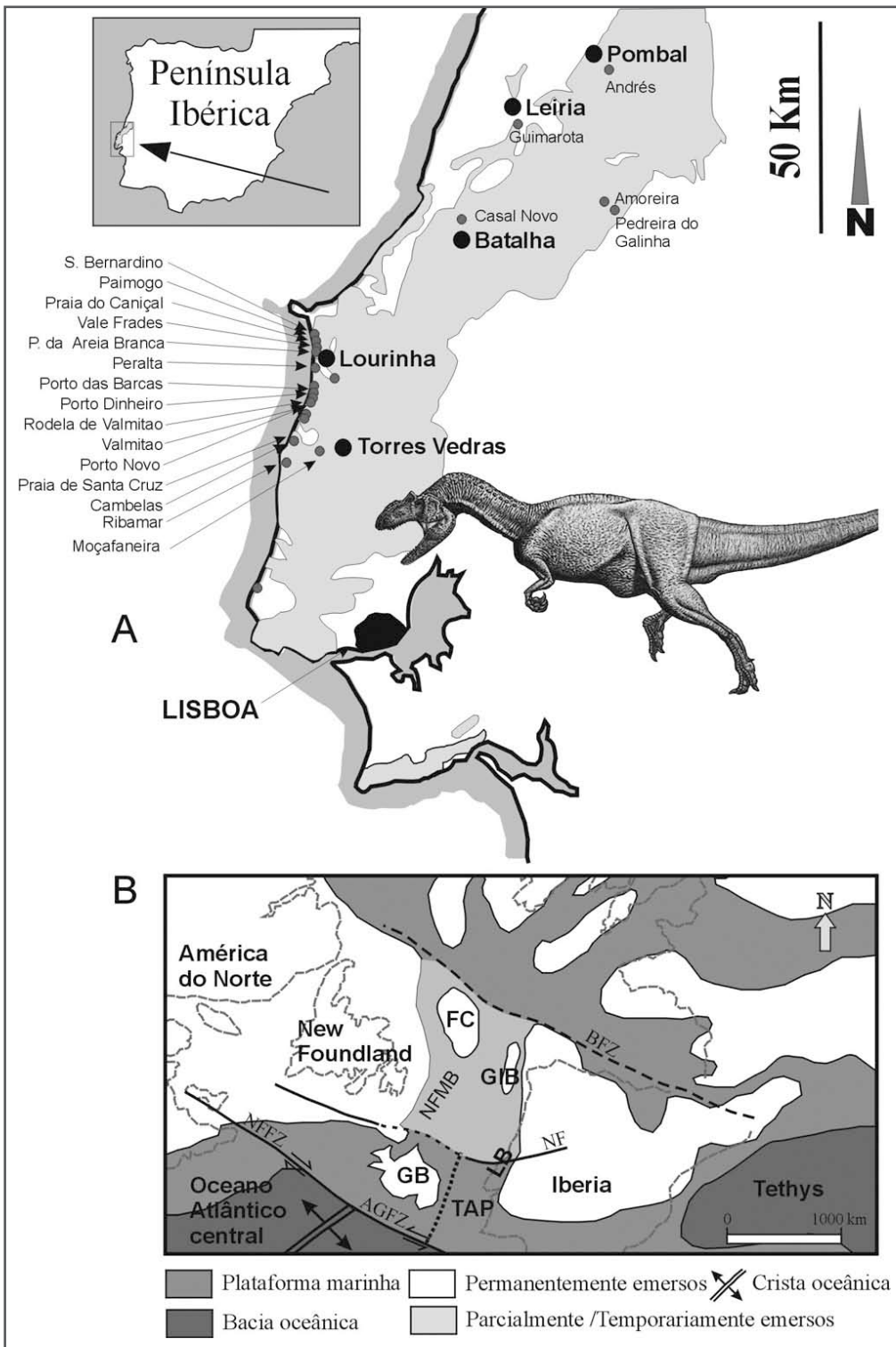
The combination of forms closely related to synchronous faunas in the American record, endemic ones and other shared by the European record places the Iberian Peninsula as interesting biogeographic scenario, whose interpretation, despite the significant increase in information that has been occurred in recent years, is still very dependent on the interpretation of the phylogenetic relationships of many of the taxa represented.

**Keywords:** Tetrapods, Upper Jurassic, Portugal

## INTRODUÇÃO

O dia 20 de Junho de 1863 estabelece um momento simbólico para a paleontologia de vertebrados mesozóicos em Portugal, embora existam algumas referências anteriores. Nessa data, um dos pioneiros da geologia portuguesa, Carlos Ribeiro, envolvido nas actividades da 2ª Comissão Geológica, deixa pela primeira vez registo escrito da presença de dinossáurios na Península Ibérica, reconhecendo dentes de terópodes entre o material recolhido durante uma prospecção no Jurássico Superior do Concelho da Lourinhã, entre a Praia das Carreiras e Porto das Barcas (Lapparent & Zbyszewski, 1956; Antunes, 1986). A criação dos Serviços Geológicos de Portugal promove uma interessante actividade que se desenvolve sobre o registo de vertebrados mesozóicos, na qual se envolvem investigadores como o suíço P. Choffat ou o paleontólogo francês H. E. Sauvage. Lamentavelmente, esta actividade é interrompida na última parte do século XIX e primeiras décadas do XX, praticamente até à década de 1940. Após esta data e até finais da década de 1970, a dinossaurologia portuguesa está muito ligada à actividade de paleontólogos de origem francesa (como George Zbyszewski e, posteriormente, A. F. de Lapparent) ou alemã (como o grupo de Walter Kühne e, desde a década de 1950, de Bernard

Krebs). Kühne e os seus estudantes fixaram os seus primeiros objectivos em Espanha, mas rapidamente os ampliaram aos níveis jurássicos da mina de Guimarota (Leiria) e acabaram por estender as suas prospeções a toda a Península ao longo dos anos 1960 (Krebs, 1980). Zbyszewski realiza os seus primeiros trabalhos sobre os dinossáurios de Portugal em 1946 e, integrado nos Serviços Geológicos de Portugal, em colaboração com A. F. Lapparent, inicia uma série de trabalhos (Lapparent & Zbyszewski, 1951; Lapparent *et al.*, 1951) que concluíram na primeira monografia sobre os dinossáurios portugueses (Lapparent & Zbyszewski, 1957). Paulatinamente, vão-se sucedendo trabalhos, tanto de investigadores portugueses como de estrangeiros (Thulborn, 1973; Antunes, 1976; Galton, 1980a, 1980b, 1981) que começam a indiciar o interesse do registo mesozóico, e especialmente do Jurássico Superior português. Desde finais de 1980 assiste-se a uma importante revitalização do estudo dos vertebrados mesozóicos em Portugal, que é marcada pelo aumento da actividade de grupos de investigação que realizam os seus trabalhos principalmente ligados à Universidade Nova de Lisboa e ao Museu Nacional de História Natural da Universidade de Lisboa. A actividade destas duas instituições promoveu também a formação de grupos de trabalho internacionais, com a adjunção



**Figura 1. (A)** Localização geográfica das principais jazidas com restos fósseis de répteis conhecidas actualmente na Orla Mesocenozóica portuguesa. **(B)** mapa paleogeográfico e paleotectónico do Atlântico Norte durante o Kimmeridgiano superior. AGFZ- Zona de falha Açores-Gibraltar; BFZ- Zona de falha de Biscaia; FC- Cabo Flemish; GB- Grandes Bancos; GIB- Banco de Galiza; LB- Bacia Lusitânica; NFFZ- Zona de falha de Terra Nova; NF- Falha de Nazaré; NFMB- Bacias marginais de Terra Nova (e.g. bacias Jeanne d'Arc, Carson e Orphan); TAP- Planície abissal do Tejo. (Adaptado de Escaso et al. 2007)

de investigadores franceses, norte-americanos e espanhóis e a promoção de núcleos locais de trabalho, entre os que se encontra o Museu de Lourinhã, o Laboratório de História Natural da Batalha ou o Laboratório de Paleontologia e Paleoecologia da ALT-SHN em Torres Vedras. Esta situação tem sido importante e contribuiu para o aumento do conhecimento sobre o Jurássico Superior da Bacia Lusitânica, ainda que, atendendo ao ritmo ao qual se vêm produzindo novas descobertas, parece que ainda há um importante trabalho por fazer.

## RÉPTEIS DO JURÁSSICO SUPERIOR DA BACIA LUSITÂNICA

A fauna de répteis descrita até ao momento no Jurássico Superior da Bacia Lusitânica está composta por mais de três dezenas de táxons que se distribuem entre tartarugas, coristoderos, lepidossauromorfos, crocodilos, pterossáurios e dinossáurios (Lapparent & Zbyszewski, 1957; Dantas, 1990; Martin & Krebs, 2000; Antunes & Mateus, 2003; Ortega et al., 2007) (fig. 1).

### I - Tartarugas

O registo de quelónios do Jurássico Superior português é abundante e diverso, tendo-se reconhecido, no “Grupo Lourinhã”, tartarugas pleurodiras (Platycheilyidae), paracriptodiras (Pleurosternidae) (fig. 2D), eucryptodiras basais (Plesiochelyidae) e prováveis criptodiras (Chelydridae?) (Pérez García et al., 2008). Os plesioquelídios são formas endémicas europeias enquanto que as restantes famílias estão também presentes no registo norte-americano.

Na Península Ibérica, apenas foram reconhecidos representantes de Platycheilyidae na mina de linhite de Guimarães (Kimmeridgiano médio) em Leiria. Este material é atribuído a dois táxons indeterminados (Gassner, 2000). Os representantes desta família viveriam em ambientes dulçaquícolas ou litorais, não sendo bons nadadores mas sim formas adaptadas a deslocarem-se sobre o leito (Renous et al., 2007). Nesta mina foram recolhidos também alguns restos mal preservados, pertencentes a formas indefinidas, de aspecto quelidroide, mas que não cumprem a diagnose de Chelydridae (Lapparent de Broin, 2001). Foi também reconhecido nesta jazida um

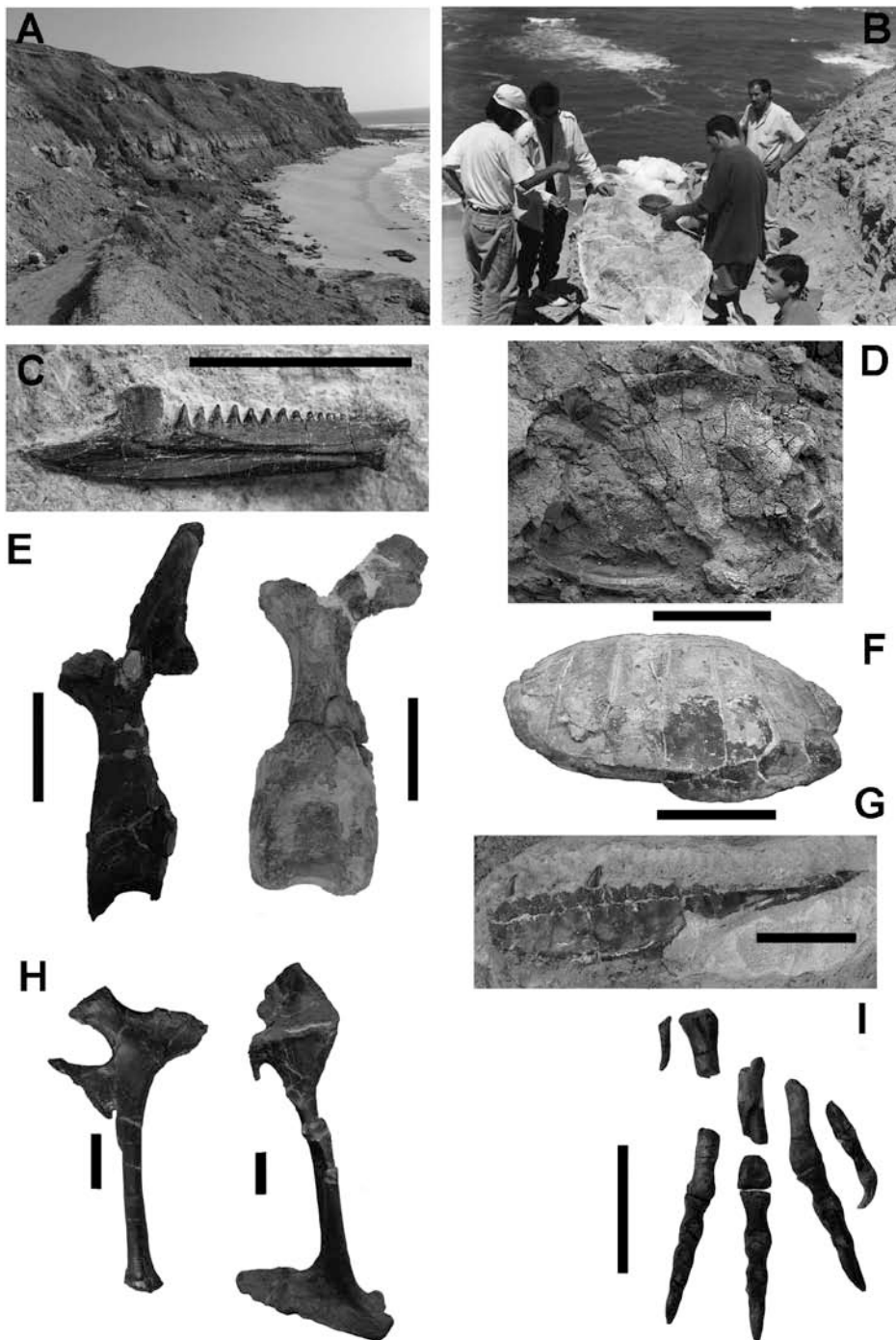
representante indeterminado de Pleurosternidae (Gassner, 2000), família à qual também se atribuem algumas placas encontradas em depósitos aluviais do Jurássico Superior (Titoniano-?Berriasiano) de Porto das Barcas (Lourinhã) (Lapparent de Broin, 2001; Scheyer, 2007; Scheyer & Anquetin, 2008). Estas tartarugas são consideradas habitantes de meios dulçaquícolas, boas nadadoras (Renous et al., 2007). Os restantes quelónios citados no Jurássico Superior de Portugal pertencem a Plesiochelyidae, tendo sido reconhecidos os géneros *Craspedochelys* e *Plesiochelys*. É atribuída a *Craspedochelys* sp. (Lapparent de Broin et al., 1996) uma carapaça proveniente de Romão (Camadas de Alcobaça, Kimmeridgiano superior), que tinha sido previamente considerada como *Craspedochelys* cf. *jaccardi* (Antunes et al., 1988). De Vila Franca do Rosário (Formação de Freixial, Titoniano) provém o holótipo de *Plesiochelys choffati* (Sauvage, 1897-1898). Nesta mesma formação, na localidade de Ulsa, foi encontrado um exemplar atribuído a *Plesiochelys* sp. (fig. 2F) (Pérez García et al., 2008).

As tartarugas experimentam uma importante radiação no Jurássico Superior (Lapparent de Broin, 2001), muito marcada nas formas adaptadas a ambientes litorais, especialmente em Plesiochelyidae. Apesar de não apresentarem as modificações das extremidades presentes em Chelonioidae, os plesioquelídios protagonizam a primeira radiação das tartarugas marinhas (Nicholls, 1997).

### 2 - Diápsidos não Arcossáurios

A fauna de diápsidos não arcossáurios é escassa no Jurássico Superior português e restringe-se fundamentalmente ao material extraído da Mina de Guimarães (Martin & Krebs, 2000) e de amostragens de microfauna desenvolvidas em meados do século XX, em distintas localidades próximo de Lourinhã. Nestes níveis foram citados coristoderos, como *Cteniogenys*, e uma diversa fauna de lepidossauromorfos, como o escincomorfo *Paramacellodus* ou o anguimorfo *Dorsetisaurus* que se consideram géneros anfi-atlânticos durante o Jurássico Superior (Prothero & Estes, 1980), sobretudo no intervalo de tempo pre-Titoniano.

Mais recentemente, a jazida de Andrés (Pombal) forneceu os primeiros restos de esfenodontes reconhecidos na Península Ibérica



**Figura 2.** A, Arribas no Jurássico Superior de Cambelas (Torres Vedras); B, Escavação de um exemplar de saurópode no Jurássico Superior de Porto Dinheiro (Lourinhã) realizada conjuntamente por membros do GEAL (Lourinhã), membros do Museu Nacional de História Natural da Universidade de Lisboa e da Universidade de Salamanca, no início da década de 1990; C, Dentário de esfenodonte, próximo ao género *Ophistias*, do Jurássico Superior de Andrés (Pombal); D, Carapaça de uma tartaruga Pleurosternidae do Jurássico Superior de Santa Rita; E, Vértex dorsais de dinossaúros estegossáurios: direita, *Stegosaurus* do Jurássico Superior de Casal Novo (Batalha), esquerda, *Dacentrurus* do Jurássico Superior de Moçafaneira (Torres Vedras); F, Carapaça de tartaruga Plesiochelyidae do Jurássico Superior de Ulsa (Torres Vedras); G, dentário esquerdo de *Allosaurus* do Jurássico Superior de Andrés (Pombal); H, Isquium (direito) e ílium de *Allosaurus fragilis* do Jurássico Superior de Andrés (Pombal); I, Autópode de *Allosaurus* do Jurássico Superior de Cambelas (Torres Vedras). Escalas: C: 2cm; D, E, F, G, H e I: 10cm



(fig. 2C) (Ortega *et al.*, 2006). O material analisado até ao momento apresenta muitos dos caracteres do táxon Ophithodontia (Apesteguía & Novas, 2003), representado tanto nas jazidas sincrónicas de América do Norte como no Jurássico britânico (Ortega *et al.*, 2006).

### 3- Crocodilos

A fauna de crocodilos de ambientes continentais está composta por táxons que, nos últimos anos têm sido paulatinamente revistos como formas exclusivas do registo português, quer seja a nível genérico: *Lisboasaurus estesi* (Buscalioni *et al.*, 1996) e *Lusitanosaurus mitracotratus* (Schwarz & Fechner, 2004), ou a nível específico: *Theriosuchus guimarotae* (Schwarz & Salisbury, 2005) ou *Goniopholis baryglyphaeus* (Schwarz, 2002).

### 4- Pterossáurios

O material de pterossáurios recuperado até ao momento é muito incompleto e, apesar de algumas atribuições genéricas prévias, provavelmente, quase todo o material disponível deva ser considerado como Pterosauria indet. (Dantas, 1987), com excepção de alguns exemplares da mina de Guimarota que poderiam ser relacionados a Pterodactyloidea (Wiechmann & Gloy, 2000).

### 5- Dinossáurios

O registo de diápsidos melhor conhecido e mais abundante conhecido nos afloramentos do Kimmeridgiano-Titoniano da Bacia Lusitânica é sem dúvida o de dinossáurios. Este registo inclui restos de ornitíscios, (ornitópodes, anquilossáurios e estegossáurios), saurópodes e terópodes.

#### 5.1- Ornitíscios

Entre os ornitíscios presentes no registo do Jurássico Superior de Portugal existem algumas formas de identificação incerta, baseadas fundamentalmente em dentes, cuja classificação resulta tradicionalmente pouco consistente. Entre estas encontram-se a espécie *Trimucrodon cuneatus* procedente de Porto Dinheiro, em Lourinhã, (Thulborn, 1973) e o provável ornitópode *Phylodon henkeli* descrito na Guimarota, em Leiria (Thulborn, 1973; Rauhut, 2001). Recentemente, acresce a estas formas o táxon *Alocodon kuehnei* do Jurássico Médio,

actualmente considerado de idade Oxfordiano (Mateus, 2006), de Pedrogão, em Leiria (Thulborn, 1973).

A fauna de dinossáurios tireóforos do Jurássico Superior da Bacia Lusitânica está representada por abundantes restos fósseis relacionados a quatro táxons. Estes táxons são os estegossáurios *Stegosaurus*, *Dacentrurus* e *Miragaia*, estes dois últimos estreitamente relacionados (Escaso *et al.*, 2007a,b; Mateus, 2006; Mateus *et al.*, 2009) e o anquilossáurio *Dracopelta* (Pereda Suberbiola *et al.*, 2005; Mateus, 2006).

*Dacentrurus armatus* é o estegossáurio com registo mais abundante, actualmente no Jurássico Superior da Europa e encontra-se também bem representado na Península Ibérica. Apesar disso, as suas relações de parentesco não são exactamente consensuais, e as últimas descobertas colocam este táxon numa posição filogenética mais derivada (Mateus *et al.*, 2009) relativamente a trabalhos anteriores (Galton & Upchurch, 2004, Escaso *et al.*, 2007a, Maidment *et al.*, 2008). O exemplar tipo (BMNH 46013) consiste em três vértebras cervicais e dezasseis vértebras dorsais, o sacrum com ambos os ilia fundidos, onze vértebras caudais, o húmero, rádio, ulna e elementos da extremidade anterior direita, os dois isquia e pubes, um fémur, uma tíbia incompleta, a parte distal da fíbula e o calcâneo direitos, vários metatarsais, uma placa dérmica e uma espinha caudal (Maidment *et al.*, 2008). O registo português de *Dacentrurus* está composto por vários exemplares procedentes de distintas localidades de idade Kimmeridgiano-Titoniano (fig. 2E) (Antunes & Mateus, 2003; Weishampel *et al.*, 2004; Escaso *et al.*, 2007b).

Por outro lado, o registo de *Stegosaurus* em Portugal consiste, até ao momento, num único exemplar descoberto na Formação de Alcobaça, próximo da localidade de Batalha (Escaso *et al.*, 2007a). O exemplar, LHN(CN) 1, corresponde a um esqueleto parcial de um indivíduo adulto que inclui um dente, cinco vértebras cervicais, entre as quais o áxis, cinco vértebras dorsais, várias costelas cervicais e dorsais, três vértebras caudais, vários chevrons, o processo pré-acetabular do ilium esquerdo, a tíbia, fíbula, calcâneo e astrágalo direitos, uma placa cervical e vários fragmentos de placas dorsais (fig. 2E).

Um novo estegossáurio extraído de níveis pertencentes ao Grupo Lourinhã, estritamente relacionado com *Dacentrurus*, *Miragaia longicollum*, foi recentemente descrito no registo jurássico português (Mateus et al., 2009). Este táxon (ML 433) está formado pela parte anterior do esqueleto de um exemplar adulto, que inclui o pré-maxilar direito, uma maxila esquerda incompleta, o nasal esquerdo, o pós-orbital direito, ambos os angulares, quinze vértebras cervicais com as suas costelas associadas, duas vértebras dorsais, ambos os coracóides, escápulas, húmeros, rádios e ulnas, um metacarpal, três falanges, fragmentos de costelas, um *chevron*, uma espinha dérmica e treze placas dérmicas, e também por um exemplar juvenil (ML 433-A) (dois centros dorsais, três arcos neurais dorsais, o púbis direito e o ilium esquerdo) incluído de forma provisória no referido táxon (Mateus et al., 2009).

*Miragaia* e *Dacentrurus* são considerados grupos irmãos e apresentam numerosas semelhanças (Mateus et al., 2008; 2009), as quais poderiam originar uma sinonímia entre ambos os táxons. Contudo, actualmente, o material conhecido de ambos os táxons no registo português não permite corroborar esta hipótese. Este facto deve-se a que os caracteres que constituem a diagnose de *Miragaia* definem-se com base em elementos craniais, desconhecidos para *Dacentrurus*, e em arcos neurais de vértebras cervicais, que não se encontram preservados nem no material tipo (BMNH 46013) nem em nenhum indivíduo descrito no registo português.

O material tipo de *Dracopelta zbyzowskii* (MIGM 5787) está formado por parte da caixa torácica, juntamente com vértebras dorsais e elementos da armadura dérmica (Galton, 1980a), e os dedos II, III, e IV da extremidade anterior direita (Pereda Suberbiola et al., 2005). Juntamente a este táxon, novo material maxilar, identificado a um anquilossáurio, foi descrito recentemente no registo jurássico português (Mateus, 2007).

A fauna de ornitópodes no Jurássico Superior da Bacia Lusitânica está constituída principalmente por formas próximas aos camptossáurios. Material relacionado a *Camptosaurus* foi descrito (Galton, 1980b) e mais recentemente foi identificado diversos restos apendiculares e axiais procedentes

de Porto Novo, bem como material dentário extraído da jazida de Andrés, Pombal (Malafaia et al., 2006), actualmente em estudo, que pode estar relacionado com o referido género. Por seu lado, *Draconyx loureiroi* (Mateus & Antunes, 2001) constitui, até ao momento, a única espécie de ornitópodes descrita da qual se conhecem tanto elementos craniais (dentes), como elementos do esqueleto pós-cranial. O material tipo (ML 357) consiste em dois dentes maxilares, três vértebras caudais, um *chevron*, a parte distal do húmero direito, quatro falanges da extremidade anterior, o extremo distal do fémur direito, a tibia e a fibula direitas incompletas, o astrágalo e o calcâneo direitos, três tarsais, quatro metatarsais e duas falanges da extremidade posterior (Mateus & Antunes, 2001). A este material acrescentam dois fémures também incluídos neste táxon (Mateus & Antunes, 2001). Além dos táxons referidos anteriormente, foram identificados outros restos de ornitópodes, entre os quais se destaca um esqueleto parcial, ainda em estudo, procedente de Porto das Barcas (Lourinhã) e que poderia constituir um novo táxon próximo de *Dryosaurus* (Dantas et al., 2000), além de elementos craniais (dentário direito) de idade Kimmeridgiano-Titoniano provisoriamente identificado como aff. *Dryosaurus* sp. (Mateus, 2007) e de material relacionado a *Hypsilophodon* sp. (Antunes & Mateus, 2003; Mateus, 2007). Além deste material, uma série de dentes provenientes da Mina de Guimarães são assinalados a formas próximas aos driossáurios ou aos camptossáurios (Rauhut, 2001).

## 5.2- Saurópodes

Os saurópodes do registo português foram tradicionalmente relacionados a géneros presentes no Jurássico Superior norte-americano, embora se note em trabalhos realizados mais recentemente, uma tendência para rever estes exemplares e classificar as novas descobertas como táxons exclusivos. Até ao momento, foram descritos três novos géneros de saurópodes: *Lourinhasaurus*, *Dinheirosaurus* e *Lusotitan*, os quais supostamente podem incluir a maior parte do material conhecido, embora tenham sido também descritos restos de uma forma próxima a *Camarasaurus* (Yagüe et al., 2006). *Lourinhasaurus alenquerensis* (Dantas et al., 1998) foi descrito como um novo género que

incluía os restos previamente identificados como *Apatosaurus alenquerensis* (sensu Lapparent & Zbyszewski, 1957) e, posteriormente, *Camarasaurus alenquerensis* (sensu McIntosh, 1990). A literatura posterior tende a considerar o táxon *Lourinhasaurus* como um Eusauropoda basal (Upchurch et al., 2004). Inicialmente, o género incluía também um exemplar descoberto na Praia de Porto Dinheiro (Dantas, 1992; Dantas et al., 1998) (fig. 2B), posteriormente descrito como um novo diplodocídeo: *Dinheirosaurus lourinhanensis* (Bonaparte & Mateus, 1999). Contudo, a existência de novo material passível de testar esta hipótese aconselha prudência em considerar esta classificação. O último dos táxons descrito é o titanossauriforme, próximo aos braquiossáurios, *Lusotitan atalaiensis* (Antunes & Mateus, 2003), que poderia incluir grande parte do material previamente atribuído a *Braquiosaurus atalaiensis* (sensu Lapparent & Zbyszewski, 1957).

Algumas formas da passagem Jurássico-Cretácico espanhol, como *Galvesaurus* (Sánchez-Hernández, 2005; Barco et al., 2005), *Losillasaurus* (Casanovas et al., 2001) y *Turiasaurus* (Royo-Torres et al., 2006) poderiam constituir, juntamente com *Lourinhasaurus*, *Dinheirosaurus* e um remanescente de saurópodes primitivos, até ao momento exclusivos da Península Ibérica, cuja posição filogenética não se encontra ainda bem definida. Cada um destes saurópodes poderia surgir como grupo irmão de Neosauropoda, como um elemento pertencente a Macronaria de Neosauropoda ou como uma forma basal de Diplodocoidea. A relação entre estas formas e, particularmente, os saurópodes sincrónicos das Formações de Morrison (EUA) e de Tendaguru (Tanzânia) que apresentam posições semelhantes nas últimas propostas filogenéticas: *Haplocanthosaurus*, *Amphicoelias*, *Suuwassea*, *Dicraeosaurus*, ou inclusivamente alguns membros consensuais de Diplodocidae (Upchurch et al., 2004; Harris & Dodson, 2004), irão acrescentar, num futuro próximo, um melhor ajuste das relações de parentesco da base de Neosauropoda. O conhecimento das relações de parentesco destas formas permitirá também estabelecer a proximidade filogenética dos táxons representados em ambos os lados do Atlântico durante o Jurássico Superior.

### 5.3-Terópodes

Grande parte dos restos de dinossáurios conhecidos no registo português está referenciada no Jurássico Superior da Bacia Lusitânica, sobretudo nas formações de Alcobaça e de Lourinhã, aflorantes na zona centro-ocidental do país. Os géneros de terópodes descritos, até ao momento, neste registo correspondem ao ceratossáurio *Ceratosaurus*, o espinossáuroide *Torvosaurus*, inicialmente descrito como um alossáuroide *Lourinhanosaurus*, o alossáurideo *Allosaurus* e o tiranossáuroide basal *Aviatyrannis*.

*Ceratosaurus* está descrito na jazida de Valmitão (Membro Praia de Amoreira-Porto Novo, Kimmeridgiano superior) com base num fémur e numa tibia (ML 352) (Mateus & Antunes, 2000a). São também referidos a este género diversos dentes recolhidos nas jazidas de Porto das Barcas (ML 809), Peralta (ML 737) e Merendeiro (ML 342), situadas no município da Lourinhã (Mateus et al., 2006).

O registo de *Torvosaurus* conhecido actualmente consiste numa tibia esquerda (ML 430) procedente da jazida de Casal do Bicho, situada no extremo dos municípios de Caldas da Rainha e Alcobaça, em níveis do Titoniano inferior da Formação de Alcobaça (Mateus & Antunes, 2000b) e a extremidade distal de um fémur (ML 632) extraída da jazida de Quinta do Gradil (Mateus et al., 2006). São também incluídos neste táxon dois fragmentos maxilares extraídos de níveis do Kimmeridgiano superior do Membro Praia da Amoreira- Porto Novo, nas jazidas de Praia da Vermelha (ML 1100) e a norte de Praia da Corva (ALT-SHN.116), localizadas nos municípios da Lourinhã e Torres Vedras, respectivamente (Mateus et al., 2006; Malafaia et al., 2008a).

Os tetanuros alossáuroides são, actualmente, os terópodes com registo mais abundante no Jurássico Superior português. Este registo está composto por um conjunto de restos pós-craniais proveniente da jazida de Peralta (Titoniano inferior) em Lourinhã, para o qual se criou a espécie *Lourinhanosaurus antunesi* (Mateus, 1998). Este táxon inclui um exemplar constituído por elementos axiais (costelas cervicais e dorsais, vértebras cervicais, dorsais, sacrais e caudais com alguns *chevrons*). Este exemplar (ML 370), inicialmente descrito como um alossauróide, apresenta nas análises filogenéticas



mais recentes uma combinação de caracteres mais primitivos que o coloca numa posição mais próxima dos espinissáuroides eustreptosondilídeos (Mateus et al., 2006). A descoberta na jazida de Paimogo, em Lourinhã, de um ninho com aproximadamente uma centena de ovos, em alguns dos quais foram identificados diversos embriões preservados, foi também relacionada a este táxon (Riquelme et al., 2001). Esta descoberta constitui a única referência de embriões de dinossáurios reconhecida no registo português.

*Allosaurus* foi identificado em 1999 no registo português com base numa parte posterior de esqueleto, correspondendo a um indivíduo adulto ou sub-adulto, que inclui elementos craneais (um fragmento de frontal e do quadrado) e pós-craneais (grande parte da cintura pélvica, dos membros e extremidades posteriores) (fig. 2H). Este exemplar (MNHNUL/AND.001), escavado na jazida de Andrés (Formação de Alcobaça, Kimmeridgiano superior-Titoniano inferior), em Pombal foi relacionado à espécie tipicamente norte-americana *A. fragilis* (Pérez-Moreno et al., 1999). Actualmente, *Allosaurus* é o género de terópodes mais amplamente conhecido no registo português. O retomar dos trabalhos na jazida de Andrés, em 2004, proporcionou um grande incremento na colecção de material possível de identificar a este táxon. Foram extraídos numerosos restos craneais (um fragmento nasal, um lacrimal, um quadrado unido ao quadratojugal, um ramo mandibular praticamente completo, um fragmento da parte posterior do crânio, para além de diversos outros restos, ainda em fase de preparação) e pós-craneais (costelas cervicais e dorsais, gastrais, vértebras cervicais, dorsais e caudais, *chevrons*, um ilium, um coracóide, falanges quer das extremidades anteriores como posteriores) (figs. 2G) (Malafaia et al., 2007). A análise em desenvolvimento sobre este importante conjunto de material aconselha, com base na informação disponível até ao momento, a manter a classificação anteriormente proposta, contrariamente à hipótese avançada recentemente que sugere a criação da nova espécie *A. europaeus*, a qual incluiria o material de alossáurios de Andrés (Mateus et al., 2006). O material tipo de *A. europaeus* consiste num fragmento da parte posterior do crânio (ML 415) procedente da jazida de Vale Frades (Membro Praia da Amoreira-Porto Novo,

Kimmeridgiano superior). Atendendo à informação disponível de outros alossáurios descritos no registo português, às implicações paleobiogeográficas que advêm da presença de uma nova espécie de *Allosaurus*, bem como à diversidade intraespecífica descrita neste táxon, até ao momento, parece não haver uma combinação de caracteres suficiente para sustentar a diagnose de *A. europaeus*.

Na antiga mina de lenhite de Guimarães conhece-se a referência de um pequeno maxilar (IPFUB Gui Th 4), de dimensões muito pequenas (23mm de comprimento), interpretado como um alossáurio recém-nascido (Rauhut & Fechner, 2005). Uma sequência de vértebras caudais (dezassete) com os respectivos *chevrons*, o calcâneo esquerdo, o quarto tarsal distal e a extremidade posterior direita completa (fig. 2I) (ALT-SHN.0019), exemplar extraído da jazida de Cambelas (Formação do Freixial, Titoniano inferior) completa o registo de alossáurios do Jurássico Superior de Portugal conhecido até ao momento (Malafaia et al., 2007).

A fauna de dinossáurios terópodes do Jurássico Superior português apresenta uma estreita afinidade com a descrita em jazidas sincrónicas norte-americanas. *Ceratosaurus*, *Torvosaurus* e *Allosaurus*, alguns dos géneros de terópodes mais abundantes e bem conhecidos em jazidas do Kimmeridgiano superior – Titoniano inferior do noroeste dos Estados Unidos, sobretudo na Formação de Morrison, têm sido também reconhecidos em jazidas sincrónicas da Bacia Lusitânica. As relações filogenéticas dos membros que compõem estas faunas do Kimmeridgiano superior – Titoniano inferior descritas em ambas as margens do Atlântico Norte constituem importantes argumentos para o conhecimento da dinâmica de abertura do Atlântico. *Allosaurus* é até ao momento, o género que mais informação tem acrescentado para esta discussão paleobiogeográfica. A presença da espécie tipicamente norte-americana *A. fragilis* é um dos argumentos mais significativo para sustentar a hipótese proposta por diferentes autores que defende a ocorrência de dispersão destas faunas entre ambas as margens do proto-Atlântico Norte no final do Jurássico (Galton, 1980; Pérez-Moreno et al., 1999; Antunes e Mateus, 2003; Escaso et al. 2007a).

O registo português de tetanuros apresenta

ainda outra característica singular, devido à possibilidade de análise da variabilidade relacionada à ontogenia de alguns dos táxons referidos neste registo. São conhecidos exemplares, desde indivíduos de muito pequenas dimensões e mesmo embriões até indivíduos adultos. Na jazida de Valmitão (Lourinhã), restos de um esqueleto que contém elementos axiais (vértebras cervicais, dorsais, sacrais e caudais com diversos *chevrons*, fragmentos de costelas e de gastrais), da cintura pélvica (um ilium, fragmentos dos dois isquias e dos púbis) e alguns dentes (ALT-SHN.JJ.0036), são interpretados como pertencendo a um alossáuroide juvenil. Este material apresenta uma série de caracteres partilhados e diferenças com exemplares adultos tanto de *Allosaurus* como de *Lourinhanosaurus*. Estas diferenças podem dever-se ao facto de se tratar de um novo táxon ou, mais provavelmente, podem estar relacionadas à variabilidade associada à ontogenia destes táxons (Malafaia *et al.*, 2008b).

Entre o registo português de terópodes é de destacar também o material que constitui o holótipo do género *Aviatyrannis jurassica*, um ilium direito (IPFUB Gui Th 1) descrito na mina da Guimarota. Posteriormente, foi relacionado a este táxon um fragmento de um ilium (IPFUB Gui Th 2), um isquium esquerdo incompleto (IPFUB Gui Th 3) e diversos dentes pré-maxilares, todos estes exemplares extraídos do mesmo local do holótipo (Rauhut, 2003). *Aviatyrannis* constitui, juntamente com *Stokesosaurus* (Brushy Basin Member, Formação de Morrison e Inglaterra) e *Guanlong* (Junggar Basin, noroeste da China), os únicos tirannossáuroides descritos, até ao momento, no Jurássico Superior (Benson, 2008; Xu *et al.*, 2006).

Para além dos táxons referidos anteriormente, vários outros exemplares, compostos sobretudo por material muito incompleto e dentes isolados, têm sido descritos, o que pode sugerir maior diversidade de terópodes do registo português (Ortega *et al.*, 2006). As jazidas da Guimarota e de Andrés constituem, pela abundância e diversidade de material extraído, importantes referências para o estudo da fauna de vertebrados continentais do Jurássico Superior português. Os dentes de terópodes são os restos de dinossáurios mais abundantes na Guimarota. Foram descritos cerca de duas centenas de dentes identificados a um

mínimo de onze formas distintas. São muito abundantes os exemplares identificados às formas típicas do Jurássico Superior, como por exemplo os ceratossáurios e os alossáuroides. Contudo, uma das características mais surpreendente desta jazida é a abundância e diversidade de terópodes mais derivados, conhecidos sobretudo no registo Cretácico. Os exemplares mais abundantes na Guimarota são identificados como *cf. Compsognathus* (49 dentes) e *cf. Richardoestesia* (Zinke, 1998). Foi também descrito material dentário relacionado a Dromaeosauridae, entre os quais foram identificadas duas formas distintas relacionadas ao grupo Velociraptorinae e a um provável *Dromaeosaurus*. Foram descritos ainda vários dentes classificados aos morfotipos Tyrannosauridae e Troodontidae. É também de destacar a descoberta nesta jazida de vários dentes relacionados ao género de aves primitivas *Archaeopteryx* e ainda alguns dentes isolados e um fragmento de um dentário semelhantes aos descritos para o género do Cretácico Superior *Paronychodon* (Weigert, 1995; Zinke, 1998; Rauhut, 2000).

## INTERPRETAÇÃO BIOGEOGRÁFICA

De forma geral, desde há cerca de dez anos, a classificação tradicional das faunas de diápsidos do final do Jurássico português, parecia mostrar uma estreita relação com as populações representadas na sincrónica Formação de Morrison do centro-oeste dos Estados Unidos de América, a qual era reforçada pela distribuição anfi-atlântica de outros grupos, entre os quais florísticos (Mohr, 1989), ostracodos não marinhos (Schudack, 2000) ou mamíferos, como o triconodonte *Priacodon*, o semetrodonte *Tinodon* ou o driolestídeo *Dryolestes* (Martin, 2000), justificando a existência de processos de dispersão trans-atlântica de faunas (Prothero & Estes, 1980; Galton 1980; Pérez-Moreno *et al.*, 1999).

Pelo contrário, a tendência da última década tem sido a descrição no registo português de táxons exclusivos, sobretudo no que respeita aos dinossáurios e crocodilos, que parecem apresentar um cenário em que está patente o processo de vicariância provocado pela abertura do proto-Atlântico Norte. Contudo, reforça-se que algumas descobertas, como a presença do terópode

*Allosaurus fragilis* em ambos os lados do Atlântico (Pérez-Moreno et al., 1998) ou de *Stegosaurus* (Escaso et al., 2007a) parecem contradizer esta hipótese, sugerindo uma complexa combinação de táxons partilhados e endemismo que, considerados independentemente, podem continuar a utilizar-se como argumentos para justificar tanto processos de dispersão como de vicariância.

A confrontação dos critérios biológicos com os critérios geológicos também não acrescenta argumentos claros a favor das hipóteses dispersivas ou vicariantes. No final do Jurássico, a abertura do Atlântico Norte não parece favorável à ocorrência de intercâmbios de faunas que tenham dificuldades em dispersar-se através de meios marinhos pouco profundos mas extensos, embora, se bem que durante o Kimmeridgiano superior-Titoniano inferior se regista uma transgressão eustática global, existem também evidências geológicas que mostram uma tendência regressiva durante este intervalo de tempo nas bacias do proto-Atlântico Norte (Hiscott et al., 1990; Escaso et al., 2007a). Esta tendência local pode ter favorecido a emersão de algumas áreas, reduzindo as barreiras marinhas que separam as costas do proto-Atlântico Norte e criando um cenário no qual aumenta a probabilidade de ocorrerem intercâmbios faunísticos.

#### Abreviaturas Institucionais

BMNH: British Museum (Natural History). Londres. Reino Unido.

LHNB: Laboratório de História Natural da Batalha. Batalha, Portugal.

MIGM: Museu do Instituto Geológico e Mineiro. Lisboa. Portugal.

ML: Museu de Lourinhã. Lourinhã, Portugal

#### AGRADECIMENTOS

A reconstituição de *Allosaurus* utilizada na figura 1 foi cedida por Raul Martín.

Os trabalhos desenvolvidos sobre as faunas de répteis do Jurássico Superior de Portugal têm sido maioritariamente financiados e apoiados pela Fundação para a Ciência e Tecnologia, Câmara Municipal de Torres Vedras, Câmara Municipal da Batalha e Câmara Municipal de Pombal.

Parte dos trabalhos desenvolvidos sobre as faunas de répteis do Jurássico Superior português

estiveram ligados ao projecto POCTI/1999/PAL/3655- "Dinosaur Osteological and Icnological studies of the Mesozoic of Portugal (DINOS)" da Fundação para a Ciência e Tecnologia (Portugal).

Os autores agradecem a sua participação em distintas fases deste trabalho a Fernando Barriga, José Luís Diniz, António M. Galopim de Carvalho, Mauro Garcia-Oliva, José Miguel Gasulla, Cristina Moniz, Nuno L. Pimentel, Liliana Povoas, Graça Ramalheiro, Bruno Ribeiro José Luís Sanz, Jesus Santamaría, Rui Pinheiro, Ivan Gromicho, Guilherme Gameiro, Bruno Silva e Pilar Yagüe.

#### REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Antunes, M. T. (1986) - Sobre a História da Paleontologia em Portugal. in História e desenvolvimento da Ciência em Portugal (II volume). Public. do "II Centenário da Academia das Ciências de Lisboa". 773 – 814 pp. Lisboa.

Antunes, M.T., Becquart, D. & Broin, F. De (1988) - Découverte de "Plesiochelys", Chélonien marin-littoral, dans le Kimméridgien d'Alcobaça, Portugal. *Ciências da Terra*, **3**: 179-195

Antunes, M.T. & Mateus O., (2003). Dinosaurs of Portugal. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences ser. Palevol*, **2**: 77–95.

Apesteguia, S. & Novas, F. E. (2003) - Large Cretaceous sphenodontian from Patagonia provides insight into lepidosaur evolution in Gondwana. *Nature*, **425**: 609-612

Barco, J. L., Canudo, J. I., Cuenca-Bescós, G. & Ruiz-Omeñaca, J. I. (2005) - Un nuevo dinosaurio saurópodos *Galvesaurus herreroi* gen. nov., sp. nov., del tránsito Jurásico-Cretácico en Galve (Teruel, NE de España). *Naturaleza Aragonesa*, **15**: 4-17.

Benson, R.B.J. (2008) - New information on *Stokesosaurus*, a tyrannosaurid (Dinosauria: Theropoda) from North America and the United Kingdom. *Journal of Vertebrate Paleontology* **28**(3): 732–750.

Bonaparte, J. F. & Mateus, O. (1999) - A new Diplodocid, *Dinheirosaurus lourinhanensis* gen. et sp. nov., from the Late Jurassic beds of Portugal. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, **5** (2): 13-29.

Buscalioni, A. D., Ortega, F., Pérez-Moreno, B. P. & Evans, S. E. (1996) - The Upper Jurassic Maniraptoran Theropod *Lisboasaurus estesi* (Guimarota, Portugal) reinterpreted as a crocodylomorph. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **16** (2): 358-362.

Casanovas, M. L., Santafé, J.V. & Sanz, J. L. (2001) - *Losillasaurus giganteus*, un nuevo saurópodo del tránsito Jurásico-Cretácico de la cuenca de «Los Serranos» (Valencia, España). *Paleontología i Evolucio*, **32-33**: 99-122.

Dantas, P. (1987) - Contribuição ao estudo da macrofauna de vertebrados do Jurássico Superior português. O corte de Paimogo. Faculdade de Ciências de Lisboa (Estágio Científico. Licenciatura em Geologia): 287 pp. (unpublished).

Dantas, P., (1990). Dinossáurios de Portugal. *Gaia*

2: 17-26 pp.

Dantas, P., Sanz, J. L., Silva, C. M., Ortega, F., Santos, V.F. & Cachão, M. (1998) - *Lourinhasaurus* n. gen. Novo dinossáurio saurópode do Jurássico superior (Kimeridgiano superior-Titoniano inferior) de Portugal. V Congresso Nacional Geologia, **84(1)**: A-91-A-94.

Dantas, P., Yagüe, P., Hazevoet, C.J., Ortega, F., Santos, V.F., Sanz, J.L., Cachão, M., Galopim De Carvalho, A.M. & Santos, J.J. (2000) - Estudo preliminar de um novo Iguanodontia basal do Jurássico Superior português. I Congresso Ibérico de Paleontologia/XVI Jorn. Soc. Espanhola de Paleontologia, Évora. pp. 12-13.

Escaso, F., Ortega, F., Dantas, P., Malafaia, E., Pimentel, N.L., Pereda-Subelbiola, X., Sanz, J.L., Kullberg, J.C., Kullberg, M.C. & Barriga, F. (2007a) - New evidence of shared Dinosaur Across Upper Jurassic Proto-North Atlantic: *Stegosaurus* from Portugal. *Naturwissenschaften*, **94**: 367-374

Escaso, F., Ortega, F., Dantas, P., Malafaia, E., Silva, B. & Sanz, J.L. (2007b) - Elementos postcraneales de *Dacentrurus* (Dinosauria: Stegosauria) del Jurásico Superior de Moçafaneira (Torres Vedras, Portugal). in: *Cantera Paleontológica*: 157-172. Diputación Provincial de Cuenca, Cuenca: 398 pp.

Galton, P. M. (1980a) - Partial skeleton of *Dracopelta zbyzewski* n. gen. and n.sp., an ankylosaurian dinosaur from the Upper Jurassic of Portugal. *Géobios*, **13**: 451-457.

Galton, P. M. (1980b) - European Jurassic ornithomimid dinosaurs of the families Hypsilophodontidae and Camptosauridae. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abh.* **160 (1)**: pp. 73-95.

Galton, P. M. (1981) - A juvenile stegosaurian dinosaur "*Astrodon pusillus*" from the Upper Jurassic of Portugal with comments on Upper Jurassic and lower Cretaceous biogeography. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **1 (3/4)**: 245-256.

Galton, P.M. & Upchurch, P. (2004) - Stegosauria. In: Weishampel, D.B., Dodson, P. & Osmolska, H. (Eds). *The Dinosauria* II. 343-362 pp. University of California Press, Berkeley.

Gassner & Thomas (2000) - The turtles from the Guimarota mine, in: Martin, T. & Krebs, B. (Eds.). *Guimarota: A Jurassic ecosystems*. 55-58 pp. Verlag (Dr. F. Pfeil), München.

Harris, J. D. & Dodson, P. (2004) - A new diplodocoid sauropod dinosaur from the Upper Jurassic Morrison Formation of Montana, USA. *Acta Palaeontologica Polonica*, **49 (2)**: 197-210

Krebs, B. (1980) - The search for Mesozoic Mammals in Spain and Portugal. *Mesozoic Vertebrate Life*, **1**: 23-25.

Lapparent, A. F. & Zbyszewski, G. (1951) - Un Stegosaurien nouveau dans le Lias du Portugal. *Boletim do Museu e Laboratório Mineralógico e Geológico da Faculdade de Ciências, Universidade de Lisboa*, **19 (6ª série)**: 107-108.

Lapparent, A. F. & Zbyszewski, G. (1957) - Les dinosauriens du Portugal. *Memórias dos Serviços Geológicos de Portugal*, **2** : 1-63.

Lapparent, A. F., Zbyszewski, G., Moitinho de Almeida, F. & Ferreira, O.V. (1951) - Empreintes de pas

de dinosauriens dans le Jurassique du Cabo Mondego (Portugal). *Compte Rendu Sommaire des Sociétés Géologiques de France*, **1**: 14: 251.

Lapparent de Broin, F. De (2001) - The European turtle fauna from the Triassic to the Present. *Dumerilia*, **4 (3)**: 155-216.

Lapparent de Broin, F. De, Lange-Badré, B. & Dutrieux, M. (1996) - Nouvelles découvertes de tortues dans le Jurassique Supérieur du Lot (France) et examen du taxon Plesiochelyidae. *Revue de Paléobiologie*, **15(2)**: 533-570.

Maidment, S. C. R., Norman, D. B., Barrett, P. M. & Upchurch, P. (2008) - Systematics and phylogeny of Stegosauria (Dinosauria: Ornithischia). *Journal of Systematic Palaeontology*, **6**: 367-407.

Malafaia, E., Dantas, P., Ortega, F., Escaso, F., Gasulla, J.M., Ribeiro, B., Barriga, F., Gromicho, I., García-Oliva, M., Ramalheiro, G., Santamaría, J., Pimentel, N. L., Moniz, C. & Galopim de Carvalho A.M. (2006) - Análisis preliminar de la diversidad faunística en el yacimiento de Andrés (Jurásico Superior. Pombal, Portugal). *IV EJIP Salamanca. Libro de actas*: pp. 91-92.

Malafaia, E., Ortega, F., Silva, B. & Escaso, F. (2008a) - Fragmento de un maxilar de terópodo de Praia da Corva (Jurásico Superior. Torres Vedras, Portugal). in: Esteve, J. & Meléndez, G. (Eds). *Paleontológica Nova-Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza*, **8**: pp. 273-279.

Malafaia, E., Ortega, F., Silva, B., Escaso, F. & Dantas, P. (2008b) - Un nuevo ejemplar de Allosauroidea (Dinosauria: Tetanurae) del Jurásico Superior de Valmitão (Lourinhã, Portugal). *XXIV Jornadas de las Sociedad Española de Paleontología*. Colunga, 15-18 de Octubre de 2008: pp. 148-149

Martin, T. (2000) - The dryolestids and the primitive "peramurid" from the Guimarota mine. in: Martin, T. & Krebs, B. (Eds.). *Guimarota: A Jurassic Ecosystem*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München. 109-120 pp..

Martin, T. & Krebs, B. (2000) - Guimarota. A Jurassic Ecosystem. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.

Mateus, O. (1998) - *Lourinhanosaurus antunesi*, a new Upper Jurassic Allosauroid (Dinosauria: Theropoda) from Lourinhã, Portugal. *Memórias da Academia das Ciências de Lisboa. Classe de Ciências*, **37**: 111-124.

Mateus, O. (2006) - Late Jurassic dinosaurs from the Morrison Formation, the Lourinhã and Alcobaça Formations (Portugal), and the Tendaguru Beds (Tanzania): a comparison. *New Mexico Museum of Natural History and Science*, **36**: 223-231.

Mateus, O. & Antunes, M. T. (2000a) - *Ceratosaurus* sp. (Dinosauria: Theropoda) in the Late Jurassic of Portugal. *31st International Geological Congress*. Rio de Janeiro, Brazil.

Mateus, O. & Antunes, M. T. (2000b) - *Torvosaurus* sp. (Dinosauria: Theropoda) in the Late Jurassic of Portugal. *I Congresso Ibérico de Paleontologia*, pp. 115-117.

Mateus, O. & Antunes, M. T. (2001) - *Draconyx loureiroi*, a new Camptosauridae (Dinosauria, Ornithomimidae) from the Late Jurassic of Lourinhã, Portugal. *Annales de Paléontologie*, **87 (1)**: 61-73.

Mateus, O., Maidment, S.C.R. & Christiansen, N.A. (2008) - A New Specimen aff. *Dacentrurus armatus* (Dinosauria: Stegosauridae) From The Late Jurassic Of



- Portugal. *Terceiro Congresso Latinoamericano de Paleontología de Vertebrados*, Neuquén, Argentina. p.157
- Mateus, O., Maidment, S.C.R. & Christiansen, N.A. (2009) - A new long-necked 'sauropod-mimic' stegosaur and the evolution of the plated dinosaurs. *Proceedings of the Royal Society B*. Published online.
- Mateus, O., Walen, A. & Antunes, M.T. (2006) - The large theropod fauna of the Lourinhã Formation (Portugal) and its similarity to the Morrison Formation, with a description of a new species of *Allosaurus*. *New Mexico Museum of Natural History and Science*, **36**: 223-231.
- McIntosh, J. S. (1990) - Sauropoda. in: Weishampel, D.B., Dodson, P. & Osmolska, H. (Eds). *The Dinosauria*. 345-401 pp. Berkeley. University of California Press.
- Mohr, B. A. R. (1989) - New palynological information on the age and environment of Late Jurassic and Early Cretaceous vertebrate localities of the Iberian Peninsula (eastern Spain and Portugal). *Berliner Geowiss. Abh. (A)*, **106**: 291-301.
- Nicholls, E.L. (1997) - Part III: Testudines. Introduction, in: Callaway, J.M. & Nicholls, E.L. (Eds). *Ancient Marine Reptiles*. 219-223 pp. Academic Press, San Diego.
- Ortega, F., Dantas, P., Escaso, F., Gasulla, J.M., Malafaia, E. & Ribeiro, B. (2006) - Primera cita de reptiles esfenodontos en el Jurásico Superior de la Península Ibérica. In: Fernández-Martínez, E. (Eds). *XXII Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*. 152-153 pp. Universidad de León.
- Ortega, F., Escaso, F., Gasulla, J.M., Dantas, P. & Sanz, J.L. (2006) - Dinosaurios de la Península Ibérica. *Estudios Geológicos* **62**: 1-6.
- Pereda-Suberbiola, X., Dantas, P., Galton, P. M. & Sanz, J. L. (2005) - Autopodium of the holotype of *Drapopelta zbyzewskae* (Dinosauria, Ankylosauria) and its type horizon and locality. *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie Abhandlungen*, **235 (2)**: 175-196.
- Pérez García, A., Ortega, F., Murelaga, X. & Dantas, P. (2008) - *Plesiochelys* sp. (Testudines; Eucryptodira) de la Fm. Freixial (Jurásico Superior) en Ulsa (Torres Vedras, Portugal). in: Esteve, J. & Meléndez, G. (Eds). *Paleontológica Nova*. Publicaciones del Seminario de Paleontología de Zaragoza, **8**: 331-344 pp.
- Pérez-Moreno, B. P., Chure, D. J., Pires, C., Marques da Silva, C., dos Santos, V.F., Dantas, P., Póvoas, L., Cachão, M., Sanz, J.L. & Galopim de Carvalho, A.M. (1999) - On the presence of *Allosaurus fragilis* (Theropoda, Carnosauria) in the Upper Jurassic of Portugal: first evidence of an intercontinental dinosaur species. *Journal of the Geological Society (London)* **156**: 449-452.
- Prothero, D. R. & Estes, R. (1980) - Late Jurassic lizards from Como Bluff, Wyoming and their palaeobiogeographic significance. *Nature* **286**: 484-486.
- Rauhut, O.W.M. (2000) - The dinosaur fauna from the Guimarota mine. in: Martin, T. & Krebs, B. (Eds.). *Guimarota. A Jurassic Ecosystem*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munich. 75-82 pp.
- Rauhut, O.W.M. (2001) - Herbivorous dinosaurs from the Late Jurassic (Kimmeridgian) of Guimarota, Portugal. *Proceedings of the Geologists Association*, **112**: 275-283.
- Rauhut, O.W.M. (2003) - A tyrannosauroid dinosaur from the Upper Jurassic of Portugal. *Palaeontology* **46 (5)**: 903-910.
- Rauhut, O.W.M. & Fechner, R. (2005) - Early development of the facial region in a non-avian theropod dinosaur. *Proceedings of the Royal Society B* **272**: 1179-1183
- Renous, S., Lapparent de Broin, F. de, Depecker, M., Davenport, J. & Bels, V. (2007) - Evolution of Locomotion in Aquatic Turtles, in: Wyneken, J., Godfrey, M.H. & Bels, V. (Eds.) *Biology of Turtles*. CRC Press, New York. 97-138 pp.
- Ricqlès, A. de., Mateus, O., Antunes, M.T. & Taquet, P. (2001) - Histomorphogenesis of embryos of Upper Jurassic Theropods from Lourinhã (Portugal). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, **332 (10)**: 647-656.
- Royo-Torres, R., Cobos, A. & Alcalá, L. (2006) - A Giant European Dinosaur and a New Sauropod Clade *Science*, **314 (5807)**: 1925 - 1927
- Sánchez-Hernández, B. (2005) - *Galveosaurus herreroi*, a new sauropod dinosaur from Villar del Arzobispo Formation (Tithonian-Berriasian) of Spain. *Zootaxa*, **1034**: 1-20.
- Sauvage, H.E. (1897-1898) - Vertébrés fossiles du Portugal. Contribution à l'étude des poissons et des reptiles du Jurassique et du Crétacique. *Memórias da Comissão dos Serviços Geológicos de Portugal*, Lisboa, pp. 1-46.
- Scheyer, T. (2007) - Comparative bone histology of the turtle shell (carapace and plastron): implications for turtle systematics, functional morphology and turtle origins. Tesis Doctoral. Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn. <http://hss.ulb.uni-bonn>.
- Scheyer, T.M. & Anquetin, J. (2008) - Bone histology of the Middle Jurassic turtle shell remains from Kirtlington, Oxfordshire, England. *Lethaia*, **41**: 85-96.
- Schudack, M. (2000) - Ostracodes and charophytes from the Guimarota beds. in: Martin, T. & Krebs, B. (Eds.). *Guimarota. A Jurassic Ecosystem*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München. pp. 33-36.
- Schwarz, D. (2002) - A new species of *Goniopholis* from the Upper Jurassic of Portugal. *Palaeontology*, **45 (1)**: 185-208.
- Schwarz, D. & Fechner, R. (2004) - *Lusitanisuchus*, a new genus name for *Lisboasaurus mitracostatus* (Crocodylomorpha, Mesoeucrocodylia), with a description of new remains from the Late Jurassic (Kimmeridgian) and Early Cretaceous (Berriasian) of Portugal. *Canadian Journal of Earth Sciences* **41 (10)**: 1259-1271.
- Schwarz, D. & Salisbury, S.W. (2005) - A new species of *Theriosuchus* (Atoposauridae, Crocodylomorpha) from the Late Jurassic (Kimmeridgian) of Guimarota, Portugal. *Geobios* **38 (6)**: 79-802.
- Thulborn, R. A. (1973) - Teeth of omithischian dinosaurs from Upper Jurassic of Portugal with description of a Hypsilophodontid (*Phyllodon henkeli* gen. et sp. nov.) from the Guimarota lignite. in: Contribuição para o conhecimento da fauna do Kimeridgiano da mina de lignito Ouimarota (Leiria, Portugal), III parte, *Memórias dos Serviços Geológicos de Portugal (N.S.)*, **22**: 89-134.
- Upchurch, P., Barret, P. M. & Dodson, P. (2004) - Sauropoda. in: Weishampel, D.B., Dodson, P. & Osmólska, H. (Eds.) *The Dinosauria II.*. University of California Press,



Berkeley. 259-322 pp.

Weishampel, D. B., Barret, P. M., Coria, R. A., Le Loeuff, J., Xing, X., Xijin, Z., Sahni, A, Gomani, E.M.P. & Noto, C. (2004) - Dinosaur Distribution. *in*: Weishampel, D. B., Dodson, P. & Osmólska, H. (Eds.) *The Dinosauria*. Berkeley University of California Press. 517-606 pp.

Wiechmann, M. F. & Gloy, U. (2000) - Pterosaurs and urvogels from the Guimarota mine. *in*: Martin, T. & Krebs, B. (Eds.). *Guimarota: A Jurassic ecosystem*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Munchen. 83-86 pp.

Weigert, A. (1995) - Isolierte Zähne von cf. *Archaeopteryx* sp. aus dem Oberen Jura der Kohlengrube Guimarota (Portugal). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Monatshefte*, **1995**: 562-576.

Yagüe, P., Dantas, P., Ortega, F., Cachão, M., Santos, F.A. M., Gonçalves, R. & Lopes, S. (2006) - New Sauropod Material from the Upper Jurassic of Praia da Areia Branca (Lourinhã, Portugal). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie* **240 (3)**: 313-342

Xu, X., Clark, J.M., Forster, C. A., Norell, M. A., Erickson, G.M., Eberth, D.A., Jia, C. & Zhao, Q. (2006) - A basal tyrannosauroid dinosaur from the Late Jurassic of China. *Nature* **439**: 715-718.

Zinke, J. & Rauhut, O.W.M. (1994) - Small theropods (Dinosauria, Saurischia) from the Upper Jurassic and Lower Cretaceous of Iberian Peninsula. *Berliner geowissenschaftliche Abhandlungen Reihe E (Paläobiologie)* **13**: 163-177.