



Análisis preliminar de un nuevo ejemplar de *Allosaurus* del Grupo Lourinhã (Jurásico Superior de Torres Vedras, Portugal)

A preliminary account of a new *Allosaurus* individual from the Lourinhã Group (Upper Jurassic of Torres Vedras, Portugal)

E. Malafaia^{1,2,3}, F. Ortega^{3,4}, F. Escaso^{3,5,6}, B. Silva³, G. Ramalheiro¹,
P. Dantas^{1,2,3}, C. Moniz^{1,2}, F. Barriga^{1,2,7}

(1): Laboratório de História Natural da Batalha. Apart. 116, 2441-901 Batalha, Portugal.
emalafaia@gmail.com

(2): Museu Nacional de História Natural (Universidade de Lisboa). Rua da Escola Politécnica, 58, 1269-102 Lisboa, Portugal

(3): Laboratório de Paleontologia e Paleoecologia da ALT-SHN. Apartado 25, 2564-909 Torres Vedras, Portugal

(4): Facultad de Ciencias. UNED. Madrid

(5): Unidad de Paleontología. Universidad Autónoma de Madrid

(6): Museo de la ciencias de Castilla-La Mancha, Cuenca

(7): Faculdade de Ciências. Univ. Lisboa

Recibido el 29 de enero de 2008, aceptado el 11 de mayo de 2008

Resumen

Se describe un nuevo ejemplar de *Allosaurus* procedente del Jurásico Superior de Cambelas (Torres Vedras, Portugal). El material recogido corresponde a un esqueleto parcial, formado por una serie de diecisiete vértebras caudales articuladas con sus respectivos arcos hemales, dos centros vertebrales caudales aislados y elementos del pie derecho: calcáneo, cuarto tarsal distal, los cinco metatarsales y la totalidad de los elementos de los dedos. La combinación de caracteres que pueden identificarse en el ejemplar de Cambelas es compatible con la descrita en los miembros del género *Allosaurus* (Madsen, 1976; Chure, 2000). El ejemplar estudiado se asignará a *Allosaurus fragilis*, atendiendo a que, por el momento, resulta indistinguible de esta forma y que esta especie está presente en otros yacimientos del Jurásico Superior portugués (Pérez-Moreno *et al.*, 1999; Dantas *et al.*, 1999; Malafaia *et al.*, 2007).

Palabras clave: Theropoda; *Allosaurus*; Formación Freixial; Titónico; Portugal.

Abstract

It is described a new *Allosaurus* specimen excavated in the Upper Jurassic of Cambelas (Torres Vedras, Portugal). The collected remains correspond to a partial skeleton composed by a series of seventeen articulated caudal vertebrae, with their respective haemal arches, two caudal vertebral centra founded disarticulated and the elements of the right foot: calcaneum, distal fourth tarsal, the five metatarsals and all the elements of the fingers. The combination of the characters

present in the Cambelas specimen results compatible with that described in the members of the genus *Allosaurus* (Madsen, 1976; Chure, 2000). The studied specimen is assigned to *Allosaurus fragilis*, because, it results indistinguishable of this taxon and due to this species appears in several outcrops of the Portuguese Upper Jurassic record (Pérez-Moreno *et al.*, 1999; Dantas *et al.*, 1999; Malafaia *et al.*, 2007).

Key words: Theropoda; *Allosaurus*; Freixial Formation; Tithonian; Portugal.

INTRODUCCIÓN

El registro conocido de dinosaurios terópodos no avianos del Jurásico Superior de la Península Ibérica está constituido por *Ceratopsaurus* (Mateus y Antunes, 2000a, Mateus *et al.*, 2006), el espinosauoide *Torvosaurus* (Mateus y Antunes, 2000b, Mateus *et al.*, 2006), los carnosaurios *Allosaurus* (Pérez-Moreno *et al.*, 1999; Dantas *et al.*, 1999; Rauhut y Fechner, 2005; Mateus *et al.*, 2006; Malafaia *et al.*, 2007) y *Lourinhanosaurus* (Mateus, 1998, Mateus *et al.*, 2001) y por el tiranosauoideo basal *Aviatyrannis* (Rauhut, 2003a). Además de los taxones referidos anteriormente, se ha identificado una gran variabilidad de morfotipos dentarios, lo que sugiere una mayor diversidad de los terópodos representados (Ortega *et al.*, 2006). El registro europeo de carnosaurios, hasta la fecha, está constituido por tres taxones: *Allosaurus* y *Lourinhanosaurus*, provenientes de niveles del Jurásico Superior portugués, y *Neovenator* (Hutt *et al.*, 1996; Brusatte *et al.*, 2007) descrito en niveles del Cretácico Inferior de Inglaterra, además de un conjunto de restos dentarios pertenecientes a alosauoideos indeterminados (Ruiz-Omeñaca, 2006) hallados en varios yacimientos del Jurásico Superior y del Cretácico Inferior español.

A su vez, el registro portugués de carnosaurios consiste, hasta el momento, en una colección de restos craneales y postcraneales, de distintos individuos, provenientes del yacimiento de Andrés (Pombal) y asignados a *Allosaurus fragilis* (Pérez-Moreno *et al.*, 1999; Dantas *et al.*, 1999; Malafaia *et al.*, 2007); un pequeño maxilar interpretado como perteneciente a un juvenil de *Allosaurus* (Rauhut y Fechner, 2005) proveniente de la Mina de Guimarota (Leiria); un fragmento de la parte posterior del cráneo recogido en la Playa de Vale Frades (Lourinhã), para el que se definió la especie *Allosaurus europaeus* (Mateus *et al.*, 2006), pero que será considerada aquí como un sinónimo de *Allosaurus fragilis* (Malafaia *et al.*, 2007); numerosos dientes aislados, con la morfología típica de *Allosaurus*, encontrados en el yacimiento de Porto das Barcas en Lourinhã (Rauhut y Kriwet, 1994), y en la mina de Guimarota (Rauhut, 2000); un conjunto de restos postcraneales proveniente del yacimiento de Peralta (Lourinhã) asignado a *Lourinhanosaurus antunesi* (Mateus, 1998) y, por último, el conjunto de restos postcraneales recogidos en la Playa de Cambelas (Torres Vedras) y que se describe en el presente trabajo.

El registro portugués de carnosaurios, a semejanza de lo que ocurre con otros grupos de dinosaurios (Ortega *et al.*, 2006), está compuesto por una asociación de formas compartidas en unidades litostratigráficas sincrónicas en América del Norte y formas supuestamente endémicas de la Península Ibérica.

MARCO GEOLÓGICO

El yacimiento está situado en la orla mesocenoica portuguesa, cerca de la ciudad de Torres Vedras, a unos 37 Km al norte de Lisboa (Fig. 1). La litología predominante en el área corresponde a una asociación de areniscas con geometría laminar, pelitas y conglomerados que representan el relleno de paleocanales. Esta secuencia presenta algunas intercalaciones de margas de origen marino o salobre. Se reconoce también el desarrollo ocasional de paleosuelos. Las características de estos sedimentos sugieren la deposición en un ambiente continental deltaico (*upper delta-plain*) con algunas influencias o incursiones marinas y salobres (Moniz *et al.*, 2007). Litoestratigráficamente, los depósitos que integran el yacimiento pertenecen a la Formación Freixial (Manupella *et al.*, en prensa) del Grupo Lourinhã (Pereda-Suberbiola *et al.*, 2005; Yagüe *et al.*, 2006). La Formación Freixial se caracteriza por paleocanales erosivos de areniscas, niveles de pelitas micáceas, en ocasiones arenosas, de margas y de calcáreos margosos. En el techo de la Formación se reconoce la presencia de algunos niveles conglomeráticos. En los niveles de areniscas son abundantes los restos vegetales, de vertebrados (como dinosaurios y crocodylomorfos) e icnofósiles (sobre todo de tipo *Scoyenia*). Las margas son muy ricas en micro y microfósiles (p.ej. foraminíferos, gasterópodos, bivalvos, equinodermos, ostrácodos). La Formación Freixial está datada del Jurásico Superior (parte superior del Titónico inferior – Titónico superior).

SISTEMÁTICA PALEONTOLÓGICA

- Tetanurae GAUTHIER, 1986
- Avetheropoda PAUL, 1988
- Carnosauria HUENE, 1920
- Allosauoidea CURRIE y ZHAO, 1993
- Allosauridae MARSH, 1879
- Allosaurus* MARSH, 1877
- Allosaurus fragilis* MARSH, 1877

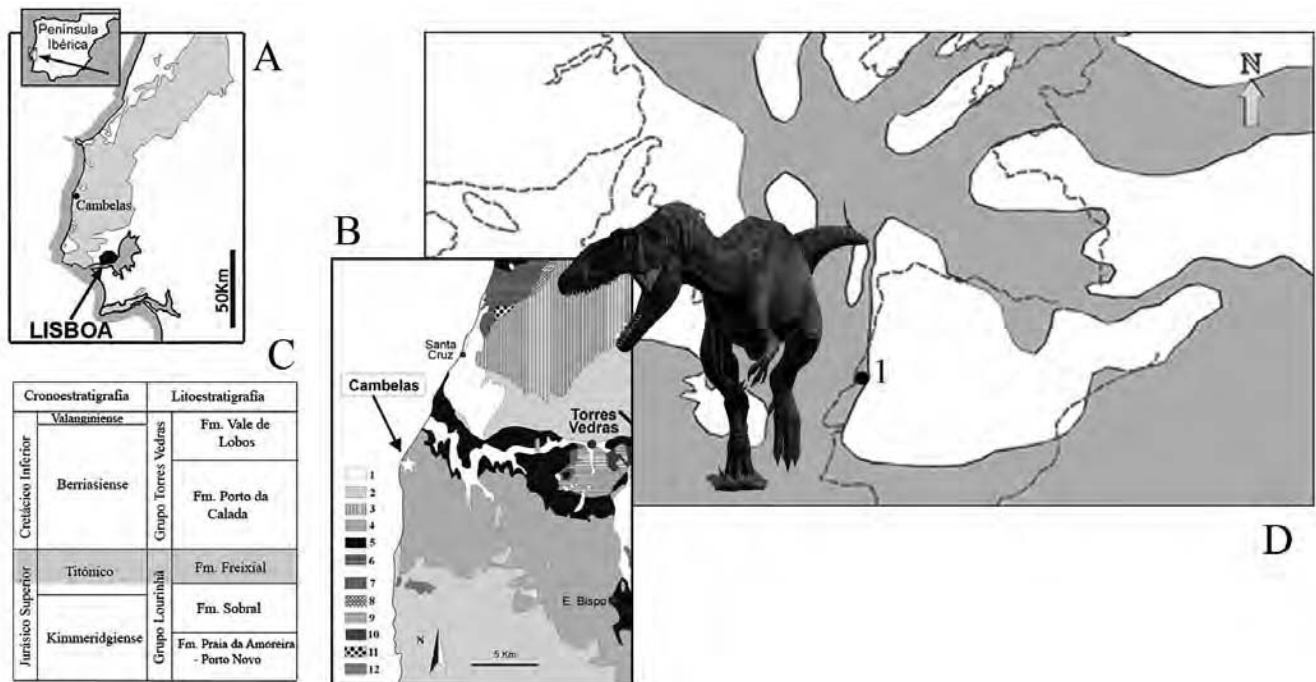


FIGURA 1. **A**, Localización del yacimiento de Cambelas (Concelho de Torres Vedras, Portugal) en la Orla Mesocenoica Portuguesa. El área tramada corresponde a la Cuenca Lusitánica. **B**, Mapa geológico simplificado del área de Torres Vedras que muestra la ubicación de la localidad de Cambelas. **Leyenda** (nota: de 3 a 10 son unidades litoestratigráficas del Jurásico superior): 1- Cenozoico (afloramientos del Plioceno-Holoceno); 2- Cretácico Inferior (afloramientos del Berriasiense inferior-Valanginiense); 3- Formación Bombarral (Titónico inferior-Titónico superior); 4- Formación Freixial (Titónico inferior – Titónico superior); 5- Formación Sobral (Kimmeridgiense superior-Titónico inferior); 6- Miembro Praia da Amoreira – Porto Novo de la Formación Alcobaça (Kimmeridgiense superior); 7- Formación Corálico do Amaral (Kimmeridgiense superior); 8- Formación Vimeiro (Kimmeridgiense superior); 9- Formación Abadia (Kimmeridgiense inferior – Kimmeridgiense superior); 10- Formaciones Montejunto y Cabaços (Oxfordiense medio-Oxfordiense superior); 11- Formación Dagorda (Hettangiense); 12- Rocas intrusivas, post-Cretácico Inferior. **C**, Tabla cronolitoestratigráfica. El área tramada marca la posición estratigráfica del yacimiento de Cambelas. **D**, Reconstrucción de la paleogeografía de Europa Occidental y de la parte Este de Norte-América a finales del Jurásico mostrando la distribución del género *Allosaurus* en Europa Occidental. 1) Yacimientos de la Orla Mesocenoica Portuguesa con la presencia del taxón *Allosaurus*.

MATERIAL

ALT-SHN.0019 Consiste en un esqueleto parcial compuesto por una secuencia de diecisiete vértebras caudales con sus respectivos chevrones en conexión anatómica, dos centros vertebrales caudales aislados; el calcáneo derecho, el cuarto tarsal distal derecho, y el pie derecho completo (metatarsales I-V y dedos I-IV) (Fig. 2). El ejemplar está depositado en el Laboratório de Paleontologia e Paleocologia de la Associação Leonel Trindade – Sociedade de História Natural(Torres Vedras).

DESCRIPCIÓN Y COMPARACIÓN

Esqueleto axial

Vértebras caudales

La serie de vértebras caudales extraída del yacimiento se encuentra aún en un bloque y solamente es posible su descripción a partir de la vista lateral (Fig. 2 -H). Entre estos elementos caudales, siete se sitúan anteriores al

punto de transición y nueve posteriores. Asumiendo que, como ocurre en *Allosaurus* (Madsen, 1976), el punto de transición se sitúa aproximadamente en la vértebra 27^a, la serie de vértebras caudales extraída de Cambelas correspondería a las caudales entre la 20^a y la 36^a. Los centros vertebrales posteriores tienden a alargarse respecto a los anteriores, pasando el índice longitud/altura de 1,25 en las más anteriores hasta 2,28 en las posteriores. Los centros caudales anteriores están ligeramente comprimidos lateralmente y presentan un surco longitudinal en su superficie ventral que se prolonga a lo largo de toda la longitud del centro. En la serie de vértebras preservada no se reconoce la presencia de depresiones dorsolaterales en los centros. En los dos centros recogidos aislados existe una ligera depresión cerca de la base del arco neural. Las facetas articulares presentan un contorno redondeado, aproximadamente tan largas como anchas, y son ligeramente cóncavas. Las facetas hemales están bien desarrolladas. En vista ventral, los centros son fuertemente cóncavos con tendencia a ser más someros en la parte posterior de la cola. Todos los centros caudales recogidos

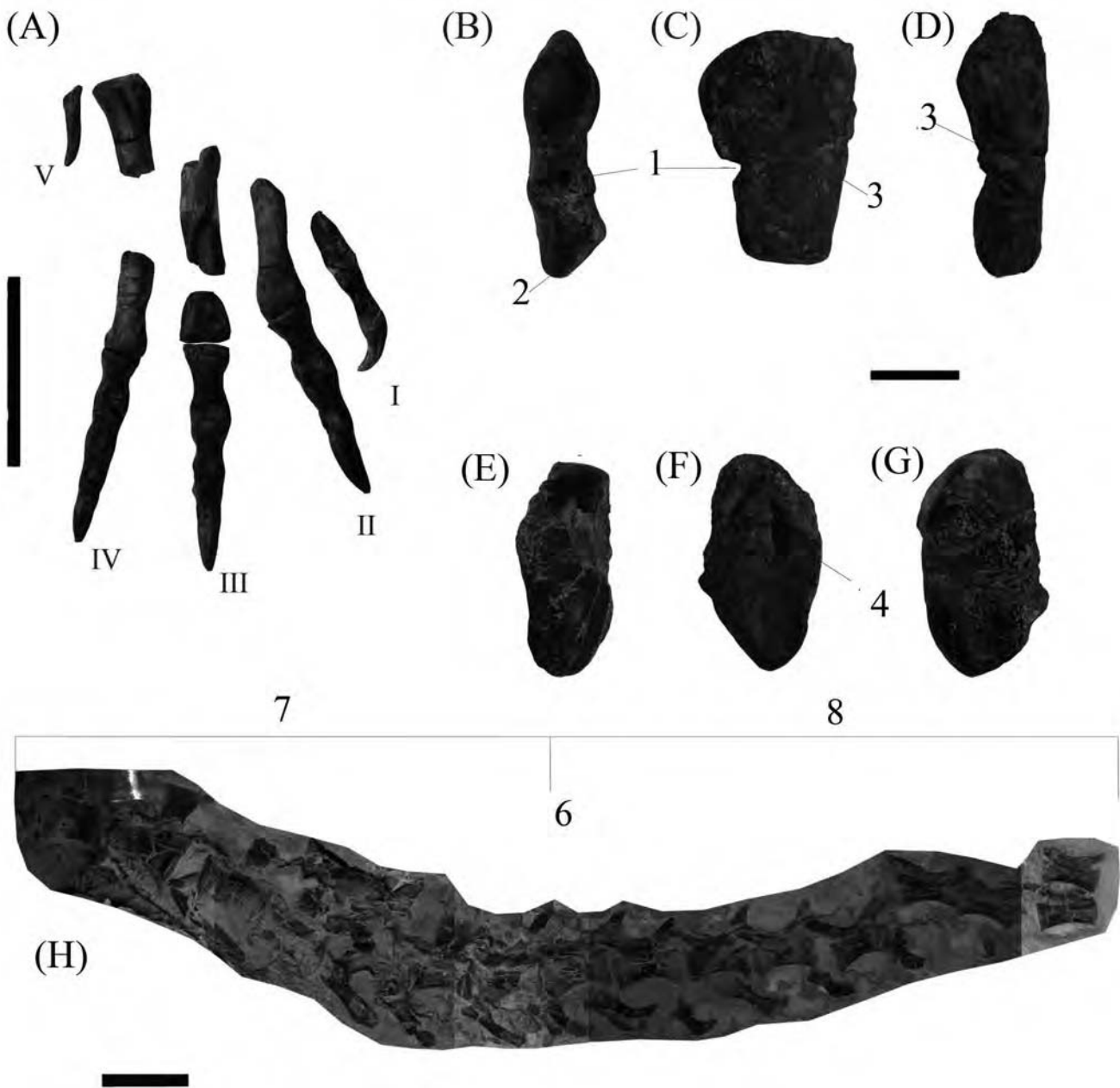


FIGURA 2. Elementos seleccionados del ejemplar de *Allosaurus* de Cambelas. (A) elementos de la extremidad posterior derecha en vista dorsal; (B) cuarto tarsal distal derecho en vista medial; (C) ventral; (D) y lateral; (E) calcáneo izquierdo en vista ventral; (F) medial; (G) y lateral; (H) secuencia de vértebras caudales. 1, superficie articular para el metatarsal III; 2, contacto con el tercer tarsal distal; 3, articulación para el metatarsal V; 4, superficie articular para el astrágalo. Escala: (A)=5cm; (B)-(G)=1cm; (H)=10cm.

en el yacimiento presentan los arcos neurales fusionados, pero con una sutura neurocentral visible, al menos en las vértebras caudales más anteriores. En este caso, el contorno de la sutura es recto y atraviesa toda la longitud del centro. Los procesos transversos son robustos, fuertemente expandidos distalmente y se proyectan desde la sección media del centro vertebral. Los procesos espinosos se proyectan posteriormente y presentan una espina accesoria anterior. Los diez primeros centros vertebrales de la serie preservada presentan una cresta que se proyecta lateral-

mente junto a la superficie articular anterior. En la parte posterior de la cola, las vértebras sustentan zigapófisis muy desarrolladas, sobre todo en lo que se refiere a las prezigapófisis, que se proyectan aproximadamente hasta la mitad de la longitud del centro precedente.

En la región media de la cola, las neuropófisis se dividen dorsalmente en un segmento anterior en forma de espina y una extensión posterior alta, como ocurre en Carnosauria (Holtz *et al.*, 2004). El segmento anterior de las espinas neurales en el terópodo de Cambelas está

mucho menos desarrollado que en *Lourinhanosaurus* y presenta la extremidad distal redondeada, distinta de la extremidad puntiaguda descrita en este último (Mateus, 1998). Las vértebras caudales recogidas en Cambelas difieren de las de *Acrocanthosaurus* o *Carcharodontosaurus* en la ausencia de fosas neumáticas o pleurocelos (Holtz *et al.*, 2004). Las caudales de *Acrocanthosaurus* son también bastante más robustas que las disponibles en el terópodo de Cambelas o en *Allosaurus* (Currie y Carpenter, 2000). La presencia de un surco longitudinal en la superficie ventral de los centros caudales anteriores y medios es una condición compartida por *Allosaurus*, algunos ceratosaurios y *Lourinhanosaurus*. Sin embargo, en *Ceratosaurus* el surco es significativamente más profundo, ancho y redondeado (Madsen y Welles, 2000). Las caudales proximales en *Ceratosaurus* difieren también de las del terópodo de Cambelas y de las de *Allosaurus* en la forma redondeada en sección del centro. Los procesos transversos, perpendiculares al eje de la serie vertebral, difieren de los descritos en *Carnotaurus* y probablemente otros abelisauroides, en los que los procesos están dirigidos dorsolateralmente y presentan proyecciones anteriores en forma de espina (Holtz *et al.*, 2004). Las vértebras caudales estudiadas difieren también de formas más primitivas, como *Monolophosaurus* y *Ceratosaurus* en que los procesos transversos están muy expandidos distalmente y que se proyectan desde la parte media del centro en las caudales medias (Madsen y Welles, 2000). La morfología de las vértebras caudales recogidas en el yacimiento de Cambelas es generalmente semejante a la de las vértebras caudales disponibles del terópodo de Andrés (Pérez-Moreno *et al.*, 1999; Dantas *et al.*, 1999; Malafaia *et al.*, 2007), excepto en que las del último son más gráciles. Las vértebras caudales del ejemplar ATL-SHN.0019 comparten con *Allosaurus* la ausencia de fosas neumáticas o pleurocelos, los procesos transversos muy expandidos distalmente y el borde proximal de las neurapófisis fuertemente angular en las caudales anteriores. La presencia de crestas que se proyectan lateralmente desde la parte posterior de los centros en las vértebras anteriores y medias es un carácter exclusivo para ATL-SHN.0019.

Chevrones

En general, los arcos hemales son robustos aunque esta robustez se acentúa mucho más en la parte anterior de la serie. Estos chevrones más anteriores presentan diáfisis rectas y procesos anteroproximales pares (“carnosaur process” *sensu* Molnar *et al.*, 1990). El contorno posteroproximal de la diáfisis sustenta un pequeño proceso posterior semejante al encontrado en los chevrones anteriores de *Allosaurus* (Currie y Zhao, 1993). Por su parte, en la región media y posterior de la serie vertebral, los arcos hemales presentan una fuerte curvatura hacia la parte posterior que les confiere una característica forma

en “L”. Esta condición está presente en algunos Avetheropoda y constituye una de las sinapomorfías que diagnostican el nodo (Serenó *et al.*, 1996; Chure, 2000; Holtz *et al.*, 2004). Por su parte, *Saurophaganax*, *Acrocanthosaurus* y algunos celurosaurios presentan arcos hemales en las vértebras de la serie posterior con expansiones de la zona distal que se proyectan tanto anterior como posteriormente (“boat-shape”) (Holtz *et al.*, 2004).

ESQUELETO APENDICULAR

Tarsales

Los únicos elementos correspondientes a los tarsales recuperados son el calcáneo y parte del cuarto tarsal distal derechos. El calcáneo (Fig. 2: E, -G) tiene forma de disco y un contorno semicircular en vista lateral, a pesar de presentar cierto grado de deformación y fracturación. Su máxima longitud anteroposterior es de 7 cm, y su máxima anchura es de 3 cm. El calcáneo del ejemplar de Cambelas se estrecha posteriormente como ocurre en el de *Allosaurus* (Madsen, 1976), mientras que en *Sinraptor* (Currie y Zhao, 1993) y *Torvosaurus* (Britt, 1991) el calcáneo se estrecha anteriormente. Tanto la superficie lateral como la medial son rugosas, presentando esta última dos zonas planas que se corresponden con las zonas de articulación con la tibia y el astrágalo. La superficie articular con la fibula está representada por una suave depresión en la superficie dorsal del calcáneo. Este elemento se articula con el astrágalo a través de una sutura de contorno ondulado. Además, presenta dos fosas en la superficie articular medial, al igual que ocurre en *Allosaurus* y *Sinraptor*, aunque en este último la sutura presenta un contorno más recto y la superficie articular medial está menos desarrollada (Currie y Zhao, 1993; Chure, 2000). La zona de unión con el astrágalo presenta una cavidad y un proceso con una proyección medial. Este proceso contactaría con su correspondiente área de unión en la cara lateral del astrágalo, no permitiendo la realización de movimientos entre ambos elementos. Este tipo de unión es compartida con *Allosaurus fragilis*, *Sinraptor dongi*, *Acrocanthosaurus atokensis* y “*Szechuanosaurus*” *zigongensis* (Holtz *et al.*, 2004).

La máxima longitud anteroposterior del cuarto tarsal distal (Fig. 2: B, -D) es de 7 cm. y su máximo grosor es de 2 cm. El cuarto tarsal distal presenta un contorno rectangular que se adelgaza posteriormente. La superficie lateral del cuarto tarsal presenta una depresión en la que aparecen dos cavidades irregulares y que marca la zona de contacto con el quinto metatarsal, al igual que ocurre en *Allosaurus* (Madsen, 1976). En la forma asiática *Sinraptor* se observan, al menos, cinco cavidades en la superficie lateral del cuarto tarsal distal (Fig. 24 H, Currie y Zhao, 1993). La superficie distal presenta una fuerte concavidad al igual que ocurre en *Allosaurus*, donde se articula con el cuarto metatarsal. La superficie dorsal es

ligeramente convexa y la medial es más ancha anteriormente en la zona de contacto con el tercer metatarsal. Esta última superficie presenta una cresta longitudinal que representa el contacto con el tercer tarsal distal.

Metatarsales

Han sido extraídos del yacimiento de Cambelas todos los metatarsales, del I al V, de la extremidad posterior derecha (Fig. 2 -A).

El primer metatarsal presenta una diáfisis de contorno triangular que se adelgaza en el segmento más proximal. El área de contacto con el segundo metatarsal se sitúa posterolateralmente y presenta una superficie de contacto aplanada y rugosa. El segmento distal tiene forma triangular y la zona de la articulación distal se proyecta dorsalmente. Esta articulación permitiría elevar el primer dígito hacia una posición cercana a la horizontal (Currie y Zhao, 1993)

El segundo metatarsal carece de su extremo proximal. Presenta una diáfisis robusta y de contorno circular en sección. Este elemento presenta una superficie posteromedial aplanada que se corresponde con el área de contacto con el primer metatarsal. La posición relativa del primer y del segundo metatarsal es semejante a la descrita para *Allosaurus*, *Sinraptor* y otros alosauroides. El extremo distal se expande ligeramente hacia la parte anterior y presenta dos cóndilos bien desarrollados. En este elemento, el cóndilo lateral es mayor que el cóndilo medial. Ambos cóndilos están separados por un surco bien marcado posteriormente pero que desaparece anteriormente.

El tercer metatarsal está representado por el extremo distal y por un fragmento de la diáfisis. Este fragmento permite observar que su diáfisis está ligeramente curvada y presenta una sección triangular. La extremidad distal es ligeramente cóncava en vista ventral, presentando una suave depresión a lo largo de su zona media, como ocurre en *Allosaurus* y *Sinraptor*. Además, su superficie articular tiene forma rectangular.

El cuarto metatarsal está prácticamente completo, a excepción de un pequeño fragmento de la zona media de la diáfisis. La superficie articular proximal presenta un contorno triangular con el margen anterior redondeado y con una proyección alargada en el margen posterior, como ocurre en *Allosaurus* y *Sinraptor*. Por su parte, esta superficie articular tiene un contorno cuadrangular en *Ceratosaurus*. Proximalmente, ésta superficie de articulación presenta una concavidad en su parte anterior que se corresponde con el área de contacto con el cuarto tarsal distal. Lateralmente presenta una cavidad fuertemente marcada que se corresponde con el área de contacto de la parte proximal del tercer metatarsal. La morfología de este contacto es semejante a la condición descrita en *Allosaurus* y *Megalosaurus* y difiere de la forma convexa que se interpreta en *Torvosaurus* (Currie y Zhao, 1993).

Medialmente, el extremo proximal del cuarto metatarsal es recto. El final distal está comprimido lateralmente y presenta forma triangular. Posteriormente presenta una cavidad que separa los cóndilos.

El quinto metatarsal carece de un pequeño fragmento en el extremo proximal. La diáfisis de este elemento es triangular en sección, como en *Sinraptor* y *Allosaurus*. El quinto metatarsal se estrecha hacia el extremo distal. La superficie posterolateral es rugosa y ligeramente convexa, como en *Sinraptor* y *Allosaurus*. Con todo, en *Sinraptor* la curvatura distal de la diáfisis es más acentuada que en el ejemplar de Cambelas y en *Allosaurus*.

La morfología de los metatarsales del ejemplar ATL-SHN.0019 es semejante a la descrita en otros grandes terópodos jurásicos. El metatarsal I está reducido proximalmente, pero presenta un extremo distal bien desarrollado. Este elemento contacta con el metatarsal II en la superficie posteromedial de la parte media de la diáfisis de éste último, al igual que en *Allosaurus*, *Acrocanthosaurus*, *Sinraptor* y otros alosauroides (Currie y Zhao, 1993). El metatarsal III, como ocurre en Avetheropoda, presenta la diáfisis con forma triangular en sección. El extremo proximal del metatarsal IV en el ejemplar ATL-SHN.0019, es semejante al que presenta el género *Allosaurus* y está más alargado dorsoventralmente que en *Sinraptor*. Tanto la morfología del extremo proximal y distal del metatarsal IV, como la del extremo distal del metatarsal II del ejemplar ATL-SHN.0019 son semejantes a las descritas en *Allosaurus* (Chure, 2000). El metatarsal III carece de la parte proximal, pero en la parte preservada de la diáfisis no se reconoce la reducción proximal del elemento característica de la condición arctometatarsaliana (Holtz *et al.*, 2004). Por su parte, el metatarsal V está muy reducido y se encuentra afilado distalmente. Al igual que ocurre en otros tetanuros, este elemento contacta con la superficie posterolateral del extremo proximal del metatarsal IV.

Falanges

ATL-SHN.0019 presenta todas las falanges de la extremidad posterior derecha (Fig. 2 -A). Estos elementos son semejantes a los de otros grandes terópodos jurásicos. Las diáfisis de todas las falanges, a excepción de las falanges ungueales, son circulares en sección y se encuentran excavadas dorsalmente en la superficie extensora proximal de la articulación distal. Esta depresión no está presente en las falanges I-1, II-2, III-3 y en las ungueales. Las fosas co-laterales para la inserción de ligamentos están igualmente desarrolladas en las falanges del dedo III. Por su parte, en el dedo I estas fosas son más profundas en la superficie lateral, y en el dedo IV en las fosas de la superficie medial. Esta condición es semejante a la descrita en *Sinraptor dongi* (Currie y Zhao, 1993). En cambio, en "*Allosaurus jimmdadzeni*", estas fosas están más desarrolladas en la superficie medial del dedo I y en

la superficie lateral de los dedos III y IV (Chure, 2000). En cuanto a las falanges ungueales, éstas presentan una sección triangular y una muy marcada concavidad en vista ventral. El contorno de la extremidad proximal de la falange III-1 recogida en Cambelas difiere de la de "*Allosaurus jimmadseni*" y se asemeja a las de *Allosaurus fragilis* y *Sinraptor dongi* en la ausencia de una faceta pronunciada en el borde proximoventral y lateral (Chure, 2000). La falange III-2 del ejemplar ATL-SHN.0019 es también semejante a las de *A. fragilis* y *S. dongi* y difiere de la de "*A. jimmadseni*" en la menor expansión lateral de la superficie proximolateral (Chure, 2000). Los extremos proximales de las ungueales presentan expansiones lateromediales en su superficie ventral. Estas expansiones están más desarrolladas, a modo de cresta, en la superficie lateral de las falanges ungueales. La fórmula falangeal del ejemplar ATL-SHN.0019 es 2-3-4-5-0, como ocurre en la mayor parte de los grandes terópodos. En este ejemplar, el dedo III es el más largo, presentando tanto el dedo II como el IV una longitud semejante. Los elementos de la extremidad posterior en el ejemplar ATL-SHN.0019 son semejantes, aunque más robustos, a los elementos correspondientes en el ejemplar de *Allosaurus* de Andrés (Pérez-Moreno *et al.*, 1999; Dantas *et al.*, 1999; Malafaia *et al.*, 2007)

DISCUSIÓN Y CONCLUSIÓN

Atendiendo a las hipótesis filogenéticas más recientes de los terópodos (Chure, 2000; Rauhut, 2003b; Holtz *et al.*, 2004) el ejemplar ATL-SHN.0019 comparte con los restantes miembros del grupo Tetanurae la forma triangular del metatarsal I y la morfología del contacto de este metatarsal con la parte distal del metatarsal II. El ejemplar ATL-SHN.0019 comparte con Avetheropoda la presencia de arcos hemales con forma de L en las vértebras caudales posteriores y la sección triangular de la diáfisis del tercer metatarsal. Los caracteres diagnósticos de Carnosauria que pueden ser comprobados en el terópodo de Cambelas incluyen la presencia de una espina accesoria en el borde anterior de las neurapófisis en las vértebras caudales medias. El ejemplar de Cambelas difiere del carnosaurio basal descrito en el Jurásico Superior portugués: *Lourinhanosaurus* en la morfología y menor desarrollo de la espina accesoria en las vértebras caudales medias. El ejemplar estudiado difiere de *Neovenator* en la ausencia de una ranura en la superficie dorsal de las falanges ungueales. El terópodo de Cambelas es distinto de *Sinraptor* en la morfología del calcáneo y de la superficie articular de este elemento con el astrágalo y en la forma fuertemente curvada ventralmente de la falange ungueal del dedo III. *Sinraptor* se diferencia también del terópodo de Cambelas en la ausencia de expansión distal de los procesos transversos de las caudales anteriores, en el contorno subrectangular de la extremidad proximal del metatarsal IV y en las extremidades distales de los metatarsa-

les II y IV con una forma menos triangular. El ejemplar de Cambelas difiere de formas como *Acrocanthosaurus* o *Carcharodontosaurus* en la ausencia de fosas neumáticas o pleurocelos en la serie caudal. El terópodo de Cambelas difiere de "*Allosaurus jimmadseni*" en la fusión de los arcos neurales a los centros vertebrales en las vértebras caudales medias y posteriores (Chure, 2000). En este carácter el ejemplar conserva la condición descrita en la mayor parte de los individuos de *Allosaurus fragilis* (Madsen, 1976), aunque, de todas formas, esta condición podría estar asociada al desarrollo ontogenético. El ejemplar difiere de "*Allosaurus jimmadseni*", y comparte con *A. fragilis*, en las facetas articulares anteriores de las vértebras caudales posteriores con una superficie cóncava, en la ausencia de un surco longitudinal en la superficie ventral de las caudales de la serie posterior, en el contorno de la extremidad proximal de la falange III-1 y en la morfología del extremo proximolateral de la falange III-2. El terópodo de Cambelas difiere de otros alosáuridos en la presencia de crestas proyectadas lateralmente en la parte posterior de las vértebras caudales de la serie media de la cola. Excepto en este carácter y en el aspecto más robusto de los elementos, la combinación de caracteres del ejemplar de Cambelas es congruente con el material disponible de *Allosaurus fragilis* en Andrés (Pérez-Moreno *et al.*, 1999; Dantas *et al.*, 1999; Malafaia *et al.*, 2007) por lo que se consideran, de forma preliminar, coespecíficos.

AGRADECIMIENTOS

La reconstrucción de *Allosaurus* utilizada en la Figura 1 ha sido cedida por Raúl Martín.

Los autores agradecen su participación en distintas fases del trabajo en el yacimiento de Cambelas a José Luis Diniz, Nuno L. Pimentel, Liliana Póvoas, Mauro García Oliva, Ivan Gromicho y Pilar Yagüe.

Los trabajos de excavación en el yacimiento de Cambelas fueron financiados por la ALT-Sociedade de História Natural (ALT-SHN) y por la Câmara Municipal de Torres Vedras.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Britt, B. B. (1991): The theropods of the Dry Mesa Quarry (Morrison Formation), Colorado: with emphasis on the osteology of *Torvosaurus tanneri*. Brigham Young University. *Geology Studies*, 37: 1-72.
- Brusatte, S. L., Benson, R. B. J. y Hutt, S. (2007): Redescription of *Neovenator salerii* (Dinosauria: Theropoda) and its implications for theropod evolution and phylogeny. En: *Abstract Book of the 55th Symposium of Vertebrate Palaeontology and Comparative Anatomy*. Glasgow. p. 9.
- 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. Tesis Doctoral. Columbia University, 964 pp.
- Currie, P.J. y 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. y 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., Povoas, L., Cachão, M., Sanz, J.L., Pires, C., Bruno, G., Ramalheiro, G. y de Carvalho, A.M.G. (1999): O dinossáurio carnívoro *Allosaurus fragilis* no Jurássico português. *Al-Madam*, 8: 23-28.
- Holtz, T.R., Molnar, R.E. y Currie, P.J. (2004): Basal Tetanurae. En: *The Dinosauria II* (D.B. Weishampel, P. Dodson y H. Osmólska, eds. Eds.) University of California Press, Berkeley, 71-110.
- Hutt, S., Martill, D.M. y Barker, M.J. (1996): The first European allosaurid dinosaur (Lower Cretaceous, Wealden Group, England). *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaontologie Monatshefte*, 10: 635-644.
- Madsen, J.H. (1976): *Allosaurus fragilis*: a revised osteology. *Utah Geological and Mineral Survey*, 109: 163 pp.
- Madsen, J.H. y Welles, S.P. (2000): *Ceratosaurus* (Dinosauria, Theropoda) a revised osteology. *Miscellaneous Publication 00-2*. Utah Geological Survey, 80 pp.
- Malafaia, E., Dantas, P., Ortega, F. y Escaso, F. (2007): Nuevos restos de *Allosaurus fragilis* (Theropoda: Carnosauria) del yacimiento de Andrés (Jurásico Superior; Centro-Oeste de Portugal). En: *Cantera Paleontológica*, 1: 255-271. Diputación Provincial de Cuenca, Cuenca, 398 pp.
- Manuppella, G., Machado, S., Dias, R.P., Costa, C., Clavijo, E. y Kullberg, J.C. (en prensa): *Carta Geológica de Portugal* 1:50.000, hoja nº 30-C (Torres Vedras) 2ª Ed.
- Mateus, O. (1998): *Lourinhanosaurus antunesi*, a new Upper Jurassic allosauroid (Dinosauria: Theropoda) from Lourinhã, Portugal. *Memórias da Academia de Ciências de Lisboa*, 37: 111-124.
- Mateus, O. y Antunes, M. T. (2000a): *Ceratosaurus* (Dinosauria: Theropoda) in the late Jurassic of Portugal. En: *Abstract book of the 31st Internacional Geological Congreso*. Rio de Janeiro.
- Mateus, O. y Antunes, M. T. (2000b): *Torvosaurus* sp. (Dinosauria: Theropoda) in the late Jurassic of Portugal. En: *Libro de resúmenes de las XVI Jornadas de la Sociedad Española de Paleontología*, 115-117.
- Mateus, O., Antunes, M.T. y Taquet, P. (2001): Dinosaur ontogeny: the case of *Lourinhanosaurus* (Late Jurassic, Portugal). *Journal of Vertebrate Paleontology*, 21 (3): 78A
- Mateus, O., Walen, A. y Antunes, M.T. (2006): The large theropod fauna of the Lourinhã Formation (Portugal) and its similarity to the Morrison Formation, with a description of a new species of *Allosaurus*. *New Mexico Museum of Natural History and Science*, 36: 123-129.
- Molnar, R.E., Kurzanov, S.M. y Dong, Z.-M. (1990): Carnosauria. En: *The Dinosauria* (D.B. Weishampel, P. Dodson, P y H. Osmólska eds. Eds.). University of California Press: 169-209.
- Moniz, C., Carvalho, C., Dantas, P., Ortega, F., Malafaia, E., Ramalheiro, G., Escaso, F., Silva, B. y Barriga, F. (2007): Aspectos tafonómicos de un terópodo del yacimiento de Cambelas (Upper Jurassic, Torres Vedras, Portugal). En: *Libro de resúmenes de las IV Jornadas Internacionales sobre Paleontología de Dinosaurios y su Entorno*, Burgos, 81-83.
- Ortega, F., Escaso, F., Gasulla, J.M., Dantas, P. y Sanz, J.L. (2006): Dinosaurios de la Península Ibérica. *Estudios Geológicos*, 62: 1-6.
- Pereda-Suberbiola, X., Dantas, P., Galton, P. y Sanz, J.L. (2005): Autopodium of the holotype of *Dracopelta zbyzewskii* (Dinosauria, Ankylosauria) and its type horizon and locality (Upper Jurassic: Tithonian, western Portugal). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, 235 (2): 175-196.
- Pérez-Moreno, B.P., Chure, D.J., Pires, C., da Silva, C.M., dos Santos V., Dantas, P., Póvoas, L., Cachão, M., Sanz, J.L. y de Carvalho, A.M.G. (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. (2000): The dinosaur fauna from the Guimarota mine. En: *Guimarota - A Jurassic Ecosystem* (T. Martin y B. Krebs, eds. Eds.). Verlag Dr. Friedrich Pfeil, Manchen, 75-82.
- Rauhut, O.W.M. (2003a): A tyrannosauroid dinosaur from the Upper Jurassic of Portugal. *Palaeontology*, 46 (5): 903-910.
- Rauhut, O.W.M. (2003b): The interrelationships and evolution of basal theropod dinosaurs. *Special Papers in Palaeontology*, 69: 213pp.
- Rauhut, O.W.M. y Fechner, R. (2005): Early development of the facial region in a non-avian theropod dinosaur. *Proceedings of the Royal Society B*, 272: 1179-1183.
- Rauhut, O.W.M. y Kriwet, J. (1994): Teeth of a big theropod dinosaur from Porto das Barcas (Portugal). *Berliner Geowissenschaftlich Abhandlungen E*, 13: 179-185.
- Ruiz-Omeñaca, J.L. (2006): Restos directos de dinosaurios (Saurischia, Ornithischia) en el Barremiense (Cretácico Inferior) de la Cordillera Ibérica en Aragón (Teruel, España). Tesis Doctoral. Universidad de Zaragoza, 440 pp.

Sereno, P.C., Duthiel, D.B., Iarochene, M., Larsson, H.C.E., Lyon, G.H., Magwene, P.M., Sidor, C.A., Varrichio, D.J. y Wilson, J.A. (1996): Predatory dinosaurs from the Sahara and Late Cretaceous faunal differentiation. *Science*, 272: 986-991.

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