

Registo osteológico de dinossauros ornitópodes da Formação de Papo Seco (Cabo Espichel): estudo preliminar de um novo espécime e seu enquadramento micropaleontológico

SILVÉRIO DOMINGUES FIGUEIREDO^{1*}, ISMAR DE SOUZA CARVALHO², XABIER PEREDA SUBERBIOLA³, PEDRO PROENÇA CUNHA⁴, MÁRCIA MENDES⁵, ZÉLIA PEREIRA⁵

RESUMO

A Formação de Papo Seco (Barremiano inferior, Cretácico Inferior), no Cabo Espichel (Bacia Lusitânica, Portugal), apresenta um registo osteológico e icnológico de ornitópodes notável pela sua diversidade. Neste trabalho é apresentado o registo fóssil conhecido de ornitópodes desta formação, incluindo dados obtidos a partir de material inédito. São descritos novos restos pós-cranianos de um iguanodontídeo de grande porte, provenientes do sítio paleontológico da Boca do Chapim, preservados em margas intermareais. O conjunto, composto por 41 elementos ósseos, representa o espécimen de ornitópode mais completo conhecido do Cretácico de Portugal. Os ossos deste espécimen apresentam características típicas

¹ Centro Português de Geo-História e Pré-História, Largo de São Caetano, 2150-265 Golegã, Portugal. silverio.figueiredo@cpgp.pt; Instituto Politécnico de Tomar, Quinta do Contador, Estrada da Serra, 2300-313 Tomar, Portugal. silverio.figueiredo@ipt.pt; Centro de Geociências, Portugal. ORCID: 0000-0002-6197-375X

² Universidade Federal do Rio de Janeiro, Instituto de Geociências, Av. Athos da Silveira Ramos 274, CCMN, 21910-200 Cidade Universitária, Ilha do Fundão – Rio de Janeiro, RJ, Brasil. ismar@geologia.ufrj.br; Centro de Geociências da Universidade de Coimbra, Portugal. ORCID: 0000-0002-1811-0588

³ Universidad del País Vasco/Euskal Herriko Unibertsitatea, Facultad de Ciencia y Tecnología, Departamento de Geología, Apartado 644, 48080 Bilbao, Espanha. ORCID: 0000-0002-7336-7167

⁴ Universidade de Coimbra, MARE - Centro de Ciências do Mar e do Ambiente, Departamento de Ciências da Terra, Portugal. pcunha@uct.uc.pt. ORCID: 0000-0002-9956-4652

⁵ Laboratório Nacional de Energia e Geologia, LNEG, Portugal. marcia.mendes@lneg.pt; zelia.pereira@lneg.pt.

*Autor correspondente

DOI: <https://doi.org/10.66737/ier-pub.1.10>

de iguanodontianos, algumas observadas especialmente no ílio, nas vértebras e nos chevrons, que diferem das observadas noutros grandes ornitópodes do Barremiano europeu. Os sedimentos são interpretados como depósitos mistos (carbonatados e siliciclásticos) de estuário, predominantemente salobre, sob clima tropical seco. A análise palinológica das margas associadas aos fragmentos ósseos, identificou uma associação dominada por pólenes de coníferas e quistos de dinoflagelados, compatível com um intervalo cronológico do Barremiano inicial a médio e indicativa e também indicativa de predominante água salobre. A integração de dados reforça a importância do novo achado para a compreensão da diversidade taxonómica, paleoecológica e paleoambiental dos ornitópodes ibéricos do Cretácico Inferior.

Palavras-chave: *Barremiano, Iguanodontia, Styrcosterna, Palinologia, Bacia Lusitânica.*

The Papo Seco Formation (lower Barremian, Lower Cretaceous) at Cape Espichel (Lusitanian Basin, Portugal) preserves a remarkably diverse osteological and ichnological record of ornithopods. This study presents, in an integrated approach, the known fossil record of ornithopods from this formation, including new data obtained from previously unpublished material. We describe new postcranial remains of a large-bodied iguanodontian from the Boca do Chapim palaeontological site, preserved in intertidal marls. The assemblage, comprising 41, represents the most complete ornithopod specimen known from the Cretaceous of Portugal. The bones of this specimen display typical iguanodontian features, some of which, particularly in the ilium, vertebrae, and chevrons, differ from those observed in other large ornithopods from the Barremian of Europe. The sediments are interpreted as estuarine mixed carbonate–siliciclastic deposits, mainly brackish, developed under a dry tropical climate. Palynological analysis of the marls revealed an assemblage dominated by conifer pollen and dinoflagellate cysts, consistent with an early to mid-Barremian age and indicative of brackish waters. These combined data underscore the significance of this new find for understanding the taxonomic diversity, palaeoecology, and palaeoenvironmental context of Iberian ornithopods during the Early Cretaceous.

Keywords: Barremian, Iguanodontia, Styrcosterna, Palynology, Lusitanian Basin.

1. INTRODUÇÃO

O Cretácico Inferior constitui um período crucial da história evolutiva dos dinossauros, marcado pela diversificação e evolução de vários grupos, incluindo os Ornithopoda, um clado de herbívoros que desempenhou um papel importante nos ecossistemas terrestres do Mesozoico (Norman, 2004, 2013, Paul, 2008). Assim, o Barremiano destaca-se por importantes transformações paleoambientais e paleobiogeográficas, permitindo um contexto privilegiado para estudar a evolução dos ornitópodes durante o Cretácico Inicial (Norman, 2004, 2013; Paul, 2008; Gasulla *et al.*, 2015; Gasca *et al.*, 2014, 2015, 2017; Figueiredo *et al.*, 2022a).

Os ornitópodes do Barremiano da Península Ibérica constituem um grupo diversificado e importante para compreender a evolução dos iguanodontianos basais e a transição para formas mais derivadas, como os hadrossauros. Especialmente as formações do leste de Espanha ao centro-oeste de Portugal, oferecem um registo fóssil relativamente rico para este intervalo temporal (Ruiz-Omeñaca, *et al.*, 2012; Gasca *et al.*, 2014; Figueiredo *et al.*, 2022a, b; Medrano-Aguado, *et al.*, 2023; Berrocal-Casero *et al.*, 2025; Bertozzo *et al.*, 2025).

Em Portugal, a Formação de Papo Seco, especialmente aflorante no Cabo Espichel (centro-sul da Bacia Lusitânica), tem fornecido uma fauna de vertebrados, rica e diversificada, com fósseis de peixes, tartarugas, crocodilomorfos, pterossauros e dinossauros, incluindo terópodes, saurópodes e, em particular, ornitópodes (Sauvage, 1897-1898; Lapparent e Zbyszewski, 1957; Buffetaut, 2007; Mateus *et al.*, 2011; Figueiredo *et al.*, 2015, 2022b, 2023; Mateus e Estraviz-López, 2022).

A Formação de Papo Seco integra depósitos do Barremiano inferior (Cretácico Inferior), de estuário (água principalmente salobre), em clima tropical seco. Os fósseis estão numa espessa camada de marga (Figueiredo *et al.*, 2015, 2021, 2022a,b, 2023). Os ornitópodes identificados nesta formação representam vários indivíduos, mas a sua classificação taxonómica exata continua incerta. Apesar de no passado terem sido atribuídos a *Iguanodon* ou *Mantellisaurus*, os exemplares atualmente conhecidos estão classificados como Ornithopoda indet. ou Iguanodontia indet. A morfologia dentária e o tamanho dos restos encontrados na arriba da Praia da Areia do Mastro apontam para a presença de *Styracosterna*, enquanto as pegadas atribuídas ao icnogénero *Caririchnium* reforçam a presença significativa destes grandes herbívoros no ecossistema local, possivelmente relacionados com táxons contemporâneos da Península Ibérica e do sul de França (Figueiredo *et al.*, 2015, 2022b).

O papel ecológico dos ornitópodes no ecossistema barremiano do Cabo Espichel é importante, integrando-se na fauna vertebrada local, onde, em conjunto com predadores terópodes, pequenos herbívoros e outros grupos, contribuem para a interpretação do contexto ecológico, participando nos ciclos de produção primária e de predação (Figueiredo *et al.*, 2022b). Estas interações são cruciais para se entender a dinâmica das comunidades de dinossauros do Cretácico Inicial e a sua resposta a pressões ambientais, como alterações climáticas e, consequentes, mudanças na vegetação e paleogeografia.

Este estudo apresenta: (1) o registo osteológico de dinossauros ornitópodes do Barremiano inferior (Cretácico Inferior) da Formação de Papo Seco e a contextualização estratigráfica; (2) descreve as principais características osteológicas de um esqueleto parcial de um grande iguanodontídeo do tipo *Styracosterna*, descoberto em 2007 no sítio da Boca do Chapim (Figueiredo, 2010); (3) uma comparação com outros grandes iguanodontianos europeus, para determinar a sua afinidade; (4) a realização de uma análise palinológica da jazida, para determinar o contexto paleoambiental e cronoestratigráfico; (5) discute o papel ecológico destes dinossauros no contexto dos ecossistemas do Cretácico Inicial da Bacia Lusitânica, integrando dados osteológicos, icnológicos e palinológicos.

Esta abordagem multidisciplinar permite ampliar o conhecimento sobre a diversidade, as afinidades sistemáticas e as implicações paleoecológicas dos ornitópodes do Barremiano.

2. ESTADO DA ARTE

Os primeiros registos de fósseis de vertebrados do Cabo Espichel remontam ao século XIX, quando Sauvage (1897–1898) identificou restos de dinossauros e crocodilos nos depósitos do Barremiano. Desde então, diversas campanhas permitiram recuperar novos fósseis, incluindo peixes, tartarugas, crocodilomorfos,

pterossauros e vários grupos de dinossauros (Lapparent e Zbyszewski, 1957; Buffetaut, 2007; Mateus *et al.*, 2011; Figueiredo *et al.*, 2015, 2022b, 2023).

Desde 1998, os trabalhos de campo realizados pelo Centro Português de Geo-História e Pré-História (CPGP) permitiram identificar novos fósseis na Formação de Papo Seco. No sítio paleontológico de Boca do Chapim foi descoberto, em 2007, um esqueleto parcial de ornitópode, composto por elementos pós-cranianos (Figueiredo, 2010; Figueiredo *et al.*, 2022b). Na Praia do Areia do Mastro, nesta formação, foram recuperados fragmentos de mandíbula e dentes isolados atribuídos a ornitópodes semelhantes a iguanodontídeos (Figueiredo *et al.*, 2015, 2022b). Na Praia do Guincho, destacam-se uma pré-zigapófise de vértebra e um molde natural de pegada de ornitópode (Figueiredo *et al.*, 2017, 2022b). Recentemente, na Praia do Areia do Mastro, também nesta formação, foi identificado um fragmento de costela pertencente a um grande ornitópode, expandindo assim o conjunto osteológico disponível.

Os primeiros restos de ornitópodes encontrados na Boca do Chapim, no final do século XIX e durante a primeira metade do século XX, foram inicialmente atribuídos a *Iguanodon mantelli* (Lapparent e Zbyszewski, 1957), sendo posteriormente reclassificados como *Iguanodon cf. atherfieldensis* (Crespo, 2001) ou *Iguanodon sp.* (Mateus e Antunes, 2003). Estudos mais recentes sugerem que estes materiais apenas podem ser atribuídos a *Styracosterna* indet. (Figueiredo *et al.*, 2022b).

Os ornitópodes identificados na Formação de Papo Seco (Fig. 1) correspondem a indivíduos distintos; contudo a presença de *Iguanodon* (Sauvage, 1897-1898; Lapparent e Zbyszewski, 1957; Crespo, 2001; Antunes e Mateus, 2003) ou *Mantellisaurus* (Figueiredo *et al.*, 2015) permanece incerta. Os ossos recuperados ao longo do tempo, tanto os mais antigos como os mais recentes, encontram-se atualmente classificados de forma mais genérica como Ornithopoda indet. e Iguanodontia indet. (Figueiredo *et al.*, 2022b). A morfologia dos dentes e o tamanho relativo dos restos provenientes da Praia da Areia do Mastro sugerem a pertença a um representante do clade *Styracosterna*, apresentando características típicas de *Iguanodontia*, enquanto alguns dentes da Boca do Chapim podem ser atribuídos a *Styracosterna* indet. (Figueiredo *et al.*, 2022b).

Além dos restos ósseos, foram identificadas pegadas atribuídas ao icnogénero *Caririchnium* (Figueiredo *et al.*, 2022a) nos sítios da Boca do Chapim e da Praia da Areia do Mastro. Este icnogénero está normalmente associado a iguanodontídeos, podendo corresponder a membros basais de *Ankylopollexia* ou a *Styracosterna* primitivos. Na Praia do Guincho, o molde natural de uma pegada de ornitópode, também atribuído ao icnogénero *Caririchnium*, reforça a presença destes herbívoros no ambiente local (Figueiredo *et al.*, 2017, 2022a). Os fósseis de ornitópodes provêm de vários níveis estratigráficos, indicando que estes animais integravam um recorrente ecossistema, que incluía invertebrados marinhos, plantas, peixes, crocodilomorfos, pterossauros, tartarugas e outros dinossauros (Figueiredo *et al.*, 2015, 2022b). A abundância de pegadas de ornitópodes sugere um ambiente de planície litoral, onde estes grandes herbívoros provavelmente pastavam (Figueiredo *et al.*, 2021, 2022a). Um novo dinossauro ornitópode foi recentemente descrito com base num crânio excepcionalmente preservado proveniente da Formação de Papo Seco. Este espécime representa um novo táxon, formalmente designado *Cariocecus bocagei* (Bertozzo *et al.*, 2025). A descrição detalhada do material craniano permitiu reconhecer um conjunto de características diagnósticas que distingue claramente este táxon de outros ornitópodes ibéricos contemporâneos (Bertozzo

et al., 2025), contribuindo assim para uma melhor compreensão da diversidade e das relações filogenéticas dos iguanodontianos do Cretácico Inferior europeu.

Estudos recentes (Figueiredo *et al.*, 2022a) descrevem pegadas na Formação de Areia do Mastro, unidade litostratigráfica imediatamente inferior à Formação de Papo Seco, que fornecem informações importantes sobre o comportamento destes dinossauros. O elevado número de trilhos sugere que estes ornitópodes não eram animais solitários, mas que se deslocavam em grupos, possivelmente em resposta a variações sazonais na vegetação (Lockley *et al.*, 1994a,b; Myers e Fiorillo, 2009; Moreno *et al.*, 2012; Figueiredo *et al.*, 2021, 2022a).

3. CONTEXTO GEOLÓGICO

A Formação de Papo Seco aflora entre os sítios da Boca do Chapim (a sul) e da Praia do Guincho (a norte; Fig. 1), Concelho de Sesimbra, a cerca de 40 km a sul de Lisboa, no setor sudoeste da Península de Setúbal (coordenadas: 38°26'14.3"N, 9°12'34.4"W) (Fig. 1).

A designação formal “Formação de Papo Seco” foi proposta por Rey (1992). Na literatura geológica mais antiga, esta unidade foi referida como “Grès marneux à grands sauriens” (Choffat, 1904) e “Grès à Dinosauriens” (Rey, 1972). Sauvage (1897-1898) e Choffat (1904), assim como Lapparent e Zbyszewski (1957), consideraram inicialmente esta unidade e a sua fauna como de idade Aptiano a Albiano. Contudo, a Formação de Papo Seco é atualmente atribuída ao Barremiano inferior (Rey, 1992; Manuppella *et al.*, 1999). Estratigraficamente, está posicionada entre a Formação de Areia do Mastro (subjacente) e a Formação da Boca do Chapim (sobrejacente) (Fig. 2).

Na área estudada, destacam-se três sítios paleontológicos principais: Boca do Chapim, Praia do Areia do Mastro e Praia do Guincho, situados a cerca de 2 km a norte do Cabo Espichel, nas arribas costeiras do anticlinal deste cabo. A Formação de Papo Seco possui uma espessura de ~20 m e está inclinada para norte. É composta por espessas camadas de margá verde a cinzenta, com níveis de carvão, ocorrências de enxofre (associado a matéria orgânica) e por cristais de selenite, intercaladas com camadas de arenito de grão grosseiro a médio, amarelo, com laminação entrecruzada côncava e geometria de canal. Os fósseis encontrados incluem principalmente restos de vertebrados, localizados nas camadas de arenitos de grão grosseiro, bem como invertebrados (bivalves, gastrópodes e ostracodos) provenientes das margas. A divisão estratigráfica superior desta formação é constituída por camadas siltosas calcárias bioturbadas, contendo conchas de ostras (Manuppella *et al.*, 1999). As características sedimentológicas e paleontológicas indicam um paleoambiente estuarino (Manuppella *et al.*, 1999; Rey *et al.*, 2003; Figueiredo *et al.*, 2015, 2016, 2017, 2020a; Dinis *et al.*, 2016).

O material descrito neste estudo foi encontrado na espessa camada PS2, de margá cinzenta (Figueiredo, 2010) (Fig. 2). Com base em características tafonómicas e sedimentológicas (ver discussão), sugere-se que a carcaça do ornitópode terá sido depositada num contexto costeiro, de baixa energia. Pode ter permanecido exposta, pelo menos parcialmente, durante algum tempo antes do soterramento gradual, por decantação de finos.

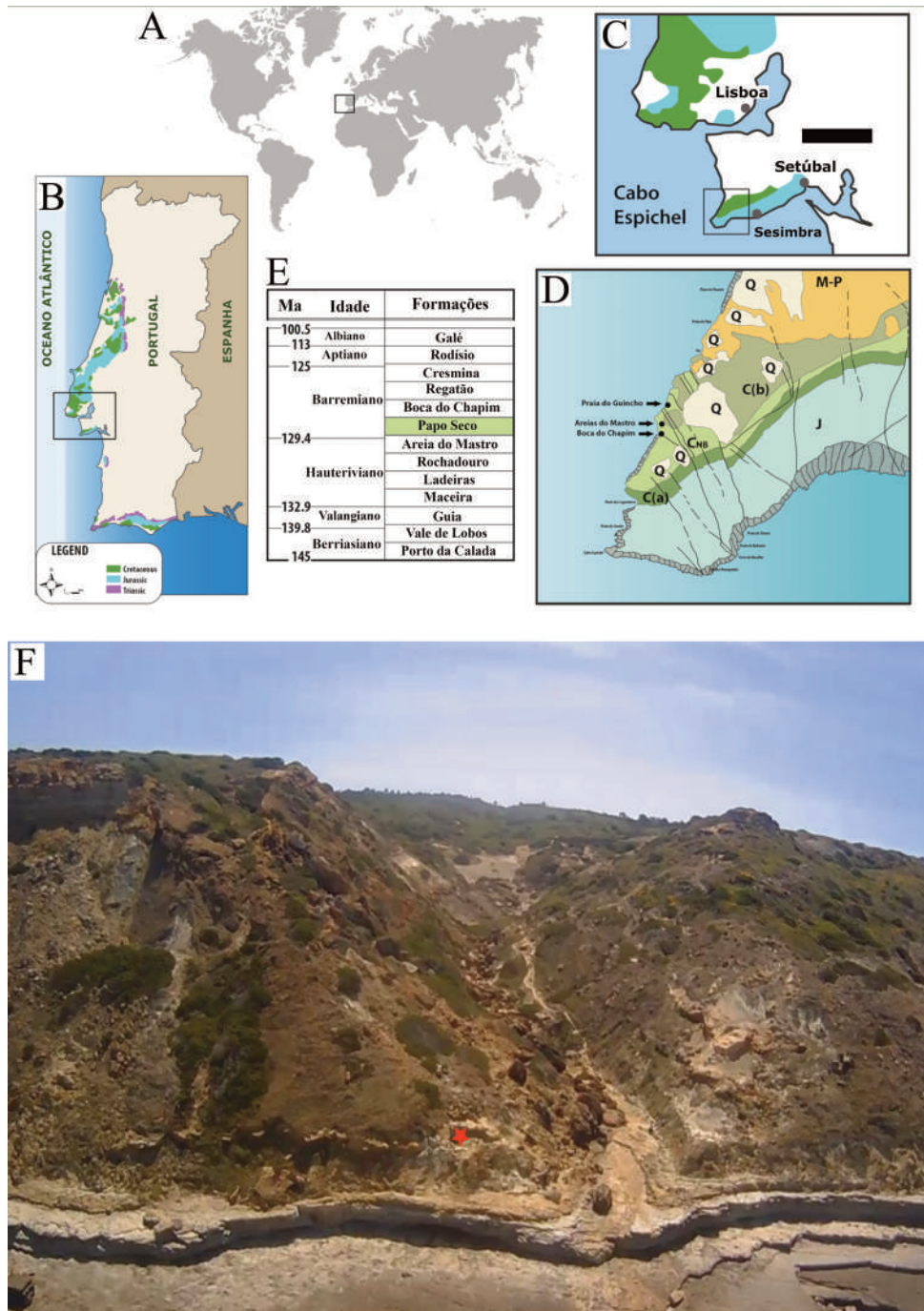


Figura 1 – Localizações e Geologia: A - localização de Portugal no mapa-mundo; B - localização das penínsulas de Lisboa e de Setúbal; C - localização do Cabo Espichel, na Península de Setúbal; D - geologia da zona do Cabo Espichel e localização dos sítios com fósseis de Orinotópodes do Espichel; E - enquadramento cronostratigráfico da formação de Papo Seco, na sequência estratigráfica do Cretácico Inferior de Portugal; F - localização da ocorrência CPGP.2.07 (Estrela) em fotografia do sítio Da Boca do Chapim. Siglas: J - Jurássico; C(a) - Valangiano a Hauteriviano; C(HB) - Hauteriviano a Barremiano; C(b) - Aptiano a Albiano; MP Mio-Pliocénico; Q - Quaternário.

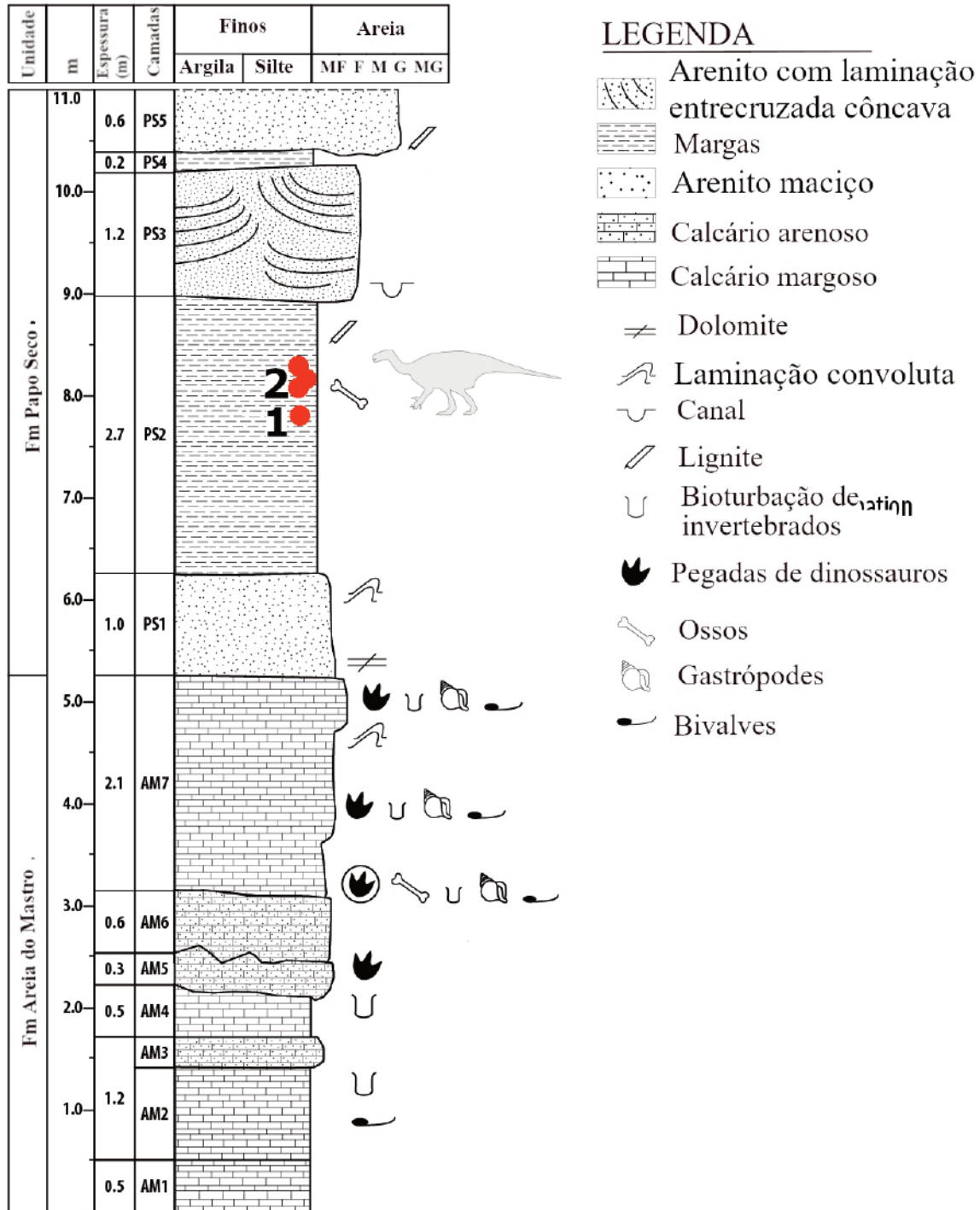


Figura 2 – Coluna estratigráfica da transição entre a Formação de Areia do Mastro e a Formação de Papo Seco, com indicação do nível de ocorrência do novo espécimen de Ornithopoda, e da recolha das amostras para análise de micropaleontologia: 1 - amostra "Ptero"; 2 - amostras "Dino 1", "Dino 2" e "Dino 3".

4. MATERIAIS E MÉTODOS

4.1 MICROPALAEONTOLOGIA

A análise micropaleontológica, nomeadamente palinológica, foi realizada a partir de quatro amostras sedimentares recolhidas na mesma camada fossilífera, designadas por “Dino 1”, “Dino 2”, “Dino 3” e “Ptero”, com o objetivo de detalhar a idade e o paleoambiente. O processamento seguiu os protocolos palinológicos padrão (Riding e Warny, 2008; Wood *et al.*, 1996). Inicialmente, o tratamento químico envolveu a remoção da fração carbonatada (HCl, 37%), seguida da remoção da fração silicatada (HF, 48%). Após a remoção completa da fração mineral, a solução foi neutralizada, submetida a decantação e filtrada com um filtro de 20 µm. Os resíduos orgânicos finais foram montados em lâminas de microscópio utilizando uma resina de montagem acrílica, como Entelan®. A análise das amostras foi realizada com recurso a um microscópio de luz transmitida e fluorescência de luz azul (Nikon Eclipse Ci), equipado com uma câmara fotomicrográfica DS-Fi3 e o software Nis Elements D para captura e processamento de imagens. Das quatro amostras processadas, apenas a amostra Ptero revelou a presença de palinomorfos fósseis, embora, de modo geral, mal preservados, dificultando a sua identificação taxonómica. Todavia, foram tentativamente classificados, considerando estudos anteriores na Bacia Lusitânica (e.g., Berthou *et al.*, 1981; Berthou e Hasenboehler, 1982; Berthou e Lauverjat, 1979; Hasenboehler, 1981; Moron, 1981; Trincão, 1985; Trincão *et al.*, 1989). Todas as amostras, resíduos orgânicos e lâminas delgadas foram arquivados na Litoteca do LNEG (em S. Mamede de Infesta), constituindo parte integrante da Coleção de Palinologia dos Serviços Geológicos de Portugal.

4.2. MACROPALAEONTOLOGIA

Este estudo baseia-se em restos pós-cranianos (esqueleto axial e apendicular) de um indivíduo, totalizando 41 elementos ósseos. Estes materiais foram encontrados *in situ* em 2007, durante a investigação paleontológica realizada pelo CPGP na Formação de Papo Seco. Ulteriormente, entre 2008 e 2014, foi realizada uma escavação numa área de 6 m² (Figueiredo, 2010, 2014). A maioria dos ossos pertence à cauda e cintura pélvica. Todo o material descrito encontra-se sob custódia no Museu do CPGP. A escavação (Fig. 3) decorreu até 2014, tendo o processo de preparação e recuperação óssea sido efetuado em laboratório, entre 2015 e 2023. Outros fósseis associados, encontrados na mesma camada, incluem dentes de terópodes, uma falange de pterossauro, fragmentos de carapaça de tartaruga, bivalves e restos de vegetais (fragmentos de lignite) (Figueiredo, 2010; 2014; Figueiredo *et al.* 2018, 2020, 2023).

A escavação seguiu uma grelha de 1x1 m, com os ossos registados em três dimensões num caderno de campo e fotografados em várias fases da escavação com câmara digital. Devido à fragilidade dos ossos, estes foram consolidados em campo com uma solução a 7% de Paraloid B72 em acetona e protegidos com gaze, posteriormente envolvidos em gaze embebida em gesso líquido. Alguns ossos foram encontrados fragmentados; cada fragmento foi catalogado por número de osso e fragmento, para ulterior colagem e reconstituição em laboratório. No laboratório, os ossos fragmentados foram montados, colados e reconstituídos. Os restantes ossos foram cuidadosamente removidos da camada protetora de gesso e consolidados. Para a colagem dos ossos foi utilizada uma solução a 30% de Paraloid B72 em acetona,

complementada com Milliput e massa de modelar branca DAS, para preencher lacunas. As reconstituições foram pintadas para corresponder à cor do fóssil, mas em tom ligeiramente diferente, de modo a distinguir claramente as áreas reconstituídas, das originais fossilizadas. O estudo dos novos fósseis foi realizado no Laboratório de Arqueozologia e Paleontologia do CPGP e as análises palinológicas no LNEG. A nomenclatura osteológica seguiu a terminologia anatómica padronizada baseada no *Handbook of Avian Anatomy* (Baumel e Witmer, 1993), na *Nomina Anatomica Veterinaria* (NAV), publicada pela *World Association of Veterinary Anatomists* (WAVA) e Ramírez-Velasco e Alvarado-Ortega (2022).

5. RESULTADOS

5.1. MICROPALÉONTOLOGIA

A análise do conteúdo palinológico da amostra Ptero revelou uma grande diversidade de palinómorfs, incluindo esporos frequentes (17%), pólenes abundantes (40%), quistos de dinoflagelados abundantes (39%) e raras algas de água doce (3%), apesar de se encontrarem, em geral, mal preservados (Figs. 4 e 5). Esta má preservação, dificultou a distinção de muitas das suas características morfológicas em luz branca transmitida, pelo que a utilização de luz azul fluorescente, uma ferramenta complementar amplamente empregue no estudo e análise de palinofácies, mostrou-se essencial para a identificação de alguns destes palinómorfs. Assim, dos esporómorfs observados na amostra Ptero, destacam-se os esporos de pteridófitas tais como cf. *Appendicisporites* sp., *Cicatricosisporites* spp., *Plicatella potomacensis*, *Deltoidospora* sp. (Schizaeaceae), *Leiotriletes* sp. (Cyatheaceae/Dicksoniaceae), cf. *Baculatisporites* sp. (Osmundaceae), *Gleicheniidites senonicus*, *Gleicheniidites* spp. (Gleicheniaceae) e *Murospora* sp., *Patellasperites tavadensis*, *Pilosisporites trichopapillosus*, e *Pilosisporites* sp. Foram ainda documentados raros esporos de filicópsidas(?) como *Granulatisporites* spp., briófitas como *Staplinisporites telatus* e ainda raras licófitas como *Densoisporites velatus* (Pleuromeiaceae/Selaginellaceae). Relativamente aos pólenes, foram observados abundantes pólenes de coníferas assinalados a abundantes pólenes bissacados *Podocarpidites multesimus* e *Podocarpidites* spp. (Podocarpaceae) e raros de *Abietineaepollenites* sp., *Cedripites* sp. (Pinaceae). Inclui ainda raros pólenes de *Araucariacites australis*, *Callialasporites dampieri*, *Callialasporites trilobatus* e *Callialasporites* sp. (Araucariaceae) e *Classopollis* spp. (Cheirolepidiaceae). Foi ainda identificado um único espécimen atribuído a *Bennettitales*, cf. *Exesipollenites* sp. (Taxodiaceae). Observaram-se ainda raros pólenes mal preservados, com características morfológicas pouco definidas, os quais foram atribuídos a uma origem incerta, mas possivelmente pertencentes a angiospérmicas, devido ao seu tamanho e ao possível espectro reticulado da exina. Relativamente aos palinómorfs de origem aquática, em particular de origem tipicamente marinha, destacam-se os abundantes quistos de dinoflagelados, tais como os abundantes *Gonyaulacales Canningia reticulata*, *Canningia* spp., *Circulodinium* spp., *Cribroperidinium tenuiceras*, *Cribroperidinium* sp., *Ctenidodinium* sp., cf. *Florentinia* sp., cf. *Gonyaulacysta* sp., *Hystrihodinium ramoides*, *Impletosphaeridium* sp., *Kiokansium* spp., *Oligosphaeridium albertense*, *Oligosphaeridium pulcherrimum*, *Oligosphaeridium* sp., *Pterodinium* sp., *Sentusidinium* sp., *Spiniferites* sp. e *Systematophora* sp. Foram ainda identificados frequentes Peridiniales como *Subtilisphaera perlucida*, *Subtilisphaera scabrata* e *Subtilisphaera* sp.. Além disso, foram observadas raras algas de água doce pertencentes aos géneros *Botryococcus* sp., *Pterospermella* sp., e *Schizosporis* sp.

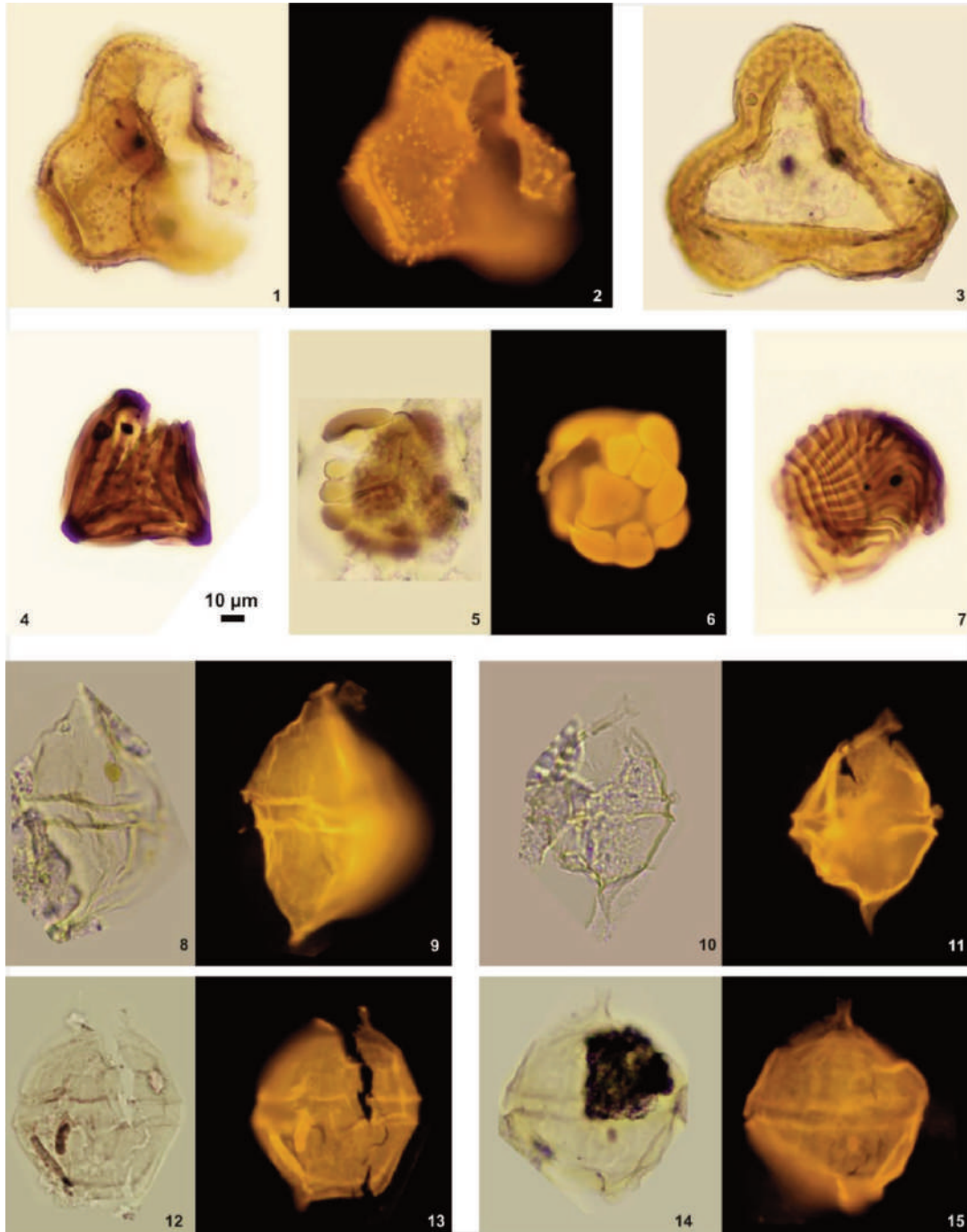


Figura 3 - Fotomicrografias selecionadas de esporomorfos (1-7) e quistos de dinoflagelados (8-15), escala de 10 µm; LBT – Luz Branca Transmitida; LF – Luz Azul Fluorescente. 1. *Pilosisorites trichopapillosus* (LBT); 2. *Pilosisorites trichopapillosus* (LF); 3. *Granulatisporites* sp.; 4. *Plicatella potomacensis* (LBT); 5. *Patellasporites tavadensis* (LBT); 6. *Patellasporites tavadensis* (LF); 7. *Cicatricosporites* sp.; 8. *Subtilisphaera perlucida* (LBT); 9. *Subtilisphaera perlucida* (LF); 10. *Subtilisphaera perlucida* (LBT); 11. *Subtilisphaera perlucida* (LF); 12. *Subtilisphaera scabrata* (LBT); 13. *Subtilisphaera scabrata* (LF); 14. *Subtilisphaera scabrata* (LBT); 15. *Subtilisphaera scabrata* (LF).

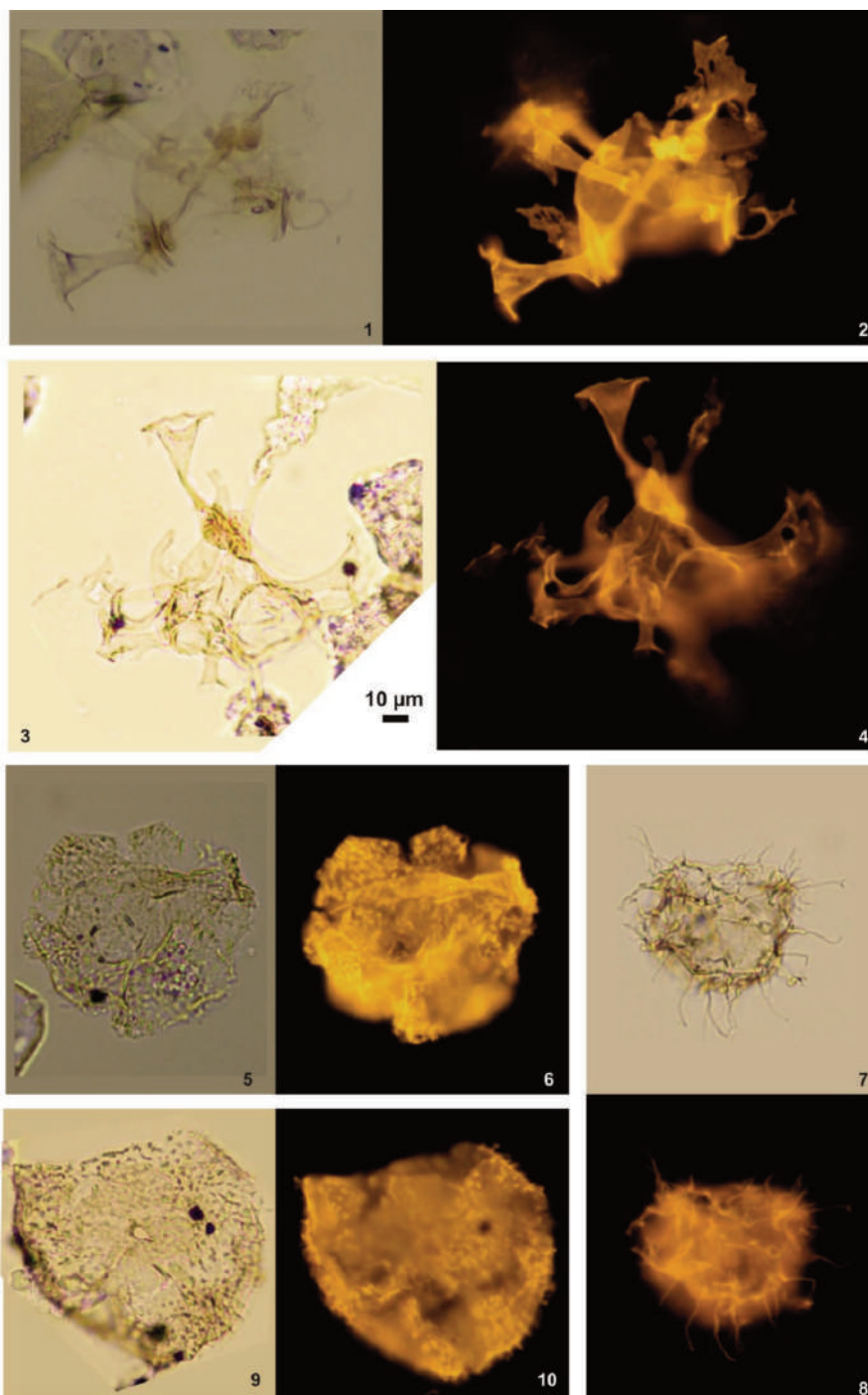


Figura. 4 - Fotomicrografias selecionadas de quistos de dinoflagelados, escala de 10 µm; LBT – Luz Branca Transmitida; LF – Luz Azul Fluorescente. 1. *Oligosphaeridium pulcherrimum* (LBT); 2. *Oligosphaeridium pulcherrimum* (LF); 3. *Oligosphaeridium albertense* (LBT); 4. *Oligosphaeridium albertense* (LF); 5. *Canningia reticulata* (LBT); 6. *Canningia reticulata* (LF); 7. *Systematophora* sp. (LBT); 8. *Systematophora* sp. (LBT); 9. *Sentusidinium* sp. (LBT); 10. *Sentusidinium* sp. (LF).

5.2- O REGISTO OSTEOLÓGICO DE DINOSSAUROS ORNITÓPODES DO BARREMIANO INFERIOR DA FORMAÇÃO DE PAPO SECO

Como anteriormente referido, os restos de ornitópodes da Formação de Papo Seco, particularmente do sítio da Boca do Chapim, têm uma longa história de investigação. Inicialmente atribuídos a *Iguanodon mantelli* (Lapparent e Zbyszewski, 1957) e subsequentemente reclassificados como *Iguanodon cf. atberfieldensis* (Crespo, 2001) ou *Iguanodon sp.* (Mateus e Antunes, 2003) ou, conforme os estudos mais recentes indicam, estes materiais devem ser referidos a *Styracosterna indet.* (Figueiredo *et al.*, 2022b). Estes fósseis provêm de vários níveis estratigráficos e indicam a presença de uma fauna diversificada de ornitópodes nesta formação.

Entre 2007 e 2013 foi escavado um novo espécime de ornitópode proveniente do sítio da Boca do Chapim (CPGP.2.07.1), constituído por um esqueleto parcial axial e apendicular composto por ossos desarticulados de um único indivíduo (Fig. 7). O exemplar, atualmente depositado no Museu do CPGP, inclui um total de 41 elementos ósseos, dos quais 33 estão suficientemente preservados para descrição neste trabalho. O material é composto por uma costela; dez vértebras (sete quase completas), um processo transversal, uma pós-zigapófise, dois centros vertebrais não identificados, duas espinhas neurais dorsais, duas lâminas sacrais, doze chevrons, uma escápula, um ísquio, duas falanges e oito fragmentos ósseos não identificáveis.

5.3. O ESPÉCIME CPGP.2.07

Sistemática paleontológica

- Dinosauria Owen, 1842
- Ornithischia Seeley, 1887 (sensu Madzia *et al.*, 2021)
- Ornithopoda Marsh, 1881 (sensu Madzia *et al.*, 2021)
- Iguanodontia Sereno, 1986 (sensu Madzia *et al.* 2021)
- Ankylopollexia Sereno, 1986 (sensu Madzia *et al.* 2021)
- Styracosterna Sereno, 1986 (sensu Madzia *et al.* 2021)

Localidade: Boca do Chapim (Cabo Espichel, centro-sudoeste de Portugal), Bacia Lusitânica.

Horizonte: PS2: camada de marga perto da base da Formação de Papo Seco (Barremiano, Cretácico Inferior).

Descrição

Esqueleto axial: Do espécime CPGP.2.07 apenas foram recuperadas uma vértebra sacro-caudal e várias vértebras caudais (Fig. 6-A,B,C), que exibem características de iguanodontianos (Norman, 1980, 2004, 2013; Paul, 2008; Gasulla *et al.*, 2015; Gasca *et al.*, 2014, 2015), e, em particular, de *Styracosterna* (Sereno, 1986; Lockwood *et al.*, 2021, 2024; Figueiredo *et al.*, 2022a). Em conjunto, as características das vértebras indicam que a vértebra sacro-caudal e as caudais associadas de CPGP.2.07 apresentam uma morfologia consistente com a de iguanodontianos

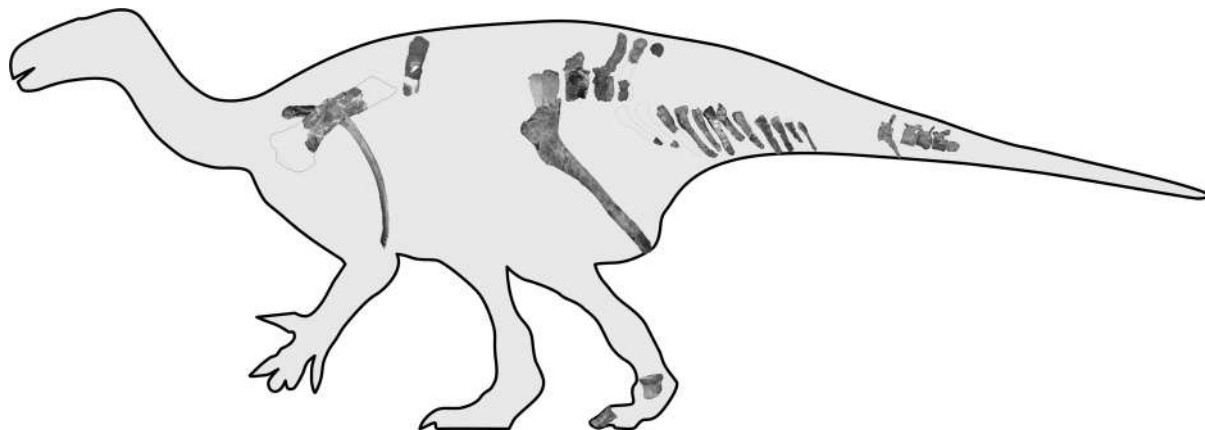


Figura 5 – Representação dos elementos esqueléticos do espécimen CPGP.2.07, cuja posição anatômica pôde ser determinada com base na morfologia e comparações com táxons relacionados. Os ossos estão destacados nas respectivas posições ao longo da silhueta do animal.

de grande porte, distinguindo-se pela combinação de centros alongados, faces articulares ligeiramente côncavas, processos transversos robustos e espinhas neurais proporcionalmente desenvolvidas.

Os chevrons (Fig. 6-F) do espécime CPGP.2.07 distinguem-se pela combinação de bases proximais transversalmente expandidas, canal hemal profundo e estreitamento distal marcado, refletindo uma morfologia robusta típica da região anterior da cauda de *Styracosterna* (Sereno, 1986). A presença de facetas articulares fundidas e subdivididas por cristas pouco proeminentes, bem como a variação na curvatura e robustez das espinhas hemal, sugere adaptações posicionais ao longo da série caudal.

A costela (Fig. 6-D) destaca-se pela presença do sulco longitudinal bem definido no colo, uma característica pouco comum que pode ter implicações funcionais ou taxonômicas. Além disso, a crista anterolateral da diáfise, originada na base do tubérculo e prolongando-se até ao ângulo da costela, configura uma morfologia distintiva que facilita a sua identificação e comparação com outras costelas de taxa relacionados.

Foram recuperadas duas lâminas sacrais incompletas, caracterizadas pela sua largura, espessura e robustez notáveis. A largura e espessura pronunciadas, aliadas à ampla superfície rugosa de contacto, sugerem uma estrutura óssea especialmente reforçada, que contribui para a rigidez da região pélvica e a transmissão eficaz das forças entre a coluna vertebral e a pelve.

Esqueleto apendicular: As características da escápula (Fig. 6-E) indicam que este espécime apresenta uma morfologia consistente com a de um *Styracosterna*: a lâmina é alongada e relativamente estreita, com margens dorsal e ventral quase paralelas ao longo da sua extensão preservada. Em vista lateral, apresenta uma ligeira curvatura, conferindo-lhe um perfil suavemente arqueado, enquanto a superfície é subplana a levemente côncava.

O ísquio (Fig. 6-G) distingue-se pela combinação da extremidade proximal anteroposteriormente expandida e comprimida lateralmente, aliada à presença de uma crista longitudinal proeminente na face lateral da haste. A margem acetabular relativamente reta e a superfície rugosa do pedúnculo púbico, de contorno triangular.

As falanges (Fig. 6-H) pertencem ao dígito III do pé e apresentam características morfológicas distintas que facilitam a sua identificação e interpretação funcional. A primeira falange destaca-se pela robustez e largura superior ao comprimento, associadas à presença de uma crista longitudinal mesial pouco proeminente e uma face proximal profundamente côncava com margens espessadas, sugerindo adaptação a suportar cargas e inserção muscular significativa. A falange ungueal é compacta e robusta, com sulco longitudinal ventral bem definido e margens articulares desenvolvidas, indicando uma estrutura adaptada ao suporte e à estabilidade do “casco”, possivelmente refletindo funções de apoio e tração no dígito III.

6. DISCUSSÃO

A composição palinológica do nível sedimentar da amostra Ptero sugere assim uma idade compatível com o intervalo entre o Barremiano inicial e o início do Barremiano médio. A presença dos apagar dinoflagelados *Oligosphaeridium albertense*, *Subtilisphaera perlucida*, *Hystriobodinium ramoides* confirmam a atribuição ao Cretácico Inferior. Embora *Hystriobodinium ramoides* seja mais comum em depósitos do Barremiano superior, a sua ocorrência rara (aproximadamente 1%) na amostra Ptero é consistente com registos igualmente escassos no Barremiano inferior europeu (Riding e Schiøler, comunicação pessoal; Leereveld, 1997).

A presença de *Subtilisphaera scabrata* é particularmente significativa, pois esta espécie delimita o intervalo entre o Barremiano inicial e o início do médio, conforme descrito por Leereveld (1997). A ausência de *Odontochitina operculata* e de outros indicadores típicos de intervalos pós-Barremiano reforça esta faixa temporal para a amostra. Essas conclusões corroboram dados previamente publicados para a Formação de Papo Seco (Aillud, 2001; Dinis *et al.*, 2008; Figueiredo *et al.*, 2020; Manuppella *et al.*, 1999; Rey, 1972; Rey *et al.*, 2003).

No que diz respeito às características paleoambientais, a amostra Ptero é dominada por pólenes de coníferas e quistos de dinoflagelados, com quase total ausência de algas de água doce, o que sugere um ambiente deposicional costeiro, com águas salobres a marinhas costeiras, com significativo acarreo terrígeno, geralmente fino. O contexto paleoambiental favoreceu a preservação dos palinórfos mais resistentes (pólenes e quistos), enquanto os mais frágeis, como de algas de água doce, foram pouco preservados.

A presença do grupo *Subtilisphaera* indica ambiente costeiro restrito e de baixa salinidade (salobre), de estuário, próximos a áreas terrestres vegetadas (Davey, 1970; Harding, 1986; Jain e Millepied, 1975a, 1975b; Piasecki, 1984; van Helmond *et al.*, 2014). O predomínio de pólenes de coníferas, como *Podocarpidites*, *Abietinaepollenites*, aponta para a existência de florestas temperadas a subtropicais nas proximidades, enquanto a presença de pólenes de gimnospérmicas como *Classopollis* e *Araucariacites*, sugere zonas terrestres costeiras vegetadas em climas mais quentes e relativamente secos (Duane, 1997; Schrank e Mahmoud, 1998; Vakhrameyev, 1982).

As amostras dos palinórfos podem exibir uma diversidade reduzida ou uma preservação subótima, o que limita a atribuição cronológica e a interpretação paleoambiental. Tais limitações podem estar associadas a condições de maior turbulência, responsáveis pelo transporte e abrasão aquática desses palinórfos, dificultando a recuperação de uma associação palinológica mais diversa e bem preservada.



Figura 6 – Alguns dos ossos do conjunto osteológico mais importante do CPGP.2.07: A – vértebra sacro-caudal (vista lateral); B – vértebra caudal anterior (vista lateral); C – vértebra caudal mesial (vista lateral); D – Chevron (vista anterior); E – costela (vista lateral); F – escápula (vista lateral); G – ísqiuo (vista lateral); H – falange unguai (vista lateral). Escala: 10 cm

As características sedimentológicas da sucessão e as palinológicas da camada fossilífera da Formação de Papo Seco, onde ocorrem os ossos aqui descritos, apontam para um ambiente deposicional estuarino, desenvolvido sob clima tropical seco, com sedimentação mista (carbonatada micrítica e areno-argilosa) em planície intermareal, bem como arenosa em canais estuarinos. A estrutura desorganizada do conjunto fossilífero, evidenciada pela disposição caótica e pela ausência de orientação preferencial dos elementos esqueléticos (Fig. 6), também indica fraca influência de correntes ou de eventos de retrabalhamento.

A aparente contradição entre alguns dados palinológicos e as interpretações sedimentares e tafonômicas pode ser explicada pelo transporte eólico dos palinóforos, de áreas mais interiores e afastadas do local de depósito dos fósseis. A combinação de desarticulação, ausência de orientação dos ossos e presença de marcas compatíveis com predação ou necrofagia, sugere que a carcaça terá sido parcialmente consumida antes da sua deposição final num contexto de fraca energia hidrodinâmica.

No que respeita à presença de fósseis de ornitópodes no Barremiano do Cabo Espichel, a ocorrência de pegadas atribuídas ao icnogénero *Caririchnium* identificadas nos sítios da Boca do Chapim e da Praia do Areia do Mastro (Figueiredo *et al.*, 2022a) fornecem evidências relevantes sobre a presença e comportamento de ornitópodes nesta região, durante o Barremiano. Estas pegadas, geralmente associadas a iguanodontídeos, podem corresponder a membros basais de *Ankylopollexia* ou a representantes primitivos de *Styracosterna*, refletindo a diversidade morfológica e taxonómica destes dinossauros herbívoros. De modo semelhante, o molde natural de uma pegada de ornitópode registado na Praia do Guincho, na Formação de Papo Seco, em calcários de grão grosseiro (Figueiredo *et al.*, 2017), reforça esta atribuição ao mesmo icnogénero (Figueiredo *et al.*, 2022a), ampliando a distribuição paleogeográfica e paleoambiental destes vestígios.

Os fósseis de ornitópodes recuperados em diferentes níveis estratigráficos indicam que estes animais integravam um ecossistema complexo, onde coexistiam com outros dinossauros, invertebrados marinhos e salobres, plantas, peixes, crocodilomorfos, pterossauros e tartarugas (Figueiredo *et al.*, 2015, 2022b). A abundância de pegadas de ornitópodes é coerente com a interpretação de um ambiente lagunar de águas rasas, cujas margens vegetadas poderiam servir como zonas de pasto para estes grandes herbívoros (Figueiredo *et al.*, 2021, 2022a).

A diversidade de restos osteológicos de ornitópodes da Formação de Papo Seco é notável (Lapparent e Zbyszewski, 1957; Figueiredo *et al.*, 2022b), destacando-se o achado de um esqueleto parcial de grande porte que partilha características anatómicas com táxons barremianos europeus (Figueiredo *et al.*, 2022b). Estas semelhanças sugerem afinidades biogeográficas com outras formas contemporâneas da Península Ibérica e do sul de França, apontando para uma fauna relativamente homogênea na região durante o Barremiano (Figueiredo *et al.*, 2022b).

Nos níveis superiores da Formação de Areia do Mastro — unidade imediatamente subjacente à Formação de Papo Seco — foram igualmente descritas novas pegadas e trilhos que oferecem informações valiosas sobre o comportamento locomotor e social destes dinossauros (Figueiredo *et al.*, 2022a). A elevada densidade de trilhos indica que os ornitópodes não seriam animais solitários, mas sim gregários, deslocando-se em bandos possivelmente em busca de alimento em zonas costeiras sucessivamente vegetadas ou em resposta a variações sazonais na disponibilidade de recursos vegetais.

No contexto paleoecológico mais amplo, os ornitópodes desempenhariam um papel fundamental na estrutura e dinâmica dos ecossistemas barremianos do Cabo Espichel. Em conjunto com predadores terópodes, pequenos herbívoros e outros vertebrados, estes dinossauros contribuíam para a estabilidade ecológica e para o ciclo de produção primária e de predação (Figueiredo *et al.*, 2022b). Compreender estas interações é essencial para reconstruir as comunidades de dinossauros do Cretácico Inferior e para avaliar as suas respostas às pressões ambientais, incluindo variações climáticas e mudanças na vegetação.

A disposição caótica e desarticulada dos elementos esqueléticos do dinossauro observada no conjunto fossilífero da Formação de Papo Seco (Fig. 6), sem qualquer orientação preferencial, ainda compatível com deposição em ambiente de baixa energia, com água salobre de circulação restrita, bem como escassa influência de correntes ou eventos de retrabalhamento por transporte sedimentar. Tais características tafonómicas são coerentes com um contexto protegido da ondulação marinha, em estuário, onde a decomposição e desarticulação ocorrem com mínima perturbação hidrodinâmica (Martill, 1993; Zhou *et al.*, 2003).

O espécime CPGP.2.07 apresenta vértebras caudais, costelas, lâminas sacrais, ísquio, escápula e falanges pedais com características consistentes com iguanodontianos basais do Barremiano europeu. As vértebras caudais anteriores apresentam os processos transversos dorsolateralmente inclinados, semelhantes a *Morelladon beltrani* (Gasulla *et al.*, 2015; Verdú *et al.*, 2015) e distintos de *Iguanodon bernissartensis*, mais robustos (Norman, 1980). As caudais médias tornam-se anficélicas, com sulco ventral e processos transversos robustos e laterais, como em *I. bernissartensis* (Norman, 1980), *Mantellisaurus atherfieldensis* (Norman, 2015; Bonsor, *et al.*, 2023) ou *Brighstoneus simmondsi* (Lockwood *et al.*, 2021). As lâminas sacrais são robustas e amplas, adaptadas à transmissão de forças para a pelve, como em *I. bernissartensis* (Norman, 1980; Maidment e Barrett, 2012) e *Mantellisaurus* (McDonald, 2012b).

O ísquio revela um conjunto de traços morfológicos singulares que o tornam particularmente informativo em termos comparativos. A configuração expandida da região proximal, associada à compressão lateral e à presença de uma crista bem marcada ao longo da haste, confere-lhe um perfil distintivo face a outros exemplares conhecidos. É reto, gracil, sem expansão distal e com crista longitudinal, aproximando-se de *Mantellisaurus* (Norman, 1986; Paul, 2007; Norman, 2015) e de outros iguanodontianos ibéricos (*Morelladon*, *Delapparentia Magnamanus*: Ruiz-Omeñaca, 2011; Gasca *et al.*, 2014; Gasulla *et al.*, 2015; Verdú *et al.*, 2015; Fuentes-Vidarte *et al.*, 2016; Medrano-aguado *et al.*, 2023) mas distinto de *I. bernissartensis* (Norman, 1980; Verdú *et al.*, 2017), de *I. galvensis* (Verdú *et al.*, 2015) ou de *Comptonatus chasei* (Lockwood *et al.*, 2024). Em conjunto, estas particularidades estruturais reforçam a importância diagnóstica do elemento e poderão refletir adaptações anatómicas com valor filogenético no seio dos grandes iguanodontianos.

A falange ungueal pedal III é robusta, subquadrangular, truncada distalmente e com sulcos laterais acentuados, distinguindo-se de *I. bernissartensis* (Norman, 1980; 2010; McDonald, 2012b), *Mantellisaurus* (Norman, 1998; 2010; McDonald, 2012b) e *Morelladon* (Gasulla *et al.*, 2015) pela forma e ornamentação, podendo refletir diferenças funcionais (Paul, 2008).

7. RELAÇÕES COM OUTROS ORNITÓPODES DO BARREMIANO EUROPEU

Neste estudo, apresentamos uma comparação preliminar do ornitópode de Boca do Chapim com base em Paul (2007), McDonald (2012a,b), McDonald *et al.* (2012a, 2017), Gasulla *et al.* (2012), Gasca *et al.* (2015), Boyd (2015). CPGP.2.07 apresenta uma combinação de características morfológicas que o inserem firmemente no clade dos Styracosterna. A análise das vértebras evidencia traços plesiomórficos, nomeadamente centros vertebrais com morfologia opistocélica e anficélica, processos transversos pronunciados e espinhas neurais robustas, elementos estes típicos de grupos basais dentro do Iguanodontia (Norman, 2004; 2011; Lockwood *et al.*, 2024), e ainda observáveis em membros primitivos dos *Styracosterna* (Norman, 2010; McDonald, 2012a,b). A morfologia pélvica, em particular a configuração do ísquio, revela uma estrutura reta e delgada, contrastando com a forma mais robusta e levemente curvada, observada em *Iguanodon bernissartensis* (Norman, 1980), e aproximando-o de formas mais basais, como *Mantellisaurus atherfieldensis*, *Morelladon beltrani* e *Proa valdearinnoensis*, cujos ísquios são relativamente retos, estreitos e lateralmente comprimidos (Norman, 1980, 2011; McDonald *et al.*, 2013; Gasulla *et al.*, 2015). Este detalhe anatómico, associado às características específicas da falange ungueal pedal, aproxima o espécime CPGP.2.07 de *Mantellisaurus atherfieldensis*, sugerindo uma relação filogenética mais próxima deste do que do género *Iguanodon* (Norman, 1980; 2015; 2015; McDonald, 2012a,b).

No que respeita às distinções relativamente a *Iguanodon bernissartensis* e *I. galvensis*, o CPGP.2.07 distingue-se pela ausência da curvatura e robustez no ísquio, bem como por diferenças morfológicas nos processos vertebrais, indicando uma divergência evolutiva significativa em relação a estes táxons mais derivados (Norman, 2010; McDonald, 2012a). Manifesta também características que apontam para uma posição ligeiramente mais derivada do que alguns iguanodontianos ibéricos, nomeadamente em traços específicos do ísquio e na morfologia dos processos vertebrais caudais médios, ainda que não atinja o nível de derivação apresentado por *Iguanodon* (McDonald *et al.*, 2010).

Assim, o CPGP.2.07 representa um iguanodontiano basal do Barremiano europeu que, apesar das suas afinidades com *Mantellisaurus* e alguns táxones ibéricos, se mantém claramente distinto dos iguanodontianos mais derivados. Enquanto se aguarda a análise filogenética, este espécime parece situar-se numa posição intermediária dentro do clade Styracosterna, entre os iguanodontianos basais mais primitivos, como *Morelladon* e outros representantes ibéricos, e as formas mais avançadas deste grupo (Norman, 2011; McDonald, 2012 a), contribuindo para o entendimento da evolução e diversidade dos iguanodontianos durante o Cretácico Inferior, podendo ser uma nova espécie de ornitópode do Barremiano europeu.

8. CONCLUSÃO

Os afloramentos da Formação de Papo Seco, do Barremiano inferior, têm fornecido importantes restos fósseis de vertebrados, incluindo dinossauros (como terópodes, saurópodes e ornitópodes), crocodiliformes, pterossauros, tartarugas e peixes ósseos. Os restos destes dinossauros terão se depositado numa planície intermareal a submareal estuarina. Os fósseis de ornitópodes, encontrados em três locais

principais, maioritariamente compreendem restos e pós-cranianos, com destaque para um esqueleto parcial encontrado no sítio de Boca do Chapim. Esses restos foram atribuídos a Ornithopoda indeterminados, Iguanodontia indeterminados e cf. *Styracosterna* indeterminados, com características dentárias e morfológicas que indicam a presença do clade *Styracosterna*.

Este estudo descreve preliminarmente os elementos pós-cranianos do exemplar CPGP.2.07, expandindo o registo deste grupo de dinossauros no Cretácico Inferior da Península Ibérica.

A análise do ísquio, da escápula e de elementos vertebrais revela um conjunto de características anatómicas que, apesar de partilharem traços com táxons bem conhecidos como *Mantellisaurus atberfieldensis* e *Morelladon beltrani*, apresentam combinações morfológicas inéditas que ampliam o espectro de variação conhecido para este clade.

Adicionalmente, a análise palinológica dos sedimentos revelou uma associação dominada por quistos de dinoflagelados, com marcadores bioestratigráficos que confirmam o Barremiano inicial a médio. A predominância destes quistos e o pólen de coníferas sugerem um ambiente costeiro de baixa salinidade, reforçando a hipótese de transporte dos fósseis de ambiente costeiro de transição. Este trabalho representa o primeiro registo de elementos pós-cranianos diagnósticos de um iguanodontiano na Formação do Papo Seco, contribuindo assim para a diversidade, paleobiogeografia e filogenia dos ornitópodes não-hadrossauróides da Bacia Lusitânica durante o Cretácico Inferior, fortalecendo o conhecimento paleontológico na Península Ibérica.

9. AGRADECIMENTOS

Os autores gostariam de agradecer a Fernanda Sousa e a Patrícia Bôto pela ajuda e melhoria das figuras dos ossos do espécime estudado. Este trabalho foi financiado pelo Centro Português de Geo-História e Pré-História, no âmbito do projeto VBCE/PAL06/26 e por fundos nacionais, através da Fundação para a Ciência e Tecnologia (FCT), no âmbito dos projetos: UIDP/00073/2025 (Centro de Geociências), UIDP/04292/2025 (<https://doi.org/10.54499/UIDB/04292/2025>, <https://doi.org/10.54499/UIDP/04292/2025>) MARE - Marine and Environmental Sciences Centre; LA/P/0069/2025 (<https://doi.org/10.54499/LA/P/0069/2025>) ARNET -- Aquatic Research Network; e do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (processo CNPq 304246/2024-7) e da Fundação Carlos Chagas Filho de Amparo à Pesquisa do Estado do Rio de Janeiro (processo E-26/200.998/2024). A investigação de XPX é financiada pelo Governo Basco (grupo IT1485-22).

REFERÊNCIAS

AILLUD, G. F. (2001). *Palaeoecology, Palaeoenvironmental Analysis and Their Application to Sequence Stratigraphy: Lower Cretaceous, Lusitanian Basin*. Tese de doutoramento, Universidade de Plymouth.

- ANTUNES, M.T., MATEUS, O. (2003). Dinosaurs of Portugal. *Comptes Rendus Palevol* 2, 77–95.
- BAUMEL, J. J., & WITMER, L. M. (1993). *Handbook of Avian Anatomy: Nomina Anatomica Avium* (2nd ed.). Publications of the Nuttall Ornithological Club, No. 23.
- BERROCAL-CASERO, M., BARROSO-BARCENILLA, F., CALLAPEZ, P.M., PIMENTEL, R., ALCALDE-FUENTES, M.R., PRIETO, I. (2025) New Ornithopod Remains from the Upper Barremian (Lower Cretaceous) of Vadillos-1 (Cuenca, Spain). *Fossil Studies*, 3, 5. <https://doi.org/10.3390/fossils3010005>
- BERTHOU, P. Y., & HASENBOEHLER, B. (1982). Les kystes de Dinoflagellés de l’Albien et du Cénomanién de la région de Lisbonne (Portugal). Répartition et Intéret Stratigraphique. *Cuadernos de Geología Ibérica*, 8, 761–779.
- BERTHOU, P. Y., & LAUVERJAT, J. (1979). Éssai de synthèse paléogéographique et paléobiostratigraphique du bassin occidental portugais au cours du Crétacé supérieur. *Ciências Da Terra* (UNL), 5, 121–144.
- BERTHOU, P. Y., HASENBOEHLER, B., & MORON, J. M. (1981). Apports de la palynologie fi la stratigraphie du Crétacé moyen et supérieur du bassin occidental portugais. *Memórias e Notícias de Coimbra*, 91–92, 183–221.
- BERTOZZO, F., CAMILO, B., ARAÚJO, R., MANUCCI, F., KULLBERG, J. C., CERIO, D. G., CARVALHO, V. F., MARREAS, P., FIGUEIREDO, S. D., GODEFROIT, P. (2025). *Cariocecus bocagei*, a new basal hadrosauroid from the Lower Cretaceous of Portugal. *Journal of Systematic Palaeontology*, 23(1). <https://doi.org/10.1080/14772019.2025.2536347>
- BOYD (2015), The systematic relationships and biogeographic history of ornithischian dinosaurs. *PeerJ* 3:e1523, DOI 10.7717/peerj.1523
- BONSOR, J. A., LOCKWOOD, J. A. F., LEITE, J. V., SCOTT-MURRAY, A., E MAIDMENT, S. C. R. (2023). The osteology of the holotype of the British iguanodontian dinosaur *Mantellisaurus atherfieldensis*. *Monographs of the Palaeontographical Society*, 177 (665): 1–63. <https://doi.org/10.1080/02693445.2023.2234156>
- BUFFETAUT E. 2007. The spinosaurid dinosaur *Baryonyx* (Saurischia, Theropoda) in the Early Cretaceous of Portugal. *Geological Magazine*, 144(6):1021–1025. doi:10. 1017/S0016756807003883.
- CRESPO, E. G. (2001). *Paleo-Herpetofauna de Portugal*. Museu Bocage – M.N.H.N., Lisboa, 183 p.
- DAVEY, R. J. (1970). Non-Calcareous Micro Plankton From The Cenomanian Of England Northern France And North America Part 2. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology*, 18(8), 333–397.
- DINIS, J. L., REY, J., CUNHA, P. P., CALLAPEZ, P., & PENA DOS REIS, R. (2008). Stratigraphy and allogenic controls of the western Portugal Cretaceous: an updated synthesis. *Cretaceous Research*, 29(5–6), 772–780. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2008.05.027>
- DUANE, A. M. (1997). Taxonomic investigations of palynomorphs from the byers group (upper Jurassic-Lower Cretaceous), Livingston and Snow islands, Antarctic Peninsula. *Palynology*, 21(1), 123–144. <https://doi.org/10.1080/01916122.1997.9989491>
- EBERTH, D. A., & CURRIE, P. J. (2005). Vertebrate taphonomy and taphonomic modes. In P. J. Currie & E. B. Koppelhus (Eds.), *Dinosaur Provincial Park: A Spectacular Ancient Ecosystem Revealed*. Indiana University Press, 453–477.
- FIGUEIREDO, S. D. (2010). Breve notícia sobre a descoberta de um novo dinossauro ornitópede no Cabo Espichel. *Boletim do Centro Português de Geo-História e Pré-História*, III(4), 7–15.
- FIGUEIREDO, S. D. 2014. *Os Dinossáurios em Território Português: as espécies, as jazidas e os fósseis*. Chiado Editora, Lisboa.
- FIGUEIREDO, S. D., CARVALHO, I. S., PEREDA-SUBERBIOLA, X., CUNHA, P. P., ANTUNES, V., & DÍAZ-MARTÍNEZ, I. (2022a). New ornithopod footprints from the Areia do Mastro Formation (Lower Cretaceous), Espichel Cape

- (Portugal, Western Iberia) and their context in the Iberian ichnological ornithopod record. *Cretaceous Research*, 131, 105069. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2021.105069>
- FIGUEIREDO, S. D., ROSINA, P. & FIGUTI, L. (2015). Dinosaurs and other vertebrates from the Papo-Seco Formation (Lower Cretaceous) of southern Portugal. *Journal of Iberian Geology*, 41(3), 301–314. https://doi.org/10.5209/rev_JIGE.2015.v41.n3.47828
- FIGUEIREDO, S. D., ROSINA, P., STRANTZALI, I., ANTUNES, V., & FIGUEIREDO, S. (2020). Paleoenvironmental Approach on the Lower Cretaceous Sequences of Areia do Mastro (Cabo Espichel, Southern Portugal). *Journal of Environmental Science and Engineering A*, 9(2). <https://doi.org/10.17265/2162-5298/2020.02.003>
- FIGUEIREDO, S. D., SILVA, C. M., ROSA, I. M., CUNHA, P. P., & SOUZA CARVALHO, I. (2023). Sauropod dinosaur remains from the Papo-Seco Formation (lower Barremian, Lusitanian Basin, Cabo Espichel, Portugal): previous and new discoveries. *Cretaceous Research*, 151, 105657. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2023.105657>
- FIGUEIREDO, S. D., SOUZA CARVALHO, I., PEREDA-SUBERBIOLA, X., CUNHA, P. P., STRANTZALI, I. B., & ANTUNES, V. (2022b). Ornithopod dinosaur remains from the Papo Seco Formation (lower Barremian, Lusitanian Basin, Portugal): A review of old and new finds. *Historical Biology*, 35(7), 1–12. <https://doi.org/10.1080/08912963.2022.2138372>
- FUENTES VIDARTE, C., MEIJIDE CALVO, M., MEIJIDE FUENTES, F., & MEIJIDE FUENTES, M. (2016). Un nuevo dinosaurio estiracosterno (Ornithopoda: Ankylopollexia) del Cretácico Inferior de España. *Spanish Journal of Palaeontology*, 31(2), 407–446. <https://doi.org/10.7203/sjp.31.2.17163>
- GASCA, J., CANUDO, J. I., MORENO-AZANZA, M., (2014) On the diversity of Iberian iguanodont dinosaurs: New fossils from the lower Barremian, Teruel province, Spain. *Cretaceous Research*, 50: 264-272. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2014.05.009>.
- GASCA J., MORENO-AZANZA M., RUIZ-OMEÑACA J.I., CANUDO J.I. (2015). New material and phylogenetic position of the basal iguanodont dinosaur *Delapparentia turolensis* from the Barremian (Early Cretaceous) of Spain. *Journal of Iberian Geology*, 41(1): 57-70. https://doi.org/10.5209/rev_JIGE.2015.v41.n1.48655
- GASCA PÉREZ, J. M., MORENO-AZANZA, M., BÁDENAS, B., DÍAZ-MARTÍNEZ, I., CASTANERA, D., CANUDO, J. I., AURELL, M. (2017). Integrated overview of the vertebrate fossil record of the Ladruñán anticline (Spain): Evidence of a Barremian alluvial-lacustrine system in NE Iberia frequented by dinosaurs. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 472, 192-202. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2017.01.050>
- GASULLA, J., ESCASO, F., ORTEGA, F., & SANZ, J. L. (2015). A new styracosternan hadrosauriform (Dinosauria: Ornithopoda) from the Lower Cretaceous of Morella (Spain). *PLoS ONE*, 10(12), e0144167. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0144167>
- HARDING, I. C. (1986). An early Cretaceous dinocyst assemblage from the Wealden of Southern England. In D.J. Batten & D.E.G. Briggs (Eds.), *Studies in Palaeobotany and Palynology in Honour of N.F. Hughes*. Special Papers in Palaeontology, Vol. 35, 95–110.
- HASENBOEHLER, B. (1981). Etude Paléobotanique et Palynologique de l'Albien et du Cénomanien au Sud de l'accident de Nazaré (Province d'Estremadura, Portugal). *Ibêse 3^e Cycle. Paris, Mémoires Des Sciences de La Terre*, 81/29, 1–317.
- JAIN, K. P., & MILLEPIED, J. (1975a). Cretaceous microplankton from the Senegal. Basin, W. Africa, Pt. II. Systematics and Biostratigraphy. *Geophytology*, 5(5), 126–171.
- LAPPARENT, A. F., ZBYSZEWSKI, G. (1957). *Les dinosauriens du Portugal*. Memórias dos Serviços Geológicos de Portugal, Lisboa, 63 pp.

- LEEREVELD, H. (1997). Upper Tithonian-Valanginian (Upper Jurassic-Lower Cretaceous) dinoflagellate cyst stratigraphy of the western Mediterranean 1. *Cretaceous Research*, 18: 385–420.
- LOCKLEY, M. G., FARLOW, J. O., MEYER, C. A., (1994b). *Brontopodus* and *Parabrontopodus* ichnogen. nov. and the significance of wide- and narrow-gauge sauropod trackways. In: Lockley, M.G., dos Santos, V.F., Meyer, C.A., Hunt, A. (Eds.), Aspects of Sauropod Paleobiology, *Gaia* 10: 135 - 145.
- LOCKLEY, M. G., MEYER, C. A., SANTOS, V. F., (1994a). Trackway evidence for a herd of juvenile sauropods from the Late Jurassic of Portugal. In: Lockley, M.G., Santos, V.F., Meyer, C.A., Hunt, A.P. (Eds.), Aspects of Sauropod Paleobiology, *Gaia* 10: 27 - 35.
- LOCKWOOD, J. A. F., MARTILL, D. M., & MAIDMENT, S. C. R. (2024). *Comptonatus chasei*, a new iguanodontian dinosaur from the Lower Cretaceous Wessex Formation of the Isle of Wight, southern England. *Journal of Systematic Palaeontology*, 22(1). <https://doi.org/10.1080/14772019.2024.2346573>
- LOCKWOOD, J. A. F., MARTILL, D. M., & MAIDMENT, S. R. M. (2021). A new hadrosauriform dinosaur from the Wessex Formation, Wealden Group (Early Cretaceous), of the Isle of Wight, southern England, *Journal of Systematic Palaeontology*, 19, 847–888.
- MADZIA, D., ARBOUR, V. M., BOYD, C. A., FARKE, A. A., CRUZADO-CABALLERO, P., & EVANS, D. C. (2021). The phylogenetic nomenclature of ornithischian dinosaurs. *PeerJ*, 9, e12362.
- MAIDMENT, S.C. AND BARRETT, P.M. (2012). Osteological correlates for quadrupedality in ornithischian dinosaurs. *Acta Palaeontologica Polonica*, 59: 53 - 70 <https://doi.org/10.4202/app.2012.0065>
- MANUPELLA, G., ANTUNES, M. T., PAIS, J., RAMALHO, M. M., & REY, J. (1999). Notícia Explicativa da Carta Geológica de Setúbal Folha 38-B. *Serviços Geológicos de Portugal*, 1–143.
- MARTILL, D. M. (1993). Fossils of the Santana and Crato formations, Brazil. *Palaeontological Association Field Guides to Fossils*, 5, 1–158.
- MATEUS O, ARAÚJO R, NATÁRIO C, CASTANHINHA R. 2011. A new specimen of the theropod dinosaur *Baryonyx* from the early Cretaceous of Portugal and taxonomic validity of *Suchosaurus*. *Zootaxa*. 2827(1):54–68. doi:10.11646/zootaxa.2827.1.3.
- MATEUS O., ESTRÁVIZ-LÓPEZ, D. (2022). A new theropod dinosaur from the early cretaceous (Barremian) of Cabo Espichel, Portugal: Implications for spinosaurid evolution. *PLoS ONE* 17(2): e0262614. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0262614>
- MCDONALD, A. T. (2012a). Phylogeny of basal iguanodonts (Dinosauria: Ornithischia): an update. *PLoS ONE*, 7(5): e36745.
- MCDONALD, ANDREW T. (2012b). The status of *Dollodon* and other basal iguanodonts (Dinosauria: Ornithischia) from the upper Wealden beds (Lower Cretaceous) of Europe. *Cretaceous Research*. 33: 1–6. doi:10.1016/j.cretres.2011.03.002
- MCDONALD, A.T., ESPILEZ, E., MAMPEL, L., KIRKLAND, J.I., AND ALCALA, L. (2013). An unusual new basal iguanodont (Dinosauria: Ornithopoda) from the Lower Cretaceous of Teruel, Spain. *Zootaxa*, 3595:61-76. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.3595.1.3>
- MEDRANO-AGUADO, E, PARRILLA-BEL, J., GASCA, J. M., ALONSO, A., CANUDO, J. I. (2023). Ornithopod diversity in the Lower Cretaceous of Spain: New styracosternan remains from the Barremian of the Maestrazgo Basin (Teruel province, Spain), *Cretaceous Research*, 144, 105458.<https://doi.org/10.1016/j.cretres.2022.105458>.

- MYERS, T.S., FIORILLO, A.R. (2009). Evidence for gregarious behaviour and age segregation in sauropods. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 274: 96 - 104.
- MORENO, K., DE VALAIS, S., BLANCO, N., TOMLINSON, A.J., JACAY, J., CALVO, J.O. (2012). Large theropod dinosaur footprint associations in western Gondwana: behavioural and palaeogeographic implications. *Acta Palaeontologica Polonica* 57 (1): 73 - 83.
- MORON, J. (1981). *Etude paléobotanique et palynologique de l'Albien et du Cenomanien du Bassin occidental portugais au sud de l'accident de Nazaré (province d'Esremadura, Portugal)*. These de 3° Cycle, Université Pierre et Marie Curie, Paris, 3–287.
- NORMAN, D. B. (1980). On the ornithopod dinosaur *Iguanodon bernissartensis* from the Lower Cretaceous of Bernissart (Belgium). *Mémoires de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique*, 178, 1–103.
- NORMAN, D. B. (1986). On the anatomy of *Iguanodon atherfieldensis* (Ornithischia: Ornithopoda). *Bulletin of the British Museum (Natural History)*, 39(1), 1–62.
- NORMAN, D. B. (2004). Basal Iguanodontia. In D. B. Norman *et al.* (Eds.), *The Dinosauria* (2nd ed., University of California Press, 413–437.
- NORMAN, D. B. (2010). A taxonomy of iguanodontian (Dinosauria: Ornithopoda) from the lower Wealden Group (Cretaceous: Valanginian) of southern England. *Zootaxa*. 2489: 47–66. doi:10.11646/zootaxa.2489.1.3
- NORMAN D. B. (2011) On the osteology of the lower Wealden (Valanginian) ornithopod *Barilium dawsoni* (Iguanodontia: Styracosterna). *Special Papers in Palaeontology* 86: 165–194.
- PAUL, G. S. (2007). Turning the old into the new: a separate genus for the gracile iguanodont from the Wealden of England. In: Carpenter, K. (ed.), *Horns and Beaks: Ceratopsian and Ornithopod Dinosaurs*. Indiana University Press.
- PAUL, G. S. (2008). A revised taxonomy of the iguanodont dinosaur genera and species. *Cretaceous Research*, 29(2), 192–216. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2007.04.009>
- PIASECKI, S. (1984). Dinoflagellate cyst stratigraphy of the Lower Cretaceous Jydegård Formation, Bornholm, Denmark. *Bulletin of the Geological Society of Denmark*, 32/3-4, pp. 145-161.
- RAMÍREZ-VELASCO, A. A. e ALVARADO-ORTEGA, J. (2022) Guía osteológica de los dinosaurios hadrosauroideos (Ornithopoda, Hadrosauroidea), primera parte: esqueleto postcraneano. *Boletín del Instituto de Geología*, 124 (1): 1 – 43
- REY, J. (1972). Recherches géologiques sur le Crétacé inférieur de l'Estremadura (Portugal). *Memórias Dos Serviços Geológicos de Portugal*, 21, 1–477.
- REY, J., GRACIANSKY, P. C. DE, & JACQUIN, TH. (2003). Les séquences de dépôt dans le Crétacé inférieur du Bassin Lusitanien. *Comunicações Do Instituto Geológico e Mineiro*, 90, 15–42.
- RIDING, J. B., & WARNY, S. (2008). Palynological Techniques. 2nd Edition Clair A. Brown J.B. Riding, S. Warny, eds. *American Association of Stratigraphic Palynologists Foundation*, 1–137.
- RUIZ-OMEÑACA, J. I. (2011). *Delapparentia turolensis* nov. gen et sp., un nuevo dinosaurio iguanodontoideo (Ornithischia: Ornithopoda) en el Cretácico Inferior de Galve. *Estudios Geológicos*, 67(1), 83–110 <https://doi.org/10.3989/egeo.l40276.124>
- RUIZ-OMEÑACA, J. I., CANUDO, J. I., CUENCA-BESCÓS, G., CRUZADO-CABALLERO, P., & GASCA, J. M. (2012). Ornithopoda. In: Canudo, J. I. & Gasca, J. M. (Eds.), *Dinosaurs and other vertebrates from the Galve area, Spain. Instituto de Estudios Turolenses*, 139–165.

- SAUVAGE H.-E. (1897-1998). *Vertébrés fossils du Portugal. Contribution à l'étude des Poissons et des Reptiles du Jurassique et Crétacique*. Direção dos Trabalhos Geológicos de Portugal, 98 pp.
- SCHRANK, E. & MAHMOUD, M. S. (1998). Palynology (pollen, spores and dinoflagellates) and cretaceous stratigraphy of the Dakhla Oasis, central Egypt. *Journal of African Earth Sciences*, 26(2), 167–193. [https://doi.org/10.1016/S0899-5362\(98\)00004-9](https://doi.org/10.1016/S0899-5362(98)00004-9)
- SERENO, P. C. (1986). Phylogeny of the bird-hipped dinosaurs (Order Ornithischia). *National Geographic Research*, 2, 234–256.
- TRINCÃO, P. (1985). Estudo palinostratigráfico do Cretácio inferior português ante-albiano. *Centro de Geociências da Universidade de Coimbra*, INIC, Coimbra, 1–102.
- TRINCÃO, P., PENA DOS REIS, R., PAIS, J., & CUNHA, P. P. (1989). Palinomorfos ante-cenomanianos do «Grés do Buçaco» (Louça, Portugal). *Ciências Da Terra (UNL)*. Lisboa, 10, 51–64.
- VAKHRAMEYEV, V. A. (1982). Classopollis pollen as an indicator of Jurassic and Cretaceous climate. *International Geology Review*, 24(10), 1190–1196. <https://doi.org/10.1080/00206818209451058>
- VAN HELMOND, N. A. G. M., SLUIJS, A., REICHAERT, G. J., DAMSTÉ, J. S. S., SLOMP, C. P., & BRINKHUIS, H. (2014). A perturbed hydrological cycle during Oceanic Anoxic Event 2. *Geology*, 42(2), 123–126. <https://doi.org/10.1130/G34929.1>
- VERDÚ, F. J., ROYO-TORRES, R., COBOS, A., ALCALÁ, L. (2015). Perinates of a new species of Iguanodon (Ornithischia: Ornithopoda) from the lower Barremian of Galve (Teruel, Spain). *Cretaceous Research*, 56: 250-264. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2015.05.010>
- VERDÚ, F. J., ROYO-TORRES, R., GODEFROIT, P., ROYO-TORRES, R., COBOS, A., ALCALÁ, L. (2017). Individual variation in the postcranial skeleton of the Early Cretaceous *Iguanodon bernissartensis* (Dinosauria: Ornithopoda). *Cretaceous Research*, 74: 65-86. <https://doi.org/10.1016/j.cretres.2017.02.006>
- WAVA (World Association of Veterinary Anatomists). (2017). *Nomina Anatomica Veterinaria* (6th ed.). International Committee on Veterinary Gross Anatomical Nomenclature.
- WOOD, G. D., GABRIEL, A. M., & LAWSON, J. C. (1996). Palynological techniques-processing and microscopy. In: J. Jansonius, D.C. Mcgregor, Eds., Palynology: Principles and applications. *American Association of Stratigraphic Palynologists*, 1, 29–50.
- ZHOU, Z., BARRETT, P. M., & HILTON, J. (2003). An exceptionally preserved Lower Cretaceous ecosystem. *Nature*, 421(6925), 807–814. <https://doi.org/10.1038/nature01420>