

## Bennettitales, Erdtmanithecales e Gnetales do Cretácico Inferior da Bacia Lusitânica (litoral Centro-Oeste de Portugal): síntese e enquadramento estratigráfico

## Bennettitales, Erdtmanithecales and Gnetales from the Early Cretaceous of the Lusitanian Basin (western Portugal): synthesis and stratigraphical setting

M.M. Mendes<sup>1\*</sup>, J.L. Dinis<sup>2</sup>, A.C. Balbino<sup>1</sup>, J. Pais<sup>3</sup>

Recebido em 11/07/2011 / Aceite em 19/12/2011

Disponível online em Janeiro de 2012 / Publicado em Junho de 2012

© 2012 LNEG – Laboratório Nacional de Geologia e Energia IP

Artigo original  
Original article

**Resumo:** Neste artigo faz-se uma síntese sobre a ocorrência de gimnospermas extintas, com características típicas do grupo das Bennettitales, Erdtmanithecales e Gnetales e discute-se o enquadramento estratigráfico de um conjunto de espécimes, previamente descritos. Estas plantas encontram-se representadas por sementes de pequena dimensão recolhidas em unidades fluviais siliciclásticas do Cretácico Inferior (Berriasiano a Albiano inferior) da Bacia Lusitânica, Oeste de Portugal, e, provavelmente, constituem grupo monofilético designado por complexo BEG. As sementes fósseis são constituídas por um tecido interno, o nucelo, preservado sob a forma de uma membrana delicada. O nucelo é envolvido por tecido fino de natureza membranosa, o tegumento interno, circundado por invólucro externo constituído por tecido esclerenquimatoso. As plantas do complexo BEG foram contemporâneas das primeiras angiospérmicas, tendo partilhado ecossistemas com características ambientais semelhantes, o que reforça o seu interesse paleoecológico.

**Palavras-chave:** Bennettitales, Erdtmanithecales, Gnetales, mesofósseis, Cretácico Inferior, Portugal.

**Abstract:** This paper presents a synthesis of the occurrence of extinct gymnosperms related to the Bennettitales, Erdtmanithecales and Gnetales group and discusses the stratigraphic setting of previously described specimens. These plants are represented by small fossil seeds collected from Lower Cretaceous (Berriasian to Lower Albian) fluvial siliciclastic deposits of the Lusitanian Basin, western Portugal, and probably constitute a monophyletic group, the BEG complex. The fossil seeds are composed of an innermost membranous nucellus preserved as a delicate cuticle. The nucellus is evolved by a membranous integument surrounded by a sclerenchymatic outer envelope. Plants from the BEG complex were contemporary of the earliest angiosperm having shared ecosystems with similar environmental characteristics, what reinforces its paleoecological importance.

**Keywords:** Bennettitales, Erdtmanithecales, Gnetales, mesofossils, Early Cretaceous, Portugal.

<sup>1</sup>Universidade de Évora, Apartado 94, 7002-554 Évora, Portugal.

<sup>2</sup>Departamento de Ciências da Terra, Faculdade de Ciências e Tecnologia, Universidade de Coimbra, Largo Marquês de Pombal, 3000-272 Coimbra, Portugal.

<sup>3</sup>Departamento de Ciências da Terra, Faculdade de Ciências e Tecnologia, Universidade da Universidade Nova de Lisboa, Campus da Caparica, 2829-516 Caparica, Portugal.

\*Autor correspondente / Corresponding author: [mmendes@mail.telepac.pt](mailto:mmendes@mail.telepac.pt)

### 1. Introdução

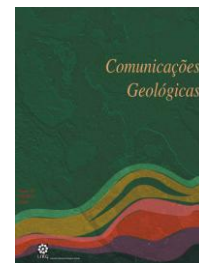
Na Bacia Lusitânica (litoral Centro-Oeste de Portugal), ocorrem todos os andares do Cretácico, desde o Berriasiano até ao

Maastrichtiano, representados por depósitos sedimentares marinhos e continentais. Nesta extensa área são abundantes as jazidas fossilíferas com restos de vegetais, bem preservados e de elevado valor sistemático, que contribuem para o conhecimento da diversidade e da composição da flora, desde o aparecimento das angiospérmicas no Cretácico Inferior até à diversificação e dominância ecológica nos finais do Cretácico.

Os primeiros trabalhos referentes à flora mesozóica portuguesa incluem o realizado por Oswald Heer (1881), secundado pelos importantes contributos de Gaston de Saporta. Este investigador francês oitocentista (1832-1895) dedicou-se ao estudo de macrofloras do Cretácico, tendo publicado os resultados em memória extensa (Saporta, 1894). Este e outros trabalhos desenvolvidos na mesma época e com a mesma temática, nomeadamente por Fontaine (1889) em macrofloras do Cretácico Inferior do grupo Potomac, tiveram particular influência nas primeiras discussões que surgiram, no âmbito da Paleobotânica, sobretudo no que diz respeito à origem e diversificação das plantas com flor.

As macrofloras portuguesas foram ulteriormente estudadas por Carlos Teixeira que publicou diversos trabalhos dedicados à descrição de vegetais fósseis provenientes do Cretácico (Teixeira, 1945, 1946, 1947, 1948, 1950, 1952). Estes trabalhos, contribuíram, indubitavelmente, para a compreensão das alterações florísticas que tiveram lugar desde o Cretácico Inferior, onde predominavam os fetos e plantas com semente “não angiospérmicas” até ao Cretácico Superior, onde passaram a dominar as angiospérmicas. Ulteriormente passaram a ser desenvolvidos estudos palinológicos (pólenes e esporos) que trouxeram novos conhecimentos, de primacial importância, acerca das modificações que foram surgindo na flora cretácica portuguesa e reflectindo modificações à escala global. A maior parte destes trabalhos incidiu, sobretudo, no estudo de palinofloras atribuídas ao Cretácico Superior de Portugal (e.g., Diniz, 1967; Kedves & Diniz, 1967; Diniz *et al.*, 1974; Kedves & Pittau, 1979; Medus *et al.*, 1980; Medus, 1981; Batten, 1986). No entanto, foram, também, desenvolvidos estudos de palinofloras do Cretácico Inferior (e.g., Groot & Groot, 1962; Medus & Berthou, 1980; Hasenboehler, 1981; Pais & Reyre, 1981; Trincão, 1990; Heimhofer *et al.*, 2005, 2007).

Nas últimas décadas, foram descobertas mesofloras significativas em depósitos continentais da Bacia Lusitânica, que



fornece informações mais precisas e consistentes, acerca das relações filogenéticas das primeiras angiospérmicas, do que as macrofloras e palinofloras estudadas anteriormente. Estas mesofloras incluem mesofósseis incarbonizados, em excelente estado de preservação, tais como sementes, frutos, flores e estames de angiospérmicas (*e.g.*, Friis *et al.*, 1992, 1994, 1997, 1999, 2000a, 2000b, 2003, 2004, 2006, 2010; von Balthazar *et al.*, 2005; Pedersen *et al.*, 2007; Friis & Pedersen, 2011). O excelente estado de preservação em que se encontram muitas destas estruturas reprodutivas, recolhidas nas diferentes mesofloras do Cretácico, tem possibilitado não só a realização de comparações com táxons da flora moderna, como também, o estabelecimento de análises de relações sistemáticas e filogenéticas, o que se reveste de elevada importância na medida em que se torna possível tirar algumas ilações sobre aspectos da biologia reprodutiva das angiospérmicas durante o Cretácico.

Nas mesofloras do Cretácico Inferior português encontram-se muito bem representados outros restos de vegetais fósseis que correspondem a sementes e a órgãos produtores de pólenes atribuíveis a plantas extintas pertencentes ao grupo das gimnospérmicas (Pedersen *et al.*, 1989; Friis & Pedersen, 1996, 2007, 2009; Rydin *et al.*, 2006; Mendes *et al.*, 2008a, 2008b, 2010, 2011).

É de salientar que, algumas destas gimnospérmicas já desaparecidas parecem estar mais próximas das angiospérmicas do que das coníferas, das cicadófitas ou das Gnetales (Crane *et al.*, 2004). Neste sentido, o estudo das sementes e dos órgãos produtores de pólenes, atribuíveis a estas plantas reveste-se de elevada importância, dado que, poderá contribuir para o esclarecimento e compreensão de vários aspectos relacionados com a evolução das estruturas reprodutoras, nomeadamente das angiospérmicas (*e.g.*, estames, óvulos e carpelos). Além disso, estas plantas com semente têm interesse pelo importante significado paleoecológico, por terem sido contemporâneas das primeiras angiospérmicas, ocupando ambientes terrestres com características semelhantes ou até fazendo parte dos mesmos ecossistemas.

Neste artigo apresentam-se e discutem-se em conjunto várias ocorrências de sementes e de órgãos produtores de pólenes atribuíveis a novo grupo de gimnospérmicas extintas, já previamente descritas em Mendes *et al.* (2008a, 2008b, 2010, 2011), provenientes de jazidas do Cretácico Inferior da Bacia Lusitânica. As jazidas são aqui enquadradas com informações litostratigráficas, cronostratigráficas e paleoambientais. As formas identificadas partilham características estruturais e anatómicas semelhantes típicas das Bennettitales, Erdtmanithecales e Gnetales, ao que tudo indica, constituem um grupo monofilético, actualmente designado por complexo BEG, estabelecido por Friis *et al.* (2007).

## 2. Material e Métodos

Os táxons documentados neste trabalho, previamente descritos, foram recolhidos em quatro jazidas do Cretácico Inferior da Bacia Lusitânica (Juncal, Torres Vedras, Catefica e Vale de Água), indicadas na Fig. 1. Para o estudo dos mesofósseis vegetais seguiu-se a metodologia previamente descrita por Friis *et al.* (1988). Um total de 17 amostras de argila cinzenta escura (38, 39, 40, 41, 42, 56, 57, 58, 59, 60, 61, 73, 74, 75, 76, 77, 141) contendo restos carbonosos, foram recolhidas por M.M. Mendes, J.L. Dinis e J. Pais, entre 2005 e 2008. As amostras foram secas à temperatura de cerca de 35 °C durante 48 horas, tendo-se procedido posteriormente à dispersão do material argiloso em água. Concluído esse processo, procedeu-se à lavagem de cada uma das amostras em crivos metálicos, com um chuveiro e água

corrente a baixa pressão, para evitar a fragmentação dos restos vegetais fossilizados. Foram utilizados crivos com malhas de 125 µm e de 250 µm. Durante a lavagem com chuveiro eliminou-se a fracção argilosa e, bem assim, outros elementos finos, retendo na malha dos crivos os restos carbonosos preservados na matriz argilosa dissociada. O resíduo de lavagem foi seco durante 24 horas à temperatura de 30-35 °C e em seguida armazenado em sacos de polipropileno devidamente etiquetados e selados. Seguidamente, procedeu-se à sua triagem através de observação sistemática em lupa binocular Wild M8, no Laboratório de Paleontologia do Departamento de Geociências da Universidade de Évora.

Após a triagem dos restos carbonosos, procedeu-se à limpeza dos mesofósseis vegetais encontrados. A fim de eliminar algum sedimento muito fino aderente à superfície do material fossilífero, os mesofósseis vegetais foram colocados em copos de teflon com ácido fluorídrico (HF) a 51-55% durante de 24 horas. Decorrido este tempo, procedeu-se a novo processo de lavagem com água destilada. Os espécimes seleccionados para estudos de microscopia electrónica foram montados em suportes de alumínio com 12.7 mm de diâmetro, metalizados com ouro durante 60 segundos e observados em microscópio electrónico de varrimento (MEV) Hitachi Field S-4300, a 2kV, no “Swedish Museum of Natural History”, em Estocolmo.

Os espécimes seleccionados e arquivados encontram-se depositados no Departamento de Ciências da Terra da Faculdade de Ciências e Tecnologia da Universidade Nova de Lisboa. A cada um foi atribuída referência numérica de arquivo com inicial maiúscula (P).

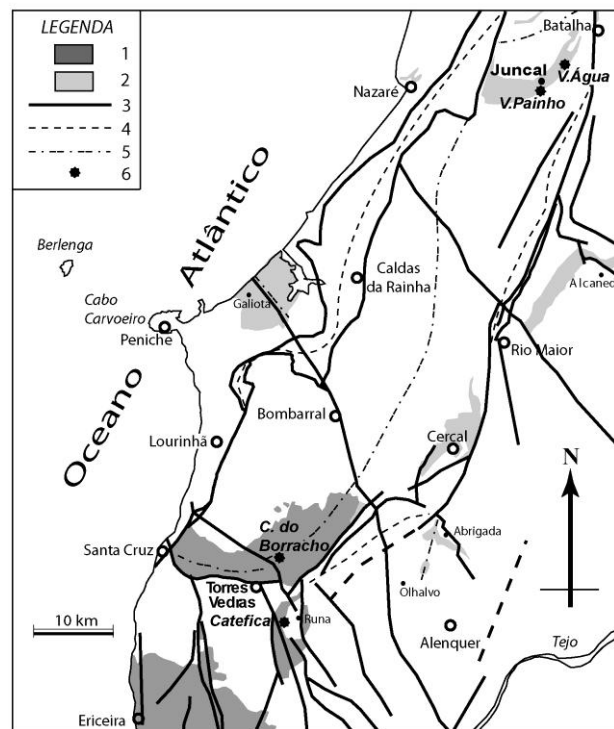


Fig.1. Localização geográfica e geológica das jazidas analisadas. 1 – Cretácico Inferior relativamente completo; 2 – Cretácico Inferior com importantes lacunas; 3 – Falhas principais; 4 – Eixos de anticlinais; 5 – Eixos de sinclinais; 6 – Jazidas. Modificado de Dinis & Mendes (2008).

Fig.1. Geographical and geological location of the studied sites. 1 – Relatively complete Lower Cretaceous; 2 – Lower Cretaceous with significant hiatus; 3 – Main faults 4 – Anticline axis; 5 – Syncline axis; 6 – studied sites. Modified after Dinis & Mendes (2008).

### 3. Enquadramento geológico

Todas as amostras utilizadas para o presente estudo foram colhidas em depósitos siliciclásticos continentais, associados a ambientes fluviais. A sua distribuição geográfica (Fig. 1) circunscreve-se a duas zonas cujo interesse paleobotânico é reconhecido há muitas décadas, como é patente nos trabalhos

referidos na introdução, sendo as jazidas do Juncal e de Vale de Água associadas ao sector de Nazaré, e a jazida de Catefica englobada na região de Torres Vedras.

As localizações crono e litostratigráfica das jazidas são apresentadas na Fig. 2.

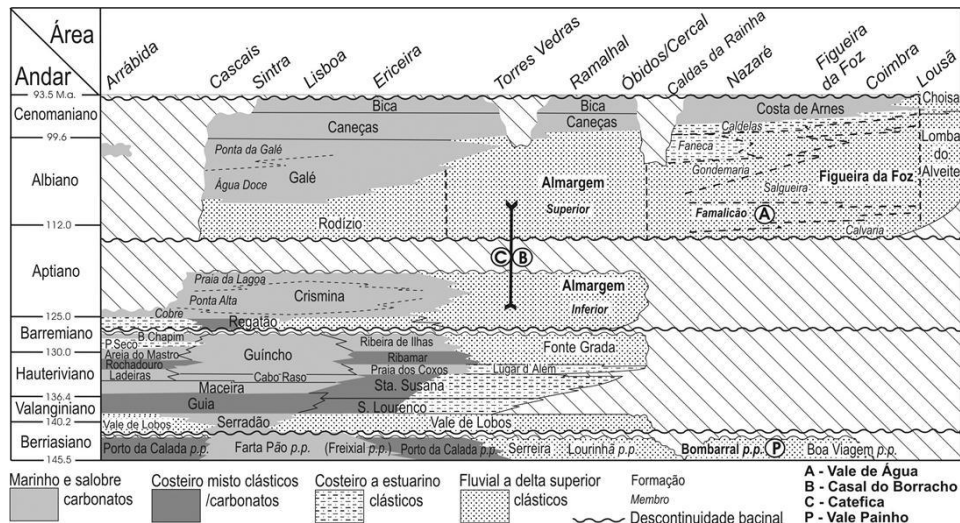


Fig.2. Localização estratigráfica das jazidas analisadas. Litostratigrafia, cronostratigrafia e distribuição geográfica. Modificado de Dinis *et al.* (2008).

Fig.2. Stratigraphical location of the studied sites. Lithostratigraphy, chronostratigraphy and geographical distribution. Modified after Dinis *et al.* (2008).

#### Jazida de Vale Painho (Juncal)

Localização geográfica: 39° 35' 27" N; 08° 54' 09" W.

Localização litostratigráfica: Formação do Bombarral (Leinfelder, 1986); “Grés superiores com vegetais e dinossáurios” na folha 26-B, Alcobaça, da carta geológica à escala 1: 50.000 (França & Zbyszewski, 1963).

Idade provável: Berriasiano (ver discussão em Mendes *et al.*, 2011).

Paleoambiente (Mendes *et al.*, 2011): sistema fluvial entrançado, com depósitos areno-conglomeráticos de canal e arenitos finos e lutitos de planície de inundação, motas marginais e lóbulos de derrame. A jazida foi interpretada como correspondendo a depósitos numa depressão periférica do canal principal ou num canal abandonado por avulsão, com nível de água elevado, recebendo ocasionais lóbulos de derrame a partir de fendas nas motas. A associação de argilas é dominada pela caulinite e a illite, mas com significativa montmorilonite. Concreções de carbonatos pedogenéticos são frequentes, indicando tendência para a aridez. Porém, a preservação de um volume significativo de material carbonoso indica que as zonas de acumulação não secavam sazonalmente. A associação palinológica e a mesoflora correspondem a uma floresta de coníferas xerofíticas com sub-bosque essencialmente povoado por fetos (Mendes *et al.*, 2011). No conjunto, os dados apontam para um clima sazonal com estação seca prolongada e uma estação húmida mais curta.

#### Jazida de Casal do Borracho (Torres Vedras)

Localização geográfica: 39° 6' 12.4" N; 09° 14' 50.4" W.

Localização litostratigráfica: Formação de Almargem (Rey, 1993); “Grés de Torres Vedras” na carta geológica 1: 50.000 na folha 30-C, Alenquer (Zbyszewski *et al.*, 1955).

Idade provável: Barremiano superior a Albiano inferior. De acordo com a cartografia de Rey (1972), a jazida localiza-se na Formação de Grada, de idade Hauteriviano superior a Barremiano inferior (Rey, 1993). Porém, as unidades do Cretácico Inferior desta zona são pouco espessas, com fácies semelhantes e com pendor acentuado, nomeadamente porque são afectadas pela movimentação da falha de Torres Vedras – Santa Cruz.

No mesmo local, a jazida denominada como Torres Vedras nos trabalhos de Else Friis e colaboradores foi localizada na base da Formação de Almargem, mas com a indicação de que o local foi entretanto coberto pela expansão urbana (Friis *et al.*, 2009).

Neste contexto, e pela flora já identificada, rica de angiospérmicas (Friis *et al.*, 2010), a jazida localiza-se, provavelmente, na Formação de Almargem, posição admitida por J. Rey (comunicação pessoal).

Paleoambiente: Não estão publicados estudos sobre a sedimentologia desta jazida. Porém, a análise do afloramento aponta para fácies e arquitectura deposicional compatíveis com depósitos de sistemas fluviais areno-conglomeráticos entrançados. O mesmo tipo de ambiente é admitido genericamente para a Formação (Rey, 1993). As amostras foram colhidas na parte inferior de camada lutítica, num nível que pode ser interpretado como um evento de deposição rápida em planície de inundação, com bioturbação e oxidação diminutas a favorecer a preservação da matéria orgânica vegetal.

### Jazida de Catefica

Localização geográfica: 39° 3' 16" N; 09° 14' 24" W.

Localização litostratigráfica: Formação de Almagem (Rey, 1993); "Grés de Torres Vedras" na carta geológica 1: 50.000 na folha 30-D, Alenquer (Zbyszewski & Assunção, 1965).

Idade provável: Aptiano terminal a Albiano inferior. O posicionamento da jazida no seio da Formação de Almagem, de idade Barremiano superior a Albiano inferior (Rey, 1993) não é óbvio, mas de acordo com Rey (1972) o Membro inferior da Formação de Almagem ("Grés inferiores de Almagem"), equivalente lateral da Formação de Regatão (Barremiano superior a Aptiano inferior), é constituído na zona de Runa e Torres Vedras essencialmente por lutitos. Embora os níveis produtivos correspondam a uma lentícula lutítica, o afloramento da jazida é dominado por arenitos e conglomerados esbranquiçados, associação que, segundo o mesmo trabalho, é típica do membro superior da formação (equivalente lateral da Formação de Rodízio + Formação de Crismina e da Formação da Figueira da Foz). Por outro lado, este afloramento insere-se numa tendência granodrecrescente reconhecida até à unidade carbonatada suprajacente (Formação de Caneças, Dinis *et al.*, 2008), cuja base nesta região data do Cenomaniano inferior. Assim, atendendo à evolução vertical de fácies reconhecida na Formação de Almagem, é provável que a jazida possa ser atribuída à base do Membro superior da Formação de Almagem (posição confirmada por informação de J. Rey, 2010), tendo, portanto, idade provável Aptiano terminal a Albiano inferior.

Paleoambiente: A associação de litofácies e a arquitectura deposicional reconhecidas no afloramento são similares às da jazida de Casal do Borracho, pelo que se assumem idênticas interpretações. A lentícula lutítica da jazida corresponde a um canal abandonado, preenchido em fases de inundação, por decantação.

### Jazida de Vale Farelo (Vale de Água)

Localização geográfica: 39° 37' 13" N; 08° 51' 57" W.

Localização litostratigráfica: Formação de Figueira da Foz (Dinis, 2001); "Complexos gresosos de Nazaré e de Cós-Juncal" na folha 26-B, Alcobça, da carta geológica à escala 1: 50.000 (França & Zbyszewski, 1963).

Idade provável: Aptiano superior a Albiano inferior (Dinis & Trincão, 1995; Dinis, 1999).

Paleoambiente (Dinis, 2001): depósitos de um sistema fluvial arenoso, perene, moderadamente sinuoso e com faixas activas em patamares. Os frequentes paleossolos ferralíticos hidromórficos incipientes e as concentrações locais de fragmentos incarbonizados indicam interflúvios com drenagem reduzida e/ou nível freático sistematicamente elevado, o que aponta para a hipótese de clima relativamente húmido, em convergência com o claríssimo domínio da caulinite entre os minerais de argila.

## 4. Resultados e Discussão

Nas mesofloras do Cretácico Inferior provenientes das jazidas de Vale Painho (Juncal), Casal do Borracho (Torres Vedras), Catefica e Vale Farelo (Vale de Água) foram identificados restos de vegetais fósseis bem preservados atribuíveis a plantas afins das Bennettitales, Erdtmanithecates e Gnetales, nomeadamente, sementes e órgãos masculinos produtores de pólenes de tipo *Eucommiidites* Erdtman (Mendes *et al.*, 2008a, 2008b, 2010, 2011).

As sementes estudadas, de pequena dimensão, são caracteristicamente constituídas por três tecidos distintos. Um

mais interno, correspondente ao nucelo, preservado sob a forma de uma membrana delicada. O nucelo, por sua vez, encontra-se envolvido por tecido fino de natureza membranosa, o tegumento interno, formado por células de paredes finas. A envolver externamente o tegumento interno encontra-se camada resistente de tecido esclerenquimatoso que constitui o invólucro da semente. O tegumento interno e o invólucro externo são livres em toda a sua extensão, estando apenas unidos na base das sementes. Na porção superior destas, o tegumento interno não se encontra unido ao nucelo, terminando num canal micropilar longo e estreito. Nalgumas sementes pertencentes a este grupo de plantas extintas, foram observadas porções residuais de tecido parenquimatoso, na superfície externa do invólucro esclerenquimatoso, sugerindo que a parede externa das sementes tinha uma fina cobertura exterior constituída por tecido carnudo (Friis *et al.*, 2007).

Apenas nas Erdtmanithecates e nas Bennettitales e Gnetales extintas e actuais é conhecida a existência de sementes com a estrutura anatômica anteriormente descrita. Nos três géneros actuais atribuíveis às Gnetales, o tegumento interno é fino encontrando-se, em boa parte, unido ao nucelo. Nas sementes de *Ephedra* Linnaeus e *Welwitschia* J.D. Hooker, o tegumento interno é envolvido por um invólucro mas, nas sementes de *Gnetum* Linnaeus existem dois invólucros (Martens, 1971). Nas de *Ephedra*, as células que envolvem o canal micropilar são pequenas e uniformes. No estado máximo de maturação, o canal micropilar está fechado devido ao preenchimento por secreção mucilagionosa (Thoday & Berridge, 1912). Nas sementes de *Gnetum* e de *Welwitschia*, e nalgumas sementes fósseis afins, o canal micropilar encontra-se aberto na porção distal mas, obstruído nas regiões mediana e proximal, por um tecido multicelular formado a partir do tegumento interno que envolve o nucelo (Berridge, 1911; Martens, 1971).

Nas sementes actuais de *Ephedra* o envelope esclerenquimatoso é constituído por duas, três ou quatro valvas, dependendo, possivelmente, do número de sementes formadas em cada cone e das espécies em causa (Rydin *et al.*, 2006).

Estudos realizados noutras mesofloras do Cretácico Inferior da Bacia Lusitânica e da Virgínia, nos Estados Unidos da América, permitiram a identificação de pequenas sementes fósseis atribuíveis a *Ephedra*, muito semelhantes às que existem na flora moderna. As sementes de *Ephedra portugallica* Rydin, Pedersen, Crane & Friis, provenientes da mesoflora de Buarcos, do Aptiano superior-Albiano inferior, e de *Ephedra drewriensis* Rydin, Pedersen, Crane & Friis, recolhidas na mesoflora de Drewry's Bluff, do Aptiano inferior, possuem um invólucro constituído por quatro valvas. Estas sementes são mais pequenas do que as da flora moderna, apresentam forma, predominantemente, ovóide a elíptica, base arredondada e região micropilar pontiaguda. Nestas sementes é característica a existência de papilas nas paredes internas do canal micropilar, que servem para suportar o tubo micropilar. Nas espécies fósseis descritas foram observados, no interior do micrópilo, pólenes poliplicados, muito semelhantes aos produzidos por *Ephedra* da flora moderna (Rydin *et al.*, 2006). Nas mesofloras agora estudadas não foram identificadas sementes atribuíveis ao género *Ephedra* embora na palinoflora de Catefica tenham sido reconhecidos pólenes poliplicados atribuíveis a Gnetales (Mendes, trabalho em curso).

Na jazida de Vale Painho, com idade provável correspondente ao Berriasiano, foram recolhidas sementes fósseis, pertencentes ao grupo das extintas Erdtmanithecates, atribuídas a *Erdtmanispermum juncalense* Mendes, Friis & Pais (Fig. 3, A, C), formalmente descritas por Mendes *et al.* (2008a). Formas muito semelhantes, pertencentes ao mesmo género,

foram recolhidas na mesoflora de Bornholm (Dinamarca), de idade Berriasiano-Valanginiano (Pedersen *et al.*, 1989). Estas sementes têm forma de gota a ovóide, a base é arredondada, apresentam ápice micropilar pontiagudo distinto e possuem invólucro externo constituído por três valvas (Fig. 3, C). No entanto, as formas do género *Erdtmanispermum* distinguem-se das sementes de *Ephedra* (actuais e extintas), pela presença de pólenes de tipo *Eucommiidites* no micrópilo, pela inexistência de papilas na superfície interna do envelope da semente, na zona do canal micropilar e por as células esclerenquimatosas (Fig. 3, B) que constituem o invólucro externo serem bastante mais pequenas (Rydin *et al.*, 2006; Mendes *et al.*, 2008a).

Incluem-se ainda na ordem Erdtmanithecales diversas estruturas masculinas produtoras de pólenes do tipo *Eucommiidites*. Nas mesofloras portuguesas, do Cretácico Inferior da Bacia Lusitânica, foram recolhidas, até agora, duas espécies: *Eucommiitheca hirsuta* Friis & Pedersen, da mesoflora de Vila Verde (Figueira da Foz), atribuível ao intervalo Aptiano superior-Albiano inferior (Friis & Pedersen, 1996) e *Erdtmanitheca portucalensis* Mendes, Pais, Pedersen & Friis (Fig. 3, D, E) recolhida na jazida de Vale de Água, do Aptiano superior-Albiano inferior, formalmente descrita por Mendes *et al.* (2010). Nas estruturas masculinas microsporangidas foram identificados *in situ* pólenes de tipo *Eucommiidites* (Fig. 3, F).

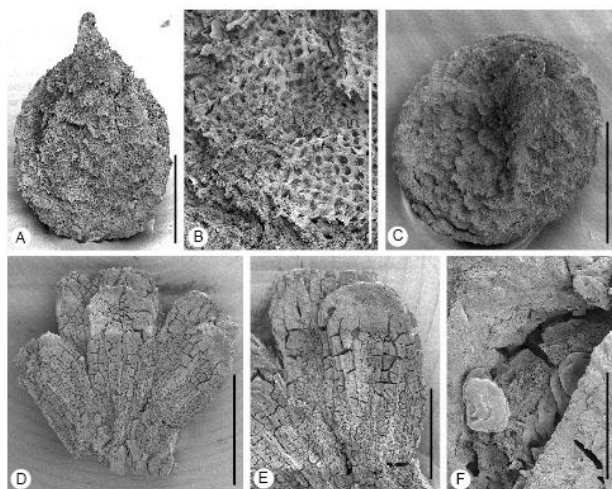


Fig.3. Fotografias de MEV de algumas Erdtmanithecales do Cretácico Inferior de Portugal. **A, C.** Sementes de *Erdtmanispermum juncalense* evidenciando forma de gota a ovóide, micrópilo pontiagudo distinto e natureza tripartida do invólucro da semente (espécimes P0030 e P0029, Juncal). **B.** Células esclerenquimatosas do invólucro externo da semente (espécime P0030, Juncal). **D.** *Erdtmanitheca portucalensis* com as unidades microsporangidas densamente arrumadas em disposição radial (espécime P0186, Vale de Água). **E.** Pormenor de *Erdtmanitheca portucalensis* com a forma elipsoidal das unidades masculinas microsporangidas (espécime P0186, Vale de Água). **F.** Pormenor das unidades microsporangidas exibindo pólenes de tipo *Eucommiidites* nos esporângios (espécime P0186, Vale de Água). Escala: (1, 3, 5) = 500 µm; (2) = 200 µm; (4) = 1 mm; (6) = 50 µm.

Fig.3. SEM micrographs of some Erdtmanithecales from the Early Cretaceous of Portugal. **A, C.** Seeds of *Erdtmanispermum juncalense* evidencing the ovoid to guttiform shape, distinctly pointed micropyle and the three-angled nature of the seed envelope (specimens P0030 and P0029, Juncal). **B.** Sclerenchymatic cells of the outer envelope (specimen P0030, Juncal). **D.** *Erdtmanitheca portucalensis* showing microsporangia loosely arranged in a radial pattern (specimen P0186, Vale de Água). **E.** *Erdtmanitheca portucalensis* detail showing the ellipsoidal to barrel-shaped microsporangium (specimen P0186, Vale de Água). **F.** Microsporangium detail showing sporangia with *Eucommiidites* pollen grains (specimen P0186, Vale de Água). Scale bars: (1, 3, 5) = 500 µm; (2) = 200 µm; (4) = 1 mm; (6) = 50 µm.

Nos Estados Unidos da América, já havia sido anteriormente descrita por Pedersen *et al.* (1989) estrutura masculina produtora de pólenes do tipo *Eucommiidites*, muito semelhante a

*Erdtmanitheca portucalensis*. Trata-se de *Erdtmanitheca texensis* Pedersen, Crane & Friis da mesoflora de Arthurs Bluff, do Cenomaniano inferior do Texas. Na mesoflora de Brezany, do Cenomaniano da Eslováquia, foi descrita *Bayeritheca hughesii* Kvaček & Pačtová, estrutura correspondente a órgão masculino produtor de pólenes de tipo *Eucommiidites* (Kvaček & Pačtová, 2001). Esta espécie eslovaca é bastante semelhante às duas formas do género *Erdtmanitheca* no que diz respeito ao arranjo das unidades microsporangidas. No entanto, *Erdtmanitheca* possui esporângios maiores do que *Bayeritheca* e a forma geral esférica contrasta com o aspecto alongado e cónico de *Bayeritheca hughesii* (Kvaček & Pačtová, 2001). Por sua vez, *Erdtmanitheca* distingue-se de *Eucommiitheca* pela forma esférica e por possuir sacos polínicos de maior dimensão (Friis & Pedersen, 1996; Mendes *et al.*, 2010).

Apesar de bem representadas nas mesofloras do Cretácico da Europa e da América do Norte, estas estruturas masculinas, produtoras de pólenes de tipo *Eucommiidites*, nunca foram encontradas associadas a sementes de *Erdtmanispermum*.

Na jazida de Vale Painho, além das sementes de *Erdtmanispermum juncalense*, foram recolhidas outras sementes de gimnospérmicas que apresentam plano de organização estrutural muito semelhante ao das sementes do grupo das Bennettitales, Erdtmanithecales e Gnetales. Estas sementes portuguesas foram formalmente descritas por Mendes *et al.* (2008b) e foram atribuídas a *Raunsgaardispermum lusitanicum* Mendes, Pais & Friis (Fig. 4, A, C). Possuem forma ovóide a elíptica e, à semelhança das formas referidas anteriormente, apresentam região micropilar pontiaguda bem distinta. O invólucro da semente é constituído por tecido esclerenquimatoso e encerra o tegumento interno fino que, por sua vez, envolve o nucelo. Estas sementes distinguem-se de todas as já referidas pelo facto de possuírem um invólucro constituído por duas valvas, ornado por estrias longitudinais finas distintamente bifurcadas (Fig. 4, A). Estas formas, atribuídas a *Raunsgaardispermum lusitanicum*, aproximam-se grandemente das sementes de *Ephedra* (Gnetales), porque possuem papilas na face interna do invólucro da semente que envolve o tubo micropilar (Fig. 4, B). Porém, nestas sementes não foram observados pólenes poliplicados de tipo efedróide, no micrópilo da semente. Os grãos de pólen identificados *in situ* são monossulcados (Fig. 4, C, D) e assemelham-se bastante aos das Bennettitales, nomeadamente *Cycadeoidea dacotensis* (MacBride) Ward e *Leguminanthus siliquosus* (Leuthardt) Kräusel & Schaarschmidt (Mendes *et al.*, 2008b).

No Aptiano superior-Albiano inferior de Buarcos, foram recolhidas sementes fósseis, atribuíveis a *Ephedrispermum lusitanicum* Rydin, Pedersen, Crane & Friis, nas quais se observaram pólenes poliplicados no micrópilo, algo semelhantes aos produzidos pelas plantas do género *Ephedra* mas, com menor número de *plicae*. Nestas sementes, as células esclerenquimatosas, que integram a camada interna do envelope, têm orientação transversal distinta e não existem papilas na superfície interna do envelope (Rydin *et al.*, 2006). Na jazida de Casal do Borracho, com idade provável correspondente a Barremiano superior-Albiano inferior, foi identificada uma semente com forma aproximadamente esférica e invólucro externo quadripartido atribuída a esta espécie (Fig. 5, A, B).

Recentemente, foram descritas por Friis *et al.* (2009) novas sementes recolhidas no Cretácico Inferior da Bacia Lusitânica e do Grupo de Potomac, nos Estados Unidos da América. Estas sementes de gimnospérmicas apresentam organização anatómica bastante próxima das anteriormente referenciadas e foram atribuídas a novos táxones afins das Bennettitales, Erdtmanithecales e Gnetales.

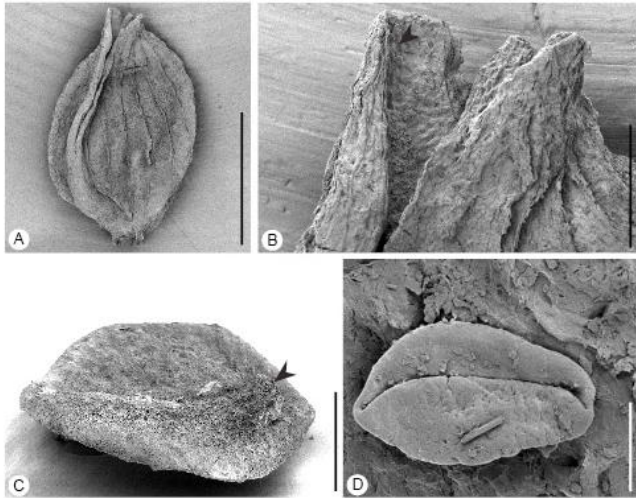


Fig.4. Fotografias de MEV de *Raunsgaardispermum lusitanicum* do Cretáceo Inferior de Portugal. **A.** Semente com forma ovóide evidenciando a natureza bipartida do involúcro externo (espécime P0001, Juncal). **B.** Região apical da semente exibindo papilas na superfície interna do envelope (espécime P0001, Juncal). **C.** Semente com pólenes *in situ* no micrópilo (espécime P0027, Juncal). **D.** Pólen monocolpado de tipo *Raunsgaardispermum* exibindo típica forma elíptica (espécime P0003, Juncal). Escala: (1) = 1 mm; (2) = 150  $\mu$ m; (3) = 500  $\mu$ m; (4) = 10  $\mu$ m.

Fig.4. SEM micrographs of *Raunsgaardispermum lusitanicum* from the Early Cretaceous of Portugal. **A.** Specimen showing the ovoid shape and the bisymmetrical nature of the outer envelope (specimen P0001, Juncal). **B.** Apical part of the seed showing the papillae on the inner surface of the envelope (specimen P0001, Juncal). **C.** Seed with *in situ* pollen grains in the micropyle (specimen P0027, Juncal). **D.** Monocolpate *Raunsgaardispermum*-type pollen grain showing the characteristic elliptic shape (specimen P0003, Juncal). Scale bars: (1) = 1 mm; (2) = 150  $\mu$ m; (3) = 500  $\mu$ m; (4) = 10  $\mu$ m.

Na mesoflora de Torres Vedras, do Barremiano superior-Aptiano inferior, e na de Buarcos, do Aptiano superior-Albiano inferior, foram descritas sementes atribuíveis ao novo género e espécie *Buarcospermum tetragonium* Friis, Pedersen & Crane (Friis *et al.*, 2009). Esta semente, com involúcro quadripartido, também foi identificada nas amostras recolhidas em Catefica (Fig. 5, C, D). Na mesoflora de Catefica, com datação provável correspondente ao Aptiano superior-Albiano inferior, foram identificadas, e descritas por Friis *et al.* (2009), diversas outras sementes, em excelente estado de preservação, atribuíveis aos novos táxones *Lobospermum rugosum* Friis, Pedersen & Crane, *Lobospermum glabrum* Friis, Pedersen & Crane e *Lignierispermum maroneae* Friis, Pedersen & Crane.

Na mesoflora de Puddledock, nos Estados Unidos da América, foram recolhidas formas muito semelhantes às portuguesas, com datação atribuída ao Albiano inferior ou médio. Na mesoflora de Puddledock identificaram-se sementes de *Lignierispermum maroneae* e *Lobospermum rugosum* e foram descritos os novos táxones *Lobospermum stampanonii* Friis, Pedersen & Crane e *Rugonella trigonospermum* Friis, Pedersen & Crane (Friis *et al.*, 2009).

As sementes de *Buarcospermum*, *Lignierispermum*, *Lobospermum* e *Rugonella* são semelhantes às de Gnetales no que diz respeito à organização geral mas, apresentam diferenças ao nível de detalhes estruturais. As de *Lobospermum rugosum* e *Rugonella* aproximam-se de certas sementes de *Ephedra* pelas semelhanças que apresentam ao nível da ornamentação externa. Por outro lado, as de *Ephedra* são semelhantes às de *Buarcospermum*, *Lignierispermum*, *Lobospermum* e *Rugonella*, dado que apresentam formas com três e quatro valvas nos diferentes táxones. No entanto, estes quatro géneros fósseis distinguem-se claramente de *Ephedra* ao apresentarem um

característico mecanismo de oclusão celular a nível do canal micropilar e pela ausência de papilas na face interna do involúcro na região micropilar (Friis *et al.*, 2009).

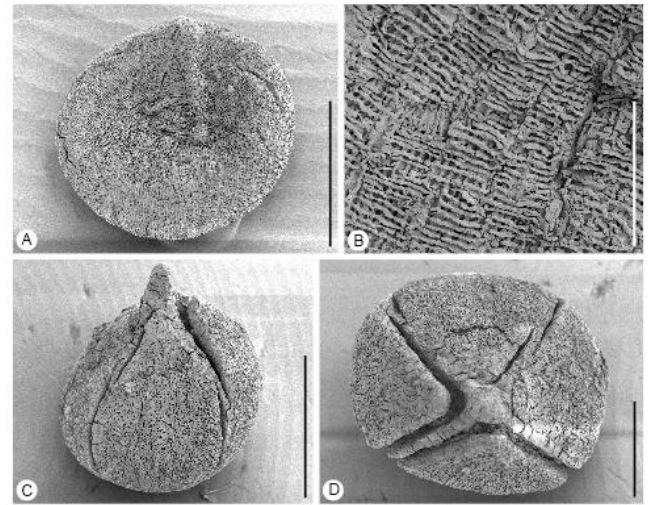


Fig.5. Fotografias de MEV de sementes quadripartidas do Cretáceo Inferior de Portugal. **A.** Semente de *Ephedrispermum lusitanicum* com a típica forma arredondada do envelope e ápice pontiagudo (espécime P0250, Torres Vedras). **B.** Células esclerenquimatosas do involúcro externo da semente de *Ephedrispermum lusitanicum* (espécime P0250, Torres Vedras). **C, D.** Sementes de *Buarcospermum tetragonium* exibindo forma sensivelmente ovóide e típica região micropilar pontiaguda (espécime P0257, Catefica). Escala: (1, 4) = 500  $\mu$ m; (2) = 100  $\mu$ m; (3) = 1 mm.

Fig.5. SEM micrographs of four-valved seeds from the Early Cretaceous of Portugal. **A.** *Ephedrispermum lusitanicum* seed showing the rounded shape of the envelope with a pointed apex (specimen P0250, Torres Vedras). **B.** Sclerenchymatic cells of the *Ephedrispermum lusitanicum* outer envelope seed (specimen P0250, Torres Vedras). **C, D.** *Buarcospermum tetragonium* seeds showing broadly ovoid shape and typical pointed micropylar region (specimen P0257, Catefica). Scale bars: (1, 4) = 500  $\mu$ m; (2) = 100  $\mu$ m; (3) = 1 mm.

As sementes das Erdtmanithecales aproximam-se bastante das de *Buarcospermum*, *Lignierispermum*, *Lobospermum* e *Rugonella* a nível da organização estrutural geral. À semelhança do que acontece nas sementes de *Erdtmanispermum*, as destes quatro géneros não possuem papilas no canal micropilar. No entanto, as de *Erdtmanispermum* diferenciam-se das de *Buarcospermum*, *Lignierispermum* e *Lobospermum*, fundamentalmente, pela forma triangular, assinalada pela presença de três suturas longitudinais (Mendes *et al.*, 2008a; Friis *et al.*, 2009).

Até agora não foram identificadas sementes atribuíveis às extintas Bennettitales, nas jazidas do Cretáceo Inferior português. No entanto, noutras jazidas europeias, nomeadamente na de Vaches-Noires (França), do Albiano, foram recolhidas sementes mineralizadas de Bennettitales, atribuíveis a *Cycadeoidea morierei* (Saporta & Marion) Seward, descritas em detalhe por Lignier (1894).

O plano de organização estrutural das sementes de Bennettitales aproxima-se bastante daquele que se observa em Erdtmanithecales e Gnetales. Porém, existem, actualmente, dois modelos distintos em discussão. Rothwell & Stockey (2002) admitem que nas Bennettitales o nucelo é envolvido apenas por um tegumento interno, sem involúcos adicionais. Para outros investigadores, as sementes de Bennettitales, apresentam dois involúcos, ou seja, o nucelo é envolvido por um tegumento interno fino que, por sua vez, é rodeado por um involúcro adicional. Este segundo modelo, que parece ser o mais ajustado, é claramente suportado pela comparação detalhada de sementes mineralizadas de *Cycadeoidea morierei* provenientes de Vaches-

Noires com as sementes de Erdtmanithecales, Gnetales, *Buarcospermum*, *Lignierispermum*, *Lobospermum* e *Rugonella* (Friis *et al.*, 2009). Nas sementes de *Cycadeoidea morierei* existe um invólucro esclerenquimatoso característico constituído por três camadas distintas. Apesar das diferenças existentes ao nível da anatomia tecidual, este invólucro externo corresponde ao das sementes de *Ephedra* e de *Buarcospermum*, *Ephedrispermum*, *Erdtmanispermum*, *Lignierispermum*, *Lobospermum*, *Raunsgaardispermum* e *Rugonella*. O invólucro externo de *Cycadeoidea morierei* envolve um tecido interno fino, o tegumento interno, que se prolonga por um tubo longo e estreito semelhante ao canal micropilar observado nas sementes de Gnetales, Erdtmanithecales e afins. Por sua vez, o tegumento interno encerra o núcleo da semente (Friis *et al.*, 2009). O mecanismo de oclusão celular existente ao nível do canal micropilar nas sementes de *Buarcospermum* e *Lignierispermum*, também ocorre nas de *Cycadeoidea morierei* (Friis *et al.*, 2009).

A típica estrutura evidenciada por todas estas sementes de gimnospermas e, bem assim, as fortes analogias existentes entre as de *Buarcospermum*, *Ephedra*, *Ephedripites*, *Erdtmanispermum*, *Lignierispermum*, *Lobospermum*, *Raunsgaardispermum*, *Rugonella* e de algumas Bennettitales, sugerem a existência de um complexo de plantas extintas, estreitamente relacionadas em termos filogenéticos. Estas sementes de Bennettitales, Erdtmanithecales e Gnetales, bem como, outras afins, amplamente representadas nos ecossistemas do Cretácico Inferior e contemporâneas das primeiras angiospermas, parecem constituir um grupo monofilético, estabelecido por Friis *et al.* (2007), designado por grupo BEG.

### Agradecimentos

Os autores expressam o seu profundo agradecimento à Professora Else Marie Friis (Swedish Museum of Natural History), pelo apoio e colaboração na identificação e descrição dos novos táxones, à Yvonne Arremo (Swedish Museum of Natural History), pelo apoio técnico prestado durante a realização dos trabalhos de microscopia electrónica de varrimento (MEV) e à Dr.ª Eduarda Ferreira (Faculdade de Ciências e Tecnologia da Universidade Nova de Lisboa), pelo profissionalismo e disponibilidade na preparação laboratorial das amostras recolhidas no campo. Agradece-se ainda à Fundação para a Ciência e a Tecnologia (FCT) pela concessão de uma Bolsa de Doutoramento (SFRH/BD/24849/2005) a Mário Miguel Mendes. Este trabalho foi financiado pelo projecto ANGIOGAL (PTDC/CTE-GIX/104999/2008).

### Referências

- Batten, D. J., 1986. The Cretaceous Normapollen pollen genus *Vancampollenites*: occurrence, form, and function. *Palaeontology, Special Papers*, **35**, 21–39.
- Berridge, E. M., 1911. On some points of resemblance between Gnetalean and Bennettitean seeds. *New Phytologist*, **10**, 140-144.
- Crane, P. R., Herendeen, P., Friis, E. M., 2004. Fossils and plant phylogeny. *American Journal of Botany*, **91**, 1683-1699.
- Diniz, J. L., 1999. Estratigrafia e sedimentologia da Formação de Figueira da Foz. Aptiano a Cenomaniano do sector norte da Bacia Lusitânica. *Tese de Doutoramento não publicada*, Universidade de Coimbra, Coimbra, 381.
- Diniz, J. L., 2001. Definição da Formação de Figueira da Foz – Aptiano a Cenomaniano do sector central da margem oeste ibérica. *Comunicações do Instituto Geológico e Mineiro*, **88**, 127-160.
- Diniz, J. L., Mendes, M. M., 2008. Lower Cretaceous outcrops of the Lusitanian Basin: state-of-the-art on lithostratigraphy, correlations and the emergence of angiosperms (biostratigraphy and evolutionary key-sites). In: Callapez, P. M., Rocha, R. B., Marques, J. F., Cunha, L. S. & Dinis, P. M. (Eds) *A Terra: Conflitos e Ordem*. MMGUC, Coimbra, 209-219.
- Diniz, J. L., Rey, J., Cunha, P. P., Callapez, P. M., Pena dos Reis, R., 2008. Stratigraphy and allogenic controls on the western Portugal Cretaceous: an updated synthesis. *Cretaceous Research*, **29**, 772-780.
- Diniz, J. L., Trincão, P., 1995. Recognition and stratigraphical significance of the Aptian unconformity in the Lusitanian Basin, Portugal. *Cretaceous Research*, **16**, 171-186.
- Diniz, F., 1967. Spores a flagelles nouvelles pour le Crétacé du Portugal. *Pollen et Spores*, **9**, 569–577.
- Diniz, F., Kedves, M., Simoncsics, P., 1974. Les sporomorphes principaux de sédiments crétacés de Vila Flor et de Carrajão, Portugal. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, **48**, 161-178.
- Fontaine, W. M., 1889. The Potomac or younger Mesozoic flora. *United States Geological Survey Monograph 15*, D.C Government Printing Office, Washington, 377.
- França, J. C., Zbyszewski, G., 1963. *Carta geológica de Portugal na escala 1:50 000. Notícia explicativa da folha 26-B - Alcoçaba*. Serviços Geológicos de Portugal, Lisboa, 51.
- Friis, E. M., Crane, P. R., Pedersen, K. R., 1988. Reproductive structure of Cretaceous Platanaceae. *Biologiske Skrifter*, Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab, **31**, 1-55.
- Friis, E. M., Crane, P. R., Pedersen, K. R., 1997. Anacostia, a new basal angiosperm from the Early Cretaceous of North America and Portugal with trichotomocolpate / monocolpate pollen. *Grana*, **36**, 225-244.
- Friis, E. M., Crane, P. R., Pedersen, K. R., Bengtson, S., Donoghue, P. C. J., Grimm, G. W., Stampanoni, M., 2007. Phase-contrast X-ray microtomography links Cretaceous seeds with Gnetales and Bennettitales. *Nature*, **450**, 549-552.
- Friis, E. M., Pedersen, K. R., 1996. *Eucommiithea hirsuta*, a new pollen organ with *Eucommiidites* pollen from the Early Cretaceous of Portugal. *Grana*, **35**, 104-112.
- Friis, E. M., Pedersen, K. R., 2011. *Canrightia resinifera* gen. et sp. nov., a new extinct angiosperm with *Retimonocolpites*-type pollen from the Early Cretaceous of Portugal: missing link in the eumagnoliid tree? *Grana*, **50**, 3-29.
- Friis, E. M., Pedersen, K. R., Crane, P. R., 1992. *Esgueira* gen. nov., fossil flowers with combretaceous features from the Late Cretaceous of Portugal. *Biologiske Skrifter*, Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab, **41**, 1-45.
- Friis, E. M., Pedersen, K. R., Crane, P. R., 1994. Angiosperm floral structures from the Early Cretaceous of Portugal. *Plant Systematics and Evolution*, **8**, 31-49.
- Friis, E. M., Pedersen, K. R., Crane, P. R., 1999. Early angiosperm diversification: the diversity of pollen associated with angiosperm reproductive structures in Early Cretaceous floras from Portugal. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **86**, 259-296.
- Friis, E. M., Pedersen, K. R., Crane, P. R., 2000a. Reproductive structure and organization of basal angiosperms from the Early Cretaceous (Barremian or Aptian) of Western Portugal. *International Journal of Plant Sciences*, **161**, S169-S182.
- Friis, E. M., Pedersen, K. R., Crane, P. R., 2000b – Fossil floral structures of a basal angiosperm with monocolpate, reticulate-acolumellate pollen from the Early Cretaceous of Portugal. *Grana*, **39**, 226-239.
- Friis, E. M., Pedersen, K. R., Crane, P. R., 2004. Araceae from the Early Cretaceous of Portugal: evidence on the emergence of monocotyledons. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **101**, 16565-16570.
- Friis, E. M., Pedersen, K. R., Crane, P. R., 2006. Cretaceous angiosperm flowers: Innovation and evolution in plant reproduction. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **232**, 251-293.
- Friis, E. M., Pedersen, K. R., Crane, P. R., 2009. Early Cretaceous mesofossils from Portugal and eastern North America related to the Bennettitales-Erdtmanithecales-Gnetales group. *American Journal of Botany*, **96**, 252-283.
- Friis, E. M., Pedersen, K. R., Crane, P. R., 2010. Cretaceous diversification of angiosperms in the western part of the Iberian Peninsula. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **162**, 341-361.
- Friis, E. M., Pedersen, K. R., Schönenberger, J., 2003. *Endressianthus*, a new Normapollen producing plant genus of fagalean affinity from the Late Cretaceous of Portugal. *International Journal of Plant Sciences*, **164**, S201-S223.

- Groot, J. G., Groot, C. R., 1962. Plant microfossils from Aptian, Albian and Cenomanian deposits of Portugal. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, Lisboa, **46**, 133-176.
- Hasenboehler, B., 1981. Étude Paléobotanique et palynologique de l'Albien et du Cénomaniens du "Bassin Occidental Portugais" au sud de l'accident de Nazaré (Province d'Estremadura, Portugal). *Unpublished PhD Thesis*, Université Pierre et Marie Curie, Paris, France, 317.
- Heer, O., 1881. Contributions à la flore fossile du Portugal - avec coupe du Crétacé de Belas par C. Ribeiro. *Section des Travaux Géologiques du Portugal*, Lisboa, **51**.
- Heimhofer, U., Hochuli, P. A., Burla, S., Dinis, J., Weissert, H., 2005. Timing of Early Cretaceous angiosperm diversification and possible links to major paleoenvironmental change. *Geology*, **33**, 141-144.
- Heimhofer, U., Hochuli, P. A., Burla, S., Weissert, H., 2007. New records of Early Cretaceous angiosperm pollen from Portuguese coastal deposits: Implications for the timing of the early angiosperm radiation. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **144**, 39-76.
- Kedves, M., Diniz, F., 1967. Quelques types sporomorphes de sédiments Crétacé d'Aveiro, Portugal. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, **52**, 17-26.
- Kedves, M., Pittau, P., 1979. Contribution à la connaissance des Pollens des Normapollens du Crétacé Supérieur du Portugal. *Pollen et Spores*, **21**, 169-209.
- Kvaček, J., Pacltová, B., 2001. Bayerithea hughesii gen. et sp. nov., a new Eucommiidites-bearing pollen organ from the Cenomanian of Bohemia. *Cretaceous Research*, **22**, 695-704.
- Leinfelder, R. R., 1986. Facies, stratigraphy and paleogeographic analysis of Upper? Kimmeridgian to Upper Portlandian sediments in the environs of Arruda dos Vinhos, Estremadura, Portugal. *Münchener Geowissenschaftliche Abhandlungen*, **7**, 1-215.
- Lignier, O., 1894. *Végétaux fossiles de Normandie, structure et affinités du Bennettites morierei Sap. & Mar. (sp.)*. Imprimerie Lanier, Caen, France, 78.
- Martens, P., 1971. *Les gnétophytes*. Gebrüder Borntraeger, Berlin, Stuttgart, 295.
- Medus, J., 1981. Pollens Normapollens de coupes stratotypiques du Crétacé supérieur des Charentes et du Sénonien du Portugal. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, **67**, 19-28.
- Medus, J., Berthou, P. Y., 1980. Palynoflores dans la coupe de l'Albien de Foz do Folcão (Portugal). *Geobios*, **13**, 263-269.
- Medus, J., Boch, A., Parron, C., Lauerjat, J., Triat, J. M., 1980. Turonian Normapollens from Portugal and Southern France; correlations: a contribution to Project Mid-Cretaceous Events. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **31**, 105-153.
- Mendes, M. M., Dinis, J., Pais, J., Friis, E. M., 2011. Early Cretaceous flora from Vale Painho (Lusitanian Basin, western Portugal): an integrated palynological and mesofossil study. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **166**, 152-162.
- Mendes, M. M., Friis, E. M., Pais, J., 2008a. Erdtmanispermum juncalense sp. nov., a new species of the extinct order Erdtmanithecales from the Early Cretaceous (probably Berriasian) of Portugal. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **149**, 50-56.
- Mendes, M. M., Pais, J., Friis, E. M., 2008b. Raunsgaardispermum lusitanicum gen. et sp. nov., a new seed with in situ pollen from the Early Cretaceous (probably Berriasian) of Portugal: Further support for the Bennettiales-Erdtmanithecales-Gnetales link. *Grana*, **47**, 211-219.
- Mendes, M. M., Pais, J., Pedersen, K. R., Friis, E. M., 2010. Erdtmanithea portucalensis, a new pollen organ from the Early Cretaceous (Aptian-Albian) of Portugal with Eucommiidites-type pollen. *Grana*, **49**, 26-36.
- Pais, J., Reyre, Y., 1981. Problèmes posés par la population sporopollinique d'un niveau à plantes de la série de Buarcos (Portugal). *Boletim da Sociedade Geológica de Portugal*, **22**, 35-40.
- Pedersen, K. R., Crane, P. R., Friis, E. M., 1989. Pollen organs and seeds with Eucommiidites pollen. *Grana*, **28**, 279-294.
- Pedersen, K. R., von Balthazar, M., Crane, P. R., Friis, E. M., 2007. Early Cretaceous floral structures and in situ tricolpate-striate pollen: new early eudicots from Portugal. *Grana*, **46**, 176-196.
- Rey, J., 1972. Recherches géologiques sur le Crétacé inférieur de l'Estremadura (Portugal). *Memórias dos Serviços Geológicos de Portugal*, Nova Série, **21**, 1-477.
- Rey, J., 1993. Les unités lithostratigraphiques du Grube de Torres Vedras (Estremadura, Portugal). *Comunicações do Instituto Geológico e Mineiro*, **79**, 75-85.
- Rothwell, G. W., Stockey, R. A., 2002. Anatomically preserved Cycadeoidea (Cycadeoideaceae), with a re-evaluation of systematic characters for the seed cones of Bennettiales. *American Journal of Botany*, **89**, 1447-1458.
- Rydin, C., Pedersen, K. R., Crane, P. R., Friis, E. M., 2006. Former diversity of Ephedra (Gnetales): evidence from Early Cretaceous seeds from Portugal and North America. *Annals of Botany*, **98**, 123-140.
- Saporta, G., 1894. Flore fossile du Portugal. Nouvelles contributions à la flore Mésozoïque, accompagnées d'une notice stratigraphique. *Direction des Travaux Géologiques de Portugal*, Lisboa, 288.
- Teixeira, C., 1945. Nymphéacées Fossiles du Portugal. *Memórias dos Serviços Geológicos de Portugal*, Lisboa, 13.
- Teixeira, C., 1946. Flora cretácica de Esgueira (Aveiro). *Portugaliae Acta Biológica*, **1**, 235-242.
- Teixeira, C., 1947. Nouvelles recherches et revision de la flore de Cercal. *Broteria - Série de Ciências Naturais*, **16**, 5-14.
- Teixeira, C., 1948. Flora Mesozóica Portuguesa, Parte I. *Memórias dos Serviços Geológicos de Portugal*, Lisboa, 119.
- Teixeira, C., 1950. Flora Mesozóica Portuguesa, Parte II. *Memórias dos Serviços Geológicos de Portugal*, Lisboa, 33.
- Teixeira, C., 1952. Notes sur quelques gisements des végétaux fossils du Crétacé des environs de Leiria. *Revista da Faculdade de Ciências de Lisboa*, **2**, 133-154.
- Thoday, M. G., Berridge, E. M., 1912. The anatomy and morphology of the inflorescences and flowers of Ephedra. *Annals of Botany*, **26**, 953-985.
- Trincão, P., 1990. Esporos e pólenes do Cretácico Inferior (Berriasiano-Aptiano) de Portugal: Paleontologia e Biostratigrafia. *Tese de Doutoramento não publicada*, Universidade Nova de Lisboa, Lisboa, 312.
- von Balthazar, M., Pedersen, K. R., Friis, E. M., 2005. Teixeiraera lusitanica gen. et sp. nov., a ranunculalean flower from the Early Cretaceous of Portugal. *Plant Systematics and Evolution*, **255**, 55-75.
- Zbyszewski, G., Assunção, C. T., 1965. *Carta Geológica de Portugal na escala 1: 50 000. Notícia explicativa da folha 30-D - Alenquer*. Serviços Geológicos de Portugal, Lisboa, 104.
- Zbyszewski, G., Almeida, F. M., Assunção, C. T., 1955. *Carta Geológica de Portugal na escala 1: 50 000. Notícia explicativa da folha 30-C - Torres Vedras*. Serviços Geológicos de Portugal, Lisboa, 33.