

Palinologia do Cretácico Inferior de Catefica (Torres Vedras) – estado de conhecimentos

Palynology of the Lower Cretaceous of Catefica (Torres Vedras) – state of the art

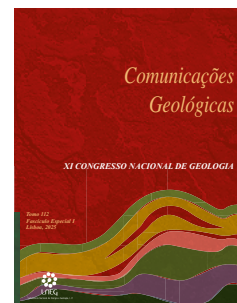
M. M. Mendes^{1,2,*}, P. P. Cunha¹, P. Dinis¹

DOI: <https://doi.org/10.34637/j083-wc47>

Recebido em 29/09/2023 / Aceite em 15/01/2024

Publicado online em abril de 2025

© 2025 LNEG – Laboratório Nacional de Energia e Geologia IP



Artigo original
Original article

Resumo: Apresentam-se resultados de estudos palinológicos realizados no Cretácico Inferior de Catefica. A associação esporo-polinica foi recolhida em depósitos sedimentares da Formação de Almargem, expostos num afloramento, situado entre as localidades de Catefica e Mugideira, aproximadamente a 4 km sul de Torres Vedras (oeste de Portugal). O afloramento consiste em arenitos fluviais com estratificação cruzada e conglomerados, intercalados com níveis argilosos escuros, ricos de restos de vegetais fósseis. Nesta jazida foi reconhecida uma palinoflora rica e bem preservada, que contribui para a reconstrução da diversidade vegetal e para esclarecer as condições ambientais da região. A palinoflora é dominada por esporos de fetos e pólenes de gimnospermas. Os pólenes de angiospermas são relativamente comuns, mas subordinados entre os palinóforos. Os dados palinológicos apontam para a presença de condições húmidas, relacionadas com ambiente fluvial pouco profundo. Além disso, a ocorrência de componentes xerófitos e de grãos de pólen bissacados, reflecte a presença de vegetação de coníferas em clima relativamente seco.

Palavras-chave: Palinóforos, angiospermas, Formação de Almargem, Cretácico Inferior, Portugal.

Abstract: Results of palynological studies on the Lower Cretaceous of Catefica site are presented here. The spore-pollen assemblage was extracted from sedimentary deposits of the Almargem Formation exposed in a road cut, between the villages of Catefica and Mugideira, ca. 4 km south of Torres Vedras (western Portugal). The outcrop consists of fluvial cross-bedded sandstones and minor conglomerates, intercalated with dark organic mud levels. It was founded a rich and generally well preserved palynoflora that contributes to the reconstruction of the vegetation diversity and to enlighten the environmental conditions. The palynoflora is dominated by fern spores and gymnosperm pollen. Angiosperm pollen grains are relatively common, but subordinate among the palynomorphs. The available palynological data supports the evidence of humid conditions related to a shallow fluvial environment. Moreover, the presence of xerophytic components, together with bisaccate pollen grains, reflects the presence of conifer vegetation in a relatively dry climate.

Keywords: Palynomorphs, angiosperms, Almargem Formation, Lower Cretaceous, Portugal.

1. Introdução

Na Bacia Lusitânica, nas regiões da Estremadura e da Beira Litoral, entre Torres Vedras e o norte de Aveiro, são abundantes jazigos fossilíferos com restos de vegetais atribuídos ao Cretácico. Nas jazidas fossilíferas ali existentes têm sido recolhidos numerosos restos de vegetais, bem preservados e de elevado valor sistemático, contribuindo para o conhecimento da diversidade e da composição da flora, desde o aparecimento das angiospermas no Cretácico Inferior, até à sua diversificação e dominância ecológica nos finais do Cretácico.

Alguns dos primeiros estudos referentes à flora mesozoica portuguesa foram realizados pelo marquês de Saporta. Este investigador oitocentista dedicou-se ao estudo de macrofloras do Cretácico, tendo os resultados sido publicados em extensa memória, no ano de 1894. O valor científico do trabalho de Gaston de Saporta é discutível, dado que, este investigador francês, tal como outros desta época, tinha tendência para descrever novos táxones a partir de restos vegetais com aspeto morfológico ligeiramente distinto, mas que, na realidade, recaem na variabilidade normal de um mesmo táxon. No entanto, este trabalho, a par de outros desenvolvidos na mesma época por Fontaine (1889), em macrofloras do Cretácico Inferior do grupo Potomac (Estados Unidos da América), teve particular influência nas primeiras discussões que surgiram, no âmbito da Paleobotânica, a respeito da origem e diversificação das angiospermas. As macrofloras portuguesas foram depois estudadas por Carlos Teixeira, que publicou diversos trabalhos dedicados à descrição de vegetais fósseis provenientes de jazidas do Cretácico (*e.g.* Teixeira, 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 angiospermas” até ao Cretácico Superior onde passaram a dominar as angiospermas. Infelizmente, as informações provenientes dessas floras são algo limitadas, atendendo ao tipo de preservação dos restos vegetais fossilizados como impressões ou compressões finas.

Ulteriormente, passaram a ser desenvolvidos estudos palinológicos que trouxeram novos conhecimentos, de primacial importância, acerca das modificações que foram surgindo na flora cretácica portuguesa. O estudo das palinofloras do Cretácico Inferior da Bacia Lusitânica e da sucessão pós-rifte que lhe sucede, a partir do Aptiano superior, tem possibilitado a aquisição de conhecimentos significativos, que complementam a informação obtida a partir das macrofloras e mesofloras. Além do mais, estes trabalhos têm fornecido pistas importantes para a reconstituição de ecossistemas antigos (*e.g.* Groot e Groot, 1962; Medus e Berthou, 1980;

¹ Universidade de Coimbra; MARE – Centro de Ciências do Mar e do Ambiente / ARNET – Rede de Investigação Aquática; Departamento de Ciências da Terra, Rua Silvío Lima, Pólo II, 3030-790 Coimbra, Portugal.

² Universidade Fernando Pessoa, Praça 9 de Abril, 4249-004 Porto, Portugal.

*Autor correspondente/ Corresponding author: mmendes@mail.telepac.pt

Pais e Reyre, 1981; Heimhofer *et al.*, 2005, 2007; Mendes *et al.*, 2011, 2014, 2019, 2018a, 2022; Mendes e Friis, 2018). É de salientar que os mais antigos restos de angiospérmicas, identificados em território português, correspondem a pólenes encontrados dispersos no sedimento. Estes pólenes, atribuíveis a *Clavatipollenites hughesii*, são do Valanginiano e foram identificados em amostras do Porto da Calada, na Bacia Lusitânica (Trincão, 1990).

Apesar das informações de significado científico fornecidas, dado que, a composição das palinofloras reflecte a constituição da vegetação contemporânea, os trabalhos de palinologia realizados depararam-se com sérias dificuldades no que concerne à resolução taxonómica. Muitas vezes, torna-se complicado determinar as afinidades sistemáticas dos palinomorfos (esporos e pólenes) encontrados dispersos nos sedimentos.

Neste trabalho documenta-se associação esporo-polinica proveniente de sedimentos argilosos ricos de mesorestos de vegetais do Cretácico Inferior, que possibilitou a identificação de microflora bastante rica, com base em material recolhido num afloramento situado perto da pequena localidade de Catefica, no oeste de Portugal, localizada aproximadamente a 40 km a norte de Lisboa.

2. Enquadramento geológico

O afloramento de Catefica situa-se a cerca de 4 km a sul de Torres Vedras e os níveis fossilíferos amostrados pertencem à Formação de Almargem, anteriormente atribuída aos “Grés de Torres Vedras” (Carta Geológica de Portugal, Folha 30-D Alenquer, Zbyszewski & Torre de Assunção, 1965), (Figura 1).



Figura 1. Afloramento de Catefica, no qual se observam os níveis argilosos de cor cinzenta escura que foram amostrados, estando intercalados em arenitos.

Figure 1. General view of Catefica outcrop section showing light cross-bedded sands with interbedded sampled darker mudstone layers.

O afloramento de Catefica expõe duas unidades litológicas separadas por descontinuidade erosiva, que têm sido integradas na Formação de Almargem:

(a) A unidade inferior é formada por arenitos de tons branco a cinza claro, com seixos dispersos, que apresentam estratificação cruzada e estão intercalados com lenticulas decimétricas de argilito. Passam superiormente a argilitos laminados, por vezes ricos em restos orgânicos, intercalados com lenticulas de arenitos de grão fino a médio. Esta porção superior da unidade, de grão mais fino, tem geometria lenticular, atingindo mais de 1 metro de espessura e prolongando-se lateralmente por mais de 10 metros, com uma arquitetura heterolítica inclinada. Próximo da base ocorrem figuras de carga, enquanto que o topo revela estruturas pedogenéticas tubulares. O limite entre os depósitos superiores de granulação fina e os depósitos inferiores dominados por areia é

frequentemente sublinhado por crostas ferruginosas centimétricas. As amostras contendo os fósseis de coníferas descritos neste trabalho foram colhidas da porção superior desta unidade.

(b) A unidade superior consiste em arenitos grosseiros ricos em seixos, de tons amarelo ou cinza, com estratificação entrecruzada. É caracterizada por níveis lenticulares métricos de base côncava, amalgamados. Observam-se grandes intraclastos argilosos (até 10–20 cm de diâmetro maior) próximo da descontinuidade erosiva que marca a base desta unidade.

Rey (1993) interpretou a sucessão do afloramento de Catefica como relacionada a sistemas fluviais relativamente grandes. A litologia e a geometria da porção de grão mais fino da unidade inferior sugerem um elemento arquitetural de acreção lateral gerado por canais sinuosos. Os níveis contendo os mesofósseis vegetais foram provavelmente depositados em ambientes de baixo hidrodinamismo do sistema fluvial. A presença de figuras de carga e os baixos níveis de oxidação e bioturbação sugerem elevadas taxas de sedimentação. A unidade superior com leitos amalgamados de maior calibre deve refletir um episódio deposicional de maior energia, imposto por relevo mais acentuado, onde canais altamente móveis não permitiam a preservação de níveis de grão fino.

A posição estratigráfica precisa dos depósitos de Catefica na Formação de Almargem não é certa. Com base na clara descontinuidade que separa as duas unidades e no contraste litológico entre elas, pode-se supor que a unidade inferior se correlaciona com o período de nível do mar alto que Rey (1993, 2006) associou ao membro inferior da Formação de Almargem (Aptiano), enquanto que a unidade superior seria atribuída ao membro superior da Formação de Almargem (Aptiano superior–Albiano inferior).

Informações mais detalhadas sobre a localidade, incluindo mapas geológicos e considerações sobre o seu enquadramento estratigráfico e sedimentológico encontram-se documentadas em vários estudos previamente realizados (Friis *et al.*, 2011, Mendes *et al.*, 2017, 2018b; Kvaček e Mendes, 2020, 2021; Mendes e Kvaček, 2020; Tekleva *et al.*, 2021).

3. Material e métodos

No estudo efetuado foram processadas dez amostras de sedimento e todas se revelaram extremamente produtivas. A metodologia utilizada no tratamento laboratorial para estudos palinológicos passou pela desagregação mecânica das amostras selecionadas, eliminação da fase mineral por tratamentos químicos, limpeza e concentração de palinomorfos, de acordo com as técnicas padrão propostas por Traverse (2007). Tratando-se de amostras não carbonatadas, optou-se por não utilizar ácido clorídrico (HCl) e iniciaram-se os ataques químicos com ácido fluorídrico (HF). Após a eliminação dos silicatos, procedeu-se ao processo de lavagem das amostras, utilizando-se para o efeito água destilada. Seguidamente, procedeu-se à crivagem de cada uma das amostras, utilizando crivos de acrílico com malha de 125 μm . Apenas foi eliminado o material com dimensões superiores a 125 μm .

A eliminação da fracção mineral através dos ataques químicos, desencadeada pela ação dos ácidos, nem sempre se revelou totalmente eficaz, pelo que, por vezes, foi necessário proceder à separação do material orgânico por densidades, tendo sido utilizado para este fim cloreto de zinco (ZnCl_2) com densidade mínima de 2,0.

O resíduo orgânico final de cada amostra foi colocado em frascos de vidro hermeticamente fechados, devidamente etiquetados, aos quais se adicionou uma pequena quantidade de água destilada e algumas gotas de HCl diluído, para evitar o desenvolvimento de fungos.

Finalmente, para cada amostra montaram-se cinco preparações definitivas. As lâminas foram observadas num microscópio óptico Nikon Eclipse E600 e todos os espécimes foram fotografados com uma máquina fotográfica digital Nikon DS-L2. A posição de referência

dos espécimes mais interessantes foi determinada através do sistema de quadriculas da lâmina England Finder.

O estudo de palinomorfos efectuado por observação em microscopia óptica foi complementado com observações realizadas num microscópio electrónico de varrimento (MEV) de marca/modelo Hitachi S-3700N a 5kVdo Laboratório HERCULES (“Cultural Heritage, Study and Safeguard”) da Universidade de Évora.

4. Resultados

A palinoflora de Catefica caracteriza-se pela diversidade e elevado número de esporos e pólenes. Foram identificados quarenta e oito géneros e sessenta e cinco espécies de esporos e pólenes atribuíveis a plantas terrestres. Esta associação espora-polinica é claramente dominada por esporos de fetos (41%) e pólenes de gimnospermas atribuíveis a coníferas (32%). As briófitas (3%), apesar de pouco frequentes, estão representadas por *Taurocusporites segmentatus* (Figura 2A), bem como, as licófitas (5%) *Ceratospirites parvus* Brenner e *Densoisporites velatus* (Weyland & Krieger) emend. Dettmann. Os esporos de fetos mais abundantes nesta palinoflora pertencem à família Anemiaceae, representada pelos géneros *Cicatricosisporites* Potonié & Gelletich, *Costatoperforosporites* Deák emend. M.M.Mendes, E.Barrón, D.Batten & J.Pais (Figura 2A, B) e *Plicatella* Maljavkina emend. Burden & Hills. O género *Deltoidospora* E.L.Miner provavelmente relacionado com as famílias Cyatheaceae/Dicksoniaceae ou Lygodiaceae, também, foi reconhecido na associação espora-polinica de Catefica. Salienta-se, ainda, a ocorrência de formas atribuíveis a *Gregussisporites orientalis* e a *Patellasporites tavadensis* (Figura 2B, E, F), produzidas por pteridófitas típicas de floras do Cretáceo. Entre as gimnospermas do grupo das coníferas, dominam claramente os pólenes atribuíveis a *Classopollis noeli* (Figura 2H), produzidos por plantas da família Cheirolepidiaceae, e *Araucariacites australis* da família Araucariaceae (Figura 2G). Foram ainda identificados, na palinoflora de Catefica, pólenes com sacos aeríferos mal delimitados em relação ao corpo central. Ressalta-se, ainda, a presença de Gnetales (2%) representadas pelo género *Ephedripites* Bolkhovitina. As angiospermas constituem 17% das formas representadas no espectro polínico, salientando-se a presença de *Clavatipollenites hughesii*, bem como, de outros pólenes de identificação sistemática pouco precisa (Figura 2I, J, K, L). Não foram reconhecidos dinoflagelados na palinoflora de Catefica.

A palinoflora e a mesoflora de Catefica apresentam diferenças notáveis em termos de composição sistemática. A palinoflora é claramente dominada por esporos de fetos e pólenes de gimnospermas enquanto que na mesoflora predominam restos de vegetais atribuíveis a angiospermas, tais como, flores, estames, frutos e sementes.

5. Discussão

A palinoflora de Catefica é rica e diversa, e dominada por esporos de fetos, atribuíveis às famílias Anemiaceae, Cyatheaceae/Dicksoniaceae, Lygodiaceae e Osmundaceae, refletindo a existência de vegetação pteridófito de pântano. Merecem referência pela abundância os esporos triletes cicatricosados atribuíveis aos géneros *Cicatricosisporites*, *Costatoperforosporites* e *Plicatella*. Estes esporos são associados a plantas vasculares sem sementes pertencentes ao atual género *Anemia* Swartz (e.g. Giacosa et al., 2012) tendo sido, também, identificados *in situ* em esporângios dos extintos géneros *Ruffordia* Seward and *Pelletixia* Watson & Hill (e.g. Dettman e Clifford, 1992; Wikström et al., 2002). No que concerne às pteridófitas é ainda de frisar a ocorrência de esporos de exina lisa, atribuíveis ao género *Deltoidospora* Miner. Os esporos de tipo *Deltoidospora* foram reconhecidos em esporângios dos

extintos fetos *Onychiopsis psilotoides* (Stokes & Webb) Ward da família Dicksoniaceae (Friis e Pedersen, 1990). Além disso, na mesoflora de Catefica foram identificados restos de *Onychiopsis* que, provavelmente, produziram alguns destes esporos. A ocorrência de representantes de briófitas (*Taurocusporites segmentatus*) e licófitas [*Ceratospirites parvus* Brenner, *Densoisporites velatus* Weyland & Krieger emend. Dettmann e *Neoraistrickia truncatus* Cookson (Potonié)] suportam a existência de condições húmidas locais, associadas a pequenos lagos na planície aluvial.

As gimnospermas encontram-se muito bem representadas, essencialmente, por pólenes do género *Classopollis* produzidos por xerófitas atribuíveis a coníferas da extinta família Cheirolepidiaceae. No espectro polínico de Catefica foram identificadas diferentes espécies do género *Classopollis* destacando-se, no entanto, *Classopollis noeli*. Na mesoflora de Catefica foram recolhidos inúmeros restos de queirolepidiaceae, característicos das floras jurássicas e cretácicas

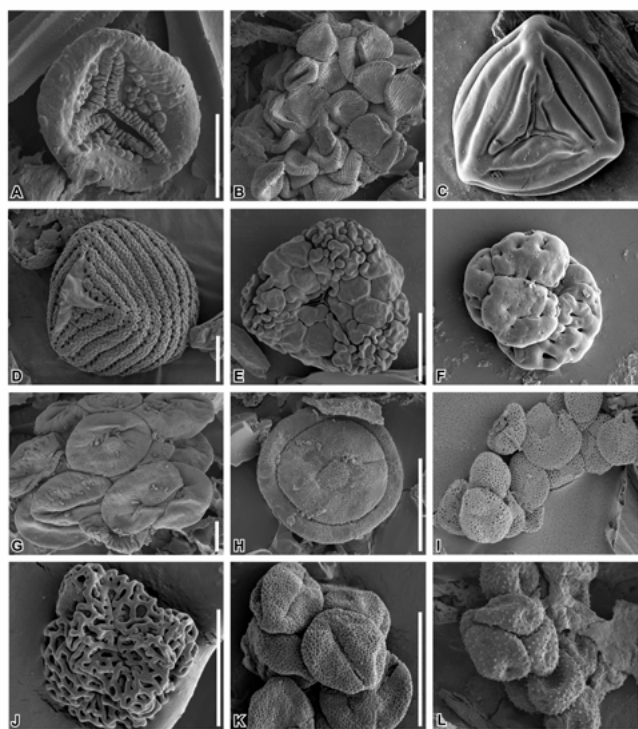


Figura 2. Fotografias de palinomorfos representativos, obtidas através de microscopia electrónica de varrimento. A. *Taurocusporites segmentatus* Stover. B. *Cicatricosisporites venustus* Deák. C. *Cicatricosisporites* sp. D. *Costatoperforosporites friisiae* M.M.Mendes, E.Barrón, D.Batten & J.Pais. E. *Gregussisporites orientalis* Juhász & Smirnova. F. *Patellasporites tavadensis* Groot & Groot. G. *Araucariacites australis* Cookson. H. *Classopollis noeli* Reyre. I. *Clavatipollenites hughesii* Couper. J. Pólen de angiospérmica tipo 1. K. Pólen de angiospérmicas tipo 2. L. Pólen de angiospérmicas tipo 3. Escalas: 20 µm para todos os espécimes.

Figure 2. Scanning electron microscope (SEM) micrographs of some representative spore and pollen. A. *Taurocusporites segmentatus* Stover. B. *Cicatricosisporites venustus* Deák. C. *Cicatricosisporites* sp. D. *Costatoperforosporites friisiae* M.M.Mendes, E.Barrón, D.Batten & J.Pais. E. *Gregussisporites orientalis* Juhász & Smirnova. F. *Patellasporites tavadensis* Groot & Groot. G. *Araucariacites australis* Cookson. H. *Classopollis noeli* Reyre. I. *Clavatipollenites hughesii* Couper. J. Angiosperm pollen type 1. K. Angiosperm pollen type 2. L. Angiosperm pollen type 3. Scale bars: 20 µm for all specimens.

dos dois hemisférios, atribuíveis aos géneros *Frenelopsis* Schenk, *Pseudofrenelopsis* Nath. e *Watsoniocladius* V.Sriniv. (Mendes et al., 2018b).

Embora se encontre em fase de preparação monografia na qual se descreve em detalhe os componentes da flora de “não angiospérmicas” de Catefica (J. Kvaček, M.M. Mendes, E.M. Friis, P.R. Crane & K.R. Pedersen, trabalho em curso), foi recentemente descrita nova espécie de conífera *Watsoniocladius cunhae* J.Kvaček & M.M.Mendes (Kvaček e Mendes, 2021). Além disso, e apesar de não terem sido identificados pólenes produzidos por podocarpaceas nesta palinoflora, foi descrito cone ovulífero *Friisia lusitanica* M.M.Mendes & J.Kvaček da família Podocarpaceae na mesoflora de Catefica, confirmando a presença da família Podocarpaceae nas floras cretácicas portuguesas (Mendes e Kvaček, 2020).

A abundância de grãos de pólen do género *Araucariacites* reflete, sobretudo, a presença de vegetação dominada por coníferas, que cobria áreas relativamente secas em terras altas do interior. É importante salientar que na mesoflora de Catefica foi descrito novo cone polínico *Callialastrobus sousai* J.Kvaček & M.M.Mendes com pólenes *in situ* atribuíveis aos géneros *Araucariacites* e *Callialasporites* Sukh-Dev (Kvaček e Mendes, 2020).

Ainda que menos frequentes, as angiospérmicas estão bem representadas nesta palinoflora. A maior parte dos grãos de pólen identificados nunca foram observados *in situ*, pelo que a sua posição taxonómica é incerta. Foram reconhecidos 11 tipos diferentes de pólenes, destacando-se a ocorrência do género *Clavatipollenites* atribuíveis a Chloranthaceae. Os pólenes pantoporados produzidos por flores pentâmeras, flores de afinidade incerta da espécie *Paisia pantoporata* E.M.Friis, M.M.Mendes & K.R.Pedersen, também, foram identificados na palinoflora de Catefica.

A componente de angiospérmicas da mesoflora de Catefica foi recentemente descrita em detalhe. Identificaram-se 67 espécies, tendo sido formalmente descritos quatro novos géneros e seis novas espécies (Friis *et al.*, 2022). À semelhança do que se observou no espetro polínico, também, na mesoflora de Catefica se destacam as Chloranthaceae. Outros componentes importantes desta mesoflora são as angiospérmicas das ordens Magnoliales, Laurales, Canellales e Piperales (Friis *et al.*, 2022).

Na palinoflora de Catefica não foram reconhecidos dinoflagelados, o que evidencia a inexistência de influência marinha.

6. Conclusões

Apesar da vizinhança geográfica, a palinoflora de Catefica apresenta mais semelhanças, em termos de composição e diversidade, com palinofloras atribuídas ao Aptiano superior a Albiano inferior, identificadas na parte norte da Bacia Lusitânica, do que com a palinoflora de Torres Vedras anteriormente estudada e atribuível ao Barremiano superior (Mendes *et al.*, 2018a). Existem, porém, pontos de contato com a palinoflora de Torres Vedras. As duas associações palinológicas são provenientes da Formação de Almargem. No entanto, a palinoflora de Torres Vedras pertence à parte inferior da Formação de Almargem, enquanto que a de Catefica parece ser ligeiramente mais recente pertencendo, com grande probabilidade, à parte superior da Formação de Almargem iniciando que a idade provável de Catefica deverá ser Aptiano terminal. Na flora de Catefica não foram reconhecidos macrorrestos atribuíveis a angiospérmicas. Este facto, associado à predominância de táxones de angiospérmicas atribuíveis a Chloranthaceae, sugere a ocorrência de vegetação local aberta, composta por angiospérmicas de porte herbáceo e arbustivo, associada a briófitas, licófitas e fetos, ou seja, formas características de meios húmidos.

Agradecimentos

Agradece-se a José Mirão (Univ. de Évora) pelo apoio nos trabalhos de microscopia eletrónica de varrimento. Os autores agradecem,

igualmente, a Paulo Legoinha (Univ. Nova de Lisboa) e a Pedro Callapez (Univ. de Coimbra) as sugestões de revisão. Este trabalho foi financiado por fundos nacionais através da FCT, nos projetos UIDB/04292/2020 e UIDP/04292/2020 (MARE) e LA/P/0069/2020 (Laboratório Associado ARNET).

Referências

- Dettmann, M. E., Clifford, T. H., 1992. Phylogeny and biogeography of *Ruffordia*, *Mohria* and *Anemia* (Schizaeaceae) and *Ceratopteris* (Pteridaceae): evidence from *in situ* and dispersed spores. *Alcheringa*, **16**: 269-314.
- Fontaine, W. M., 1889. *The Potomac or younger Mesozoic flora*. United States Geological Survey Monograph 15, Washington, D.C. Government Printing Office, 377.
- Friis, E. M., Crane, P. R., Pedersen, K. R., 2011. *Early flowers and angiosperm evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, 585.
- Friis, E. M., Crane, P. R., Pedersen, K. R., Mendes, M. M., Kvaček, J., 2022. The Early Cretaceous mesofossil flora of Catefica, Portugal: angiosperms. *Fossil Imprint*, **78**:341-424.
- Friis, E. M., Pedersen, K. R., 1990. Structure of the Lower Cretaceous fern *Onychiopsis psilotoides* from Bornholm, Denmark. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **66**:47-63.
- Giacosa, J. P. R., Morbelli, M. A., Giudice, G. E., 2012. Spore morphology and wall ultrastructure of *Anemia* Swartz species (Anemiaceae) from Argentina. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **174**:27-38.
- Groot, J. G., Groot, C. R., 1962. Plant microfossils from Aptian, Albian and Cenomanian deposits of Portugal. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, **46**:133-176.
- 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.
- Kvaček, J., Mendes, M. M., 2020. *Callialastrobus sousai* gen. et sp. nov., a new araucariaceous pollen cone from the Early Cretaceous of Catefica (Lusitanian Basin, western Portugal) bearing *Callialasporites* and *Araucariacites* pollen. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **283**:104313.
- Kvaček, J., Mendes, M. M., 2021. A new Cheirolepidiaceae conifer *Watsoniocladius cunhae* sp. nov. from the Early Cretaceous (late Aptian–early Albian) of western Portugal. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **295**:104519.
- Medus, J., Berthou, P. Y., 1980. Palynoflores dans la coupe de l’Albien de Foz do Falcão (Portugal). *Geobios*, **13**:263-269.
- Mendes, M. M., Barrón, E., Batten, D., Pais, J., 2017. A new species of the spore genus *Costatoperforosporites* from Early Cretaceous deposits in Portugal and its taxonomic and palaeoenvironmental significance. *Grana*, **56**:401-409.
- Mendes, M. M., Barrón, E., Dinis, P., Rey, J., Batten, J. D., 2018a. A new palynoflora from upper Barremian–lower Aptian rocks at Casal do Borracho, Torres Vedras, western Portugal, and its palaeoecological significance. *Cretaceous Research*, **90**:363-374.
- Mendes, M. M., Dinis, P., Kvaček, J., 2018b. Some conifers from de Early Cretaceous (late Aptian–early Albian) of Catefica, Lusitanian Basin, western Portugal. *Fossil Imprint*, **74**:317-326.
- 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., Dinis, J., Pais, J., Friis, E. M., 2014. Vegetational composition of the Early Cretaceous Chicalhão flora (Lusitanian Basin, western Portugal) based on palynological and mesofossil assemblages. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **200**:65-81.
- Mendes, M. M., Friis, E. M., 2018. The Nossa Senhora da Luz flora from the Early Cretaceous (early Aptian–late Albian) of Juncal in the western Portuguese Basin. *Acta Palaeobotanica*, **58**:159-174.
- Mendes, M. M., Kvaček, J., 2020. *Friisia lusitanica* gen. et sp. nov., a new podocarpaceous ovuliferous cone from the Lower Cretaceous of Lusitanian Basin, western Portugal. *Cretaceous Research*, **108**:104352.
- Mendes, M. M., Polette, F., Cunha, P. P., Dinis, P., Batten, D. J., 2019. A new Hauterivian palynoflora from the Vale Cortiço site (central Portugal) and its palaeoecological implications for western Iberia. *Acta Palaeobotanica*, **59**:215-228.
- Mendes, M. M., Vajda, V., Cunha, P. P., Dinis, P., Svobodová, M., Doyle, J. A. 2022. A Lower Cretaceous palynoflora from Carregueira (Lusitanian Basin, westernmost Iberia): taxonomic, stratigraphic and palaeoenvironmental implications. *Cretaceous Research*, **130**:105036.
- 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.
- Rey, J., 1993. Les unités lithostratigraphiques du Grube de Torres Vedras (Estremadura, Portugal). *Comunicações do Instituto Geológico e Mineiro*, **79**:75-85.
- Rey, J., 2006. Stratigraphie séquentielle et séquences de dépôt dans le Crétacé inférieur du Bassin Lusitanien. *Ciências da Terra*, **Volume Especial 6**:1-120.
- Saporta, G., 1894. *Flore fossile du Portugal. Nouvelles contributions à la flore Mésozoïque, accompagnées d'une notice stratigraphique*. Direction des Travaux Géologiques du Portugal, Lisboa, 288.
- Teixeira, C., 1947. Nouvelles recherches et revision de la flore de Cercal. *Boteria – Série de Ciências Naturais*, **16(1)**: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.
- Tekleva, M., Mendes, M. M., Kvaček, J., Endress, P. K., Doyle, J. A., 2021. Morphology, Ultrastructure and Evolutionary Significance of Pollen in a Chloranthaceous Staminate Structure from the Early Cretaceous of Portugal. *International Journal of Plant Sciences*, **182**:817-832.
- Traverse, A., 2007. *Paleopalynology*. Second edition. Springer, Dordrecht, 813.
- Trincão, P., 1990. *Esporos e pólenes do Cretácico Inferior (Berriasiano–Aptiano) de Portugal: Paleontologia e Biostratigrafia*. Tese de Doutoramento, Universidade Nova de Lisboa, Portugal, 313.
- Wikström, N., Kenrick, P., Vogel, J. C., 2002. Schizaeaceae: a phylogenetic approach. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **119**:35-50.
- 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.