

Nuevos restos de *Allosaurus fragilis* (Theropoda: Carnosauria) del yacimiento de Andrés (Jurásico Superior; Centro-Oeste de Portugal)

New Allosaurus fragilis remains (Theropoda: Carnosauria) from Andrés locality (Upper Jurassic; Center-West of Portugal)

Elisabete Malafaia^{1,2,3}, Pedro Dantas^{1,2,3}, Francisco Ortega^{1,3,4} y Fernando Escaso^{1,5,6}

¹Laboratório de História Natural da Batalha. Apartado-116, 2441-901 Batalha, Portugal. emalafaia@gmail.com

²Museu Nacional de História Natural (Universidade de Lisboa). Rua da Escola Politécnica 58, 1250-102 Lisboa, Portugal

³Laboratório de História Natural da Associação Leonel Trindade. Apartado-25, 2564-909, Torres Vedras, Portugal.

⁴Grupo de Biología, Departamento de Física Matemática y de Fluidos, Facultad de Ciencias, UNED. Senda del Rey 9, Madrid 28040, España.

⁵Unidad de Paleontología, Departamento de Biología, Universidad Autónoma de Madrid. C/ Darwin 2, 28049 Madrid, España.

⁶Museo de las Ciencias de Castilla-La Mancha. Plaza de la Merced 1, 16001 Cuenca, España.

Resumen

Se estudia un conjunto de restos de terópodos recogidos en 1988 en el yacimiento de Andrés (Pombal, Jurásico Superior de Portugal) consistente en elementos craneales, del esqueleto axial y apendiculares. El análisis preliminar de este material permitió identificar *Allosaurus fragilis* en el Jurásico Superior portugués, pero gran parte del material se encontraba aún en fase de preparación. Concluida esta fase, se describe el conjunto completo de material asignado a este taxón recogido en la primera excavación de Andrés y se discute su asignación taxonómica. La nueva información es compatible con la diagnosis de *Allosaurus fragilis* y se corresponde con la variabilidad intraespecífica descrita para esta especie, por lo que se mantiene esta asignación.

Por otra parte, se discute la asignación del material de Andrés a *Allosaurus europaeus* atendiendo a que el análisis de la diagnosis de esta especie y su comparación con el material recogido en Andrés, aconsejan considerar *A. europaeus* como un sinónimo de *A. fragilis*.

Palabras clave: Theropoda, *Allosaurus*, Jurásico Superior, Portugal, Sistemática filogenética.

Abstract

A collection of theropod remains was collected at the Andrés locality (Pombal, Upper Jurassic of Portugal) in 1988, is studied. This collection is composed by cranial, axial, and appendicular elements. The preliminary analysis of this material allowed identifying *Allosaurus fragilis* in the Portuguese Jurassic, but most of the remains were still incompletely prepared. Therefore, after finishing their preparation the whole collection is described, and their assignment is discussed. The set of characters now available results indistinguishable with the diagnosis of *Allosaurus fragilis*, and fits within the described intraspecific variability for the species. This allows us to support this assignment. On the other hand, the assignment of the specimens from Andrés to *Allosaurus europaeus* is discussed. In fact, the analysis of the diagnosis of this species, and its comparison with the previous Andrés collection, let us to consider *Allosaurus europaeus* as a synonym of *Allosaurus fragilis*.

Keywords: Theropoda, *Allosaurus*, Upper Jurassic, Portugal, Phylogenetic Systematic.

INTRODUCCIÓN

Los dinosaurios del Jurásico Superior portugués constituyen un argumento importante en el conocimiento de los primeros pasos de la apertura del Atlántico norte (Dantas et al. 1999, Pérez-Moreno et al. 1999, Ortega et al. 2006, Escaso et al. 2007). En este registro se han descrito taxones compartidos con las formaciones sincrónicas en América del Norte junto a taxones supuestamente endémicos, generándose una serie de incongruencias actualmente en fase de estudio. Los terópodos de la Cuenca Lusitánica son uno de los grupos que más información han aportado a esta discusión. Su registro está constituido hasta ahora por *Ceratosaurus*, el espinosauroide *Torvosaurus*, los carnosaurios *Lourinhanosaurus* y *Allosaurus* y el tiranosauroide *Aviatyrannis*, junto a una colección de restos, muchos de ellos únicamente dientes, que podrían atribuirse a distintos taxones de nivel supragenérico (Ortega et al. 2006). Entre estos, el terópodo mejor representado y el que, por el momento, facilita más argumentos para la discusión paleobiogeográfica es *Allosaurus* (Fig. 1B). El registro portugués de *Allosaurus* está actualmente compuesto por el material del yacimiento de Andrés, previamente asignado a *Allosaurus fragilis* (Pérez-Moreno et al. 1999; Dantas et al. 1999), un pequeño maxilar de la mina de Guimarota, en Leiria (Rauhut & Fechner 2005), un esqueleto parcial, aún inédito, del yacimiento de Cambelas (Torres Vedras) y un fragmento de cráneo de Praia de Vale Frades, en Lourinhã, y para el que se ha creado la especie *Allosaurus europaeus* (Mateus et al. 2006).

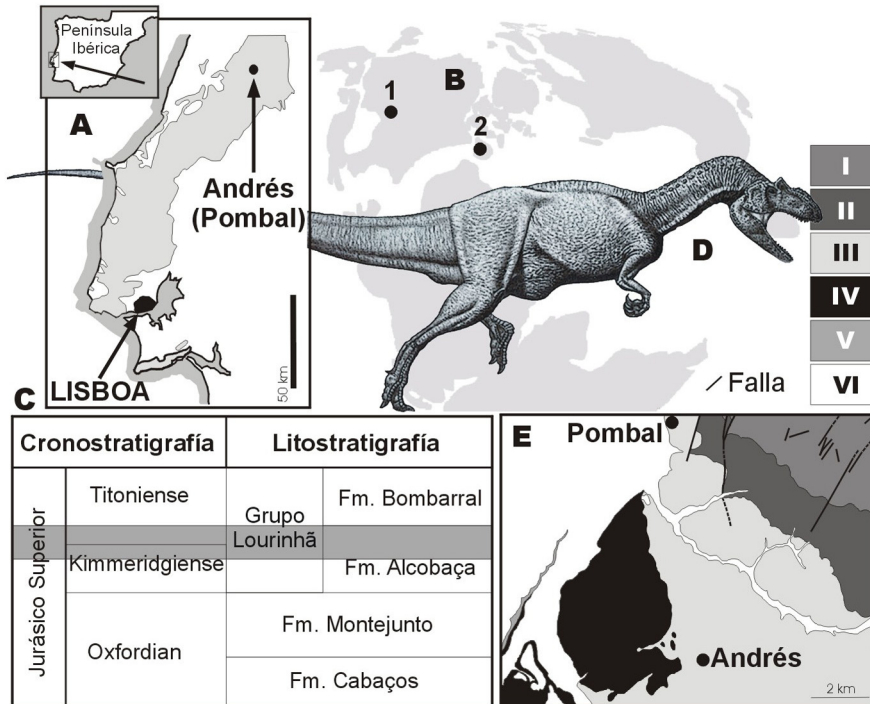


Figura 1. A, Localización del yacimiento de Andrés (Pombal, Jurásico Superior) en el área Centro Occidental portuguesa. El área tramada corresponde a la Cuenca Lusitánica. B, Reconstrucción de la paleogeografía planetaria a finales del Jurásico, 1) Yacimientos de la Formación Morrison, 2) Yacimiento de Andrés. C, Tabla cronolitostratigráfica. El área tramada marca la posición del yacimiento de Andrés. D, Reconstrucción del aspecto en vida de *Allosaurus fragilis*. E, Mapa geológico simplificado del entorno de la localidad de Andrés. Leyenda: Jurásico Superior (I.-Oxfordiense; II.-Kimmeridgiense ζ inf.; III.-Kimmeridgiense ζ sup.-Titónico; IV.-Cretácico Inferior; V.-Cretácico Superior (V); VI.-Cenozoico).

El conjunto de material más importante y más completo recogido hasta la fecha procede del yacimiento de Andrés (Fig. 1A), una pequeña localidad situada en la Freguesia de Santiago de Litém (Pombal, Región de Beira Litoral, Zona Centro-Occidental portuguesa) y conocida desde la década de 1980 (Dantas et al. 1999, Pérez-Moreno et al. 1999, Malafaia et al. 2006). Los niveles en los que está incluido el yacimiento están constituidos principalmente por areniscas y margas que representan paleosuelos y depósitos de ambientes dulceacuícolas propios de un régimen sedimentario fluvial poco profundo, con sucesivas situaciones de inmersión y emersión. Estas capas pertenecen a la parte superior de la Formación Alcobaça o a la Formación Bombarral (=Grés superiores) (ambas incluidas en el Grupo Lourinhã, *sensu* Yagüe et al. 2006) de edad Kimmeridgiense superior-Titónico (Fig. 1C, E).

La fauna de dinosaurios identificada en el yacimiento (Malafaia et al. 2006) está compuesta por terópodos (*Allosaurus* y dromeosáuridos), saurópodos

(titanosauriformes, diplodocoideos y otros), estegosaurios y ornitópodos (camptosáuridos y driosáuridos).

El material de grandes terópodos recogido en 1988 permitió identificar la presencia de *Allosaurus fragilis* (Fig. 1D), un taxón hasta ese momento exclusivo del Jurásico Superior norteamericano (Dantas et al. 1999, Pérez-Moreno et al. 1999). La atribución del material de Andrés a *Allosaurus fragilis* se basaba en una serie de caracteres, como la forma de la escotadura obturadora del isquion, la morfología del pubis, la de la tibia y la altura del proceso ascendente del astrágalo (Pérez-Moreno et al. 1999, Dantas et al. 1999). Sin embargo, gran parte de los elementos de la cintura pélvica y de los miembros posteriores se encontraban incluidos en una gran concreción carbonatada que impedía el acceso a parte de la información sobre la morfología de algunos elementos. En este momento, tras finalizar la preparación de todo el material recogido en 1988, están disponibles nuevos caracteres con los que se puede comprobar la robustez de la hipótesis filogenética inicial. La colección de material que se describe está compuesta por elementos del esqueleto craneal, varias vértebras, costillas dorsales y gastrales, gran parte de la pelvis y de los miembros posteriores, además de varios fragmentos indeterminados.

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

Tetanurae GAUTHIER, 1986

Avetheropoda PAUL, 1988

Carnosauria HUENE, 1920

Allosauroidea CURRIE & ZHAO, 1993

Allosauridae MARSH, 1879

Allosaurus MARSH, 1877

Allosaurus fragilis (MARSH)

Material: Los ejemplares descritos en este trabajo están depositados en el Laboratório de História Natural da Batalha (LHNB) e identificados con la sigla MNHNUL/AND.001.

DESCRIPCIÓN Y COMPARACIÓN

Esqueleto craneal

Frontal. El ejemplar MNHNUL/AND.001/062 se interpreta como la parte posterior de un frontal derecho. Presenta un contorno rectangular, estrechándose ligeramente en su zona anterior. La superficie dorsal no presenta ornamentación.

El área del contacto interfrontal presenta una línea de sutura constituida por surcos intrincados en la parte posterior, que tienden a desaparecer anteriormente. La zona de articulación con el prefrontal, como es característico en los alosauroides, tiene una zona de recepción profunda en la que se aloja una proyección posterior aguda del prefrontal.

La participación del frontal en el borde orbital está reducida, como ocurre en terópodos más primitivos (ej. *Piatnitzkysaurus*). La sutura interfrontal es diferente de la de *Acrocanthosaurus*, *Carcharodontosaurus* o *Giganotosaurus*, que presentan los frontales prácticamente fusionados y también difiere de la de *Monolophosaurus*, en el que la sutura interfrontal es prácticamente recta (Chure 2000).

Cuadrado. El ejemplar MNHNUL/AND.001/001 corresponde a la región articular de un cuadrado derecho. La superficie articular es convexa en vista dorsal y los cóndilos están separados por una suave depresión. El cóndilo lateral es mayor que el medial que se proyecta ligeramente en dirección dorsal. Este ejemplar comparte con *Allosaurus* y los tiranosáuridos una construcción grácil que no es común en el resto de los terópodos.

Dentición. Los dientes recogidos presentan una morfología típicamente primitiva, semejante a la de *Allosaurus*. Las coronas están comprimidas lateralmente, con el borde distal curvo y el mesial casi recto. Los dos bordes presentan carenas denticuladas que alcanzan la base de la corona mesialmente, pero no distalmente. Los denticulos tienen un contorno rectangular y el ápice romo.

Esqueleto axial

Vértebrales dorsales. El ejemplar MNHNUL/AND.001/002 (Fig. 2M) se interpreta como el centro de una 11^a-12^a vértebra dorsal posterior en el que se ha preservado parte del canal neural. El centro vertebral es relativamente corto, con facetas articulares planas que presentan un contorno subcircular. El reborde ventral de la faceta posterior se proyecta ligeramente en dirección anterior. Esta última superficie articular se sitúa en un plano ligeramente superior a la posterior. El centro tiene forma de polea, con una pronunciada constricción central, debida, en parte, al desarrollo de la una fosa pleurocéllica en la base del canal neural. No existen otros pleurocelos asociados a esta depresión pleurocéllica (Fig. 2M, dp). En sección transversal, el centro tiene un contorno redondeado. Lateralmente, la sutura neurocentral presenta un trazado sinusoidal y ocupa toda la longitud del centro. Ni el centro, ni la parte preservada del arco neural presentan parapófisis.

El ejemplar MNHNUL/AND.001/003 se interpreta como una 13^a-14^a

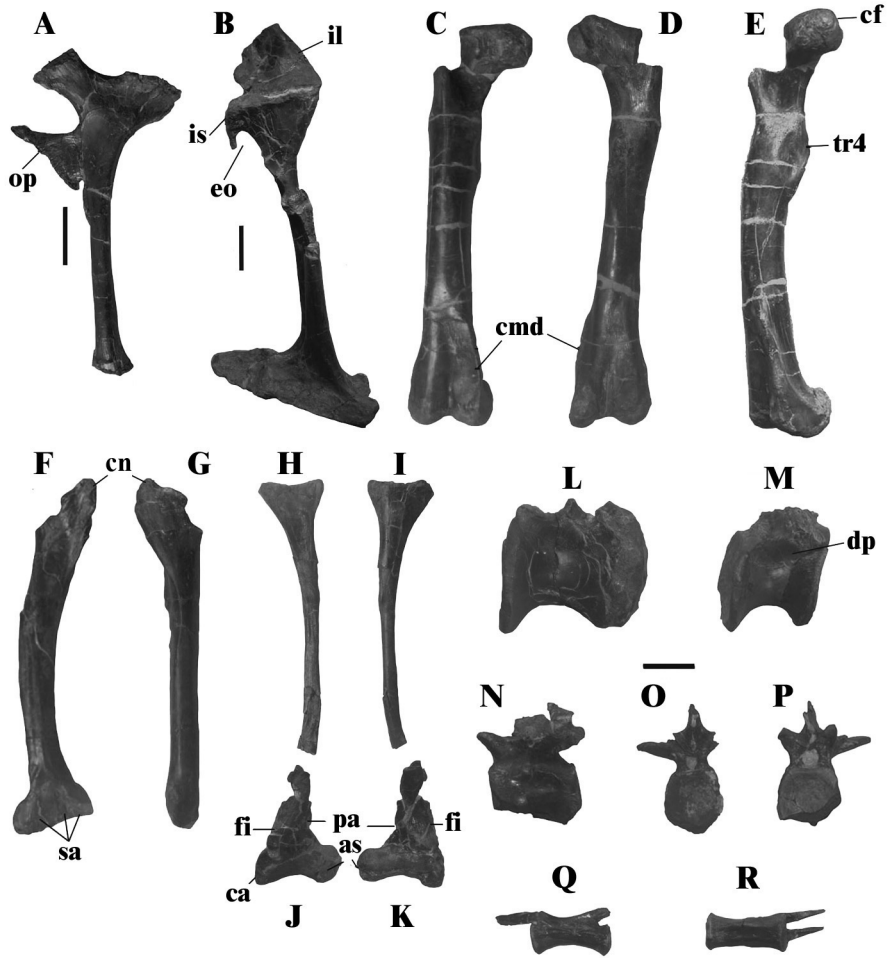


Figura 2. Elementos del ejemplar MNHNUL/AND.001 recogidos en Andrés (Jurásico Superior, Pombal) A, MNHNUL/AND.001/008, isquion izquierdo en vista lateral. B, MNHNUL/AND.001/007, par púbico en vista lateral derecha. C-E, MNHNUL/AND.001/009, fémur derecho en vista anterior(C), posterior (D), medial (E). F, G, MNHNUL/AND.001/011, tibia derecha en vista anterior (F), medial (G). H, I, MNHNUL/AND.001/021, fibula izquierda en vista medial (H), lateral (I). J, K, MNHNUL/AND.001/023, astrágalo, calcáneo y extremidad distal de la fibula derechos en vista medial (J), lateral (K). L, MNHNUL/AND.001/019, centro de la primera vértebra sacra en vista lateral izquierda. M, MNHNUL/AND.001/002, centro de la 11^a-12^a vértebra dorsal en vista lateral izquierda. N-P, MNHNUL/AND.001/018, vértebra caudal anterior en vista lateral izquierda (N) posterior (O), anterior (P). Q, R, MNHNUL/AND.001/016, vértebra caudal posterior en vista lateral derecha (Q), ventral (R). Abreviaturas: as, astrágalo; ca, calcaneo; cf, cabeza femoral; cmd, cresta medio-distal; cn, cresta cnemial; dp, depresión pleurocéllica; eo, escotadura obturadora; fi, fibula; il, ilion; is, isquion; op, proceso obturador; pa, proceso ascendente; sa, superficie del astrágalo; tr4, cuarto trocánter. Escala (A)-(I) 90 mm; (J)-(R): 50 mm.

vértebra dorsal y, aunque es ligeramente menos robusto, presenta una morfología semejante.

No es posible verificar la presencia de hipósforo-hipantro en ninguno de los dos ejemplares. La longitud relativa y la ausencia de pleurocelos centrales está compartida por *Allosaurus* y difiere de la que presentan otros alosauroideos, como *Acrocanthosaurus* (Britt 1993, Harris 1998, Stovall & Langston 1950). En *Saurophaganax*, *Neovenator* y *Carcharodontosaurus* los pleurocelos sólo se presentan en las vértebras dorsales anteriores (Hutt et al. 1996, Sereno et al. 1996, Chure 2000).

Vértebras sacras. El ejemplar MNHNUL/AND.001/019 (Fig. 2L) se interpreta como el centro de la primera vértebra sacra firmemente unido a la parte anterior de la segunda. La faceta articular anterior de la primera vértebra es lisa, ligeramente cóncava y presenta un contorno subcircular. La faceta posterior está fusionada con el centro de la segunda vértebra. No se observan pleurocelos como sucede en las vértebras sacras de otros alosauroideos y tetanuros basales, y la depresión pleurocólica es menos profunda que la que se aprecia en los elementos de la serie dorsal.

La firme unión entre los centros vertebrales permite inferir que, como ocurre en la mayor parte de los ejemplares de *Allosaurus fragilis* y en *Saurophaganax maximus*, la unión de las carillas articulares está reforzada con la presencia de surcos y crestas. En *Allosaurus jimadseni*, *Sinraptor dongi* y *Acrocanthosaurus atokensis* los centros de las vértebras sacras se encuentran desarticulados debido a que no desarrollan este tipo de articulación más elaborada. En *Saurophaganax* la depresión dorso-lateral es amplia y está bien marcada en las primeras vértebras sacras, desapareciendo solamente en las más posteriores. En los ejemplares de Andrés esta depresión tiende a ser superficial en las últimas vértebras dorsales, pero está bien definida en la primera vértebra sacra.

Vértebras caudales. Se han identificado seis vértebras caudales aisladas más o menos completas. El ejemplar MNHNUL/AND.001/018 (Fig. 2N-P) presenta muchas semejanzas con la 4ª vértebra caudal de *Allosaurus fragilis* (Madsen 1976). Se preserva el centro vertebral y parte del arco neural que soporta la extremidad proximal de los procesos transversos y de la espina neural. Las superficies articulares del centro tienen un contorno oval, ligeramente más alto que ancho, difiriendo de la condición que presentan el resto de las vértebras caudales de Andrés. En sección transversal el centro tiene forma de V, ligeramente comprimido lateralmente. La depresión dorso-lateral es muy superficial. Ventralmente, presenta un surco sagital

que atraviesa toda la longitud del centro. La sutura neurocentral es visible y presenta un trazado recto. Las prezigapófisis y las postzigapófisis son cortas, sin sobrepasar la altura de las superficies articulares de los centros y proyectándose desde la base del canal neural. Los procesos transversos son robustos y se proyectan posteriormente desde la base del arco. La espina neural está muy incompleta, pero puede verificarse que estaría bien desarrollada. En el margen anterior se identifica una pequeña división que puede corresponder a la segmentación de la espina neural que presentan las vértebras caudales posteriores en *Allosaurus*. Se aprecia también la presencia de la cicatriz de un ligamento espinoso en los dos márgenes del proceso espinoso.

El ejemplar MNHNUL/AND.001/017 preserva el centro vertebral y parte del arco neural. Los procesos transversos son robustos, proyectándose posteriormente desde el centro. Se preserva la rama derecha de las prezigapófisis que son más largas que las descritas anteriormente. El centro tiene una sección redondeada y ha perdido la depresión lateral descrita en la vértebra anterior, pero aún preserva el surco ventral.

El ejemplar MNHNUL/AND.001/016 (Fig. 2Q, R) es una vértebra caudal completa que se situaría por detrás de la zona de transición. Las prezigapófisis son de mayor longitud que las de los centros precedentes. Las postzigapófisis son más cortas y se encuentran unidas en un único segmento bifurcado en su extremo. El centro presenta una sección transversal hexagonal con una fuerte concavidad ventral.

El ejemplar MNHNUL/AND.001/012 preserva el centro y parte de las prezigapófisis. El centro es más bajo que el de las vértebras precedentes y las facetas articulares tienen un contorno redondeado.

En ninguna de las vértebras caudales se reconoce la presencia de una articulación hipósforo-hipantro. La presencia de un surco sagital ventral es un carácter compartido con *Allosaurus* y *Ceratosaurus*.

Los caracteres identificables en las vértebras caudales de Andrés son compatibles con los de las de *Allosaurus* y las de otros alosauroideos, difiriendo de formas como *Monolophosaurus*, *Sinraptor* y *Yangchuanosaurus* en la ausencia de una articulación hipósforo-hipantro en las vértebras proximales (Zhao & Currie 1993, Currie & Zhao 1993, Dong et al. 1978). La única vértebra caudal anterior disponible en Andrés no tiene forámenes nutricios en el centro, como ocurre en *Acrocanthosaurus* (Harris 1988). En *Allosaurus jimmdseni* y *Saurophaganax maximus* las vértebras caudales distales presentan superficies articulares muy convexas y más altas que largas, difiriendo de la condición presente tanto en *Allosaurus fragilis* (Chure 2000) como en el ejemplar de Andrés.

Costillas. Comparando el material de Andrés con *Allosaurus fragilis* se interpreta que los ejemplares MNHNUL/AND.001/004 y MNHNUL/AND.001/005 son dos costillas dorsales derechas que podrían corresponder a la serie de vértebras de la 5ª a la 7ª. Las diáfisis están curvadas y presentan una proyección longitudinal bien desarrollada en la superficie cráneo-proximal en la que se inserta la musculatura intercostal. MNHNUL/AND.001/005 presenta una pequeña cavidad en la superficie anterior de la extremidad proximal, junto a la base del tubérculo, semejante a la que se describe en la 5ª costilla dorsal derecha de *Sinraptor dongi* (Currie & Zhao 1993).

Se han identificado también varios fragmentos de elementos gastrales, que, dado su estado, no pueden ser comparados con los de otros ejemplares.

Esqueleto apendicular

Pubis. El ejemplar MNHNUL/AND.001/007 (Fig. 2B) está compuesto por dos pubis prácticamente completos, salvo la zona proximal del pubis derecho. El pubis izquierdo está unido al pedúnculo púbico del ilion izquierdo. Los pubis son alargados y presentan una diáfisis recta. Las superficies de contacto con el ilion y el isquion son rugosas. En esta zona se forma un proceso estrecho que se prolonga medialmente formando un forámen obturador abierto ventralmente. Distal a este, se proyecta una cresta triangular que se interpreta como una reducción de la zona ventral del proceso obturador (Pérez-Moreno et al. 1999, Dantas et al. 1999). Los pubis están fusionados en la zona posterior de la diáfisis formando una sínfisis que se prolonga hasta aproximadamente un 40% de la longitud total de las diáfisis. Esta sínfisis termina ligeramente sobre la expansión distal del pubis dejando una pequeña abertura entre ambas diáfisis. La zona distal está muy expandida anteroposteriormente dando lugar a un pie púbico robusto y de forma triangular.

Isquion. El ejemplar MNHNUL/AND.001/008 (Fig. 2A) corresponde a un isquion izquierdo que carece de la región distal. La sutura articular ilíaca, en la extremidad proximal, es ligeramente mas amplia que la púbica. Entre las dos se forma una concavidad que forma parte del acetábulo. El proceso obturador (Fig. 2A, op), de forma trapezoidal, está separado del pedúnculo púbico por una amplia muesca. Distalmente, existe una escotadura que separa la zona ventral del proceso obturador de la diáfisis.

Fémur. MNHNUL/AND.001/009 (Fig. 2C-E) y MNHNUL/AND.001/010 son dos fémures prácticamente completos a excepción de la región proximal. Tanto lateral como medialmente los fémures están ligeramente curvados (Fig. 2E). La

cabeza femoral (Fig. 2E, cf) se proyecta dorsomedialmente, como en *A. fragilis* (en *A. jimmdseni* se proyecta ventromedialmente). Tanto el trocánter menor como el cuarto trocánter (Fig. 2E, tr4) ocupan aproximadamente 1/3 de la longitud total del ejemplar. El trocánter menor, situado en la zona lateral, tiene forma de placa oval y, en vista anterior, se encuentra separado del fémur por una escotadura profunda. Bajo la base del trocánter menor se sitúa el único forámen presente en el fémur. La zona más proximal del trocánter menor acaba ligeramente sobre la zona distal de la cabeza femoral, al igual que ocurre en *A. fragilis* y a diferencia de *Saurophaganax maximus* y *Allosaurus jimmdseni* (Chure 1996, 2000). El cuarto trocánter, en forma de cresta dorsoventralmente alargada, proyecta su zona más proximal sobre la base del trocánter menor. La zona distal del fémur presenta dos cóndilos separados por una profunda escotadura. El cóndilo fibular es ligeramente más pequeño que el cóndilo tibial. En *A. jimmdseni* la cresta medio-distal (Fig. 2C-D, cmd) del fémur está más desarrollada que en el ejemplar de Andrés o *A. fragilis*.

Tibia. Los ejemplares MNHNUL/AND.001/011 (Fig. 2F, G) y MNHNUL/AND.001/020 son dos tibias prácticamente completas, a excepción de la región proximal de la tibia derecha. Las crestas cnemiales (Fig. 2F-G, cn) proyectadas dorsalmente están muy desarrolladas. Posteriormente, las regiones proximales son suavemente cóncavas. El cóndilo lateral está separado del cuerpo de la tibia por surcos bien desarrollados. La diáfisis tibial es circular en sección transversal. Medialmente, bajo la cresta fibular, aparece una superficie plana en la que se produce el contacto con la fibula. La cresta fibular está muy desarrollada y presenta una cavidad en su zona proximal. Posteriormente y cerca de la base distal de dicha cresta, la diáfisis de la tibia presenta un forámen. Las zonas distales de las tibias están expandidas transversalmente, y en la cara anterior presentan una superficie plana en la que se produce el contacto con el astrágalo (Fig. 2F, sa). La superficie de contacto con el calcáneo presenta una proyección ventral en forma de cuña.

Fíbula. Se han reconocido dos fíbulas, MNHNUL/AND.001/021 (Fig. 2H, I) y MNHNUL/AND.001/022. Las regiones proximales se expanden anteroposteriormente y, en vista lateral, tienen forma convexa. Medialmente aparece una marcada concavidad que sirve de zona de contacto con la cresta fibular de la tibia. Dorsalmente las superficies articulares son ligeramente cóncavas. Debido a que la región distal no se encuentra preservada en la fíbula derecha, y en la izquierda aparece en conexión con los tarsales, no es posible una descripción de esta zona, aunque en esta última se observa una ligera expansión de la diáfisis. Estas fíbulas son semejantes a las descritas en *Allosaurus* y en otros alosauroideos.

Tarsales proximales. MNHNUL/AND.001/023 (Fig. 2J, K) es un conjunto formado por el astrágalo, calcáneo y la extremidad distal de la fibula izquierdos preservados en conexión anatómica. Como en *Allosaurus*, el astrágalo presenta un proceso ascendente muy desarrollado (Fig. 2J-K, pa), situado en su mitad lateral, diferente del proceso más bajo presente en el resto de Allosauroidea. Anteriormente, el astrágalo es ligeramente cóncavo y presenta dos ranuras longitudinales muy marcadas, una superior que recorre la base del proceso ascendente, y una inferior que se prolonga a lo largo del hueso hasta la zona de contacto con el calcáneo, como ocurre en *Allosaurus*. En esta zona se forma una depresión para recibir el proceso del calcáneo. El astrágalo es cóncavo y redondeado en vista ventral. El calcáneo (Fig. 2J, ca), en forma de disco, es transversalmente muy estrecho y prácticamente plano en vista lateral.

Metatarsales y falanges. Se han recuperado restos de los metatarsales II (MNHNUL/AND.001/024), III (MNHNUL/AND.001/025) y IV (MNHNUL/AND.001/026), así como varias falanges pedales, incluyendo algunas ungueales.

DISCUSIÓN

Considerando las hipótesis más consensuadas de relaciones de parentesco de los terópodos (Chure 2000, Rauhut 2003, Holtz et al. 2004), el ejemplar del yacimiento de Andrés comparte con el resto de los Avetheropoda (*sensu* Holtz et al. 2004) las siguientes novedades evolutivas: proceso obturador del isquion separado de la placa púbica por un proceso desarrollado en la extremidad proximal; escotadura obturadora del isquion con lados paralelos; foramen obturador del pubis abierto ventralmente para formar una escotadura obturadora; proyección craneal del pie púbico en forma de cuña; el pie púbico tienen una longitud entre el 30 y el 60% de la longitud de la diáfisis; estrecho contacto pubo-isquiático; cabeza femoral dirigida medialmente; cóndilos astragales distales orientados cráneo-ventralmente y sección transversal de la parte media de la diáfisis del metatarso III en forma de cuña.

El material disponible comparte con el resto de los Allosauroidea (*sensu* Holtz et al. 2004) los siguientes caracteres: vértebras sacras sin pleurocelos, diáfisis púbica recta y presencia de una escotadura ventral entre la extremidad distal del proceso obturador del isquion y la diáfisis.

Allosauridae (*sensu* Holtz et al. 2004) está compuesto exclusivamente por dos géneros del Jurásico Superior de la Formación Morrison (EEUU): *Allosaurus* y *Saurophaganax*. Este último taxón es un forma de mayor tamaño que los ejemplares de *Allosaurus* (Chure 1996) y difiere del material de Andrés en que el fémur está

fuertemente curvado lateralmente, no presenta una superficie astragalar en la vista distocraneal de la tibia, la cresta distomedial de la tibia está más desarrollada y el metatarso IV es menos divergente distalmente.

A pesar de que tradicionalmente se han descrito múltiples especies del género *Allosaurus*, se acepta en este estudio la propuesta de considerar únicamente dos especies válidas (*sensu* Chure 2000): *Allosaurus fragilis* y *Allosaurus jimmadseni*.

El material disponible del ejemplar de Andrés comparte con *Allosaurus fragilis* y difiere de *Allosaurus jimmadseni* en los siguientes caracteres: facetas articulares craneales de las vértebras caudales posteriores cóncavas y con un contorno redondeado, abertura ventral de la escotadura obturadora del pubis menos desarrollada y pie púbico más grácil, el trocánter anterior del fémur se extiende por encima de la extremidad distal de la cabeza femoral, la cabeza femoral se proyecta dorsomedialmente, la cresta mediodistal del fémur está menos desarrollada y se proyecta sólo ligeramente en la cara craneal, el margen caudal de la extremidad proximal de la tibia presenta una forma convexa y la cresta cnemial está fuertemente curvada lateralmente.

La combinación de caracteres que puede comprobarse en el material disponible hasta la fecha en el yacimiento de Andrés resulta compatible con la diagnosis de *Allosaurus fragilis* y es compatible con la variabilidad intraespecífica descrita en la literatura (Gilmore 1920, Madsen 1976, Chure 2000), por lo que se opta por mantener la atribución del terópodo de Andrés a *Allosaurus fragilis* tal como se había propuesto en los análisis preliminares (Pérez-Moreno et al. 1999, Dantas et al. 1999).

Recientemente, se ha producido la descripción de una nueva especie de *Allosaurus*: *A. europaeus* (Mateus et al. 2006) en Praia de Vale Frades (Lourinhã, Zona centro-oeste de Portugal) en el Kimmeridgiense-Titónico del Grupo Lourinhã (*sensu* Yagüe et al. 2006). El ejemplar tipo de *Allosaurus europaeus* consiste en la parte posterior de un cráneo y algunas vértebras y costillas cervicales que no son directamente comparables con el material publicado del yacimiento de Andrés y de los que se facilita una diagnosis, pero no una descripción. Mateus et al. (2006) atribuyen de forma provisional el material de Andrés a *Allosaurus europaeus* atendiendo únicamente a su contexto geográfico. Aunque no es uno de los objetivos de este trabajo y atendiendo a las implicaciones paleobiogeográficas que derivan de la presencia de una nueva forma de *Allosaurus* en la Península Ibérica se discutirá brevemente esta propuesta sobre la base de su congruencia con el material postcraneal disponible y con el material craneal, aún en preparación, obtenido en las últimas

campañas de excavación en Andrés (2005). La diagnosis de *Allosaurus europaeus* está compuesta por una serie de caracteres primitivos para Tetanurae, como la proyección posteroventral del yugal extendiéndose más del doble que la proyección posteroventral, la expansión anterior del cuadradoyugal hasta una posición anterior a la fenestra infratemporal o la expansión del postorbital hasta alcanzar el borde inferior de la órbita. Estos caracteres aparecen también en taxones más primitivos como *Monolophosaurus* (Holtz et al. 2004) y, en muchos casos, están sometidos a variaciones individuales. Este es también el caso de un segundo grupo de caracteres, como la presencia de dos forámenes neumáticos de desigual tamaño en el nasal o la extremidad ventral del escamoso con una curvatura proyectada ligeramente hacia la fenestra infratemporal, que están también presentes en ejemplares de *Allosaurus fragilis* y que no contribuyen a una diagnosis del taxón. Por último, los caracteres de la diagnosis de *A. europaeus* que pudieran resultar más robustos corresponden a un conjunto de modificaciones de la estructura del lacrimal y su relación con el yugal. *Allosaurus europaeus* presenta una proyección dorsal del lacrimal (cuerno lacrimal) ancha y baja, que resultaría diagnóstica de la nueva especie. Sin embargo, la morfología del cuerno lacrimal en el *Allosaurus* es muy variable, e incluso, en este caso, material aún en preparación del yacimiento de Andrés corresponde a elementos lacrimales con una proyección dorsal del lacrimal con proporciones semejantes a las descritas en ejemplares norteamericanos. Los caracteres que hacen referencia a la relación entre el yugal, el lacrimal y el maxilar, en la vista lateral del rostro, se expresan mediante dos caracteres equivalentes: el yugal contacta con la fenestra anterorbitaria y no existe contacto entre el lacrimal y el maxilar (separados por la proyección del yugal que formaría el borde de la fenestra anterorbitaria). Esta condición es relativamente común en distintos miembros de Allosauroidea (Chure 2000) y ocurre en algunos ejemplares de *Allosaurus* (Currie & Carpenter 2000). Por otra parte, la preservación de la grácil lámina lateral del lacrimal podría haber provocado un equívoco en la descripción de la morfología de la relación entre lacrimal y yugal. De hecho, el contorno anterodorsal del yugal del ejemplar de Lourinhã es semejante al de los ejemplares norteamericanos de *A. fragilis* (Madsen 1976). Atendiendo a esta argumentación, se considera que no existe una diagnosis suficiente, basada en autopomorfias o en una combinación de caracteres inequívoca de *A. europaeus*, por lo que, por el momento, se evitará la utilización de esta denominación como un taxón válido. Más aún, atendiendo a que en la descripción de *A. europaeus* se hace referencia a un texto más extenso que se encuentra en preparación (Mateus et al. 2006), y a que se encuentra en estudio un importante conjunto de restos craneales y

postcraneales de Andrés y Cambelas que resultan, por el momento, indistinguibles de *A. fragilis*, se opta por la consideración de *A. europaeus* como un sinónimo de *Allosaurus fragilis* hasta disponer de una combinación de caracteres que permitan la diagnosis de un nuevo taxón.

AGRADECIMIENTOS

La reconstrucción de *Allosaurus* utilizada en la Figura 1 ha sido cedida por Raúl Martín. Los autores agradecen su participación en distintos aspectos del trabajo en el yacimiento de Andrés a Fernando Barriga, José Luis Diniz, Antonio M. Galopim de Carvalho, Mauro García-Oliva, José Miguel Gasulla, Cristina Moniz, Nuno L. Pimentel, Liliana Póvoas, Graça Ramalheiro, Bruno Ribeiro y Jesús Santamaría.

El desarrollo de la actividad sobre los dinosaurios de Andrés estuvo ligada al Proyecto POCTI/1999/PAL/36550- “Dinosaur Osteological and Ichnological studies of the Mesozoic of Portugal (DINOS)” de la “Fundação para a Ciência e Tecnologia” (Portugal). Otras instituciones implicadas en la financiación de actividades de campo o investigación de los autores son: un protocolo de colaboración del Museu Nacional de História Natural da Universidade de Lisboa (MNHN-UL) con la Junta de Freguesia de Santiago de Litém y con la Câmara Municipal de Pombal (Portugal) y otro existente entre el MNHN-UL y la Câmara Municipal da Batalha (Portugal).

REFERENCIAS

- Britt B.B. 1993. *Pneumatic Postcranial Bones in Dinosaurs and Other Archosaurs*. PhD Thesis. University of Calgary, Calgary, Canada, 383 pp.
- Chure, D.J. 1996. A reassessment of the gigantic theropod *Saurophagus maximus* from the Morrison Formation (Upper Jurassic) of Oklahoma, USA. In: *Sixth Symposium on the Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biotas, Short Papers*. (Eds. A.L. Sun & Y.Q. Wang). China Ocean Press, Beijing, 103-106.
- Chure, D.J. 2000. *A new species of Allosaurus from the Morrison Formation of Dinosaur National Monument (UT-CO) and a revision of the Theropod family Allosauridae*. PhD Thesis. Columbia University.
- Currie, P.J. & Carpenter, K. 2000. A new specimen of *Acrocanthosaurus atokensis* (Theropoda, Dinosauria) from the Lower Cretaceous Antlers Formation (Lower Cretaceous, Aptian) of Oklahoma, USA. *Geodiversitas*, 22(2), 207-246.
- Currie, P.J. & Zhao, X.-J. 1993. A new carnosaur (Dinosauria, Theropoda) from the

- Jurassic of Xinjiang, People's Republic of China. *Canadian Journal of Earth Sciences*, 30, 2037-2081.
- Dantas, P., Pérez-Moreno, B.P., Chure, D.J., da Silva, C.M., dos Santos, V.F., Póvoas, L., Cachão, M., Sanz, J.L., Pires, C., Bruno, G., Ramalheiro, G. & Galopim de Carvalho, A.M. 1999. O dinossáurio carnívoro *Allosaurus fragilis* no Jurássico português. *Al-Madam*, 8, 23-28.
- Dong, Z.M., Chang, Y.H., Li, X.M. & Zhao, S.W. 1978. Note of a new carnosaur (*Yangchuanosaurus shangyouensis* gen. et sp. nov.) from the Jurassic of Yangchuan District, Szechuan Province. *Kexue Tongbao*, 23(5), 302-304.
- 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. En prensa, 2007. New evidence of shared Dinosaur across Upper Jurassic Proto-North Atlantic: *Stegosaurus* from Portugal. *Naturwissenschaften*.
- Gauthier, J. 1986. Saurischian monophyly and the origin of birds. *Memoirs of the Californian Academy of Science*, 8, 1-55.
- Gilmore, C.W. 1920. Osteology of the carnivorous Dinosauria in the United States National Museum, with special reference to the genera *Antrodemus (Allosaurus)* and *Ceratosaurus*. *United States National Museum, Bulletin* 110, 1-159.
- Harris, J.D. 1998. A reanalysis of *Acrocanthosaurus atokensis*, its phylogenetic status, and paleobiogeographic implications, based on a new specimen from Texas. *New Mexico Museum of Natural History and Science, Bulletin* 13, 75 pp.
- Hotz, T.R., Molnar, R.E. & Currie, P.J. 2004. Basal Tetanurae. In: *The Dinosauria, 2nd ed.* (Eds D.B. Weishampel, P. Dodson & H. Osmólska). University of California Press, Berkeley, 71-110.
- Huene, F. 1920. Bemerkungen zur Systematik und Stammesgeschichte einiger Reptilien. *Zeithschrift für Indukt. Abstammungslehre und Verebungslehre*, 24, 162-166.
- Hutt, S., Martill, D.M. & Barker, M.J. 1996. The first European allosaurid dinosaur (Lower Cretaceous, Wealden Group, England). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, 10, 635-644.
- Marsh, O.C. 1877. Notice on some new dinosaurian reptiles from the Jurassic Formation. *American Journal of Science*, 14(3), 514-516.
- Marsh, O.C. 1879. Principal characters of American Jurassic dinosaurs, Part II. *American Journal of Science*, 17(3), 86-92.

- 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, Bulletin*, 36, 123-129.
- Madsen, J.H. 1976. *Allosaurus fragilis*: a revised osteology. *Utah Geological and Mineral Survey Bulletin*, 109, 1-163.
- 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., Moniz, C. & Galopim de Carvalho, A. 2006. Análisis preliminar de la diversidad faunística en el yacimiento de Andrés (Jurásico Superior. Pombal, Portugal). In: *IV Encuentro de Jóvenes Investigadores en Paleontología (EJIP), Libro de Resúmenes*. Salamanca, 91-92.
- Ortega, F., Escaso, F., Gasulla, J.M. Dantas, P. & Sanz, J.L. 2006. Dinosaurios de la Península Ibérica. *Estudios Geológicos*, 62, 1-6.
- Paul, G.S. 1988. *Predatory dinosaurs of the world*. Simon & Schuster, New York, 464 pp.
- Pérez-Moreno, B.P., Chure, D.J. Pires, C. Marques da Silva, C. dos Santos, V. 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 of London*, 156, 449-452.
- Rauhut, O.W.M. 2003. The interrelationships and evolution of basal theropod dinosaurs. *Special Papers in Palaeontology*, 69, 213pp.
- 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
- Sereno, P.C., Dutheil, D.B., Iarochene, S.M., Larsson, H.C.E., Lyon, G.H., Magwene, P.M., Sidor, C.A., Varricchio, D.J. & Wilson, J.A. 1996. Late Cretaceous dinosaurs from the Sahara. *Science*, 272, 986-991.
- Stovall J.W. & Langston W.L., Jr. 1950. *Acrocanthosaurus atokensis*, a new genus and species of Lower Cretaceous Theropoda from Oklahoma. *American Midland Naturalist*, 43, 696-728.
- 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.

Zhao, X.-J. & Currie, P.J. 1993. A large crested theropod from the Jurassic of Xinjiang People's Republic of China. *Canadian Journal of Earth Sciences* 30, 2027-2036.

